

ZUR MORPHOLOGIE DER ETHMOIDALREGION
DER IGUANIA (SQUAMATA) –
EINE VERGLEICHEND-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNG

von

JAKOB HALLERMANN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 35
1994

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 la bibliothèque de l'institut, s. v. p.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 35, 1994

Preis: 33,- DM

Schriftleitung/Editor: G. Rheinwald

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150-164, D-53113 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei, 53113 Bonn

ISBN 3-925382-38-0

ISSN 0302-671 X

ZUR MORPHOLOGIE DER ETHMOIDALREGION
DER IGUANIA (SQUAMATA) –
EINE VERGLEICHEND-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNG

von

JAKOB HALLERMANN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 35
1994

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Hallermann, Jakob:

Zur Morphologie der Ethmoidalregion der Iguania (Squamata) :
eine vergleichend-anatomische Untersuchung / von Jakob
Hallermann. – Bonn : Zoologisches Forschungsinst. und
Museum Alexander König, 1994

(Bonner zoologische Monographien ; Nr. 35)

Zugl.: Tübingen, Univ., Diss., 1994

ISBN 3-925382-38-0

NE: GT

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

By a technical mistake in the final set italic small "v" were lost. This produced the following misspellings:

- p. 3: *Galeichthys peru ianus*; correct: *Galeichthys peruvianus*;
this mistake is repeated on p. 7, 10, 68, 69 (2x), 83, 88
- p. 4: *ersus*; correct: *versus*
- p. 10: *Oli aichthys iedmensis*; correct: *Olivaichthys viedmensis*;
this mistake is repeated on p. 20, 25, 27, 28 (2x), 29 (3x), 30, 72
- p. 10: *Pylodictis oli aris*; correct: *Pylodictis olivaris*
- p. 10: *Parapimelodus alensiennis*; correct: *Parapimelodus valensiennis*
- p. 11: *Trichomycterus ri ulatus*; correct: *Trichomycterus rivulatus*;
this mistake is repeated on p. 20, 25, 27, 29, 30, 91
- p. 11: *Hypopomus bre irostris*; correct: *Hypopomus brevirostris*
- p. 69: *Aegla lae is*; correct: *Aegla laevis*;
this mistake is repeated on p. 70 (3x), 71 (4x), 72 (2x), 94
- p. 100: *Amia cal a*; correct: *Amia calva*
- p. 103: *Andinichthys boli ianensis*; correct: *Andinichthys bolivianensis*
- p. 104: *Perca flu iatilis*; correct: *Perca fluviatilis*
- p. 107: *Peltorhamphus no aezeelandiae*; correct: *Peltorhamphus novaezeelandiae*

INHALT

	Seite
Einleitung	5
Systematischer Überblick	5
Historischer Rückblick	6
Ziele der Arbeit	7
Danksagung	7
Material und Methode	8
Vergleichende und funktionelle Anatomie der Ethmoidalregion	10
Nomenklatur	10
Liste der Bezeichnungen und ihrer Synonyme der Regio ethmoidalis der Squamata	11
Nasenkapsel	12
Septum nasi	12
Tectum nasi	15
Pariet nasi	18
Planum antorbitale	21
Commissura sphenethmoidalis	22
Solum nasi	24
Bulbus und Nervus olfactorius, N. ethmoidalis	27
Nasenhöhle	29
Vestibulum nasi	29
Cavum nasi proprium	31
Choanenrinne	34
Ductus nasolacrimalis	35
Glandula nasalis lateralis	36
Jacobsonsches Organ	37
Vergleichende Analyse	38
Allgemeine Vorbemerkungen zu Ontogenese und Phylogenese der Nasenkapsel	38
Septum nasi	40
Fenestra septi nasi	40
Processus praenasalis	41
„Dachknorpel“ des Jacobsonschen Organs	42
Tectum nasi	43
Cupula nasi anterior	43
Äußerer und innerer Nasenmuskel	44
Cartilago parietotectalis	45
Fenestra superior nasi	46
Fenestra lateralis nasi	46
Fissura lateralis nasi	47
Pariet nasi	48
Concha nasalis	48
Processus maxillaris	50

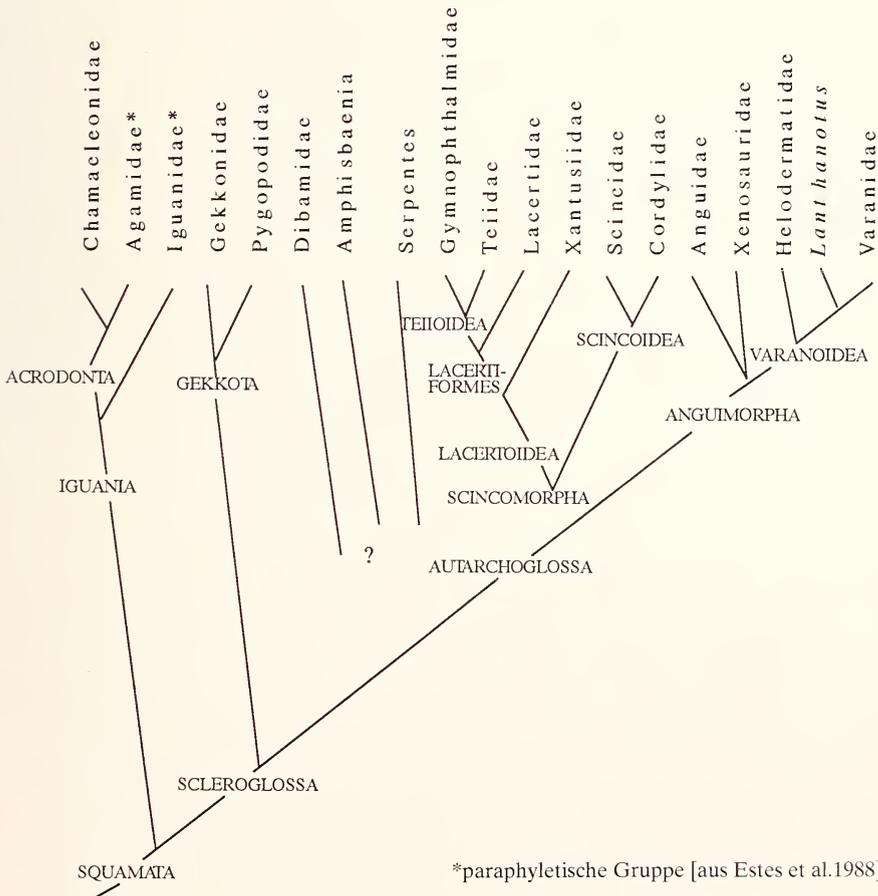
Planum antorbitale	51
Processus rostralis des Planum antorbitale	51
Commissura sphenethmoidalis	52
Solum nasi	53
Lamina transversalis anterior	53
Concha des Jacobsonschen Organs	55
Cartilago paraseptalis	56
Cartilago ectochoanalis	57
Vestibulum nasi	58
Cavum nasi proprium	63
Choanenrinne	67
Ductus nasolacrimalis	68
Glandula nasalis lateralis	71
Jacobsonsches Organ	73
Deckknochen der Ethmoidalregion	76
Hypothetischer Grundplanzustand der Regio ethmoidalis	79
Merkmale außerhalb der Regio ethmoidalis	81
Liste der Merkmale	85
Verwandschaftshypothese	89
Zusammenfassung	91
Summary	92
Literatur	94
Anhang	102
Abkürzungsverzeichnis	102
Abbildungen	104

EINLEITUNG

Systematischer Überblick

Die Klasse „Reptilia“ umfaßt eine Sammelgruppe von haar- bzw. federlosen Amnioten. Hierzu gehören sowohl die ausgestorbenen Stammgruppenvertreter der Säugetiere (z. B. Therapsiden) als auch diejenigen der Vögel (Archosaurier) sowie die rezenten Krokodile, Schildkröten und Lepidosaurier. Die äußere Ähnlichkeit dieser Kriechtiere beruht auf dem gemeinsamen Besitz von ursprünglichen Merkmalen (= Sympleiomorphien sensu Hennig 1950). Die Lepidosaurier beinhalten die rezenten Squamata (Echsen und Schlangen) sowie deren Schwestertaxon *Sphenodon*, ein „lebendes Fossil“ der seit der Unteren Trias bekannten Ordnung Sphenodontida (Carroll 1988). Die Lepidosauria und Archosauria (Vögel, Krokodile) sind Schwestergruppen (Benton 1985).

Die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Großgruppen innerhalb der Squamata wurden seit der Arbeit von Camp (1923) zum größten Teil durch weitere Untersuchungen bestätigt (Estes et al. 1988). Nachfolgendes Verwandtschaftsschema soll dies erläutern:



*paraphyletische Gruppe [aus Estes et al.1988]

Eine der artenreichsten Teilgruppen der Squamata sind die Iguania, zu denen die „Agamidae“¹, Chamaeleonidae² und „Iguanidae“³ gehören. Die Monophylie der Iguania sowie ihre Stellung als Schwestergruppe zu den übrigen Squamaten (Scleroglossa) ist recht gut begründet (Etheridge & de Queiroz 1988). Während die Chamaeleons durch zahlreiche autapomorphe Merkmale als monophyletische Gruppe ausgezeichnet sind, ließen sich bisher für die Agamen und Leguane keine autapomorphen Merkmale finden (Etheridge & de Queiroz 1988). Deswegen wurden diese Taxa in neue monophyletische Familien⁴ gegliedert (Frost & Etheridge 1989). Die Beziehungen dieser 9 Teilgruppen der Iguania zueinander sind jedoch weiterhin ungeklärt.

Historischer Rückblick

Die Regio ethmoidalis der Squamata wurde bereits im letzten und zu Beginn dieses Jahrhunderts intensiv bearbeitet (Solger 1876, Born 1879, v. Mihalkovics 1899, Gaupp 1900, Beecker 1903, Fuchs 1908). In diesen Publikationen wurden die anatomischen Grundlagen gelegt und die Terminologie eingeführt, die auch heute noch Verwendung findet. Während in diesen frühen Arbeiten meist nur wenige mitteleuropäische Arten untersucht wurden, sind insbesondere in den vierziger Jahren umfassende vergleichende Untersuchungen entstanden (Malan 1946, Pratt 1948, Stebbins 1948). In diesen wie auch in den neueren Veröffentlichungen stand die vergleichende Anatomie im Vordergrund des Interesses. Dabei wurden meist nur Teilaspekte der Regio ethmoidalis hervorgehoben. Die Nasenhöhlen und ihre Schleimhäute wurden von Gabe & Saint Girons (1976), die Entwicklung der Nasenkapsel von Slaby (1979a, b, c, 1981, 1982a, b, c, 1984), und die Beziehungen des Tränennasenganges zu den Choanenrinnen von Bellairs & Boyd (1950) vergleichend-anatomisch untersucht. Parsons (1970) und Bellairs & Kamal (1981) legten die bisherigen Ergebnisse zusammenfassend vor. Daneben gibt es einige Untersuchungen einzelner Arten.

Jedoch ist die Ethmoidalregion nur relativ weniger Repräsentanten der sehr artenreichen und verschiedenartigen Gruppe der Leguane untersucht worden (*Sceloporus*, *Iguana*: Malan 1946; *Anolis*: Stimie 1966; *Ctenosaura*: Oelrich 1956). Mit den Grundplanverhältnissen der Regio ethmoidalis der Squamata oder ihrer Teilgruppen hat sich noch kein Autor beschäftigt. In der vorliegenden Arbeit wurde dieser Teil des Schädels wegen seines großen Strukturreichtums und seiner Komplexität für die phylogenetisch-systematische Analyse ausgewählt.

¹ Dieses Taxon umfaßt die Agaminae und Leiolepidinae (sensu Frost & Etheridge 1989 = Agamidae + Uromastycidae sensu Moody 1980); es ist wahrscheinlich nicht monophyletisch, da die Chamaeleonen nach dieser und älteren Untersuchungen mit einem Teil der Agamen näher verwandt sind.

² Diese Bezeichnung wird hier im herkömmlichen Sinne verwendet. Sie entspricht den Chamaeleoninae von Frost & Etheridge (1989).

³ Es handelt sich dabei um die alte Bezeichnung, die alle Leguane beinhaltet. Diese Familie ist wahrscheinlich nicht monophyletisch. Die Iguanidae im Sinne von Frost & Etheridge (1989) umfassen nur die Großleguane, welche früher als Iguaninae bezeichnet wurden.

⁴ Chamaeleonidae, Corytophanidae, Crotaphytidae, Hoploceridae, Iguanidae, Opluridae, Polychridae, Phrynosomatidae, Tropiduridae.

Ziele der Arbeit

Im ersten Teil der vorliegenden Arbeit wird die Ethmoidalregion zahlreicher Repräsentanten von monophyletischen Teilgruppen der Iguania erstmals vergleichend-anatomisch beschrieben. Hierbei erfolgt die Gliederung nicht nach systematischen Einheiten, sondern die unterschiedliche Ausgestaltung einzelner Strukturen bei den verschiedenen Taxa wird dargelegt.

Im zweiten Teil soll der Grundplan der Regio ethmoidalis der Squamaten und ihrer Teilgruppen erstellt werden. Die Analyse richtet sich dabei nach den Prinzipien der konsequent phylogenetischen Systematik (sensu Hennig 1950). Als Außengruppe erster Ordnung der Iguania stehen die Scleroglossa zur Verfügung. Außengruppe zweiter Ordnung ist *Sphenodon*. Unter Verwendung von Daten einzelner Taxa, die andere Autoren bearbeitet hatten, konnten 29 Gattungen der Iguania in die Analyse einbezogen werden. Einige Gattungen konnten nicht berücksichtigt werden, da embryonales oder juveniles Material nicht erhältlich war (z. B. *Morunasaurus*, *Leiosaurus*, *Enyaloides*, *Leirolepis*, *Moloch*).

In einer abschließenden Stammbaumbhypothese werden die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Iguania zusammenfassend diskutiert. Besonderer Wert wurde auch darauf gelegt, die Merkmale der Ethmoidalregion in einem evolutiven und funktionellen Zusammenhang zu sehen.

DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. W. Maier, Zoologisches Institut der Universität Tübingen, danke ich für die Betreuung dieser Dissertation.

Für die Durchsicht des Manuskripts, fruchtbaren Anregungen und Diskussionen danke ich sehr herzlich Dr. Peter Bartsch, Dr. Gerhard Mickleit und Dr. Erich Weber. Dipl. Biol. Stefan Eßwein und Dipl. Biol. Alexander Haas, Tübingen sowie Markus Grabert und Dr. Andreas Schlüter, Stuttgart, bin ich für die vielen Tips und Hilfeleistungen dankbar.

Herrn PD. Dr. W. Böhme, Bonn, möchte ich herzlich danken für sein Interesse an dieser Arbeit und seine vielfältige Unterstützung. Die Mehrzahl der hier untersuchten Agamen und Leguane stammen aus der Sammlung des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig.

Dipl. Biol. R. Wicker, Zoologischer Garten Frankfurt, A. Fläschendräger, Halle, R. Schumacher, Witten, M. Pflugfelder, Stuttgart und V. Hottmar, Velvary, CSFR überließen mir Embryonen und Schlüpflinge aus eigener Zucht.

Für die zahlreichen wertvollen Tips danke ich unserer Institutszeichnerin Margret Roser sehr herzlich; außerdem der Technischen Angestellten Monika Meinert für die Unterstützung bei der Anfertigung der mikroskopischen Schnittserien.

Die Arbeit wurde finanziell unterstützt durch Gelder des Sonderforschungsbereichs 230 der Universitäten Tübingen und Stuttgart.

MATERIAL UND METHODE

Die Grundlage der Untersuchung bilden 26 verschiedene Arten aus 8 der 9 neuen Familien der Iguania, die von Frost & Etheridge (1989) als monophyletisch begründet wurden (s.u.). Die mit * markierten Taxa sind nicht in die Beschreibung einbezogen, da bereits Untersuchungen anderer Autoren vorliegen oder das Material nicht für eine histologische Bearbeitung geeignet war.

Corytophanidae: Schnittserie von *Corytophanes cristatus* (Merrem, 1821) [11,0 mm KL], Aufhellungspräparate von *Corytophanes cristatus* [11,1 mm KL] juv. (von privatem Züchter), *Basiliscus basiliscus* (L., 1758) [11,9 mm KL] juv. (ZFMK 14280). Adulti: *Basiliscus galeritus* Dumeril, 1851 (ZST¹)

Crotaphytidae: Schnittserien von *Crotaphytus collaris* Say, 1823 [Embryo 10,0 mm KL] und Schlüpf-ling mit 11,8 mm KL, Aufhellungspräparat eines Exemplars mit 13,3 mm KL, juv. (von privatem Züchter). Adulti: *Crotaphytus collaris* (von privatem Züchter) + Schädel (privat).

Iguanidae: Aufhellungspräparat von *Brachylophus fasciatus* Wagler, 1830 [18,6 mm KL] ält. Embryo (ZFMK² 190??). *Iguana iguana* (L. 1758), juv. (ZST).

Opluridae: Aufhellungspräparat von *Ophurus quadrimaculatus* Dumeril, 1851 [15,9 mm KL] juv. (ZFMK 14503).

Phrynosomatidae: Aufhellungspräparate von *Petrosaurus thalassinus* (Cope, 1863) [12,9 mm KL], juv. (ZGF); *Phrynosoma platyrhinos* * Girard, 1852 [12,2 mm KL] juv. (ZFMK 13847) und *Sceloporus variabilis* * Wiegmann 1834 [8,5 mm KL] juv. (ZFMK 26776); sowie *Phrynosoma douglassi* (Bell, 1828) juv. (von privatem Züchter).

Polychridae: Schnittserien von *Anolis lineatopus* Gray, 1840 [6,5 mm KL] Embryo (ZIT³). *Anolis marmoratus* Dumeril & Bibron, 1837 [4,0; 4,2; 5,1; 7,2; 7,6; 8,0; 8,2 mm KL]. Aufhellungspräparate von *Polychrus acuirostris* Spix, 1825 [11,7 mm KL] juv. (ZFMK 40998) und *Chamaeleolis barbatus* Garrido, 1982 [15,5 mm KL] juv. (von privatem Züchter). Adulti: *Anolis equestris* Merrem, 1820 (WS⁴) + Skelet, *A. lineatopus* (Uni Bochum), + Skelet.

Tropiduridae: Schnittserie von *Phymaturus pahluna* (Molina, 1782) [9,6 mm KL], Aufhellungspräparate von der selben Art mit 10,0 mm KL, Embryo (ZFMK); sowie Schlüpf-linge von *Liolaemus gravenhorstii* (Gray, 1845) [9,4 mm KL] (ZFMK 36737); *Stenocercus varius* Boulenger, 1885 [8,7 mm KL] (ZFMK 21326); *Tropidurus melanopleurus* Boulenger, 1902 mit 9,8 mm (ZFMK 47868) 10,9 mm und 13,9 mm KL (von privatem Züchter) und einem adulten *Leiocephalus personatus* Cope, 1863 [21,0 mm KL] (WS). Skelet von *Leiocephalus schreibersi* (Gravenhorst 1837) [ZGF⁵]; Schädel von *Liolaemus tenuis* (Dumeril & Bibron, 1837) (von privatem Züchter).

Agamidae: Schnittserien von *Physignathus cocincinus* Cuvier, 1829 [12,0 mm KL] Embryo (ZGF) und *Pogona (Amphibolurus) vitticeps* (Ahl, 1926) [16,0 mm KL] Embryo (ZGF); Aufhellungspräparate von *Agama agama* * (L., 1758) [10,0 mm KL] juv. (Togo, leg. F.-Th. Krell, Privatbesitz); *Lyriocephalus scutatus* * L., 1758 [11,2 mm KL] juv. (ZFMK 22271); *Phrynocephalus olivieri* * Dumeril & Bibron, 1837 [6,8 mm KL] juv. (ZFMK 26324); *Ph. interscapularis* * Lichtenstein, 1856 [7,5 mm KL] juv. (ZFMK 51091), *Physignathus cocincinus* Cuvier, 1829 [11,8 mm KL] Embryo. (ZGF.); *Trapelus mutabilis* * (Merrem, 1820) [12,1 mm KL] juv. (ZFMK 32476). Adulti: *Broncho-cela (Calotes) cristatella* (Kuhl, 1820), *Calotes versicolor* (Daudin, 1802) [ZST]; *Gonocephalus*

¹ Zoologische Schausammlung Tübingen (ZST)

² Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK)

³ Zoologisches Institut Tübingen (ZIT)

⁴ Zoologisch-Botanischer Garten Wilhelma Stuttgart (WS)

⁵ Zoologischer Garten Frankfurt/Main (ZGF)

grandis, (Gray, 1845) (ZST); *Pogona (Amphibolurus) vitticeps*, (ZGF) Skelet; *Physignathus cocincinus*, Skelet (ZST); *Physignathus lesueuri*, (Gray, 1831) [ZST]; *Stellio stellio* (L., 1758) (von privatem Züchter).

Chamaeleonidae: Aufhellungspräparat von *Chamaeleo calyptatus* * Dumeril & Dumeril, 1851 [8,5 mm KL] juv. (von privatem Züchter). Adulti: *Chamaeleo hoenelli* Steindachner, 1891; *Ch. jacksoni* Boulenger, 1896 (ZST).

Uromastycidae: Aufhellungspräparat von *Uromastix acanthinurus* Bell, 1825 [17,0 mm KL] juv. (ZFMK 2712). Schädel von *Uromastix acanthinurus* (privat), Adultus von *U. hardwickii* (Gray, 1827) [ZST].

Scleroglossa:

Gekkonidae: *Eublepharus macularius* Bluth, 1854 (ZGF); *Phelsuma madagascariensis*, (Gray, 1831) [12,0 mm KL] Schnittserie (ZIT); *Hemidactylus brookii angulatus* Hallowell, 1854 (Togo, leg. F.-Th. Krell, Privatbesitz).

Lacertidae: *Lacerta agilis* L., 1758. Embryo, Schnittserie (ZIT); *L. lepida* Daudin, 1802, Schnittserie (ZIT); *L. agilis* (adult) Skelet (privat).

Scincidae: *Mabuya perotei* Dumeril & Bibron, 1839, adult (Togo, leg. F.-Th. Krell, Privatbesitz); *Tiliqua gerrardii* (Gray, 1845), juv. (von privatem Züchter).

Varanidae: *Varanus acanthurus* Boulenger, 1885, juv. (ZGF).

Boidae: *Boa constrictor* L., 1758. Schnittserie (ZIT).

Die für die Schnittserien verwendeten Embryonen wurden dekapitiert, mit 6 % Salpetersäure bzw. EDTA (Ethylendinitrilotetraessigsäure) entkalkt, in Paraffin eingebettet, transversal geschnitten und mit Azan nach Heidenhain gefärbt. Die Schnittdicke beträgt bei *Anolis marmoratus* 8 µm, bei den übrigen Arten 10 µm. Vom jüngeren Stadium von *Crotaphytus* und von *Phymaturus* wurden nach der Plattenrekonstruktionsmethode Teilmodelle der Nasenkapsel in 100-facher Vergrößerung angefertigt. Modelle des gesamten Cranium wurden von *Anolis lineatopus* (6,5 mm KL) und *A. marmoratus* (5,1 mm KL) in 100- bzw. 75-facher Vergrößerung hergestellt. Dazu wurden die Schnitte mit Hilfe eines Mikroskop-Zeichenspiegels auf 2 mm dicke Styroporplatten projiziert und die Knorpel- und Knochengrenzen mit verschiedenen Farben nachgezeichnet, sodann die Umrisse mit einem Skalpell nachgeschnitten und verleimt.

Die zeichnerische Darstellung der knorpeligen Nasenkapseln wurde an Hand der Plattenrekonstruktionen oder nach Photographien von Aufhellungspräparaten angefertigt. Daneben wurden zahlreiche adulte Exemplare durch Sektion untersucht.

Die Nasenkapseln (Nk), Chondrocranien (Cr), oder Nasensäcke (Ns) folgender Arten innerhalb der Iguania wurden bisher bearbeitet:

Crotaphytidae: *Crotaphytus collaris* (Ns, Stebbins 1948).

Iguanidae: *Ctenosaura pectinata* (Cr adult, Oelrich 1956, Ns, Lemire 1985), *Cyclura* spec. (Ns, Matthes 1934); *Dipsosaurus dorsalis*, *Sauromalus obesus* (Ns, Stebbins 1948, Ns, Lemire 1985); *Iguana iguana* (Nk, Ns, Malan 1946, Nk, Pratt 1948, Nk, Ns, Slaby 1982b, Ns, Lemire 1985).

Opluridae: *Chalarodon madagascariensis* (Ns, Gabe & Saint Girons 1976).

Phrynosomatidae: *Callisaurus draconoides*, (Ns, Stebbins 1948), *Cophosaurus texanus*, *Holbrookia maculata*, (Ns, Lemire 1985); *Phrynosoma douglasi* (Nk, Ns, Malan 1946, Ns, Stebbins 1948) *Phr. mcalli* (Ns, Gabe & Saint Girons 1976), *Phr. cornutum*, *Phr. modestum* (Ns, Lemire 1985), *Sceloporus poisetti*, *S. magister*, (Ns, Lemire 1985); *S. undulatus* (Ns, Nk, Malan 1946, Ns, Lemire 1985), *Uma exsul* (Ns, Lemire 1985); *U. graciola*, *U. inornata*, (Ns, Gabe & Saint Girons 1976); *U. notata* (Ns, Stebbins 1948); *Uta stansburiana* (Ns, Nk, Malan 1946; Ns, Stebbins 1943, 1948).

Polychridae: *Anolis sagrae* (Nk, Ns, Malan 1946) *A. cristatellus*, *A. palchellus*, *A. evermanni*, *A. strattulus* (Ns, Gabe & Saint Girons 1976), *A. carolinensis* (Cr adult, Stimie 1966), *Anolis* spec. (Ns, Stebbins 1948), *Leiosaurus belli?* (Nk, Ns, Born 1879).

Tropiduridae: *Liolaemus pictus* (Ns, Nk, Born 1979), *Plica umbra* (Ns, Lemire 1985), *Tropidurus* spec. (Nk, Solger 1876).

Agamidae: *Agama agaua* (Nk, Ns, Malan 1946; Slaby 1981; Ns, Lemire 1985), *A. bibronii*, (Ns, Lemire 1985); *A. hispida* (Cr, Barry 1953), *Bronchocela (Calotes) jubata* (Nk, Ns, Slaby 1982c), *Calotes versicolor* (Ns, Eckart 1922, Nk, Pratt 1948, Cr, Ramaswami 1946), *Ctenophorus (Amphibolurus) reticularis*, (Ns Gabe & Saint Girons 1976); *C. ornatus* (Ns, Lemire 1985); *Cophotis ceylanica*, *Ceratophora stodarti*, *Otocryptis bivittata* (Ns, Eckart 1922), *Diporiphora australis* (Gabe & Saint Girons 1976), *Draco volans* (Ns, Nk, Born 1879), *Lophognathus (Physignathus) longirostris* (Nk, Pratt 1948, Ns, Gabe & Saint Girons 1976), *Pogona (Amphibolurus) barbata* (Ns, Nk, Born 1879, Nk, Pratt 1948), *Stellio atricollis* (Nk, Pratt 1948), *S. stellio* (Cr, Eyal Giladi 1964), *Trapelus mutabilis*, *T. tournevillei* (Ns, Lemire 1985), *T. pallidus* (Cr, Kamal & Zada 1973).

Chamaeleonidae: *Chamaeleo* spec. (Nk, Pratt 1948, Nk, Ns, Slaby 1984), *Ch. chamaeleon* (Ns, Haas 1937), *Bradypodion (Microsaura) pumilum* (Nk, Ns, Malan 1946, Cr, Visser 1972), *Bra. ventralis* (Cr, Engelbrecht 1951), *Brookesia spectruu* (Ns, Gabe & Saint Girons 1976), *Rhampholeon platyceps* (Cr, Frank 1954).

Uromastycidae: *Leiolepis belliana* (Ns, Gabe & Saint Girons 1976), *Uromastyx acanthinurus* (Ns, Lemire et al. 1970, 1985).

VERGLEICHENDE UND FUNKTIONELLE ANATOMIE DER ETHMOIDALREGION

Nomenklatur

Die Unterteilung der Leguane und Agamen in mehrere monophyletische Einheiten (Familien, Unterfamilien) hat sich in den letzten 10 Jahren in der Fachwelt mehr und mehr durchgesetzt. Es besteht jedoch noch keine einheitliche Nomenklatur. In der vorliegenden Arbeit wird die taxonomische Untergliederung der Iguania bis zum Familienniveau, wie sie von Moody (1980) und Frost & Etheridge (1989) vorgeschlagen wurde, verwendet.

In seiner umfangreichen phylogenetischen Analyse der Agamen unterteilte Moody (1980) die alten „Agamidae“ in 2 Familien, die Uromastycidae und die Agamidae (= Agaminae sensu Frost & Etheridge 1989). Letztere untergliederte er in 5 wahrscheinlich monophyletische Unterfamilien. Die neueste taxonomische Gliederung der Iguania erfolgte durch Frost & Etheridge (1989). Die schon seit längerer Zeit beschriebenen Unterfamilien der „Iguanidae“ wurden von diesen Autoren durch autapomorphe Merkmale charakterisiert und zu 8 monophyletischen Familien erhoben. Die Chamaeleonen und Agamen wurden dagegen zur Familie der Chamaeleonidae zusammengefaßt. Diese neue taxonomische Gliederung ist auf begründete Kritik gestoßen (Böhme 1990, Lazell 1992) und wurde von einigen Autoren nicht akzeptiert (z. B. Norell & de Queiroz 1991).

Die von Frost & Etheridge (1989) vorgenommene neue taxonomische Gliederung der Iguania in 9 Familien ist in meiner Arbeit jedoch nur zum Teil übernommen worden. Die neue Familie der Chamaeleonidae („Agamidae“ + Chamaeleonidae) wird nicht verwendet, da diese Bezeichnung überhaupt nicht von den Chamaeleonidae im herkömmlichen Sinne unterscheidet. Außerdem sind die Chamaeleonidae s.str. die am besten begründete Teilgruppe der Iguania (Estes et al. 1988). Es wird statt dessen der von Cope (1864) eingeführte Name Acrodonta verwendet. Die monophyletischen Teilgruppen der

Acrodonta werden nach der Nomenklatur von Moody (1980) als Agamidae, Chamaeleonidae und Uromastycidae bezeichnet. Für die polyphyletischen Gattungen „*Agama*“ und „*Amphibolurus*“ wurden die neuen Synonyme, wie sie von Joger (1991), Cogger (1992) und Leviton et al. (1992) verwendet wurden, berücksichtigt.

Die meisten Termini des Squamatencranium wurden von E. Gaupp (1900) und De Beer (1937) eingeführt. Diese Nomenklatur wird auch in neueren Arbeiten verwendet. (z. B. Bellairs & Kamal 1981). Im wesentlichen benutze ich diese Nomenklatur. Wo ich davon abweiche, ist dies vermerkt.

Liste der Bezeichnungen und ihrer Synonyme der *Regio ethmoidalis* der Squamata

Die folgende Liste ist sicher nicht vollständig; auch war es häufig nicht möglich, den Erstautor herauszufinden. Zahlreiche Begriffe wurden erstmals von Gaupp (1900) verwendet. Die fett gedruckten Bezeichnungen wurden neu eingeführt, wenn es sich um wichtige Strukturen handelt, die bisher nicht beschrieben wurden. Einige Termini wurden latinisiert, da es dafür bisher nur englische oder deutsche Namen gab. An erster Stelle stehen die gebräuchlichen und in dieser Arbeit verwendeten Termini, sie wurden jedoch in Klammern gesetzt, wenn sie selten in der Literatur Verwendung finden.

Vestibulum nasi: Atrium, Vorhöhle, äußere Nasenhöhle, anterior chamber + anterior nasal tube (Oelrich 1956).

Apertura nasalis externa: Fenestra exonarina (Jarvik 1942, Oelrich 1956); fenestra endonarina (Jarvik 1942, Oelrich 1956) ist die Öffnung in der knorpeligen Nasenkapsel; äußere Nasenöffnung, external naris.

Cavum nasi proprium: eigentliche Nasenhöhle, olfactory chamber, posterior nasal chamber, principal cavity, epitelial tube.

Cavum antorbitale: imaginärer Raum hinter der inneren Choane, antorbital chamber.

Concha nasalis: Pseudoconcha, Turbinale, Muschel, Muschelwulst.

Cavum conchale: Raum innerhalb der Concha, conchal space.

[Muschelzone] (Beecker 1903): Pars olfactoria des Cavum nasi, gegliedert in:

- a [-Stammteil]: Ductus olfactorius, medial der Concha
- b – Recessus lateralis: Cavum extraconchale, Sakter (Beecker 1903), dorsal oder dorsolateral der Concha gelegen

Choanengang (Fuchs 1908): **Ductus choanalis**, Ductus respiratorius (v. Mihalcovics 1899), choanal tube, choanal passage, ventraler Teil des Cavum nasi mit respiratorischem Epithel, in horizontalen und absteigenden Schenkel gegliedert.

[laterale Seitentasche] (Beecker 1903): **Recessus lateralis ductus choanalis**, lateraler Recessus des Choanenganges.

[Aulax] (Beecker 1903): Recessus intraconchale, subconchal recess, medialer Recessus des Choanenganges, ventral oder ventromedial der Concha.

Absteigender Choanengang: **Ductus choanalis descendens**, Verbindung zwischen horizontalem Choanengang und Mundhöhle.

Ductus nasopharyngeus: caudale Fortsetzung des absteigenden Choanenganges, ventral durch Hautfalten, Bindegewebe, knorpelig oder knöchern verschlossen.

innere Choane (Born 1879): **Apertura choanalis interna**, Öffnung zwischen horizontalem und absteigendem Choanengang, primitive Choane (Haller 1922), Fenestra endochoanalis (Jarvik 1942, Oelrich 1956) ist knorpelig begrenzt.

äußere Choane (Born 1879): **Apertura choanalis externa**, Öffnung des Choanenganges oder Ductus nasopharyngeus in die Mundhöhle, Choanenspalt, innere Nasenöffnung, Fenestra exochoanalis (Jarvik 1942, Oelrich 1956) ist knöchern begrenzt.

Choanenrinne: **Canalis choanalis**, Fissura palatina lateralis (v. Mihalcovics 1899), choanal groove. Rinne im Munddach von der äußeren Choane zum Ductus vomeronasalis, dorsal durch Bindegewebe vom Nasensack getrennt.

Winkeltasche (Beecker 1903): **Recessus lateralis canalis choanalis**, lateraler Recessus der Choanenrinne, lateral choanal fissure.

Crista lateralis septi nasi: Crista septi (Gaupp 1900), laterale Leiste, lateral ridge (Malan 1946).

Processus rostralis plani antorbitalis: rostraler Fortsatz am Planum antorbitale, posterior rudiment of the lateral paraseptal (Malan 1946).

Lamina transversalis anterior (De Beer 1937): Teil der Capsula organi vomeronasalis, ventraler Teil der Zona anularis (Gaupp 1900).

Commissura sphenethmoidalis: Cartilago sphenethmoidalis (Gaupp 1900), Commissura orbitonasalis. Planum antorbitale: Lamina orbitonasalis (De Beer 1937).

Foramen epiphaniale (De Beer 1937): Foramen pro N. lateralis nasi (Gaupp 1900).

Ramus ethmoidalis medialis (bzw. lateralis): R. medialis (bzw. lateralis) nasi (Gaupp 1900), Ast des N. ophthalmicus (V1).

ventrale Schuppe des Septomaxillare: lower horizontal squame of septomaxillary (Malan 1946), septal process of septomaxillary (Oelrich 1956).

dorsale Schuppe des Septomaxillare: upper horizontal squame (Malan 1946), posterior process (Oelrich 1956).

Nasenkapsel

Die Nasenkapsel der Squamaten läßt sich in verschiedene topographische Bereiche gliedern. Zunächst teilt das Septum nasi die Nasenkapsel in ihre beiden Hälften. Das Septum nasi ist dorsal mit dem Tectum nasi verbunden, welches in die Cupula nasi anterior und die Cartilago parietotectalis untergliedert wird (De Beer 1937). Die Cartilago parietotectalis ist lateral mit der Cartilago paranasalis verbunden. Das Solum nasi schließt die knorpelige Nasenkapsel ventral ab. Das Solum nasi besteht bei allen Squamaten nur aus einzelnen Spangen. Es kann durch 3 Knorpelstrukturen aufgebaut werden: durch die Lamina transversalis anterior [diese entspricht dem ventralen Teil der Zona anularis von Gaupp (1900)], durch die Cartilago paraseptalis und durch die Cartilago ectochoanalis. Das Planum antorbitale schließt die Nasenkapsel caudal ab.

Im folgenden wird die Regio ethmoidalis von *Crotaphytus collaris* ausführlich beschrieben. Die Auswahl dieser Art aus Grundlage der Beschreibung geschah zufällig. Sie soll auch keineswegs als ein ‚phylogenetisches Bezugstaxon‘ dienen. Für die anderen untersuchten Arten werden nur nennenswerte Unterschiede zu *Crotaphytus* angegeben. Die meisten behandelten Arten sind durch mehrere Abbildungen dargestellt.

Septum nasi

Das Septum nasi des Embryo und Schlüpfings von *Crotaphytus collaris* ist eine vertikal stehende Knorpelplatte, die von rostral nach caudal ansteigt. Der Unterrand ist nur schwach gebogen, somit rostral leicht abfallend. Caudal, im hinteren Drittel des Septum nasi, befindet sich eine große, trapezförmige, nur bindegewebig verschlossene Fenestra septi nasi (Abb.3); dadurch ist in diesem Bereiche der ventrale knorpelige Teil des Septum nasi stabförmig (Abb.36, 37). Die Fenestra septi nasi geht caudodorsal in das ungeteilte Foramen olfactorium über (Abb.37). Das Septum nasi ist dorsal in seiner gesamten Länge mit der Cartilago parietotectalis verbunden. Rostral läuft das Septum nasi in einen kurzen Processus praenasalis aus (Abb.2, 3). Letzterer wird ventral von den beiden Processus ma-

killares des Praemaxillare umfaßt. Caudal des Processus praenasalis geht am ventralen Rand des Septum nasi die Lamina transversalis anterior nach lateral ab (Abb.2. 3). Im Bereiche des Jacobsonschen Organs ist in mittlerer Höhe am Septum nasi eine Knorpelleiste ausgebildet, der das Septomaxillare dorsal anliegt (Abb.32). Diese Leiste nenne ich Crista lateralis septi nasi.

Der Unterrand des Septum nasi des Exemplars von *Phymaturus palluma* ist im Gegensatz zu den meisten übrigen untersuchten Iguania viel stärker konkav gekrümmt und der Processus praenasalis zeigt nach ventral. Vergleiche mit Adulti der selben Art und mit anderen Taxa lassen darauf schließen, daß eine Streckung in dieser Region stattfindet und es sich daher um ein altersbedingtes Phänomen handelt (vgl. *Calotes*, Ramaswami 1946). Bei allen nicht-acrodonten Iguania ist der Processus praenasalis kurz und nach rostral gerichtet (Abb.1 bis 6). Er fehlt allen untersuchten Acrodonta (Abb.16, 18).

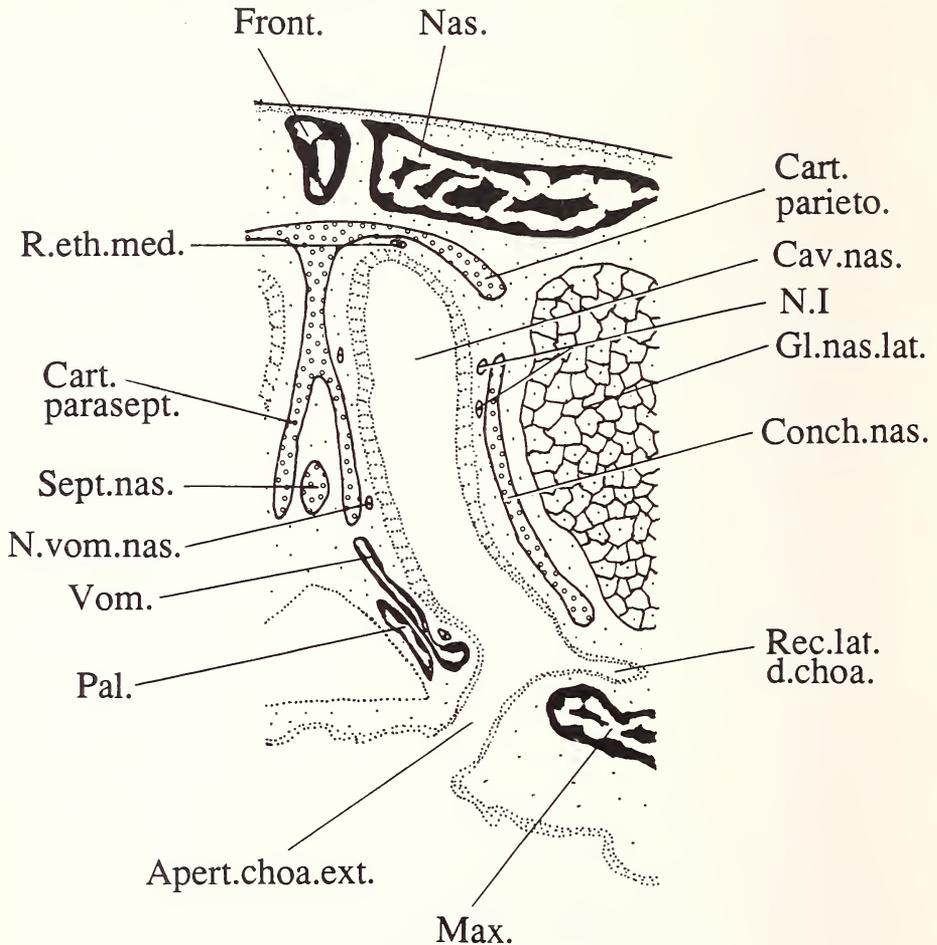
Eine große Fenestra septi nasi, die etwa die Hälfte der Gesamtlänge des Septum nasi einnimmt, findet man bei *Phymaturus*, *Liolaemus*, *Stenocercus*, *Leiocephalus*, *Tropidurus*, *Brachylophus*, *Chamaeleolis* und *Uromastix*. Über dieser befinden sich bei *Tropidurus* zusätzlich zwei kleinere Durchbrechungen. Die Fenestra septi nasi wird bei *Stenocercus* und dem jüngeren Embryo von *Phymaturus* durch einen dünnen Knorpelstab, der von der Cartilago parietotectalis zum Planum antorbitale zieht, vom Foramen olfactorium getrennt; daher ist das Foramen olfactorium einseitig knorpelig umgrenzt (Abb.4). Diese Knorpelverbindung fehlt dem 10,0 mm Embryo von *Phymaturus*. Es ist anzunehmen, daß das For. olfactorium in älteren Stadien wie bei den oben angeführten Formen ungeteilt ist. Die Fenestra septi nasi von *Oplurus*, *Corytophanes*, *Basiliiscus*, *Petrosaurus*, *Polychrus* und *Pogona* ist dagegen horizontal spaltförmig und liegt im ventralen und hinteren Teil des Septum nasi. Sie reicht rostral bis etwa in Höhe des Caudalendes des Septomaxillare. *Anolis* und *Physignathus* fehlt die Fenestra septi nasi in allen untersuchten Entwicklungsstadien. Im Bereiche des Foramen olfactorium ist bei allen untersuchten Arten eine dorsale Incisur im Septum nasi ausgebildet. In diesem Einschnitt liegen die ventralen Teile der Bulbi olfactorii.

Die membranverschlossene Fenestra septi nasi der Iguania könnte im Laufe der Ontogenese an weniger mechanisch belasteten Stellen entstanden sein, nachdem eine hinreichende Stabilität durch die Deckknochen erreicht wurde. In frühen Ontogenesestadien ist keine Fenestra septi nasi ausgebildet. Im Hinblick auf die Unbeweglichkeit des Septum nasi dient die Fenestra wohl einer Materialersparnis und ist nicht Teil einer Biegezone innerhalb der Nasenkapsel, wie dies z. B. bei Vögeln der Fall ist (Weber 1990, Hallermann 1992). Die dorsale Incisur im Bereich des Foramen olfactorium einiger Squamaten könnte dagegen im Zusammenhang mit dem Platzbedarf des Bulbus olfactorius stehen.

Die bei *Crotaphytus* vorhandene Crista lateralis septi nasi im Bereiche des Jacobsonschen Organs findet man bei allen untersuchten Iguania. Diese Leiste ist bei *Polychrus* und *Chamaeleolis* ziemlich breit, bei *Phymaturus* und *Physignathus* zu einer schmalen Platte erweitert, die das Jacobsonsche Organ teilweise bedeckt (Abb.17, 22, 38, 45, 49). Es handelt sich hierbei wahrscheinlich um den Rest des Dachknorpels („roofing cartilage“ sensu Malan 1946). Dorsal liegt dieser Knorpelplatte das Septomaxillare auf, caudal verschmälert sie sich zu einer Leiste. Sie zieht bei *Phymaturus* nach dorsal und verschmilzt mit der ventralen Seite der Cupula nasi anterior (Abb.38). Eine nahezu vollständige knorpelige Bedeckung des Jacobsonschen Organs findet man bei *Sceloporus* und *Phrynosoma* (vgl. Malan 1946). Bei *Phrynosoma* schließt sich erst caudal des Jacobsonschen Organs das Septomaxillare an, während bei *Sceloporus* der Dachknorpel perforiert ist und vom Septomaxillare bedeckt wird (Malan 1946).

Das Septum nasi von *Corytophanes cristatus* ist vorne sehr flach und breit (Abb.40, 41). Sein Unterrand ist konkav gebogen. Diese Wölbung des Gaumens wird von der voluminösen Zunge ausgefüllt. Das Septum nasi wird caudal höher und schmaler. Hinter dem Processus praenasalis geht in gleicher Schnittebene sowohl die Cupula nasi anterior als auch die Lamina transversalis anterior nach lateral ab (Abb.40). Im hinteren Abschnitt des Jacobson'schen Organs besitzt das Septum nasi an seinem ventralen Rand eine laterale Leiste, die wahrscheinlich die mit dem Septum verschmolzene Cartilago paraseptalis darstellt. Diese verläuft caudal des Jacobson'schen Organs getrennt vom Septum nasi (Abb.41).

Das Septum nasi von *Uromastyx* weist gegenüber anderen Iguania einige Besonderheiten auf. Wie auch aus den Abbildungen von Lemire et al. (1970) ersichtlich ist, wird die im hinteren Bereich der Nasenkapsel befindliche Fenestra septi nasi in der Lateralansicht



Textfig.1: *Uromastyx acantinus* Transversalschnitt im Bereich der Concha nasalis. Cartilago paraseptalis mit Septum nasi verschmolzen. Umgezeichnet nach Lemire et al. (1970).

dadurch verdeckt, daß die Cartilago paraseptalis mit dem mittleren Teil des Septum nasi verbunden ist. So erscheint dieses im Querschnitt gegabelt, wobei der ventrale, stabförmige Teil des Septum nasi unterhalb der Fenestra septi nasi und zwischen diesen beiden herabhängenden Knorpelplatten liegt (s. Textfig. 1).

Tectum nasi

Das Dach der Nasenkapsel der Squamaten wird in einen vorderen Abschnitt, die Cupula nasi anterior und einen hinteren Abschnitt, die Cartilago parietotectalis untergliedert (Bellairs & Kamal 1981). Eine getrennte Anlage der beiden Strukturen ist in den bearbeiteten Formen und Stadien nicht zu beobachten.

Die Cupula nasi anterior von *Crotaphytus* ist eine nach lateral und ventral offene Knorpelschale, die die äußere Nasenöffnung und das Vestibulum nasi umgibt (Abb.1, 3). Der in einen Fortsatz auslaufende ventrale, äußere Rand der Cupula nasi wird als Processus alaris inferior bezeichnet (Abb.2). Der Processus alaris superior am dorsalen, äußeren Rand der Cupula nasi ist nur schwach ausgeprägt (Abb.1). Medial ist die Cupula mit dem dorsalen Rand des Septum nasi verbunden (Abb.32). Dort befindet sich das Foramen apicale, durch das der Ramus ethmoidalis medialis die Nasenkapsel verläßt (Abb.1). Ein kleiner Absatz in der Außenfläche der Nasenkapsel markiert die Grenze zwischen Cupula nasi und Cartilago parietotectalis. An der Innenseite dieses Absatzes befindet sich eine transversal ziehende Leiste, der die dorsale Schuppe des Septomaxillare von ventral angelagert ist. Ich bezeichne diese Leiste als Crista septomaxillaris (Abb.1, 34).

Die Cartilago parietotectalis von *Crotaphytus* ist eine breite, horizontale Knorpelplatte ohne Fenestrierung (Abb.1). An ihrem lateralen Rand ist sie nach ventral eingeschlagen. Sie unterlagert das Vestibulum nasi und grenzt hier an die Cartilago paranasalis. Sie ist mit dieser jedoch noch nicht verschmolzen, sondern durch die Fissura lateralis von dieser getrennt (Abb.33, 34, 35). Die Fissura lateralis ist im jüngeren Stadium (10,0 mm KL) mit Bindegewebe ausgefüllt und in älteren Stadien (11,8 mm, 13,0 mm KL) durch Verschmelzung der Knorpel-elemente geschlossen. Die Cartilago parietotectalis umgibt caudolateral kuppelförmig den caudalen Abschnitt des Vestibulum nasi und geht an ihrem hinteren Rand ventral in die Cartilago paranasalis über (Abb.1). Caudal, an der Grenze zum Planum antorbitale, befinden sich mehrere Foramina in der Cartilago parietotectalis (Abb.1, 37). Es ist sinnvoll, diese ebenfalls als Foramina olfactoria zu bezeichnen, da die Fila olfactoria nicht durch ein einheitliches Foramen in die Nasenkapsel eintreten, sondern die lateralen Anteile des Nerven durch zahlreiche Knorpellaminae getrennt werden. Dadurch entstehen mehrere Durchbrechungen in der Nasenkapsel.

Die Form der Cupula nasi anterior variiert innerhalb der Iguania nicht wesentlich. Es sollen im folgenden einige Besonderheiten, die nur bei wenigen Gattungen auftreten, dargelegt werden. Die Cupula nasi anterior von *Anolis* ist in frühen Entwicklungsstadien (5,2 mm KL) noch flach; ihr fehlen die Processus alares superior und inferior (Abb.24, 25). Die Cupula nimmt erst in der weiteren Entwicklung eine kuppelförmige Gestalt an. An ihrem dorsalen und ventralen Rand entstehen wenig prominente Processus alares superior und inferior. Die Cupula nasi anterior von *Chamaeleolis* läuft rostral in eine breite, flache Knorpelplatte aus, die dorsal des Praemaxillare liegt (Abb.23). Ich bezeichne sie als Processus rostralis cupulae nasi. Dieser ist in seinem rostralen Abschnitt perforiert und besitzt einen kurzen medialen Fortsatz (Abb.23). Eine Funktion läßt sich diesem ausgeprägten Fortsatz nicht zuschreiben.

Ein schmalere, ähnlich liegender rostraler Fortsatz ist auch bei einem Schlüpfling von *Lyriocephalus* zu finden. Dieser Fortsatz scheint bei diesem Exemplar auf beiden Körperseiten verknöchert zu sein. Nur auf der rechten Seite sind weitere Teile der Cupula nasi verknöchert. Diese bisher einmaligen Befunde einer Verknöcherung der Nasenkapsel lassen sich jedoch nicht interpretieren, da nur ein einziges Exemplar zur Verfügung stand und keine Schnittserie vorhanden ist. Nach Struktur und Färbung am Transparentpräparat handelt es sich nicht um verkalkten Knorpel.

Ramaswami (1946) stellt in den Abbildungen der Nasenkapsel von *Calotes versicolor* einen rostralen Fortsatz der Cupula nasi anterior dar, der sich in derselben Lage wie derjenige von *Lyriocephalus* befindet. Er bezeichnet diesen jedoch als Processus alaris inferior und den ‚echten‘ Processus alaris inferior als Processus alaris superior.

Im Vergleich zu anderen Iguania sind die Cupulae nasi anteriores von *Corytophanes*, *Phrynosoma*, *Phrynocephalus* und *Physignathus* groß und z.T. nach laterorostral divergierend (Abb.20, 31). Caudal der äußeren Nasenöffnung ist bei *Physignathus* am unteren Rand der Cupula nasi ein rundes, membranös verschlossenes Foramen zu finden, durch das keine Nerven oder Gefäße ziehen (Abb.27).

Ein großer Teil der Oberfläche der Cupula nasi anterior wird bei allen untersuchten Agamen von einem umfangreichen, äußeren, glatten Nasenmuskel (*M. nasalis exterus*) als Ursprungsfläche genutzt. Dieser Muskel zieht von der Cupula nasi anterior, dem Processus alaris superior und inferior und dem Gewebe, das die äußere Nasenöffnung umgibt, schräg nach caudoventral zum Periost des Maxillare und der ihm aufliegenden Haut (Abb.26). Bei *Pogona* ist dieser Nasenmuskel recht groß und nimmt zusätzlich als Ansatzfläche laterale Teile des Nasale in Anspruch. Durch Kontraktion des äußeren Nasenmuskels werden die Haut- und Knorpelstrukturen, die die äußere Nasenöffnung umgeben nach caudal und ventral verschoben, wodurch der Durchmesser der Nasenöffnung verkleinert wird. Zusätzlich verlaufen radiär angeordnete, glatte Muskelfasern (*M. radialis internus*) von der Innenseite der Cupula und von der äußeren Haut, die die Nasenöffnung umgibt, zum äußeren Epithel des Vestibulum nasi (Abb.53, 54). Eine Kontraktion dieser Fasern bewirkt eine Erweiterung der Nasenöffnung.

Der Processus alaris superior ist als wenig prominenter Fortsatz bei *Phymaturus*, *Liolaemus*, *Stenocercus*, *Oplurus*, *Basiliscus*, *Chamaeleolis* und *Anolis* ausgebildet (Abb.1, 3, 4, 28). Markanter ist dieser Fortsatz dagegen bei *Leiocephalus*, *Petrosaurus*, *Corytophanes*, *Physignathus* und *Pogona* (Abb.10, 20, 27, 30). Der Processus alaris superior fehlt *Tropidurus*, *Brachylophus* und *Basiliscus* in den untersuchten Stadien. Der Processus alaris inferior ist bei *Tropidurus*, *Leiocephalus*, *Petrosaurus*, *Chamaeleolis*, *Physignathus*, *Pogona* und *Uromastyx* lang, während er bei *Phymaturus*, *Stenocercus*, *Liolaemus*, *Oplurus* und *Anolis* nur schwach ausgeprägt ist (Abb.10, 19, 21, 22). Er fehlt *Brachylophus* und *Corytophanes* (Abb.15, 17). Zumindest beim Embryo von *Brachylophus* ist dies möglicherweise altersabhängig (vgl. *Anolis*).

Wie bei *Crotaphytus* umgibt die sehr breite Cartilago parietotectalis die hintere Schleife des S-förmig gewundenen Vestibulum nasi auch bei *Phymaturus*, *Oplurus*, *Liolaemus*, *Stenocercus* und *Uromastyx* (Abb.1, 4 bis 9). Caudolateral wird die Cartilago paranasalis von der Cartilago parietotectalis bei *Stenocercus* und *Phymaturus* ausgedehnter überlagert als bei den zuvor beschriebenen Arten (Abb.4, 8). Daher ist der von oben sichtbare Teil der Cartilago paranasalis nur sehr schmal.

Das Tectum nasi von *Brachylophus* und *Leiocephalus* ist im vorderen Bereich wesentlich schmaler als das der oben angeführten Arten, da das Vestibulum nasi nur schwach S-förmig gewunden ist. Es findet jedoch auch eine teilweise Unterlagerung des Vestibulum nasi durch die Cartilago parietotectalis hinter dem Septomaxillare statt (Abb.6). Diese Unterlagerung des Vestibulum nasi durch die Cartilago parietotectalis ist bei den verschiedenen Arten unterschiedlich ausgedehnt (vgl. Abb.4 bis 9). Demgegenüber ist die Cartilago parietotectalis derjenigen Formen ohne S-förmig gewundenes Vestibulum nasi relativ schmal; eine Unterlagerung des Vestibulum findet nicht statt (Abb.10, 11, 21).

Weitere Unterschiede betreffen hauptsächlich die Länge des Tectum nasi. Ein nur recht schmales und langes Tectum findet man bei *Petrosaurus*, *Tropidurus* und bei den untersuchten Vertretern der Polychridae (Abb.10, 21). Diese Formen weichen jedoch im inneren Bau der Nase wesentlich voneinander ab (s.u.). Im Gegensatz dazu sind die Nasenkapseln von *Corytophanes*, *Physignathus* und *Pogona* auffallend kurz. Daraus ergibt sich eine im Vergleich zu anderen Iguania eher quadratische Form des Tectum nasi (Abb.20, 31).

Die Crista septomaxillaris (s.o.) an der Innenseite des Tectum nasi findet man ebenso bei *Oplurus* und *Phymaturus* (Abb.3, 4). Bei *Uromastyx* sind zwei auffällige transversale Leisten an der Innenseite des Tectum nasi ausgebildet. Die vordere befindet sich hinter der Apertura nasalis externa; ich bezeichne sie als Crista anterior tecti nasi (Abb.7, 18). Diese Leiste ist durch Bindegewebe ventral mit dem Boden des Vestibulum nasi verbunden. Dadurch entsteht eine Scheidewand hinter der vorderen Schleife des Vestibulum nasi. Die hintere Leiste (Crista posterior tecti nasi) liegt weiter medial direkt hinter dem Septomaxillare und vor der Einmündung des Vestibulum nasi in das Cavum nasi (Abb.7). Diese Leiste ist lateral mit dem Boden des Vestibulum nasi verbunden. Sie ersetzt funktionell die dorsale Schuppe des Septomaxillare anderer Squamaten. Möglicherweise ist diese Leiste der Crista septomaxillaris gleichzusetzen. Da die Homologie nicht gesichert ist, wurde sie mit einem anderen Namen versehen.

Das Dach der Nasenkapsel wird in seinem mittleren Bereich bei *Phymaturus*, *Leiocephalus*, beim jüngeren Embryo von *Physignathus*, bei *Corytophanes* und *Basiliscus* von einer bei letzterem ovalen, sonst runden Fenestra superior nasi durchbrochen (Abb.11, 20, 31). Diese wird meist vollständig vom Nasale bedeckt. Bei dem zweiten untersuchten *Physignathus*-Embryo (12.0 mm KL, Schnittserie) sowie bei allen übrigen untersuchten Iguania fehlt die Fenestra superior nasi.

Verschieden ausgedehnt ist die Verbindung des Lateralrandes der Cartilago parietotectalis mit der Lamina transversalis anterior (Zona anularis) bzw. mit der Cartilago paranasalis. Dabei findet häufig nur eine Anlagerung der Knorpel Elemente und nicht eine Verschmelzung statt. Hierbei sind altersabhängige Unterschiede zu berücksichtigen. Als Fissura lateralis wird die Spalte zwischen Cartilago parietotectalis und Cartilago paranasalis bezeichnet. Diese Spalte kann rostral mit der Apertura nasalis externa verbunden sein. In solchen Fällen ist dann keine Zona anularis ausgebildet.

Die Fissura lateralis ist bei *Petrosaurus*, *Anolis*, *Chamaeleolis* und *Polychrus* ausgebildet, während sie bei *Liolaemus*, *Oplurus*, *Tropidurus*, *Physignathus* und *Pogona* teilweise verschlossen ist. An deren Stelle markiert eine tiefe Rinne die Grenze zwischen Cartilago parietotectalis und paranasalis (Abb.9, 10, 27, 28). Dabei ist der Verschluß dieser Spalte bei den älteren *Tropidurus*-Exemplaren ausgedehnter als bei den jüngeren.

Am Caudalende der Rinne oder der Fissur ist in der Cartilago parietotectalis ein rundes Foramen ausgebildet, durch das der Ausführgang der Glandula nasalis lateralis in die

Nasenkapsel eintritt (Foramen ductus glandulae nasalis lateralis. Abb.12. 21). Dieses Loch markiert zugleich das Caudalende des Vestibulum nasi. Bei *Petrosaurus*, *Anolis*, *Polychrus* und *Chamaeleolis* ist die Fissura lateralis caudal zu einem Fenster erweitert, in dem die Glandula nasalis lateralis liegt (Abb.10). Dieses Fenster liegt bei *Polychrus* im hinteren Teil der Nasenkapsel, da das Vestibulum nasi länger als dasjenige von *Anolis* und *Chamaeleolis* ist. Bei letzteren befindet es sich etwa in der Mitte der Nasenkapsel. Eine absteigende Knorpelspange der Cartilago parietotectalis trennt die erweiterte Fissura lateralis von der großen, caudal davon liegenden Fenestra lateralis ab.

Im Bereich der erweiterten Fissura lateralis ist bei *Petrosaurus* der Lateralrand der Cartilago parietotectalis nach ventral zu einem horizontalen Zipfel eingeschlagen, dem der caudolaterale Rand des Septomaxillare aufliegt (Abb.12). Rostral davon ist der Außenrand der Cartilago parietotectalis etwas verdickt und liegt der Cartilago paranasalis an. Caudal der Fissura lateralis besteht bei allen Iguania eine homokontinuierliche Verbindung der Cartilago parietotectalis mit der Cartilago paranasalis (z. B. Abb.10).

Wieder verschlossen wurde die Fissura lateralis während der Ontogenese bei *Phymaturus*, *Leiocephalus*, *Stenocercus*, *Brachylophus*, und *Uromastyx*. Nicht ausgebildet ist sie bei *Basiliscus* und *Corytophanes* (Abb.4 bis 8, 11, 31).

Das Foramen epiphaniale, der Austritt des Ramus ethmoidalis lateralis aus der Nasenkapsel, ist nicht bei allen Formen einwandfrei zu erkennen, da die Nervenverläufe nur anhand von Schnittserien festzustellen sind (siehe dazu Abb.1, 5, 6, 9–11, 21, 31).

Am Hinterrand der Nasenkapsel befinden sich, wie bei *Crotaphytus* auch bei *Pogona*, *Physignathus*, *Oplurus*, *Liolaemus* und *Tropidurus*, neben einem großen mehrere kleinere Foramina olfactoria in der Cartilago parietotectalis (Abb.1, 5, 9, 20, 21). Bei *Corytophanes* ist wenig rostral des großen, paarigen Foramen olfactorium ein kleines, separates Foramen für den Eintritt des Ramus ethmoidalis medialis in die Nasenkapsel zu finden (Abb.31). Das Foramen olfactorium von *Corytophanes*, *Pogona*, *Anolis* und *Basiliscus* ist paarig (Abb.8, 9, 11, 44). Die übrigen untersuchten Iguania besitzen ein nicht unterteiltes Foramen olfactorium (z. B. Abb.10, 37). Die zwei Paar Foramina olfactoria sind bei *Brachylophus* durch die kuppelförmige caudale Auswölbung der Cartilago parietotectalis in der Dorsalansicht verdeckt (Abb.6).

Paries nasi

Der Paries nasi der Squamaten ist als topographischer Begriff synonym mit der Cartilago paranasalis. Letztere ist rostral mit der Lamina transversalis anterior, caudal mit dem Planum antorbitale verbunden. Diese Kontaktstellen sind in frühen Ontogenesestadien durch nicht chondrifizierte Bereiche zu erkennen (Kamal & Abdeen 1972 bei *Acanthodactylus*; eigene Beobachtung bei *Anolis*). In der weiteren Ontogenese verschwinden diese Grenzen, weil die Knorpel Elemente vollständig miteinander verschmelzen. Die caudo-mediale Verbindung zur Cartilago parietotectalis ist bereits in frühen Ontogenesestadien homokontinuierlich (Skinner 1973, bei *Mabuaya*; eigene Beobachtung bei *Anolis*). Eine topographische Grenze bildet in älteren Stadien die Lage des Foramen epiphaniale, die Fissura lateralis und die Fenestra lateralis, sofern diese vorhanden sind.

Die Cartilago paranasalis von *Crotaphytus* unterlagert rostral als breite, leicht gewölbte Knorpelplatte das Vestibulum nasi (Abb.34, 35). Ihrem medialen Rand liegt im vorderen Bereich die laterale Seite des Septomaxillare auf. Die Cartilago paranasalis ist in Höhe des Hinterendes des Jacobsonschen Organs mit der Lamina transversalis anterior verbunden

(Abb.2). Die genaue Verschmelzungsfläche ist nicht festzustellen. Hinter der Einmündung des Vestibulum nasi in das Cavum nasi überdacht die Cartilago paranasalis den Choanengang (Abb.36). Dieser Bereich ist zu einer Mulde eingesenkt, der die Glandula nasalis lateralis aufliegt (Abb.1. 36). Medial davon ist ein nach ventral gerichteter Knorpelwulst zu finden, der nach caudal verläuft (Abb.2). In Lage und Bildungsmodus entsprechen Einsenkung der Nasenkapsel und Wulst einer reduzierten Concha nasalis (Abb.3). Dieser Wulst grenzt das Cavum nasi von dem lateroventral davon liegenden absteigenden Choanengang ab (Abb.36).

Der lateroocaudale Rand der Cartilago paranasalis geht caudal in den lateromedial abgeplatteten Processus maxillaris posterior über. Rostral davon ist eine lateral offene, flache Rinne zu finden, in der der Ductus nasolacimalis verläuft (Abb.1. 36). Das Hinterende des Processus maxillaris posterior reicht nicht über dasjenige der Nasenkapsel hinaus. Der Processus maxillaris anterior ist nur sehr kurz (Abb.3). Caudomedial ist die Cartilago paranasalis mit dem Planum antorbitale verbunden (Abb.2).

Die Cartilago paranasalis entsteht bei *Anolis* am caudolateralen Rand der Cartilago parietotectalis, wächst als schmaler Streifen nach ventral aus und ist in allen untersuchten Entwicklungsstadien mit dieser kontinuierlich verbunden. Die Cartilago paranasalis bedeckt bei *Anolis* und *Chamaeleolis* das Cavum nasi lateral und ist rostral recht schmal. Sie grenzt medial an die Fissura lateralis, caudal an die Fenestra lateralis (Abb.23). Die Fenestra lateralis ist bereits im vorknorpeligen Stadium von *Anolis* ausgebildet und daher offensichtlich nicht durch Resorption von Knorpel entstanden (Abb.24. 25). Sie ist auch beim untersuchten Schlüpfling von *Chamaeleolis* vorhanden, fehlt aber *Polychrus* und allen übrigen untersuchten Iguania. Caudolateral und unterhalb der Fenestra lateralis ist die Cartilago paranasalis trogförmig. In dieser Rinne zieht der Ductus nasolacimalis nach rostral (Abb.52).

Die Form und Lage der Cartilago paranasalis ist abhängig von der Form des Vestibulum nasi und der Größe des Cavum nasi. Die Verhältnisse sind bei denjenigen Arten, bei denen das Vestibulum nasi S-förmig gewunden und keine Concha nasalis mit Cavum conchale ausgebildet ist, sehr ähnlich denen bei *Crotaphytus*. So beschränkt sich der rostrale, von oben sichtbare Teil der Cartilago paranasalis bei *Phymaturus*, *Liolaemus*, *Stenocercus* und *Oplurus* auf einen schmalen Bereich lateral des Vestibulum nasi. Sie ist medial mit der Ventralkante der Cartilago parietotectalis verbunden und unterlagert das Vestibulum nasi teilweise (Abb.4. 5, 8, 9, 19, 22). Es ist bei den untersuchten Arten nicht immer eindeutig festzustellen, ob die Cartilago paranasalis oder die Cartilago parietotectalis das Vestibulum nasi unterlagert, da diese Strukturen miteinander verschmelzen und nicht überall eine Schnittserie oder unterschiedliche Entwicklungsstadien zur Verfügung standen, um die genauen Verbindungspunkte feststellen zu können. Bei *Phymaturus* und *Iguana* (nach Malan 1946) bildet die Cartilago paranasalis mit der dorsal liegenden Cartilago parietotectalis teilweise einen doppelten Boden für das Vestibulum nasi (Abb.39).

Im Gegensatz zu Formen, die ein S-förmig gewundenes Vestibulum nasi haben, ist bei Arten mit gestrecktem Vestibulum nasi (z. B. *Petrosaurus*, *Tropidurus*, *Polychrus*, Abb.10, 21) der rostrale Anteil der Cartilago paranasalis breiter und stärker gewölbt. Bei *Corytophanes* und *Basiliscus* ist die Nasenkapsel insgesamt recht kurz und die kuppelförmige Cartilago paranasalis ist durch eine Rinne oder flache Mulde weniger deutlich von der Cartilago parietotectalis getrennt (Abb.11, 31). Am Ventralrand dieser Einsenkung befindet sich eine flache Leiste, die als reduzierte Concha nasalis anzusehen ist. Die

Glandula nasalis lateralis liegt dieser auf (Abb.42, 43). Rostral ist der Außenrand der Cartilago paranasalis bei *Basiliscus* durch einen schmalen Knorpelstreifen mit der Lamina transversalis anterior verbunden, der lateral durch eine Fissur vom medial liegenden Teil der Cartilago paranasalis getrennt ist (Abb.11, 13). *Petrosaurus*, *Anolis*, und *Chamaeleolis* fehlen Reste einer Concha nasalis völlig.

Insgesamt größer ist die Cartilago paranasalis bei Formen, bei denen eine Concha nasalis mit Cavum conchale ausgebildet ist (*Brachylophus*, *Leiocephalus*, *Physignathus*, *Pogona*). So umgibt die Cartilago paranasalis bei diesen Arten als transversal liegende Knorpelschale den lateralen Recessus des Cavum nasi. Ihr Vorderrand ist zu einer tiefen Concha nasalis eingefaltet, die frei in das Cavum nasi hängt (Abb.6, 20).

Das Cavum conchale wird von der Glandula nasalis lateralis ausgefüllt (Abb.55). Der laterale Rand der Cartilago paranasalis bildet eine ventral offene Rinne, in der der Ductus nasolacrimalis verläuft. Der Boden des Aditus conchae wird bei *Brachylophus*, *Leiocephalus* und *Uromastyx* von der caudalen Fortsetzung derjenigen Knorpelplatte gebildet, die das Vestibulum nasi unterlagert (Abb.6, 7). Rostrolateral der Concha nasalis ist diese Knorpelplatte bei *Brachylophus* und *Leiocephalus* perforiert. *Uromastyx* besitzt eine sehr tiefe Concha. Hier ist der Boden des Aditus conchae an seinem lateralen Rand leicht nach dorsal gewölbt und steigt caudal sehr steil nach dorsal auf (Abb.7).

Die Cartilago paranasalis bildet caudal eine schmale, transversale Kuppel, die ventral und caudal in das Planum antorbitale übergeht. Am mediocaudalen Rand dieser Kuppel, rostral des Abgangs der Commissura sphenethmoidalis, ist eine kleine Ausbuchtung zu finden (Abb.7). Die große Glandula nasalis lateralis füllt diese tiefe Mulde vollständig aus (vgl. Lemire et al. 1970, Textfig.1). Diese tiefe Einfaltung der Nasenkapsel ist als Concha nasalis anzusehen. Frost & Etheridge (1989) gaben jedoch an, daß die Concha nasalis bei *Uromastyx* fehle. Diese Auffassung steht jedoch auch im Gegensatz zu früheren Beschreibungen (Gegenbaur 1873, Lemire et al. 1970).

Physignathus und *Pogona* haben eine schmalere, aber weiter in das Cavum nasi nach caudal einhängende Concha nasalis (Abb.20). Dorsolateral der Concha ist die Cartilago paranasalis bei *Pogona* und *Physignathus* ausgehöhlt. Diese Höhle wird vom Recessus lateralis (= extraconchalis) des Cavum nasi ausgefüllt (Abb.55).

Neben der zu einem flachen Wulst reduzierten Concha nasalis sind bei einigen Arten zusätzlich dazu noch einige Leisten und Fortsätze an der Innenseite der Cartilago paranasalis erwähnenswert. Bei *Phymaturus* liegt lateral und etwas caudal der reduzierten Concha ein weiterer kurzer nach ventral gerichteter Fortsatz zwischen ‚Winkeltasche‘ (sensu Beecker 1903) und lateralem Recessus des Choanenganges (Abb.22). *Stenocercus* besitzt im rechten Winkel zu einer longitudinalen Leiste am Medialrand der Cartilago paranasalis (reduzierter Concha) eine flache Leiste am Unterrand der Cartilago paranasalis, die lateral mit dem Processus maxillaris verbunden ist. Ich nenne sie Crista transversalis paranasalis (Abb.8). Bei *Petrosaurus* hängt eine longitudinale Leiste (Crista longitudinalis paranasalis), die eine ventral offene Rinne am Außenrand der Cartilago paranasalis medial begrenzt, an der Ventralseite der Nasenkapsel herab (Abb.10, 12). In dieser Rinne führt der Ductus nasolacrimalis nach rostral.

Alle untersuchten Arten, mit Ausnahme von *Phrynocephalus*, besitzen einen Processus maxillaris anterior; dieser ist jedoch meist nur ziemlich kurz. Bei *Leiocephalus*, *Oplurus* und *Brachylophus* ist er dagegen recht lang (Abb.6, 28, 29). Der Processus maxillaris posterior ist bei *Crotaphytus*, *Stenocercus*, *Liolaemus*, *Phymaturus*, *Anolis* und *Phrynocephalus* kurz, bei *Leiocephalus*, *Oplurus*, *Brachylophus*, *Basiliscus*, *Corytophanes*, *Phy-*

signathus, *Pogona*, *Petrosaurus*, *Polychrus*, *Chamaeleolis* und *Uromastyx* lang und reicht in den lateroventralen Teil der Orbita (vgl. Abb.3–5, 8 mit 6, 7, 10, 28). Er grenzt ventral und lateral an das Maxillare, medial an das Palatinum.

In Höhe des Hinterrandes der Nasenkapsel, in der caudalen Verlängerung des Processus maxillaris anterior, ist bei *Phymaturus* ein isoliertes Knorpelstück zu finden, das einen Teil des Processus maxillaris posterior darstellt (Abb.4). Der Processus maxillaris posterior konnte in keinem untersuchten Stadium von *Tropidurus* festgestellt werden. Dieser Processus spielt vermutlich in der Verankerung der Nasenkapsel im Oberkiefer eine Rolle.

Planum antorbitale

Die von Gaupp (1900) eingeführte Bezeichnung ‚Planum antorbitale‘ wird hier als Synonym zur ‚Lamina orbitonasalis‘ (De Beer 1937) verwendet.

Das Planum antorbitale von *Crotaphytus* hat die Form einer caudal abgeflachten, dreieckigen Kuppel, deren längste Seite ventral liegt. Es schließt die Nasenkapsel caudal ab und umgibt das Cavum antorbitale caudal und ventral. Medial grenzt das Planum antorbitale – ventral der Foramina olfactoria – in einem schmalen Bereich an das Septum nasi, ist mit diesem jedoch nicht verbunden (Abb.2). Dorsal besteht eine Verbindung zur Cartilago parietotectalis. Deren Grenze wird durch den Abgang der Commissura sphenethmoidalis definiert (Abb.1).

Die Ventralansicht zeigt die breite Ausdehnung des Planum antorbitale in mediolateraler Richtung, wobei es medial mit der Cartilago paraseptalis verbunden ist (Abb.2). In der caudalen Verlängerung der Cartilago paraseptalis findet man einen kurzen Fortsatz am Planum antorbitale (Processus laminalis, Abb.2 = ‚laminal process‘ sensu Ramaswami 1946). Lateral davon, etwa in der Mitte des Planum antorbitale, ist ein kurzer nach rostral gerichteter Knorpelfortsatz zu finden (Abb.2). Dieser Fortsatz wird als ‚Processus rostralis plani antorbitalis‘ als neue Bezeichnung eingeführt. Das Planum antorbitale grenzt lateral an die Cartilago paranasalis und den Processus maxillaris (Abb.2, 3).

Das Planum antorbitale der untersuchten Arten unterscheidet sich mit wenigen Ausnahmen in ihrer Form nur gering. Infolge des relativ großen Cavum antorbitale bildet das Planum antorbitale von *Phymaturus*, *Brachylophus*, *Tropidurus*, *Phrynocephalus*, *Physignathus* und *Pogona* eine deutliche Kuppel (Abb.4, 6, 14, 16). Bei *Phrynocephalus* ist durch die Einmündung des Vestibulum nasi in das Cavum antorbitale das Planum antorbitale stark nach ventral ausgedehnt, wodurch auch das Foramen olfactorium verlagert ist. So sind mehrere periphere Foramina olfactoria an der ventrocaudalen Seite der Nasenkapsel zu finden.

Eine flache Knorpelplatte ist das Planum antorbitale von *Anolis*, *Chamaeleolis* und *Polychrus*. Dies steht im Zusammenhang mit der Reduktion des Cavum antorbitale bei diesen Formen. Diese Reduktion wiederum ist wahrscheinlich bedingt durch die Verkleinerung der Fläche des olfaktorischen Epithels (Saint Girons 1975, Gabe & Saint Girons 1976). Zudem hat die Vergrößerung der Augen und deren Platzbedarf Einfluß auf die caudale Ausdehnung des Planum antorbitale. Beides scheint mit der arborikolen Lebensweise dieser Arten korreliert zu sein.

Außerdem ist bei *Anolis* und *Chamaeleolis* die Verbindung mit der Cartilago paranasalis wegen der großen Fenestra lateralis nur sehr kurz (Abb.23). Der ventrale Anteil des Planum antorbitale ist bei *Physignathus*, *Pogona* und *Uromastyx* im Gegensatz zu den nicht-acrodonten Iguania nur sehr schmal (Abb.16, 18).

Die mediale Verbindung des Planum antorbitale mit der Cartilago paraseptalis ist bei zahlreichen Iguania vorhanden. Bei *Oplurus* und *Polychrus* besteht jedoch nur ein caudaler Rest der Cartilago paraseptalis am Planum antorbitale (Processus paraseptalis posterior, Abb.19). *Tropidurus*, *Anolis* und *Chamaeleolis* fehlt auch dieser Fortsatz (Abb.14, 23).

Den Processus rostralis am Planum antorbitale findet man bei allen untersuchten Leguanen mit Ausnahme von *Basiliscus*. Innerhalb der Acrodonta ist dieser bei *Pogona* und *Phrynocephalus* vorhanden. Besonders groß – in der Ventralansicht dreieckig und die Choane medial begrenzend – ist dieser Fortsatz bei *Brachylophus*, *Petrosaurus*, *Tropidurus*, *Leiocephalus*, *Stenocercus* und *Chamaeleolis* ausgebildet (Abb.12, 14, 23, 17). Er trennt hier als dreieckige Platte das Cavum nasi vom ventral liegenden absteigenden Choanengang und begrenzt zusätzlich die äußere Choane; er wird teilweise vom Palatinum unterlagert (Abb.17, 23).

Die rostrale Verbindung dieses Fortsatzes mit der Lamina transversalis anterior besteht nur innerhalb der Phrynosomatidae. Und zwar bei *Petrosaurus* und adulten *Phrynosoma* durch straffes Bindegewebe, während sie bei *Sceloporus* und juvenilen *Phrynosoma* verkorpelt ist (vgl. Malan 1946). Dieser Knorpelstreifen liegt zwischen Cartilago paraseptalis und Cartilago ectochoanalis und stützt die mediale Choanenfalte. Diese Verbindung wurde von Malan (1946) als ‚lateral paraseptal cartilage‘ bezeichnet.

Der kurze, caudale Fortsatz am Planum antorbitale (Processus laminalis, ‚laminal process‘ sensu Ramaswami 1946) in der gedachten Verlängerung der Cartilago paraseptalis ist wie bei *Crotaphytus* auch bei *Liolaemus*, *Stenocercus*, *Oplurus* und *Basiliscus* ausgebildet (Abb.5, 8, 9, 11, 13).

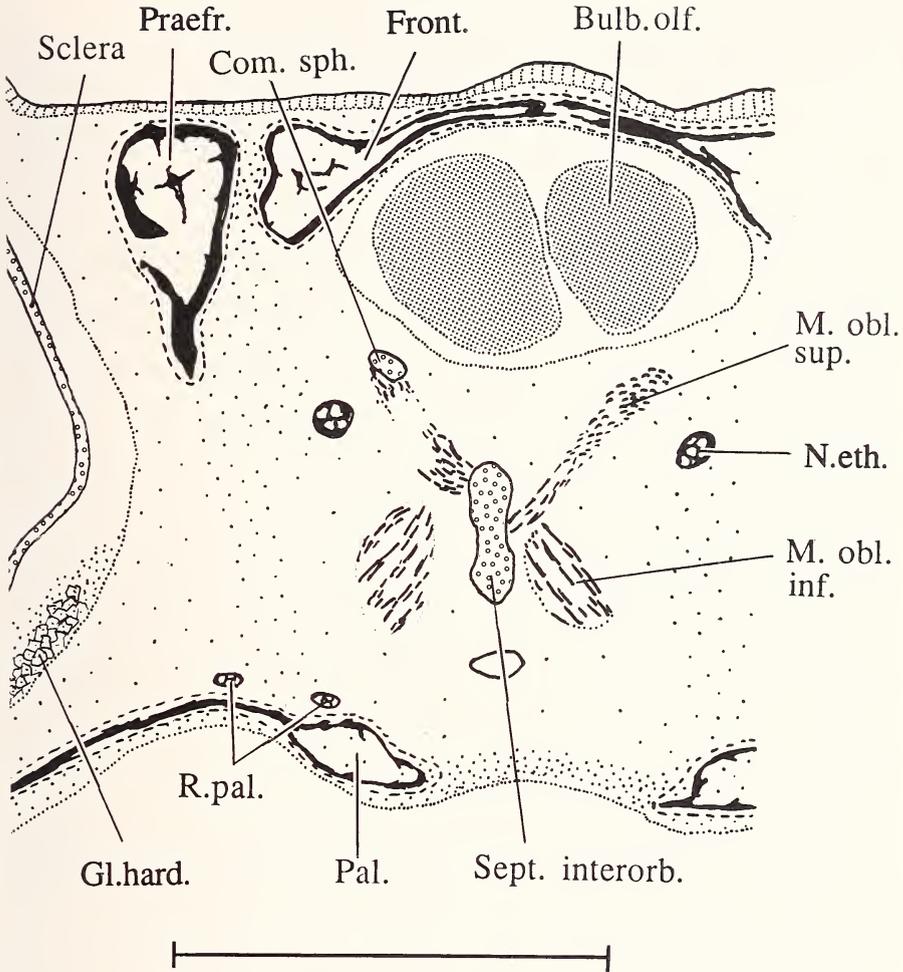
Commissura sphenethmoidalis

Die Commissura sphenethmoidalis ist aus dem vorderen Orbitalknorpel entstanden (Kamal 1969). Da sie jedoch enge Beziehungen zur Ethmoidalregion hat, soll sie hier beschrieben werden. Sie verbindet bei Squamaten als dünne Spange das Dach der Nasenkapsel mit dem Septum interorbitale oder dem Planum supraseptale (Bellairs & Kamal 1981).

Die recht kurze Commissura sphenethmoidalis des jüngeren Stadiums von *Crotaphytus* (10,0 mm KL) ist dagegen nicht frei, sondern mit dem dorsalen Rand des Planum antorbitale verschmolzen (Abb.1, 3). In einem älteren Exemplar von *Crotaphytus* erreicht die Commissura sphenethmoidalis in einem bogenförmigen Verlauf den vorderen, dorsalen Rand des Septum interorbitale.

Bei allen untersuchten Iguania mit Ausnahme von *Anolis* und *Chamaeleolis* ist die Commissura sphenethmoidalis mit dem Septum interorbitale verbunden (z. B. Abb.7–11). Bei *Phymaturus* ist caudal der Verbindungsstelle mit dem Septum interorbitale eine laterale Leiste an dessen Dorsalrand ausgebildet, die nach caudal bis zum Planum supraseptale reicht. Sie stellt wahrscheinlich die mit dem Septum interorbitale verschmolzene Commissura sphenethmoidalis dar.

Die Commissura sphenethmoidalis geht bei *Brachylophus*, im Gegensatz zu den oben beschriebenen Arten, nahezu rechtwinklig von der Nasenkapsel ab und ist mit dem Dorsalrand des Septum interorbitale verbunden (Abb.6). Dieser Verlauf steht im Zusammenhang mit der weiter caudal ausgedehnten Nasenkapsel.



Textfig.2: *Anolis lineatopus* KL 6,5 mm, Schnitt 3-3-3. Transversalschnitt im Bereich des Bulbus olfactorius. Caudalende der Commissura sphenethmoidalis als Ansatz der schrägen Augenmuskeln. Maßstab 0,5 mm

In allen untersuchten Entwicklungsstadien von *Anolis* sowie bei *Chamaeleolis* konnte nur ein kurzer Fortsatz am Hinterrand der Nasenkapsel beobachtet werden, der keinen Kontakt mit dem Septum interorbitale hat (Abb.25). An dieser, als reduzierte Commissura sphenethmoidalis zu interpretierende Struktur, setzen nur bei *Anolis* einige Fasern des M. obliquus superior an (Textfig. 2).

Solum nasi

Zum Solum nasi werden in dieser Arbeit nur diejenigen Strukturen gerechnet, die unmittelbar den Boden der Nasenkapsel aufbauen (Gaupp 1900). Ich folge in der Nomenklatur Malan (1946) und bezeichne als Lamina transversalis anterior nur die ventral liegende, dem Jacobsonschen Organ benachbarte Struktur, die weiter caudal und dorsal liegende, den Boden des Vestibulum nasi bildende Knorpelplatte dagegen als Cartilago paranasalis (s.o.).

Das Solum nasi von *Crotaphytus* besteht aus einer Lamina transversalis anterior und einer Cartilago paraseptalis. Die Lamina transversalis anterior ist rostral mit dem Ventralrand des Septum nasi verbunden. An dieser Verbindungsstelle ist ein kurzer nach caudal gerichteter Fortsatz ausgebildet, der jedoch in älteren Stadien fehlt (Abb.2). Die Lamina transversalis anterior hat die Form einer schmalen Platte, die vorne horizontal, weiter hinten schräg liegt und ansteigt (Abb.2, 3). An ihrem medioventralen Rand ist ein Knorpelwulst ausgebildet, der von lateral als Concha in das Jacobsonsche Organ hineinreicht (Abb.32). Der dorsale Rand der Lamina transversalis anterior ist verbreitert und dient als Auflagefläche für das Septomaxillare (Abb.33). Ihr caudales Ende ist vor der Verbindung mit der Cartilago paranasalis ausgehöhlt. Dieser Hohlraum wird durch einen blind endenden Recessus des Ductus nasolacrimalis ausgefüllt (Abb.33). Der caudolaterale, dorsale Rand der Lamina transversalis anterior ist mit der Cartilago paranasalis verbunden. In Höhe der Aushöhlung stellt ein schmaler Knorpelstab medial die Verbindung der Lamina transversalis anterior mit der Cartilago paraseptalis her (Abb.2). Wegen seiner Lage hinter dem Jacobsonschen Organ wird dieser Knorpelstab ‚Commissura vomeronasalis posterior‘ bezeichnet und als neuer Terminus eingeführt. Dieser Commissur liegt die ventrale Schuppe des Septomaxillare dorsal an (A, B in Abb.3). Ein kurzer, caudaler Fortsatz der Lamina transversalis anterior liegt lateral des rostralen Endes der Choanenrinne und stellt wahrscheinlich den Rest der Cartilago ectochoanalis dar (Abb.2, 3).

Die Cartilago paraseptalis ist rostral mit der Lamina transversalis anterior verbunden und erstreckt sich vorne als schräg stehende Knorpellamelle, weiter caudal als Knorpelstab – dicht dem Septum nasi anliegend, von diesem aber getrennt – nach caudal (Abb.2, 3, 32, 35). Im rostralen Bereich grenzt die Cartilago paraseptalis medial an das Jacobsonsche Organ und bildet dessen Seitenwand (Abb.32, 33). Caudal ist sie mit dem Planum ant-orbitale verbunden (Abb.2). Die Cartilago paraseptalis wird in ihrer gesamten Länge von Vomer und Palatinum unterlagert.

Die Lamina transversalis anterior entsteht bei *Anolis* am Ventralrand des Septum nasi rostral der Anlage des Jacobsonschen Organs (Abb.25). Sie wächst im Laufe der Ontogenese nach laterocaudal aus und begrenzt beim Schlüpfling als relativ schmale Knorpelplatte das Jacobsonsche Organ rostral und lateral (Abb.49). Bei *Chamaeleolis* wird das Organ noch zusätzlich durch eine vertikale, leicht gewölbte Knorpelplatte medial begrenzt, die das Septomaxillare dorsal aufliegt. Diese Platte ist caudal mit der Lamina transversalis anterior und mit der breiten Cartilago ectochoanalis verbunden (Abb.23).

Die Lamina transversalis anterior von *Liolaemus*, *Stenocercus*, *Leiocephalus*, *Petrosaurus*, *Basiliscus* und *Tropidurus* ist rostral recht breit; bei letzterem in der Ventralansicht dreieckig (Abb.12, 13, 14). Bei *Physignathus* und *Pogona* ist sie an ihrer Verbindung mit dem Septum nasi stark verdickt, ausgehöhlt und unterlagert das Jacobsonsche Organ in seinem rostralen Bereich. Diese kleine Höhle wird vom rostralen Teil des Jacobsonschen

Organs ausgefüllt. Bei *Anolis* findet man ebenfalls eine ähnliche Aushöhlung, jedoch reicht das kleine Jacobsonsche Organ nicht in diese hinein (Abb.48). Im Unterschied zu *Physignathus* wird das Jacobsonsche Organ bei *Pogona* in seinem caudalen Abschnitt, in dem Bereich, in dem das Septomaxillare fehlt, von einem nach medial gerichteten Fortsatz der Lamina transversalis anterior bedeckt. Diese schmale Knorpelplatte ist medial mit der Cartilago paraseptalis verbunden und wird vom Nervus vomeronasalis durchbohrt.

Die Lamina transversalis anterior bildet bei *Uromastyx* lateral, rostral und caudal eine Kapsel für das Jacobsonsche Organ (Abb.18, vgl. Lemire et al. 1970). Der Caudalrand der Lamina transversalis anterior von *Phymaturus* und *Physignathus* ist ebenso wie bei *Crotaphytus* ausgehöhlt und wird von einem blind endenden Recessus des Ductus nasolacrimalis ausgefüllt.

Die Verhältnisse sehen bei *Corytophanes* etwas anders aus, da ein Septomaxillare fehlt. Die Lamina transversalis anterior von *Corytophanes* ist unmittelbar hinter dem Processus praenasalis sowohl mit dem Ventralrand des Septum nasi als auch dorsal mit der Cupula nasi anterior verbunden (Abb.40). Dadurch entsteht ein kleiner Hohlraum, der vom rostralen Abschnitt des Jacobsonschen Organs ausgefüllt wird. Das Jacobsonsche Organ wird daher von der Lamina transversalis anterior bedeckt. Dies erinnert stark an die Verhältnisse bei *Bradypodion* (Chamaeleonidae), wo das Septomaxillare ebenso fehlt (Malan 1946). Die Lamina transversalis anterior trennt das medial liegende Jacobsonsche Organ vom dorsolateral liegenden Vestibulum nasi (Abb.40). Der ventral herabhängende Teil der Lamina transversalis anterior ist etwas verdickt und endet frei (Abb.15). Dieser Fortsatz liegt ventral des Choanenganges und medial der Choanenrinne; ihm liegt der laterale Rand des Vomer ventral an (Abb.41).

Die Lamina transversalis anterior grenzt bei *Basiliscus* und *Petrosaurus* caudolateral als gerade, bei *Tropidurus* als vorgewölbte Platte an das Jacobsonsche Organ (Abb.12, 13, 14). Im caudalen Bereich dieser Platte befindet sich bei *Basiliscus* eine kurze Fissur, in der der in eine Spitze ausgezogene caudolaterale Teil des Septomaxillare liegt (Abb.13). Dahinter ist die Lamina transversalis anterior durch einen dünnen Knorpelstreifen, der dorsomedial der Zahnreihe des Maxillare liegt, mit der Cartilago paranasalis verbunden.

Die als Concha des Jacobsonschen Organs (Gaupp 1900) bezeichnete Vorwölbung der Lamina transversalis anterior ist bei den untersuchten Arten in z.T. sehr unterschiedlicher Weise ausgebildet. Die meisten Arten besitzen eine wulstförmige Concha, die von laterorostral nach caudodorsal aufsteigt (z. B. *Polychrus*, *Basiliscus*, *Brachylophus*, *Petrosaurus*, *Phymaturus*, *Liolaemus*, *Leiocephalus*, *Stenocercus* und *Tropidurus* Abb.12–14, 17, 22). Bei *Uromastyx* liegt die Concha am mediorostralen Rand der Lamina transversalis anterior (Abb.18). *Polychrus* hat eine nur sehr kleine Concha, während diese bei *Anolis* und *Chamaeleolis* fehlt. Die Concha ragt bei *Pogona*, ähnlich wie bei *Crotaphytus* von lateral in das Organ hinein. Zapfenförmig ist die Concha dagegen bei *Oplurus*, *Corytophanes* und *Physignathus* (Abb.15, 16, 19). Bei letzterem liegt diese kleine Vorwölbung am laterocaudalen Rand der Lamina transversalis anterior (Abb.16).

Bei zahlreichen untersuchten Iguania (*Phymaturus*, *Liolaemus*, *Stenocercus*, *Leiocephalus*, *Petrosaurus*, *Oplurus*, *Brachylophus*, *Pogona*, *Uromastyx*) ist eine Commissura vomeronasalis posterior ausgebildet (Abb.5, 12, 17, 18, 22). Diese Commissur wird vom lateralen Rand des Vomer unterlagert und ist bei *Oplurus* unterbrochen (Abb.19). Bei *Phrynocephalus* besteht nur ein medialer Fortsatz der Lamina transversalis anterior ohne Verbindung zur Cartilago paraseptalis, da diese fehlt.

Der Commissura vomeronasalis posterior liegt bei den oben genannten Arten, mit Ausnahme von *Petrosaurus*, die ventrale Schuppe (lower horizontal squame, sensu Malan 1946) des Septomaxillare dorsal auf. Dieser ventrale Teil des Septomaxillare ist bei *Leiocephalus* in zwei Spitzen ausgezogen, die nicht wie bei den meisten untersuchten Iguania dorsal, sondern ventral an die caudale Verbindung der Lamina transversalis anterior mit der Cartilago paraseptalis angelagert sind. Die Commissura vomeronasalis posterior trägt bei *Brachylophus*, *Leiocephalus* und *Petrosaurus* caudal einen dünnen Fortsatz (Abb.12, 17). Dieser ist bei *Petrosaurus* durch straffes Bindegewebe mit dem Processus rostralis plani antorbitalis verbunden und stützt die mediale Choanenfalte.

Eine Besonderheit stellt bei *Oplurus* ein mit der Lamina transversalis anterior verbundener, nach rostromedial gerichteter, dünner Knorpelstab dar, der ventral des Jacobsonschen Organs liegt (s. * in Abb.19). Ein derartiger Fortsatz wurde bisher bei keinem anderen Squamaten beschrieben.

Ein Bereich, in dem der Nasensack allseitig von Knorpel umgeben ist, wurde von Gaupp (1900) bei *Lacerta* als Zona anularis bezeichnet. Auf die hier verwendete Nomenklatur bezogen, ist das also eine Stelle, an der die Lamina transversalis anterior lateral mit der Cartilago parietotectalis verbunden ist. In jüngeren Stadien ist meist nur eine Anlagerung dieser beiden Knorpel Elemente zu beobachten; die Verschmelzung erfolgt erst in der späteren Ontogenese. Eine Zona anularis ist bei *Crotaphytus*, *Phymaturus*, *Stenocercus*, *Liolaemus*, *Leiocephalus*, *Brachylophus*, *Basiliscus* und *Pogona* ausgebildet (Abb.29).

Die Cartilago paraseptalis ist bei den meisten untersuchten Arten vorhanden. Ventral wird sie vom Vomer und Palatinum bedeckt. Sie ist unmittelbar hinter dem Jacobsonschen Organ bei *Basiliscus* bzw. im Bereich der lateralen Verbindung mit der Lamina transversalis anterior bei *Petrosaurus*, *Crotaphytus*, *Stenocercus*, *Liolaemus* und *Leiocephalus* deutlich verbreitert und bei letzterem an dieser Stelle perforiert. Bei *Polychrus* und *Oplurus* findet man die Cartilago paraseptalis nur im Bereich des Jacobsonschen Organs (Processus paraseptalis anterior). Dieser Processus trägt bei *Oplurus* an seinem caudalen Ende einen kurzen lateralen Fortsatz, der jedoch nicht mit der Lamina transversalis anterior verbunden ist (Abb.19). Ein rostral gerichteter, dünner Fortsatz am medialen Rand des Planum antorbitale stellt bei *Oplurus* das caudale Rudiment der Cartilago paraseptalis dar (Processus paraseptalis posterior, Abb.19). Die Cartilago paraseptalis von *Uromastyx* ist etwa auf halber Länge der Nasenkapsel mit dem mittleren Teil des Septum nasi verschmolzen (vgl. Lemire et al. 1970, Textfig. 1.). Caudal geht dieses Verschmelzungsprodukt nahtlos in das Planum antorbitale über. Lemire et al. (1970) bezeichneten diese Knorpelplatte in ihrer Gesamtheit als Planum antorbitale. Es erscheint mir jedoch wahrscheinlicher, daß der rostrale und ventrale Teil die Cartilago paraseptalis darstellt.

Die Cartilago paraseptalis konnte dagegen in keinem untersuchten Exemplar von *Tropidurus*, *Anolis*, *Chamaeleolis* und *Phrynocephalus* beobachtet werden.

Die Cartilago ectochoanalis der meisten Iguania (*Phymaturus*, *Liolaemus*, *Stenocercus*, *Leiocephalus*, *Oplurus*, *Corytophanes*, *Petrosaurus*, *Phrynocephalus* und *Physignathus*) ist als kurzer caudolateraler Fortsatz der Lamina transversalis anterior zu erkennen und liegt lateral der Choanenrinne (Abb.2, 12, 15, 16). Als kurze und schräg stehende Knorpelplatte unterlagert sie auf kurzer Strecke bei *Pogona*, *Uromastyx* und *Polychrus* den rostralen Abschnitt der Choanenrinne. Sie reicht caudal bis an das Rostralende der äußeren Choane (sensu Born 1879).

Die Cartilago ectochoanalis entsteht bei *Anolis* getrennt von der Anlage der Lamina transversalis anterior. Sie verknorpelt später als diese und verbindet sich dann rostral mit der Lamina transversalis anterior. In älteren Stadien von *Anolis* und *Chamaeleolis* unterlagert die Cartilago ectochoanalis als breite Platte die Choanenrinne und reicht caudal bis zur äußeren Choane (Abb.51, 52). Bei *Chamaeleolis* und adulten *Anolis* wird dabei der Spalt zwischen Maxillare und Vomer bzw. Palatinum vollständig von dieser Knorpelstruktur verschlossen. Außerdem ist bei *Chamaeleolis* die Lateralkante dieser Knorpelplatte nach dorsal aufgebogen (Abb.23). Bei *Anolis* ist der mediale Rand der Cartilago ectochoanalis wenig caudal der Verbindung mit der Lamina transversalis anterior im Querschnitt gegabelt. In der so gebildeten Rinne verläuft der rostrale Teil der Choanenrinne (Abb.50).

Die Cartilago ectochoanalis fehlt *Basiliscus* und *Brachylophus* in den untersuchten Stadien.

Bulbus und Nervus olfactorius, Nervus ethmoidalis

Der Eintritt der Riechnerven in die Nasenkapsel wird als Foramen olfactorium bezeichnet. Dieses kann auch bei den Squamaten in ein Foramen olfactorium advehens und evehens untergliedert werden. Das Foramen olfactorium evehens wird von der Commissura sphenethmoidalis, der Oberkante des Septum nasi und dem Hinterrand der Cartilago parietotectalis begrenzt (De Beer 1937); die N. olfactorius und vomeronasalis ziehen durch diese Öffnung aus dem Cavum cranii.

Als Foramen olfactorium advehens wird die weiter rostral gelegene Öffnung in der Cartilago parietotectalis und dem Planum antorbitale bezeichnet (Bellairs & Kamal 1981). Durch diese Öffnung ziehen die Fila olfactoria, der N. vomeronasalis und bei den meisten Arten der Ramus ethmoidalis medialis (N.V 1) in die Nasenkapsel. Der zwischen beiden „Foramina“ liegende, gedachte Raum wird als Cavum orbitonasale bezeichnet (De Beer 1937). Die Fissura orbitonasalis ist die Spalte unterhalb der Commissura sphenethmoidalis (Gaupp 1900). Das Foramen olfactorium evehens wird bei den Squamata nicht von Knorpelstrukturen umschlossen; daher unterbleibt in der Beschreibung diese Unterscheidung.

Der unterschiedliche Verlauf und Eintritt des N. ethmoidalis in die Nasenkapsel kann nur bei denjenigen Arten beschrieben werden, bei denen eine Schnittserie vorliegt (*Crotaphytus*, *Phymaturus*, *Anolis*, *Corytophanes*, *Physignathus*, *Pogona*). Die Verhältnisse bei *Uromastix* wurden teilweise nach den Untersuchungen von Lemire et al. (1970) ergänzt.

Der paarige Bulbus olfactorius von *Crotaphytus* liegt am Hinterrand der Nasenkapsel dorsal der Commissura sphenethmoidalis. Die medial liegenden, dickeren Nervenbündel beider Bulbi ziehen nach ventral und treten durch ein scheinbar unpaares, medial liegendes Foramen olfactorium in die Nasenkapsel ein (Abb.1). Dieses ist deswegen nicht unterteilt, weil in diesem Bereich durch die Ausbildung der Fenestra septi nasi der die Foramina trennende, dorsale Teil des Septum nasi reduziert ist. Nach Eintritt in die Nasenkapsel verzweigt sich der N. olfactorius beiderseits in mehrere Nervenäste, die von medial zum olfaktorischen Epithel des Cavum nasi proprium ziehen. Weitere Äste des N. olfactorius verlaufen lateral des Hauptnervenbündels nach ventral und treten durch mehrere kleinere Foramina in der Cartilago parietotectalis in das Cavum antorbitale ein (Abb.37).

Der N. ethmoidalis (N.V1) zieht bei *Crotaphytus* zwischen Commissura sphenethmoidalis und Hinterende der Nasenkapsel (durch die Fissura orbitonasalis) und teilt sich caudal

des Foramen olfactorium (innerhalb des Cavum orbitonasale) in seine beiden Äste (Abb.1). Der Ramus ethmoidalis lateralis tritt unterhalb des Abgangs der Commissura sphenethmoidalis in die Nasenkapsel ein und zieht ein kurzes Stück ventral der Cartilago parietotectalis nach rostral. Er verläßt die Nasenkapsel durch das Foramen epiphaniale im Bereich des Caudalendes der reduzierten Concha nasalis und innerviert die Hautregion über der Glandula nasalis lateralis (Abb.1). Der Ramus ethmoidalis medialis tritt zusammen mit einem lateralen Ast der Fila olfactoria durch ein kleines Foramen olfactorium in die Nasenkapsel ein und zieht ventral der Cartilago parietotectalis und lateral des Septum nasi nach rostral. Er verläßt die Nasenkapsel zum Teil durch das Foramen apicale (Abb.1).

Die Bulbi olfactorii von *Crotaphytus*, *Pogona* und *Physignathus* sind im Vergleich zu denjenigen von *Anolis* ziemlich groß (vgl. Textfig.2 mit Abb.37). Auch ist der N. vomeronasalis bei *Anolis* wesentlich dünner als bei den anderen untersuchten Iguania (vgl. Abb.50, 34, 41).

Der N. ethmoidalis (V 1) teilt sich wie bei *Crotaphytus* auch bei *Corytophanes* und *Physignathus* innerhalb des Cavum orbitonasale in seine beiden Äste. Bei *Corytophanes* zweigt noch lateral der Commissura sphenethmoidalis ein kleiner Nervenast nach lateral ab, der unterhalb des Praefrontale endet. Der N. ethmoidalis verläuft dann ein Stück in einer Knorpelrinne am Dach der Nasenkapsel, bevor der Ramus lateralis abzweigt (Abb.55). Bei allen untersuchten Arten und Entwicklungsstadien von *Anolis* sowie bei *Phymaturus* teilt sich der N. ethmoidalis dagegen lateral der Commissura sphenethmoidalis in seine beiden Rami.

Der N. ethmoidalis hat bei dem untersuchten Exemplar von *Pogona* einen davon abweichenden und einen auf beiden Kopfseiten verschiedenen Verlauf. Er tritt unterhalb des Abgangs der Commissura sphenethmoidalis durch ein Foramen in die Nasenkapsel ein. Der Nerv teilt sich jedoch nur auf der linken Kopfseite innerhalb der Nasenkapsel in den Ramus lateralis und medialis. Ersterer tritt durch das Foramen epiphaniale, letzterer durch das Foramen apicale aus. Auf der rechten Seite dagegen verläuft der N. ethmoidalis nur kurz intrakapsulär und verläßt die Nasenkapsel alsbald durch ein separates Foramen. Er teilt sich erst in Höhe des Aditus conchae in seine beiden Äste; der Ramus medialis tritt medial der Concha nasalis durch ein Foramen in der Cartilago parietotectalis in die Nasenkapsel ein und verläßt diese durch das Foramen apicale. Der Ramus lateralis zieht extrakapsulär zur Glandula nasalis lateralis.

Bei *Phymaturus*, *Physignathus*, *Pogona* und *Uromastix* (nach Lemire et al. 1970) hat der Ramus ethmoidalis lateralis einen extrakapsulären Verlauf, es ist kein Foramen epiphaniale ausgebildet. Der Verlauf des Ramus ethmoidalis lateralis variiert innerhalb der untersuchten Arten und Entwicklungsstadien von *Anolis*. Bei *Anolis lineatopus* sowie bei den Stadien 1, 2, 4 und 5 von *Anolis marmoratus* hat der Ramus ethmoidalis einen extrakapsulären Verlauf und zieht zwischen Cartilago parietotectalis und Frontale zur Fissura lateralis und der Glandula nasalis lateralis. In den Stadien 3, 6 und 7 von *Anolis marmoratus* sowie bei *Corytophanes* verläuft der Nerv intrakapsulär und verläßt die Nasenkapsel durch das Foramen epiphaniale. Bei *Pogona* und *Physignathus* ziehen Teile des Ramus lateralis durch den Aditus conchae zur Glandula nasalis lateralis. Während dünne Nervenfasern, die mit dem Ramus lateralis assoziiert sind, nur bei *Pogona* extrakapsulär nach rostral ziehen und den äußeren Nasenmuskel innervieren, wird dieser glatte Muskel bei *Physignathus* von Fasern, die intrakapsulär den Ramus ethmoidalis medialis begleiten, innerviert. Diese Fasern sind wahrscheinlich visceralen Ursprungs; ihr weiterer,

caudaler Verlauf konnte jedoch nicht verfolgt werden. Daher bleibt ihre Zuordnung zu bestimmten Hirnnerven ungeklärt.

Der Ramus ethmoidalis medialis tritt wie bei *Crotaphytus* auch bei *Phymaturus*, *Physignathus*, *Anolis* und *Uromastyx* (nach Lemire et al. 1970) zusammen mit den Fila olfactoria durch das Foramen olfactorium in die Nasenkapsel ein, zieht wie bei den meisten Squamaten lateral des Septum nasi nach rostral und verläßt diese durch das Foramen apicale. Dieser Nerv tritt dagegen bei *Corytophanes* rostral des Foramen olfactorium durch ein kleines, separates Foramen (For. R. ethm. med. Abb.31) in der Cartilago parietotectalis in die Nasenkapsel ein.

Der Ramus ethmoidalis medialis von *Physignathus* verläuft nach der Abzweigung des lateralen Astes ein Stück innerhalb eines Knorpelkanals der Cartilago parietotectalis nach rostral und tritt dann durch ein separates Foramen in die Nasenkapsel ein (Abb.55). Während nach nur kurzem Verlauf innerhalb der Nasenkapsel der gesamte Nervenast auf der linken Seite extrakapsulär weiterzieht, verlassen auf der rechten Seite nur dünne, viscerele Nervenfasern, die den äußeren Nasenmuskel innervieren, die Nasenkapsel. Der dickere Teil des Ramus ethmoidalis medialis verläßt dagegen auf der rechten Seite durch das Foramen apicale die Nasenkapsel. Auf der linken Seite fehlt das Foramen apicale.

Der variierende Verlauf des Nervus ethmoidalis selbst bei einem Individuum ist auf eine zeitlich unterschiedliche Verknochenbildung der Nasenkapsel zurückzuführen. Daher läßt sich dieser Nervenverlauf wie auch die Ausbildung des Foramen epiphaniale phylogenetisch nicht interpretieren.

Nasenhöhle

Vestibulum nasi

In der Nomenklatur der epithelialen Nase verwende ich die von Born (1879) und Beecker (1903) eingeführten Termini. Die meisten dieser Bezeichnungen wurden auch in anderen neueren Arbeiten verwendet (Parsons 1970, Gabe & Saint Girons 1976, s. Synonymenliste).

Das Vestibulum nasi der Squamaten ist jener Teil des Nasensackes, der die äußere Nasenöffnung mit dem Cavum nasi proprium verbindet (Parsons 1970). Das Vestibulum nasi hat einen geringeren Durchmesser als das Cavum nasi und ist mit keratinisiertem Plattenepithel ausgekleidet. In sein hinteres Ende mündet der Ausführungsgang der Glandula nasalis lateralis ein. Diese Stelle wird definitionsgemäß neben dem sich erweiternden Durchmesser als der Übergang des Vestibulum nasi in das Cavum nasi proprium bezeichnet.

Sie fällt jedoch nicht immer genau mit der Epithelgrenze von Plattenepithel zu sensorischem Säulenepithel zusammen (Eckart 1922). In einigen Fällen ist der rostrale Teil des Cavum nasi mit respiratorischem Epithel ausgekleidet. Das Gewebe zwischen knorpeliger Nasenkapsel und Epithel des Vestibulum nasi besteht bei den meisten Squamaten aus lockerem Propriagewebe, Blutlakunen und teilweise auch glatten Muskelfasern (s.u.). Es hat daher die Funktion eines Schwellgewebes (Stebbins 1948).

Im folgenden werden die Detailstrukturen des Nasensackes derjenigen Formen beschrieben, von denen Schnittserien vorliegen. Bei den übrigen Arten ist nur die Form des Vestibulum und dessen Einmündung in das Cavum nasi proprium festzustellen.

Das Vestibulum nasi von *Crotaphytus* zeigt einen runden Querschnitt. Es ist im jüngeren Stadium vollständig mit epithelialeem Füllgewebe ausgefüllt und mit keratinisiertem

Plattenepithel ausgekleidet. Das Vestibulum nasi verläuft bis zur Einmündung in das Cavum nasi proprium S-förmig (Abb.1). Es zieht von der lateral liegenden äußeren Nasenöffnung zunächst nach medial, dann über dem Septomaxillare nach caudolateral (Abb.32, 33, 34). Von dieser Stelle steigt das Vestibulum leicht an und öffnet sich von lateral in das Cavum nasi. In diesem Bereich mündet der Ausführgang der Glandula nasalis lateralis von caudal in das Vestibulum ein (Abb.1). Hier geht das Plattenepithel in olfaktorisches Epithel über (Abb.35). Die hintere Schleife des Vestibulum wird von der Cartilago paranasalis unterlagert und von der Cartilago parietotectalis bedeckt (Abb.1, 35).

Bei allen untersuchten Iguania ist das Vestibulum nasi in seinem gesamten Verlauf mit keratinisiertem Plattenepithel ausgekleidet und von einer dicken Schicht lockeren Bindegewebes umgeben, das von zahlreichen Blutlakunen durchsetzt ist. Durch Auffüllen der Lakunen kommt es zu einer Druckerhöhung und einem Anschwellen des Gewebes; dies führt zu einer Verengung des proximalen Abschnitts des Vestibulum nasi (Bruner 1907). Neben der Schwellbarkeit der Wand, die den Durchmesser des Vestibulum nasi verkleinert, spielt möglicherweise auch die Thermoregulation durch das Netzwerk aus Blutgefäßen, welches das Vestibulum nasi umgibt, eine Rolle (Lemire et al. 1970).

Zusätzlich zu den Blutlakunen sind bei *Anolis*, *Physignathus*, *Pogona* und *Uromastyx* radiär angeordnete Muskelfasern zu finden (M. radialis internus), die vom keratinisierten Epithel des Vestibulum nasi zur Innenseite der Cupula nasi ziehen (Lemire et al. 1970; eigene Beobachtungen, Abb.54). Bei den untersuchten Phrynosomatiden (*Petrosaurus*, *Phrynosoma*, *Sceloporus*) befindet sich am ventrocaudalen Rand der äußeren Nasenöffnung ein umfangreicher, aus Blutlakunen und glatter, radiär angeordneter Muskulatur bestehender Gewebekomplex. Die Muskulatur wirkt dabei antagonistisch zum Schwellgewebe. Dieser als ‚Nasenklappe‘ (‚nasal valve‘ sensu Stebbins 1948) bezeichnete Gewebekomplex ist auch bei allen übrigen untersuchten Phrynosomatiden vorhanden.

Die ‚Nasenklappe‘ hat die Aufgabe, die äußere Nasenöffnung teilweise oder vollständig zu verschließen. Dies stellt möglicherweise einerseits eine Anpassung an eine grabende Lebensweise in lockerem Substrat dar, andererseits verringert der Verschluss der äußeren Nasenöffnung in trocken-heißen Gebieten die Verdunstung (Stebbins 1948). Nach Angabe von Frost & Etheridge (1989), aber im Gegensatz zu meinen Befunden, soll die ‚nasal valve‘ bei *Petrosaurus* fehlen.

Wie bei *Crotaphytus* ist das Vestibulum nasi von *Liolaemus*, *Stenocercus*, *Phymaturus*, *Oplurus* und *Uromastyx* stark S-förmig gewunden; es mündet von lateral in das Cavum nasi ein (Abb.1, 4, 5, 7–9). Die beiden Schleifen des Vestibulum nasi von *Uromastyx* werden durch zwei vertikale Knorpelleisten am Dach der Nasenkapsel voneinander getrennt. Diese als Crista anterior und posterior tecti nasi bezeichneten Leisten sind bindegewebig mit dem Boden des Vestibulum verbunden (Abb.7). Bei *Stenocercus* und *Phymaturus* überlagert das Vestibulum nasi den lateralen Teil des Cavum nasi ausgedehnter als bei den oben beschriebenen Arten (vgl. Abb.4, 8).

Das Vestibulum nasi von *Brachylophus* und *Leiocephalus* ist kürzer als dasjenige der oben beschriebenen Arten. Es ist leicht S-förmig gewunden und mündet von laterodorsal in das Cavum nasi ein (Abb.6).

Im Gegensatz dazu ist das Vestibulum nasi von *Corytophanes*, *Basiliscus*, *Anolis*, *Chamaeleolis*, *Physignathus* und *Pogona* nicht gewunden. Es verläuft bei *Corytophanes* von der lateral liegenden äußeren Nasenöffnung erst nach mediocaudal und wird in seinem vorderen Teil dorsal von der Cupula nasi anterior, medial von der Lamina transversalis

anterior und ventral vom Maxillare begrenzt (Abb.40, 41). Es zieht dann laterodorsal des Jacobsonschen Organs ohne sich zu biegen nach caudal und geht hinter dem Caudalende der Lamina transversalis anterior von dorsorostral in das Cavum nasi über. An dieser Stelle mündet der Ausführgang der Glandula nasalis lateralis von lateral in das Vestibulum nasi ein (Abb.42).

Das Vestibulum nasi von *Basiliscus* geht in Höhe des Hinterendes der Fenestra superior nasi von rostral in das Cavum nasi über (Abb.11). Das Vestibulum nasi zieht bei *Anolis*, *Polychrus* und *Chamaeleolis* von der lateral liegenden Nasenöffnung nach medial und dann parallel des Septum nasi ohne Biegung nach caudal. Das keratinisierte Epithel des Vestibulum nasi reicht bei *Anolis* und *Chamaeleolis* bis in Höhe des Hinterendes des Jacobsonschen Organ, während es bei *Polychrus* weiter nach caudal ausgedehnt ist (Abb.50).

Anolis und *Chamaeleolis* haben ein kürzeres Vestibulum, das etwas weniger als die Hälfte der Gesamtlänge der Nasenkapsel einnimmt, während sich dasjenige von *Polychrus* über mehr als zwei Drittel der Länge erstreckt. Der Übergang des Vestibulum in das Cavum nasi erfolgt bei allen drei Arten von rostral. Das Vestibulum nasi ist bei *Petrosaurus* – wie bei allen untersuchten Phrynosomatiden – stark verlängert und mündet von dorsal in das Cavum antorbitale ein (Malan 1946, Stebbins 1948, eigene Beobachtung).

Die äußere Nasenöffnung zeigt bei *Phrynosoma*, *Phrynocephalus* und *Trapelus* nicht nach lateral, sondern nach dorsocaudal, bei letzterem nach dorsolateral. Bei *Phrynosoma* und *Phrynocephalus* mündet das Vestibulum nasi von dorsal in das Cavum antorbitale ein, und es hat bei letzterem einen U-förmigen Verlauf. Die nach caudal gerichtete und verschließbare Nasenöffnung bietet möglicherweise einen Schutz vor eindringenden Partikeln beim Graben in lockerem Substrat.

Die epitheliale Nase eines adulten *Lophognathus longirostris* ist von Gabe & Saint Girons (1976) beschrieben worden. Die Nase des Embryos von *Physignathus cocincinus* weicht von dieser Beschreibung nur in wenigen Punkten ab. Die äußere Nasenöffnung liegt lateral und wird bei *Physignathus*, *Pogona* und *Uromastyx* caudal von einem äußeren Nasenmuskel (glatte Muskulatur) umgeben (Abb.26). Das Vestibulum nasi erstreckt sich bei *Pogona* von der äußeren Nasenöffnung erst nach rostromedial, bildet einen kurzen rostralen Recessus und verläuft dann als mediolateral abgeplatteter Gang ohne Biegung nach caudal.

Ähnliche Verhältnisse liegen beim adulten *Lophognathus longirostris* vor (Gabe & Saint Girons 1976), während beim untersuchten Embryo von *Physignathus cocincinus* kein rostraler Recessus des Vestibulum ausgeprägt ist. Hier zieht das Vestibulum nasi von der äußeren Nasenöffnung leicht gekrümmt nach ventromedial und caudal (Abb.53, 54). Der laterale Teil des Vestibulum nasi ist im Querschnitt wesentlich dicker als der mediale Abschnitt, der teilweise mit respiratorischem Epithel ausgekleidet ist. Das Vestibulum nasi mündet bei *Pogona* hinter dem Jacobsonschen Organ von rostrorodorsal, bei *Physignathus* dagegen von ventrolateral in die mediale Seite des Cavum nasi proprium ein. An dieser Stelle mündet der Ausführgang der Glandula nasalis lateralis von lateral in das Vestibulum nasi ein.

Cavum nasi proprium

Das Cavum nasi proprium der Squamaten wird in verschiedene Abschnitte untergliedert: ventral des mit olfaktorischem Epithel ausgestatteten eigentlichen Cavum nasi liegt der mit respiratorischem Epithel ausgekleidete horizontale Schenkel des Choanenganges.

Dieser öffnet sich über den absteigenden Choanengang in die Mundhöhle (Abb.55). Der Übergang zwischen horizontalem und absteigendem Choanengang wird als innere Choane (sensu Born 1879 = *Apertura choanalis interna*) bezeichnet. Die Öffnung des absteigenden Choanenganges in die Mundhöhle ist die ‚äußere Choane‘ (sensu Born 1879 = *Apertura choanalis externa*). Beide anatomische Termini führe ich neu ein. Der hinter der inneren Choane liegende Teil des Cavum nasi ist das Cavum antorbitale, das meist mit olfaktorischem Epithel ausgekleidet ist (Beecker 1903). Liegen innere und äußere Choane nicht in einer Ebene, so wird der nach caudal verlängerte, absteigende Choanengang als ‚*Ductus nasopharyngeus*‘ bezeichnet (Parsons 1970).

Das Cavum nasi von *Crotaphytus* hat die Form eines mediolateral abgeplatteten Sackes, der rostral unter der dorsalen Schuppe des Septomaxillare liegt und sich caudal bis an das hintere Ende des Planum antorbitale erstreckt (Abb.1, 2). Der caudale, hinter der inneren Choane liegende Abschnitt wird als Cavum antorbitale bezeichnet (Abb.2, 37). Im rostralen Bereich geht das Cavum nasi ventrolateral in den Choanengang über und erstreckt sich als blind endender Recessus unter die *Cartilago paranasalis* und das *Vestibulum nasi*; er endet in Höhe des Jacobsonschen Organs (Abb.34). Diese als *Recessus rostralis cavi nasi* bezeichnete Aussackung ist im älteren Stadium von *Crotaphytus* relativ größer als im jüngeren.

Olfaktorisches Epithel befindet sich im rostralen Bereich des Cavum nasi an dessen dorsaler und medialer Seite. Im hinteren Teil, caudal der Einmündung des *Vestibulum*, ist auch an der lateralen Seite olfaktorisches Epithel entlang der reduzierten *Concha nasalis* zu finden (Abb.35, 36). Der Choanengang ist mit respiratorischem Epithel ausgekleidet. Er ist im Bereich der inneren Choane und dahinter ventral mit der Choanenrinne verbunden (Abb.34, 35). Rostral davon ist der Choanengang jedoch von der Choanenrinne durch Bindegewebe getrennt.

Der caudale Abschnitt des absteigenden Choanenganges ist zur Mundhöhle hin nur spaltförmig geöffnet; die erweiterte Öffnung (*Apertura choanalis externa*) liegt weit hinter der inneren Choane (Abb.2, 36, 37). Er kann daher als funktioneller *Ductus nasopharyngeus* oder besser ‚*Canalis nasopharyngeus*‘ (‘*Sillon nasopharyngé*‘ sensu Gabe & Saint Girons 1976) bezeichnet werden.

Die äußere Choane, die breite Öffnung des *Ductus nasopharyngeus* in die Mundhöhle, erstreckt sich über das Ende der Nasenkapsel in die Orbitalregion als flache Rinne fort (Abb.2); diese geht caudal in die mediale, unpaare Interorbitalrinne über. Der ventrale Abschluß dieser Rinne durch die Zunge stellt die Funktion des *Ductus nasopharyngeus* als Verbindungsweg der Nase mit dem Rachen sicher. Es wird dadurch ein Atemkanal von der Mundhöhle abgetrennt (vgl. Göppert 1903).

Bei allen untersuchten *Iguania* konnte ein rostraler Recessus des Cavum nasi festgestellt werden, der rostral der Einmündung des *Vestibulum nasi* in das Cavum nasi liegt. Er befindet sich dabei ventral des *Vestibulum nasi* bzw. des *Septomaxillare* und ist mit respiratorischem Epithel ausgekleidet (Abb.34, 39, 41). Der rostrale Recessus ist nach Angaben von Lemire et al. (1970) bei *Uromastix* mit einer großen Anzahl von Schleimzellen ausgestattet. Bei *Phymaturus* geht der rostrale Recessus caudal in einen lateralen Recessus des Choanenganges bzw. des Cavum nasi über, der lateral der reduzierten *Concha* liegt und caudal mit dem Cavum antorbitale kommuniziert. Vorne ist der laterale Recessus mit respiratorischem Epithel, hinten mit olfaktorischem Epithel ausgekleidet.

Bei *Phymaturus* und *Corytophanes* ist sowohl eine laterale Aussackung des Choanenganges (*Rec. lat. ductus choanalis*, Abb.42) als auch eine laterale Aussackung der

Choanenrinne (Winkeltasche sensu Beecker 1903) vorhanden. Letzterer Recessus ist bei *Uromastyx* mit einer hohen Anzahl an Schleimzellen ausgestattet und scheint daher wichtig für den Transport von gelösten Stoffen in der Choanenrinne zu sein (Lemire et al. 1970).

Das Cavum nasi von *Stenocercus*, *Oplurus* und *Liolaemus* reicht rostral bis unter die dorsale Schuppe des Septomaxillare und ist in rostrocaudaler Richtung schlauchförmig. Bei *Petrosaurus* besitzt es eine transversale Lage; es liegt im hinteren Teil der Nasenkapsel, lateral und ventral des Vestibulum nasi. Die innere Choane befindet sich im hinteren Abschnitt der Nasenkapsel und wird medial vom breiten Processus rostralis des Planum antorbitale begrenzt, der gleichzeitig das Cavum nasi unterlagert und dieses vom absteigenden Choanengang trennt. Der rostrale Recessus des Cavum nasi liegt lateral der Fissura lateralis (Abb.10). Sehr ähnliche Verhältnisse findet man bei *Sceloporus*; hier erstreckt sich der rostrale Recessus des Cavum nasi bis in Höhe des Jacobsonschen Organs (Malan 1946).

Das Cavum nasi proprium von *Corytophanes* hat rostral einen zylindrischen Querschnitt, während es caudal dorsoventral abgeplattet ist. In Höhe der Einmündung des Vestibulum in das Cavum nasi geht letzteres ventrolateral in den Choanengang über. Dieser öffnet sich in gleicher Transversalebene ventral durch die Apertura choanalis externa in die Mundhöhle (Abb.42). Die Öffnung zwischen Cavum nasi und Choanengang endet caudal etwa in Höhe des Hinterrandes der reduzierten Concha. Caudal davon schließt sich dem Cavum nasi das Cavum antorbitale an. Das Cavum antorbitale ist infolge der weit rostral gelegenen inneren Choane relativ groß (Abb.44). Olfaktorisches Epithel befindet sich an der dorsalen, medialen und teilweise auch an der ventralen Wand des Cavum nasi und Cavum antorbitale. Die zu einem flachen Knorpelwulst reduzierte Concha nasalis ist an ihrer medialen Seite mit olfaktorischem Epithel bedeckt (Abb.43).

Dem Cavum nasi der untersuchten Polyehridae fehlen Reste der Concha nasalis. Das Cavum nasi hat bei dem älteren Embryo von *Anolis* die Form eines geraden, dorsoventral abgeplatteten Rohres (Abb.51). In seinem caudalen Abschnitt besteht lateral über den absteigenden Choanengang die Verbindung zur Mundhöhle (Abb.52). Die Apertura choanalis interna und externa liegen etwa in gleicher Transversalebene, aber im hinteren Teil der Nasenkapsel. Ein lateraler Recessus des Cavum nasi und ein kurzes Cavum antorbitale ohne olfaktorisches Epithel sind nur bei dem 5,2 mm KL Embryo von *Anolis marmoratus* ausgebildet, dem Schlüpfling fehlen diese Aussackungen (Abb.46, 47). Dies ist auf die Ausdehnung des Cavum nasi und der Caudalverlagerung der Choane während der Ontogenese zurückzuführen. Die dorsale und mediale Seite des Cavum nasi sind mit olfaktorischem Epithel und Bowmanschen Drüsen ausgestattet, während seine lateroventrale Seite mit respiratorischem Epithel ausgekleidet ist. Das Cavum nasi dehnt sich bei *Polychrus* weiter nach lateral aus als bei *Anolis* und *Chamaeleolis*.

Kompliziertere Verhältnisse findet man bei *Physignathus* und *Pogona*, da hier eine Concha nasalis mit Cavum conchale ausgebildet ist. Das Cavum nasi proprium ist rostral schlauchförmig, und der rostrale Recessus erstreckt sich über die Einmündung des Vestibulum nasi nach rostral in die Cupula nasi anterior. Der Epithelschlauch des Cavum nasi ist dorsal, medial und laterodorsal mit olfaktorischem Epithel ausgekleidet. Sein ventraler Teil besitzt respiratorisches Epithel. Hinter dem Jacobsonschen Organ ist die laterodorsale Wand des Cavum nasi nach ventral eingewölbt. Diese Einsenkung nimmt nach caudal an Tiefe zu und wird zu einer freien, mit einem Cavum conchale ausgestatteten Concha nasalis (Abb.55). Das Cavum nasi ist unterhalb der Concha über den

horizontalen und absteigenden Schenkel des Choanenganges mit der Mundhöhle verbunden (Abb.55). Dorsolateral der Concha befindet sich der rostral blind endende Recessus lateralis (Rec. extraconchalis, Abb.55) des Cavum nasi, der hinter der Concha medial mit dem Cavum nasi und ventral mit dem Choanengang kommuniziert.

Der Recessus lateralis ist mit respiratorischem Epithel ausgekleidet, während die Oberfläche der Concha nasalis mit olfaktorischem Epithel bedeckt ist (Abb.55). Im caudalen Bereich der Nase wird das Cavum nasi lateroventral durch Bindegewebe vom absteigenden Choanengang abgetrennt, wodurch die innere Choane geschlossen wird. Der sich caudal anschließende Raum, das Cavum antorbitale, ist an seiner medialen und dorsalen Seite mit olfaktorischem Epithel ausgekleidet. Der absteigende Choanengang zieht als medial offene Rinne nach caudal und kann als Canalis nasopharyngeus bezeichnet werden. Im Gegensatz zu *Physignathus* ist der absteigende Choanengang bei *Pogona* nicht spaltförmig zur Mundhöhle geöffnet, sondern zieht von dieser getrennt nach caudal; es ist also bei *Pogona* ein kurzer, ventral geschlossener Ductus nasopharyngeus ausgebildet. Dieser wird vom dorsal liegenden Cavum nasi durch eine aufsteigende Flanke des Palatinum getrennt. Rostral des Ductus nasopharyngeus trennt diese Knochenflanke den Ductus nasolacimalis vom Choanengang.

Das recht kleine Cavum nasi von *Uromastyx* stellt einen kurzen mediolateral abgeplatteten Schlauch dar. Dieser läuft rostral in einen Recessus aus, der vor der Verbindung des Vestibulum mit dem Cavum nasi und dorsal des Septomaxillare liegt. Hinter der Einmündung des Vestibulum in das Cavum nasi wird letzteres lateral von der großen Concha nasalis mit ihrem Cavum conchale begrenzt (Textfig. 1). Ein Recessus lateralis (extraconchaler Recessus) ist nicht ausgebildet. Das Cavum nasi geht sowohl ventral als auch hinter der Concha lateral in den Choanengang über, der sich über die Apertura choanalis externa in die Mundhöhle öffnet (vgl. Lemire et al. 1970). Diese wird in ihrem rostralen Abschnitt von einer häutigen Choanenfalte (Ruga choanalis) seitlich eingeeengt (Abb.18).

Die Apertura choanalis externa reicht bei *Polychrus*, *Corytophanes* und *Uromastyx* relativ weit nach rostral. Sie wird bei letzterem lateral von einer breiten schleimhäutigen Choanenfalte begrenzt und eingeeengt (Abb.18). Es ist jedoch bei *Uromastyx*, wie bei allen Squamaten, im Gegensatz zur Angabe von Parsons (1970), ein kurzer, knorpeliger sekundärer Gaumen ausgebildet (vgl. Lemire et al. 1970). Die Apertura choanalis externa liegt bei den meisten übrigen Iguania weiter hinten als bei den oben genannten Gattungen. Sie wird knöchern medial vom Palatinum, caudal und lateral vom Maxillare begrenzt. Ein Ductus nasopharyngeus (sensu lato) ist nur bei *Crotaphytus*, *Physignathus* und *Pogona* ausgebildet (s.o.). Bei *Chamaeleolis* ist die Choane sehr kurz, da sie lateral und rostral von einer häutigen Choanenfalte begrenzt wird (Abb.23). Unmittelbar dorsal dieser befindet sich der breite Processus rostralis des Planum antorbitale, der den absteigenden Choanengang vom Cavum nasi in der Horizontalen trennt (Abb.23).

Choanenrinne

Bisher gibt es keine wissenschaftlichen Terminus für die von Beecker (1903) eingeführte Bezeichnung ‚Choanenrinne‘. Meist wird in englischer Literatur die Übersetzung ‚choanal groove‘ verwendet. Diese wohl abgrenzbare Struktur sollte einen anatomischen Namen erhalten, da es sich, dort wo sie auftritt, um eine homologe Bildung handelt. Ich führe daher ‚Canalis choanalis‘ als neuen Begriff ein.

Die Choanenrinne der Squamaten entsteht in der frühen Ontogenese durch Verwachsen des Vomerpolsters und der Oberkiefermassen (sensu Fuchs 1908) im Bereich hinter dem

Jacobsonschen Organ. Diese Verwachsung geschieht jedoch nicht bündig mit dem Munddach, sondern in einem höherem Niveau. Dadurch wird die dorsal liegende Nasenhöhle von der ventral davon liegenden Choanenrinne abgetrennt (Fuchs 1908, Bellairs & Boyd 1950). Ontogenetisch ist die Choanenrinne daher Teil des Nasensackes und nicht der Mundhöhle.

Die Choanenrinne von *Crotaphytus* verläuft als schmaler, ventraler Spalt im Gaumen von der äußeren Choane nach rostral bis zur Einmündung des Ductus organi vomeronasalis (Abb.2). Definitionsgemäß endet die Choanenrinne caudal mit der dorsalen Einmündung des absteigenden Choanenganges (Fuchs 1908, Bellairs & Boyd 1950, Abb.35). Demnach ist auch die Choanenrinne von *Crotaphytus*, wie die der meisten Iguania, nur sehr kurz. Jedoch ist die Öffnung in die Mundhöhle nur spaltförmig und die eigentliche Choane liegt hinter der Nasenkapsel (Abb.2). Der spaltförmig geöffnete Choanengang stellt daher morphologisch die caudale Fortsetzung der Choanenrinne dar. Erst caudal der inneren Choane kann der Choanengang als Ductus nasopharyngeus bezeichnet werden (Abb.37). Die Choanenrinne besitzt in ihrem gesamten Verlauf eine ausgedehnte laterale Ausbuchtung, den Recessus lateralis canalis choanalis (= Winkeltasche sensu Beecker 1903, Abb.2, 35, 36). Lateral wird die Choanenrinne vom Maxillare, medial vom Vomer und Palatinum begrenzt. Rostral endet die Choanenrinne mit der Einmündung des Ductus organi vomeronasalis und der medialen Einmündung des Ductus nasolacimalis. Dabei überkreuzt der Ductus nasolacimalis die Choanenrinne dorsal und mündet in dessen mediale Seite an der Verbindung mit dem Ausführungsgang des Jacobsonschen Organs ein (Abb.2, 33, 34). Wenig rostral der Verbindung von Choanengang und Choanenrinne besteht eine zusätzliche laterale Verbindung des Ductus nasolacimalis mit der Winkeltasche. Die gesamte Choanenrinne ist mit Flimmerepithel ausgekleidet.

Die rostrale Einmündung des Ductus vomeronasalis in die Choanenrinne, wie auch die Beziehung zum Ductus nasolacimalis findet man bei allen untersuchten Iguania (Abb.41, 33, 39). Eine Winkeltasche (Recessus lateralis canalis choanalis) wie auch deren zusätzliche Verbindung mit dem Ductus nasolacimalis ist bei allen untersuchten Iguania ausgebildet. Die Länge der Choanenrinne steht im Zusammenhang mit der Lage der äußeren und inneren Choane. Liegen diese weit vorne, wie bei *Uromastix*, *Corytophanes*, *Polychrus*, *Physignathus* und zahlreichen anderen Iguania, so ist die Choanenrinne nur recht kurz.

Die Choanenrinne von *Anolis* und *Chamaeleolis* ist dagegen außergewöhnlich lang. Sie ist bereits im jüngsten untersuchten Stadium (18 d, 4.0 mm KL.) dorsal vom Cavum nasi durch Bindegewebe getrennt (Abb.46). Die laterale Verbindung mit dem Ductus nasolacimalis und die Vergrößerung des Recessus lateralis canalis choanalis erfolgt dagegen erst in der weiteren Ontogenese (Abb.51). Im Gewebe ventral der Choanenrinne entsteht die Cartilago ectochoanalis. Sie unterlagert beim älteren Embryo die Choanenrinne in ihrer gesamten Länge (Abb.51, 52). Im Adulttier von *Anolis* sowie beim Schlüpfling von *Chamaeleolis* schließt diese Knorpelstruktur die Choanenrinne ventral gegen die Mundhöhle ab (Abb.23). Die Choanenrinne ist dann zu einem Gang geschlossen (vgl. Stimie 1966).

Ductus nasolacimalis

Der Ductus nasolacimalis leitet das Drüsensekret der Orbitaldrüsen ab und nimmt früh Beziehungen zum Nasensack bzw. mit dessen ventralen Abschnitten auf (Bellairs & Boyd 1947, 1950).

Die proximal gegabelten Canaliculi nasolacrimales von *Crotaphytus* liegen am rostro-lateralen Rand der Orbita und vereinigen sich noch caudal des Foramen lacrimale zu einem unpaaren Gang (Abb.1. 37). Dieses wird lateral vom Lacrimale, rostral vom Maxillare und medial vom Praefrontale begrenzt. Der Ductus nasolacimalis zieht lateral der knorpeligen Nasenkapsel in einer von der Cartilago paranasalis gebildeten Rinne nach rostral, wird in seinem gesamten Verlauf lateral vom Maxillare bedeckt und biegt nach ventromedial zur Choanenrinne ab (Abb.2. 34, 35, 36). Nach seiner Verbindung mit der Winkeltasche der Choanenrinne teilt sich der Ductus nasolacimalis in einen lateral blind endenden Gang und einen dorsal die Choanenrinne überkreuzenden Gang, der von medial in das untere Ende des Ductus organi vomeronasalis an dessen Verbindung in die Choanenrinne einmündet (Abb.34, 35). Der blind endende Anteil des Ductus nasolacimalis füllt eine Aushöhlung der Lamina transversalis anterior aus.

Der distale Verlauf des Ductus nasolacimalis und seine Beziehung zur Choanenrinne stimmt bei allen untersuchten Iguania weitgehend überein. Jedoch füllt nur bei *Phymaturus* und *Physignathus* auch ein blind endender Recessus des Ductus nasolacimalis eine Aushöhlung der Lamina transversalis aus (s.o.). Das Foramen lacrimale wird bei allen untersuchten Formen dorsal und medial vom Praefrontale sowie ventral und lateral vom Maxillare bzw. vom Lacrimale begrenzt. Das Lacrimale fehlt innerhalb der hier beschriebenen Arten bei *Polychrus*, *Uromastix* und *Pogona*. Der Ductus nasolacimalis zieht gemeinhin durch dieses Foramen und verläuft am lateralen Rand der Cartilago paranasalis in einer offenen Rinne nach rostral. Diese Rinne fehlt nur dem untersuchten Stadium von *Phymaturus*. Bei den meisten Arten vereinigen sich die Canaliculi nasolacrimales außerhalb der knöchernen Nasenkapsel. Nur bei *Corytophanes* geschieht dies zwischen knöcherner und knorpeliger Nasenkapsel. Der Ductus nasolacimalis hat bei den untersuchten Acrodonta, außer *Uromastix*, einen vergleichsweise großen Durchmesser; es ist auch ein sehr großes Foramen lacrimale ausgebildet.

Glandula nasalis lateralis

Squamaten besitzen nur eine Nasendrüse, die Glandula nasalis lateralis, und einen Ausführgang, den Ductus glandulae nasalis lateralis. Diese Drüse liegt bei *Crotaphytus* in einer Mulde dorsal der reduzierten Concha nasalis und wird vom Praefrontale bedeckt (Abb.36). Die Drüse erstreckt sich im jüngeren Stadium bis an den Caudalrand der Nasenkapsel (Abb.1). Die Größe der Glandula nasalis nimmt in der weiteren Ontogenese noch erheblich zu. Zahlreiche Sammelkanäle vereinigen sich zu einem Ausführgang, der nach rostral zieht und durch eine Öffnung in der Cartilago parietotectalis, dem Foramen ductus glandulae nasalis lateralis, in die Nasenkapsel eintritt (Abb.1). Der Ausführgang mündet in das caudale Ende des Vestibulum nasi an dessen Verbindung mit dem Cavum nasi proprium ein (Abb.1).

Die Glandula nasalis lateralis liegt bei den Iguania ohne Cavum conchale dorsal der zu einem Wulst reduzierten Concha nasalis. Die Einmündung des Ausführgangs erfolgt bei allen untersuchten Iguania in der bei *Crotaphytus* beschriebenen Weise. Eine Ausnahme bilden die Phrynosomatiden und Polychriden; hier liegt die Glandula nasalis lateralis in der erweiterten Fissura lateralis und ihr Ausführgang zieht bei ersteren nach caudal, bei letzteren nach medial (Abb.50). Der nach caudal ziehende – und damit von allen Iguania abweichende – Verlauf des Ductus glandulae nasalis lateralis steht im Zusammenhang mit dem stark verlängerten Vestibulum nasi und dessen Einmündung in das Cavum ant-orbitale. Bei den untersuchten Arten mit einem Cavum conchale (*Physignathus*, *Pogona*,

Uromastix, *Leiocephalus*, *Brachylophus*) füllt die Glandula nasalis lateralis dieses aus und erstreckt sich durch den Aditus conchae auch außerhalb des Cavum conchale nach rostral (Abb.55). Der Ausführungsgang der Drüse tritt entweder durch das Foramen ductus glandulae nasalis lateralis in der Cartilago parietotectalis oder wie bei *Physignathus* zwischen Lamina transversalis anterior und hinterem Teil der Cupula nasi in die Nasenkapsel ein (Abb.5, 7, 8, 10, 20). Der Ausführungsgang mündet von lateral in das Vestibulum nasi an dessen Einmündung in das Cavum nasi proprium ein.

Während die Glandula nasalis lateralis bei den meisten untersuchten Iguania recht groß ist, findet man bei *Corytophanes*, *Physignathus* und *Anolis* nur relativ wenig Drüsengewebe (vgl. Abb.36, 50). Bei *Corytophanes* tritt ein Teil der Drüse durch ein kleines Foramen, das lateral der Fenestra superior liegt, in die Nasenkapsel ein (Abb.43). Dieser Teil der Drüse liegt medial der reduzierten Concha nasalis; ihr Ausführungsgang zieht von dorsolateral durch die Fenestra superior zum Hinterende des Vestibulum nasi (Abb.42). Die stark vergrößerte Drüse von *Uromastix* füllt das große Cavum conchale aus und erstreckt sich rostral unter das Vestibulum nasi. Ihr dorsocaudaler Teil wird nicht knorpelig, sondern knöchern vom Maxillare bedeckt.

Das Drüsensekret weist hohe KCl-Konzentrationen auf (Lemire et al. 1970, Lemire & Vernet 1982). Eine stark vergrößerte Drüse findet man insbesondere bei Formen, die in ariden Gebieten oder an Meeresküsten leben (z. B. *Sauromalus*, *Dipsosaurus*, *Conolophus*, *Amblyrhynchus*, *Acanthodactylus*, Schmid-Nielson et al. 1963, Duvdevani 1972, Gabe & Saint Girons 1976). Nach Lemire & Vernet (1982) führt diese extrarenale Elektolytexkretion zu einem geringeren Wasserverlust und einer Aufrechterhaltung eines ausgeglichenen Mineral-Wasserhaushalts. Die Mineralzusammensetzung ist abhängig von der Ernährung. Vegetarische Formen scheiden mehr K⁺ aus als carnivore (Lemire & Vernet 1982). Außerdem spielt die Glandula nasalis lateralis eine wichtige Rolle bei der Reinigung des Vestibulum nasi und der Anfeuchtung der Atemluft (Duvdevani 1972, Stebbins 1948).

Jacobsonsches Organ

Das Jacobsonsche Organ (Organon vomeronasale) der Squamaten ist ein vom Nasensack vollständig abgeschlossenes Organ, das einen eigenen, nach ventral in die Mundhöhle ausmündenden Ausführungsgang, den Ductus vomeronasalis, besitzt. Sein sensorisches Epithel zeichnet sich insbesondere durch das Fehlen von Bowmanschen Drüsen aus und durch die Innervierung durch den Nervus vomeronasalis; dieser zieht zum Bulbus olfactorius accessorius (Armstrong et al. 1953, Parsons 1970).

Das Jacobsonsche Organ von *Crotaphytus* ist relativ groß. Es liegt im vorderen Drittel der Nasenkapsel und ist vollständig in eine Knorpel- und Knochenkapsel eingeschlossen. Rostral, medial und caudal wird es von der Lamina transversalis anterior, lateral von der Cartilago paraseptalis begrenzt (Abb.2). Das Septomaxillare liegt der Lamina transversalis anterior und der Crista lateralis septi nasi dorsal auf und bedeckt das Organ vollständig (Abb.2, 32). Der Vomer unterlagert die Cartilago paraseptalis. Das kugelförmige Organon vomeronasale besitzt an seiner medialen Seite eine dicke Schicht sensorischen Epithels (Abb.32). Der Ausführungsgang liegt im hinteren Drittel des Organs und mündet in das rostrale Ende der Choanenrinne ein. Von lateral ragt ein wulstförmiger Knorpelfortsatz der Lamina transversalis anterior, die Concha, in das Lumen des Jacobsonschen Organs; sie ist mit nichtsensorischem Epithel bedeckt (Abb.32). Die Concha wirkt mög-

licherweise ähnlich einer Stempelpumpe und ist Teil des Füllmechanismus des Organs (Broman 1920).

Die oben beschriebenen Beziehungen der Knorpelstrukturen zum Jacobsonschen Organ sind bei allen untersuchten Iguania in ähnlicher Weise zu finden (z. B. Abb.38). *Corytophanes* und die Chamaeleoniden bilden insofern eine Ausnahme, als hier das Septomaxillare fehlt. Das Jacobsonsche Organ wird, wenn vorhanden, nur knorpelig bedeckt und zwar rostral durch die Lamina transversalis anterior, weiter caudal durch die Cupula nasi anterior (vgl. Malan 1946, Abb.40). Den meisten Chamaeleoniden fehlt das Jacobsonsche Organ völlig; bei *Bradypodion* ist jedoch ein kleines Organ ohne Concha auch im Adultus ausgebildet (Malan 1946). Bei *Corytophanes* ist das Organ vomeronasale, im Vergleich zu anderen Iguania, in seiner Größe nicht reduziert.

Innerhalb der Iguania ist das Jacobsonsche Organ bei den von mir untersuchten Phrynosomatiden *Petrosaurus* und *Sceloporus* vergleichsweise groß. Das gut ausgebildete Jacobsonsche Organ könnte eine Kompensation für das in seiner Größe reduzierte Cavum nasi proprium sein.

Das Jacobsonsche Organ der untersuchten Polychridae ist relativ klein. Es liegt bei *Anolis* und *Polychrus* im vorderen Viertel, bei *Chamaeleolis* im vorderen Drittel der Nasenkapsel. Nur bei *Polychrus* ist eine Concha ausgebildet, die von ventral in das Organ hineinragt. Bei *Anolis* findet man sensorisches Epithel an der dorsalen und medialen Seite des Jacobsonschen Organs (Abb.49). Es besteht offensichtlich eine negative Korrelation zwischen der Vergrößerung des optischen Sinnes bei arborikolen Formen (z. B. *Anolis*) und der Reduktion des olfaktorischen Systems. In diesem Zusammenhang steht auch die Verkleinerung des Jacobsonschen Organs und der Verlust der Concha bei diesen Formen. Wahrscheinlich können gelöste Geruchsstoffe in kleine Organe nur durch ciliengetriebenen Flüssigkeitsfluß gelangen.

Bei *Agama*, *Physignathus*, *Lophognathus*, *Pogona* und *Ctenophorus* (= *Amphibohorus*), *Chalarodon*, *Crotaphytus*, *Corytophanes* und *Una* liegt das Jacobsonsche Organ nicht senkrecht auf der horizontalen Gaumenfläche, sondern nach medial geneigt (Gabe & Saint Girons 1976, eigene Beobachtungen). Daher ist hauptsächlich an der medialen Seite sensorisches Epithel ausgebildet (Abb.40, 32).

Der Ausführgang des Jacobsonschen Organs liegt bei allen untersuchten Iguania im caudalen Abschnitt und mündet in das rostrale Ende der Choanenrinne. Ebenso erfolgt die Einmündung des Ductus nasolacrimalis bei allen Formen in gleicher Weise.

VERGLEICHENDE ANALYSE

Allgemeine Vorbemerkungen zur Ontogenese und Phylogenese der Nasenkapsel

Ein Problem stellt sich bei der Analyse von Schädelmerkmalen bezüglich der Vergleichbarkeit der Strukturen. In dieser Arbeit wurden insofern übereinstimmende Entwicklungsstadien herangezogen, als der Zeitpunkt des Schlüpfens als Fixpunkt genommen wurde. Es wurden jedoch auch ältere Embryonalstadien und juvenile Tiere untersucht, um über die Veränderung der Strukturen Auskunft zu erhalten. Daneben wurden die eigenen Ergebnisse mit Daten aus der Literatur verglichen. Es konnte dabei in den meisten Fällen kein wesentlicher Unterschied im Bau der Nasenkapsel zwischen Schlüpflingen und adulten Tieren festgestellt werden. Dies deckt sich mit den Beobachtungen anderer Autoren (Malan 1946, Skinner 1973).

Wahrscheinlich ist dies in der Tatsache begründet, daß bei Squamaten bereits alle Sinnesorgane nach dem Schlüpfen voll funktionsfähig sein müssen. Die Knorpelkapseln, die diese umgeben, sind meist bereits in ihrer annähernd endgültigen Form ausgebildet. Resorptionen von Knorpel in der Ethmoidalregion treten nur sehr selten auf. Wo Veränderungen in der späteren Ontogenese stattfinden, ist dies vermerkt. Zum Verständnis der Entwicklung und Entstehung von ethmoidalen Strukturen standen zusätzlich frühe Stadien von *Anolis* sowie Untersuchungen anderer Autoren zur Verfügung (Eyal Giladi 1964, Kamal & Zada 1973, Slaby 1981 an *Agama* bzw. *Stellio*; Malan 1946, Visser 1972 an *Bradypodion*; Haas 1937 an *Chamaeleo*; Kamal & Abdeen 1972 an *Acanthodactylus*; Gaupp 1900, De Beer 1930 an *Lacerta*; Skinner 1973 an *Mabuya*; Shrivastava 1963 an *Varanus*).

Über den Ursprung der verschiedenen Teile der knorpeligen Nasenkapsel der Squamaten herrscht noch keine völlige Klarheit. Nach den Untersuchungen von De Beer (1930), Kamal & Abdeen (1972) und Skinner (1973) ist es jedoch wahrscheinlich, daß mit Ausnahme des Processus maxillaris, des Planum antorbitale und der Cartilago paraseptalis, die eigene Chondrifikationszentren haben, alle übrigen Teile der Nasenkapsel trabekulären Ursprungs sind.

Über den Zeitablauf der Verknorpelung lassen sich dagegen genauere Aussagen machen. So erscheint das Septum nasi bei allen untersuchten Squamaten sehr früh in der Ontogenese; an seinem dorsalen Rand entwickelt sich das Tectum nasi. Aus letzterem entsteht sowohl die Seitenwand der Nasenkapsel als auch die Concha nasalis. Die Cupula nasi anterior bildet sich als dorsaler Auswuchs des rostralen Teils des Septum nasi. Am ventralen Rand des Septum nasi wächst die Lamina transversalis anterior nach lateral aus (Kamal & Abdeen 1972, Kamal & Zada 1973, Bellairs & Kamal 1981).

Slaby (1982b) gibt dagegen an, daß das Septum nasi bei allen bisher von ihm untersuchten Squamaten durch eine Verschmelzung der Medialwände der Nasenkapsel entstanden sei. Bei *Chamaeleo* stellte er fest, daß das Septum nasi später als das Dach der Nasenkapsel verknorpelt (Slaby 1984). Jedoch ist anzumerken, daß Slaby Stadien untersuchte, bei denen die gesamte Nasenkapsel bereits vorknorpelig ausgebildet war.

Die Cartilago ectochoanalis entsteht später in der Ontogenese und hat bei *Sphenodon* und *Anolis* ein eigenes Verknorpelungszentrum (Howes & Swinnerton 1903, eigene Beobachtungen). Skinner (1973) beschreibt dagegen bei *Mabuya* eine kontinuierliche Chondrifikation der Cartilago ectochoanalis und der Lamina transversalis anterior.

Bei *Bradypodion* stellte Visser (1972) in frühen Stadien eine Verbindung zwischen dem Processus maxillaris posterior und dem Planum antorbitale durch „poorly condensed mesenchymatous cells“ fest. Bei derselben Art bestand für eine kurze Zeit während der Ontogenese auch eine mesenchymatische Verbindung des Processus maxillaris posterior mit dem Processus pterygoideus palatoquadrati. Auch auf Grund dieser Beobachtung ist ein visceraler Ursprung des Processus maxillaris sehr wahrscheinlich.

Ziel der vergleichenden Analyse ist die Erstellung des Grundplans¹ der Regio ethmoidalis der Squamata. Diese Vorgehensweise ist deshalb von großer Wichtigkeit, da sich der Grundplan der Iguania nur durch die abgeleiteten Merkmale vom Grundplan der Squamata unterscheidet. Soweit bisherige Befunde es zulassen, werden auch Aussagen

¹ Merkmalsausstattung der letzten gemeinsamen Stammart einer monophyletischen Gruppe; beinhaltet sowohl ursprüngliche, als auch abgeleitete Merkmale.

über die Grundplanverhältnisse anderer Teilgruppen der Squamata getroffen. Bei der Entscheidung, ob ein apomorphes Merkmal eine Syn- oder Autapomorphie darstellt, wird das bestehende, durch zahlreiche andere Merkmale begründete System der Squamata verwendet (Estes et al. 1988). In die anschließende Merkmalsanalyse werden 28 Taxa der Iguania einbezogen. Als Außengruppe erster Ordnung der Iguania werden die Scleroglossa herangezogen. Außengruppe zweiter Ordnung ist *Sphenodon*.

Die einzelnen Kapitel werden folgendermaßen gegliedert:

1. Ontogenese der Struktur (soweit bekannt).
2. Vorkommen und Variation der diskutierten Struktur innerhalb der Iguania;
3. bei Außengruppen (Scleroglossa, *Sphenodon*).
4. Schlußfolgerung für den Grundplan der Squamaten und ihrer Teilgruppen.

Die Grundplanmerkmale sowie deren Merkmalszustände werden durchnummeriert und in einer anschließenden Tabelle zusammenfassend dargestellt. Dabei werden Merkmale, die den gleichen oder sehr ähnlichen anatomischen Sachverhalt beschreiben, mit der gleichen Nummer versehen, obwohl es sich in einigen Fällen sehr wahrscheinlich um unabhängig voneinander entstandene Merkmalszustände handelt.

Septum nasi

Frühe ontogenetische Untersuchungen zeigen, daß das Septum nasi bei verschiedenen Squamaten als eine einheitlich verknorpelte Nasenscheidewand entsteht (Shrivastava 1963, Skinner 1973, Bellairs & Kamal 1981). Wie erwähnt, nimmt Slaby (1982b) einen dualen Ursprung des Septum nasi an, wobei der ventrale, etwas verdickte Teil trabekulären Ursprungs sei. Der obere Teil und das Dach der Nasenkapsel seien dagegen neu entstanden. Zahlreiche andere Autoren, die auch frühere Stadien als Slaby bearbeitet hatten, berichten jedoch übereinstimmend, daß sich das Septum nasi und der größte Teil der Nasenkapsel aus den verschmolzenen Rostralenden der Trabekel (trabecular plates) entwickeln (De Beer 1937, Kamal & Abdeen 1972, Skinner 1973).

Bei *Trogonophis* (Amphisbaenidae) sowie bei *Acontias* (Scincidae) läuft das Septum nasi rostral in zwei Fortsätze aus (Fischer 1900, Brock 1941b). Ob diese Fortsätze den Rostralenden der Trabekel entsprechen oder Neubildungen sind, läßt sich aber ohne die Untersuchung früherer Stadien nicht entscheiden.

Fenestra septi nasi

Die Fenestra septi nasi entsteht bei *Acanthodactylus* (Lacertidae) und *Eumeces* (Scincidae) durch Resorption von Knorpel (Rice 1920, Kamal & Abdeen 1972). Über den Entstehungsmodus der Fenestra septi nasi anderer Squamaten, die eine solche besitzen, kann keine Aussage gemacht werden, da Untersuchungen früher Ontogenesestadien fehlen. Zahlreiche Untersuchungen belegen jedoch, daß das Septum nasi bereits früh in seiner charakteristischen Form angelegt wird. Sekundäre Fenestrierungen treten innerhalb der bisher untersuchten Taxa nur bei einigen Arten auf und dies stets erst in älteren Stadien (De Beer 1937, Bellairs & Kamal 1981). Es kann daher angenommen werden, da das Septum nasi einheitlich verknorpelt, daß die Fenestra septi nasi wie die Fenestra septi interorbitalis bei allen Squamaten durch Resorption von Knorpel entstanden ist (Bellairs & Kamal 1981). Die Fenestra septi nasi entsteht bei allen bekannt gewordenen Fällen nur im hinteren Bereich der Nasenkapsel.

Die Fenestra septi nasi konnte bei den meisten von mir untersuchten Leguanen beobachtet werden, und sie ist bei einigen Gattungen recht groß. Innerhalb der Acrodonta ist nur bei *Lyriocephalus* und *Pogona* eine horizontal spaltförmige Fenestra septi im ventralen Teils des Septum nasi ausgebildet. Adulte *Iguana*, *Uta* und *Lophognathus* besitzen ebenfalls eine spaltförmige Fenestra septi nasi im mittleren Bereich der Nasenkapsel (Gabe & Saint Girons 1976).

Innerhalb der Scleroglossa ist nur bei *Acanthodactylus* und *Acontias* eine große, bei *Lacerta agilis*, *L. vivipara*, *Cordylus cordylus*, *Chalcides ocellatus*, *Eumeces quinquelineata*, *Anguis fragilis* und *Xantusia vigilis* eine kleine Fenestra septi nasi beschrieben worden (Gaupp 1900, Rice 1920, Pratt 1948, El Toubi & Kamal 1959, Gabe & Saint Girons 1976, Bellairs & Kamal 1981). Die bei zahlreichen Iguania beobachtete Incisur im oberen Bereich des Septum nasi im Bereich des Foramen olfactorium, tritt bei *Anguis*, *Ophisaurus*, *Gerrhosaurus*, *Lacerta* und *Phelsuma* auf (Zimmermann 1913, Pratt 1948, eigene Beobachtungen). Dieser Einschnitt steht möglicherweise mit dem Platzbedarf des Bulbus olfactorius in Zusammenhang. Das Septum nasi von *Sphenodon* und von allen untersuchten Schlangen ist unperforiert (Werner 1962, Bellairs & Kamal 1981).

Da das Septum nasi bei allen Squamaten bereits früh in der Ontogenese als einheitlich verknorpelte Platte entsteht und erst im Laufe der Ontogenese bei einigen Arten durch Resorption von Knorpel eine Fenestra septi nasi auftritt, ist für den Grundplan der Squamata ein unperforiertes Septum nasi anzunehmen. Die spaltförmige Fenestra septi nasi ist möglicherweise ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Iguania (Merkmal 1.1.). Eine sehr große Fenestra septi nasi kann dann als zweiter Merkmalszustand angesehen werden (Merkmal 1.2.). Die Verteilung dieses Merkmals zeigt, daß eine große Fenestrierung wahrscheinlich mehrfach unabhängig innerhalb der Iguania entstanden ist (Tab.1). Da eine große Fenestra septi nasi insbesondere bei allen untersuchten Tropicoduridae vorkommt, könnte dieses Merkmal eine Autapomorphie dieser Familie sein. Diese Annahme bleibt jedoch spekulativ, da nur eine begrenzte Anzahl von tropicoduriden Taxa daraufhin untersucht werden konnte und die Ausprägung des Merkmals außerdem sehr variabel erscheint. Für die Verwendung des Merkmals als Synapomorphie mit den Crotaphytidae müßten zu viele Zusatzannahmen gemacht werden.

Processus praenasalis

Der Processus praenasalis ist bei den untersuchten Iguania in älteren Stadien relativ größer als in jüngeren; nach Beobachtungen von Slaby (1982b) hat dieser bei *Iguana* eine frühe mesenchymatische Anlage aber eine relativ späte Verknorpelung. Er ist bei allen untersuchten Leguanen – nicht jedoch bei den Acrodonta – zu finden (Born 1879, Malan 1946, eigene Beobachtungen). Unter den Scleroglossa besitzen nur *Teius*, *Varanus*, *Chamaesaurus* (Cordylidae) und einige Schlangen (*Eryx*, *Eumeces*, *Xenopeltis*, *Anilius*) einen Processus praenasalis (Malan 1946, Bellairs 1949, Bellairs & Kamal 1981). Allen übrigen untersuchten Scleroglossa fehlt er.

Bei *Sphenodon* und den Archosauria (Aves, Crocodylia) ist ein Processus praenasalis zu finden (De Beer 1937, Weber 1990, Klembara 1991). Ich nehme daher einen Processus praenasalis für den Grundplan der Amniota an. Möglicherweise ist ein solcher bereits für den Grundplan der Tetrapoda anzunehmen, da er bei Gymnophiona auftritt (Jurgens 1971). Seine Reduktion wäre dann mehrfach unabhängig erfolgt und als abgeleitet anzusehen. Für die Acrodonta ist die Reduktion des Processus praenasalis autapomorph (Merkmal 2.1).

„Dachknorpel“ des Jacobsonschen Organs

Eine vollständige knorpelige Bedeckung des Jacobsonschen Organs, die in mittlerer Höhe des Septum nasi nach lateral abgeht, wird als Dachknorpel bezeichnet („roofing cartilage“ sensu Malan 1946).

Der Dachknorpel – oder Reste davon – entstehen bei *Sphenodon* und *Iguana* erst in älteren Embryonalstadien (Malan 1946, Werner 1962, Slaby 1982b). Bei *Bradypodion* ist dagegen schon früh in der Ontogenese eine breite Leiste am Septum nasi zu beobachten, die das Jacobsonsche Organ bedeckt; sie verschmilzt in der weiteren Ontogenese mit der Cupula nasi anterior (Visser 1972).

Einer Leiste, die ich als Crista lateralis septi nasi bezeichne, liegt das Septomaxillare dorsal an; sie kommt bei allen bisher untersuchten *Iguania* vor. Bei adulten *Sceloporus* ist dieser Wulst nach lateral zu einem breiten, aber perforierten Dach für das Jacobsonsche Organ ausgedehnt. Diesem Knorpeldach liegt das Septomaxillare dorsal auf (Malan 1946). Bei *Phrynosoma* ist auch ein breites knorpeliges Dach für das Jacobsonsche Organ ausgebildet; das Septomaxillare liegt jedoch caudal davon (eigene Beobachtung). *Iguana*, *Ctenosaura*, *Physignathus*, *Pogona* und *Phymaturus* besitzen nur im rostralen Bereich des Jacobsonschen Organs ein schmales knorpeliges Dach, das wahrscheinlich zum größten Teil von der Lamina transversalis anterior gebildet wird (Malan 1946, Oelrich 1956; eigene Beobachtungen).

Bei *Sphenodon* wird das Jacobsonsche Organ vollständig knorpelig bedeckt; das Septomaxillare liegt lateral davon (Malan 1946). Unter den Scleroglossa sind bei *Lacerta agilis*, *L. vivipara*, *Acanthodactylus*, *Phelsuma*, *Gerrhosaurus*, *Teius*, *Cnemidophorus* und *Ameiva* eine Crista lateralis septi nasi ausgebildet (Gaupp 1900, Malan 1940, 1946, Kamal & Abdeen 1972, Bellairs & Kamal 1981, eigene Beobachtungen). Bei *Teius* wird – ähnlich wie bei einigen *Iguania* – das Jacobsonsche Organ caudal durch eine recht breite Knorpelplatte begrenzt. Bei einigen Arten (z. B. *Mabuia*, Skinner 1973) sind isolierte Knorpelstücke, die caudal des Jacobsonschen Organs liegen, beschrieben worden. Diese Knorpelrudimente sind jedoch von ihrer Lage nicht mit der Crista lateralis septi nasi zu vergleichen, sondern vielmehr Reste der Verbindung der Lamina transversalis anterior mit der Cartilago paraseptalis hinter dem Jacobsonschen Organ.

Bei Arten ohne Crista lateralis ist das Septomaxillare medial verdickt, so daß die Septomaxillaria sich im Adultus medial fast berühren. Dies wurde von Etheridge & de Queiroz (1988) als apomorpher Zustand gewertet. Lang (1989) nimmt dagegen den selben Sachverhalt als ursprünglich für die Squamata an, da dieses Merkmal bei der Mehrzahl der Arten (mit Ausnahme der *Iguania*) zu finden ist. Diese Schlußfolgerung ist jedoch nach den vorliegenden Ergebnissen nicht haltbar.

Die Reduktion des ursprünglich knorpeligen Daches für das Jacobsonsche Organ zu einer Leiste und die Ersetzung desselben durch das Septomaxillare ist als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Squamata anzunehmen (Merkmal 3.0). Da bei keinem Vertreter der Anguimorpha und Serpentes eine Crista lateralis septi nasi auftritt, könnte angenommen werden, daß die vollständige Reduktion dieser Leiste synapomorph ist (Merkmal 3.1). Bei *Sceloporus* und *Phrynosoma* müßte die teilweise knorpelige Bedeckung des Jacobsonschen Organs als sekundär entstanden angesehen werden.

Tectum nasi

Das Tectum nasi entsteht am dorsalen Rand des Septum nasi und gliedert sich in eine Cupula nasi anterior und eine Cartilago parietotectalis (vgl. Bellairs & Kamal 1981).

Cupula nasi anterior

Die Cupula nasi anterior nimmt bei Squamaten immer erst in der späteren Ontogenese eine kuppelförmige Gestalt an, und es entstehen dann die Processus alares (Bellairs & Kamal 1981, eigene Beobachtungen).

Die Cupulae nasi der meisten Squamata sind kuppelförmig und medial miteinander verbunden. Im Gegensatz dazu sind die Cupulae von *Acontias*, den Amphisbaeniden und zahlreichen Schlangen medial durch einen tiefen rostralen Einschnitt voneinander getrennt. Diese Lücke wird von einem kräftigen, dorsal aufsteigenden Fortsatz des Praemaxillare ausgefüllt (Brock 1941b, Bellairs & Kamal 1981). Diese rostrale knöcherne Versteifung der Nasenkapsel ist wahrscheinlich im Zusammenhang mit der grabenden Lebensweise dieser Arten entstanden. Bei *Varanus* sind die Cupulae nasi anteriores weit nach lateral divergierend. Die Cupula paßt sich somit dem stark verlängerten Vestibulum nasi an, das in der Aufsicht die Form eines auf dem Kopf stehenden U hat (Bellairs 1949).

Der Processus alaris superior ist bei den meisten untersuchten Agamen (*Agama*, *Lyriocephalus*, *Stellio*, *Trapelus*, *Phrynocephalus*, *Physignathus*) größer als bei anderen Iguania. Dies trifft auch auf die von Malan (1946) bzw. Ramaswami (1946) untersuchten *Agama* und *Calotes* zu. Außerdem ist die Cupula nasi anterior stärker nach lateral divergierend (ebenso bei *Corytophanes*). Der vergrößerte Processus alaris superior steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Ausbildung eines äußeren Nasenmuskels, da er diesem als Ansatz dient (s.u. Merkmal 7.1.). Ein markanter Processus alaris superior könnte eine Autapomorphie der Agamidae (sensu Moody 1980) sein (Merkmal 4.1.). Innerhalb der Iguania fehlt dieser Fortsatz *Basiliscus*, *Brachylophus* und *Tropidurus*. Zumindest beim untersuchten älteren Embryo von *Brachylophus* besteht die Möglichkeit, daß der Processus alaris superior erst später entsteht (vgl. *Anolis*, eigene Beobachtung). Bei allen untersuchten scleroglossen Squamaten ist der Processus alaris superior meist ein wenig hervortretender Fortsatz oder er fehlt ganz (z. B. den Gekkonidae; Merkmal 4.2., Bellairs & Kamal 1981). Jedoch ist bei *Lacerta* und *Mabuya* der Processus alaris superior recht groß und unterteilt die Apertura nasalis externa (Gaupp 1900, Skinner 1973). Im hinteren Abschnitt dieser Öffnung tritt der Ausführgang der Glandula nasalis lateralis in die Nasenkapsel ein. Bei den meisten übrigen Squamaten ist keine derartige Unterteilung der Apertura nasalis externa zu beobachten, sondern es ist ein separates Foramen für den Eintritt des Ausführgangs ausgebildet. Der Processus alaris inferior ist bei allen untersuchten Schlangen recht lang (Merkmal 5.1., Bellairs & Kamal 1981). Dort setzt der Musculus subnasalis an (Bruner 1897, eigene Beobachtung bei *Boa*). Ich bewerte dieses Merkmal als eine Autapomorphie der Ophidia (Merkmal 8.2.).

Das Foramen apicale ist bei fast allen Squamaten und vielen anderen Tetrapoden zu finden und dient als Austrittsöffnung für den Ramus ethmoidalis medialis (N. V1). Es liegt bei *Sphenodon* und fast allen Squamaten im rostralen Bereich des Tectum nasi zwischen den Cupulae. Nur bei *Varanus* und den Schlangen verläßt der Ramus ethmoidalis medialis die Nasenkapsel unterhalb der Cupula und durchquert das Praemaxillare (Bellairs 1949). Dies ist als abgeleitet anzusehen und möglicherweise eine Synapomorphie (Merkmal 6.1.). Beim untersuchten *Physignathus cocincinus* fehlt auf einer Körperseite das Foramen apicale, der R. ethmoidalis medialis verläuft außerhalb der Nasenkapsel.

Außerhalb der Lepidosaurier ist meist auch ein Foramen apicale im Dach der Nasenkapsel zu finden (De Beer 1937). Der Ramus ethmoidalis medialis zieht dagegen bei *Crocodylus* und *Alligator* nach ventral und verläßt die Nasenkapsel zwischen Lamina transversalis anterior und Septum nasi (De Beer 1937, Klembařa 1991). Ob dieses Foramen dem Foramen apicale anderer Squamaten homolog ist, ist zweifelhaft. Innerhalb anderer Tetrapodengruppen – wie den Amphibien – bestehen Variationen im Verlauf des N. ethmoidalis medialis. Bei Urodelen liegt die Austrittsstelle ebenfalls im Tectum nasi, während bei Anuren der Ramus ethmoidalis medialis die Nasenkapsel ventral durch das Foramen basalis verläßt (Jurgens 1972). Im Grundplan der Lepidosaurier ist das Foramen apicale im Tectum nasi anzunehmen (Merkmal 6.0.).

Äußerer und innerer Nasenmuskel

Bei allen untersuchten Agamen (*Agama*, *Bronchocele*, *Calotes*, *Gonocephalus*, *Lyriocephalus*, *Pogona*, *Phrynocephalus*, *Physignathus*, *Stellio*, *Trapelus*, *Uromastyx*) ist ein äußerer, glatter Nasenmuskel (M. nasalis externus) ausgebildet, der am Processus alaris superior, an der dorsalen Oberfläche der Cupula nasi, der Haut, die die äußere Nasenöffnung umgibt und am Processus alaris inferior ansetzt und nach caudoventral zum Maxillare zieht (Abb.26). Dieser Muskel ist auch deutlich auf den Querschnittsphotographien des Embryos von *Bronchocele jubata* von Slaby (1982c) zu erkennen, obwohl er in der Beschreibung der Nasenkapsel keine Erwähnung findet. Einen ähnlich verlaufenden Muskel, der aber nur als schmales Muskelband ausgebildet ist, findet man auch bei *Bradypodion* und *Chamaeleo*; hier ist jedoch der Processus alaris superior nicht vergrößert (Malan 1946, eigene Beobachtung). Besonders stark entwickelt ist der Muskel bei *Agama agama*, *Pogona*, *Phrynocephalus*, *Trapelus mutabilis* und *Uromastyx*, also bei Arten, die in trockenen und heißen Habitaten vorkommen. Bei den tropischen Gattungen *Bronchocele*, *Calotes*, *Gonocephalus* und bei *Physignathus cocincinus* ist der äußere Nasenmuskel dagegen kleiner. In trockenen Biotopen ist es von Vorteil, die äußere Nasenöffnung zum Verdunstungsschutz verschließen oder den Durchmesser verkleinern zu können.

Außerhalb der Acrodonta ist nur bei *Eremias* (Lacertidae) und *Acontias* (Scincidae) ein äußerer, glatter Nasenmuskel vorhanden (Malan 1946). Bei beiden Formen hat der Muskel jedoch einen anderen Faserverlauf als bei den Acrodonta. Er zieht von der dorsalen Oberfläche der Cupula nasi und dem Processus alaris superior zum Processus alaris inferior und zum Maxillare, bei *Acontias* dagegen zum Septomaxillare. Er umgibt die äußere Nasenöffnung caudal halbkreisförmig. Außerhalb der Lepidosaurier gibt es äußere Nasenmuskulatur bei den Crocrodilia (Bellairs & Shute 1953) sowie bei Urodela und Anura (Bruner 1902, Gans & Pyles 1983, Nikitin 1986). Auf Grund der unterschiedlichen Lage dieser Muskulatur erscheint es wenig wahrscheinlich, diese Nasenmuskulatur mit derjenigen der Acrodonta homologisieren zu können, wie dies von Malan (1946) unternommen wurde. Bei einer derartigen Annahme müßte von einer vollständigen und mehrfach unabhängigen Reduktion bei den Mammalia, den Chelonia, den Aves, den Rhyngocephalia und mehrfach innerhalb der Squamaten ausgegangen werden.

Es kann daher angenommen werden, daß der äußere Nasenmuskel in der Stammgruppe der Acrodonta neu entstanden ist und bei *Eremias* und *Acontias* sich konvergent dazu entwickelt hat. Die Entwicklung von glatten Muskelfasern aus undifferenziertem Bindegewebe ist leicht möglich. Die Innervation erfolgt durch viscerale Nervenfasern. Es besteht wahrscheinlich oft ein Zusammenhang zwischen der Ausbildung eines großen äußeren Nasenmuskels und eines großen Processus alaris superior. Bei *Uromastyx* jedoch

ist der Processus alaris superior nicht auffallend vergrößert. Daher ist diese Korrelation keine absolute. Der glatte Nasenmuskel ist innerhalb der Squamaten ein abgeleitetes Merkmal und eine Autapomorphie der Acrodonta (Merkmal 7.1.).

Eine Nasenklappe ('nasal valve' sensu Stebbins 1948) kommt bei allen Phrynosomatiden vor (Lemire 1985, Wiens 1993, eigene Beobachtungen). Dieser Gewebekomplex besteht aus umfangreichem Schwellgewebe und glatter Muskulatur und liegt im Boden des Vestibulum nasi in der Nähe der äußeren Nasenöffnung. Dabei sind in der Wand des Vestibulum der größte Teil der Muskelfasern radiär zu dessen Oberfläche angeordnet. Ein anderer Teil der Fasern verläuft parallel zur Oberfläche. Letztere setzen auch an der Lateralwand der Nasenkapsel an. Eine ähnliche Nasenklappe kommt innerhalb der Scleroglossa nur bei *Anniella* und *Gerrhonotus* vor (Stebbins 1948). Die Nasenklappe weicht jedoch in der Form und Lage wesentlich von dem äußeren Nasenmuskel der Acrodonta ab (s.o.). Bei zahlreichen Schlangen ist ein *M. subnasalis* (glatte Muskulatur) beschrieben worden (Bruner 1897, Lapage 1928). Dieser liegt im Boden des Vestibulum nasi und zieht vom Processus alaris inferior zum äußeren Epithel des Vestibulum nasi. Auf Grund seines Faserverlaufs stellt dieser Muskel einen spezialisierten Teil der radiär angeordneten Muskelfasern (*M. radialis internus*) in der Wand des Vestibulum anderer Squamaten dar (eigene Beobachtung an *Boa*, Merkmal 8.2). Die Kontraktion der Fasern müßte zu einer Erweiterung des Vestibulum nasi führen.

Radiäre, glatte Muskelfasern, die neben Blutlakunen und lockerem Bindegewebe das Vestibulum nasi umgeben, sind für den Grundplan der Squamata anzunehmen (Merkmal 7.0). Die Nasenklappe ist ein spezialisierter Teil dieses Schwellgewebes. Sie hat die Funktion der Verkleinerung des Durchmessers der äußeren Nasenöffnung. Die Nasenklappe ist eine Autapomorphie der Phrynosomatidae (Merkmal 8.1.). Diejenige von *Anniella* und *Gerrhonotus* müßte als Parallelentwicklung angesehen werden, da eine nähere Verwandtschaft mit den Autarchoglossa besteht (Estes et al. 1988).

Cartilago parietotectalis

Der laterale Rand der Cartilago parietotectalis ist bei all denjenigen Formen, bei denen das Vestibulum nasi S-förmig gewunden ist, nach ventral umgeschlagen, und er unterlagert den hinteren Abschnitt des Vestibulum nasi vollständig (*Leiocephalus*, *Liolaemus*, *Phymaturus*, *Stenocercus*, *Crotaphytus*, *Oplurus*, *Brachylophus*, *Chamaeleo* und *Uromastyx*, eigene Beobachtungen Abb.1, 4–9 sowie *Iguana*, Malan 1946, *Ctenosaura*, Oelrich 1956, *Dipsosaurus*, *Sauromalus*, Lemire 1985). An dieser Stelle ist die Cartilago parietotectalis ventral mit der Cartilago paranasalis verbunden. Besonders in älteren Stadien ist die Grenze beider Strukturen nicht festzustellen. Diese Form der Cartilago parietotectalis könnte im Zusammenhang mit der starken lateralen Ausdehnung des Vestibulum nasi durch die S-förmige Windung entstanden sein.

Weder ein S-förmiges Vestibulum nasi noch dessen weitgehende knorpelige Unterlagerung kann man bei anderen Squamaten finden (Bellairs & Kamal 1981, eigene Beobachtungen). Daher ist die Unterlagerung des Vestibulum nasi durch die Cartilago parietotectalis als abgeleitet anzusehen. (Merkmal 9.1). Dies stellt möglicherweise eine Synapomorphie einer Teilgruppe der Iguania dar (*Crotaphytidae* + *Opluridae* + *Tropiduridae* + *Iguanidae*). Schwierig ist dabei *Tropidurus* einzuordnen, da hier keine Unterlagerung des geraden Vestibulum nasi stattfindet.

Über die Situation bei anderen Tropidurini¹ (sensu Frost 1992) liegen keine Befunde vor. Der Nasensack von *Plica umbra* (Lemire 1985) gleicht jedenfalls weitgehend demjenigen von *Tropidurus melanopleurus* (eigene Beobachtung). Dies trifft möglicherweise auf die anderen Arten dieses Tribus zu. Im Gegensatz zu den Tropiduridae und Tropidurinae sind die Tropidurini durch zahlreiche autapomorphe Merkmale begründet (Frost 1992). Als Zusatzannahme müßte man, wenn die Tropiduridae monophyletisch sind, für die Tropidurini annehmen, daß deren Nasenkapsel sekundär vereinfacht wurde und daß das gerade Vestibulum aus einem S-förmigen entstanden sei.

Ebenso bereitet *Uromastyx* und *Chamaeleo* in der phylogenetischen Bewertung dieses Merkmals Schwierigkeiten, da sie in einigen Merkmalen mit den übrigen Acrodonta (Acrodontie, äußerer Nasenmuskel, Merkmal 7.1., kein Processus praenasalis, Merkmal 2.1.) übereinstimmen. Bei der Annahme des gemeinsamen Ursprungs der Unterlagerung des Vestibulum nasi durch die Cartilago parietotectalis bei *Uromastyx*, *Chamaeleo* und den Leguanen müßte man eine Reduktion dieses Merkmals bei allen übrigen Acrodonta annehmen. Insbesondere die andere Form des Septomaxillare bei *Uromastyx* sowie die gut begründete Monophylie der Acrodonta läßt es wahrscheinlicher erscheinen, daß die Unterlagerung des Vestibulum nasi und die S-förmige Windung bei *Uromastyx*, *Chamaeleo* und den Leguanen unabhängig voneinander entstanden ist.

Fenestra superior nasi

Die Fenestra superior nasi ist eine Öffnung im rostralen Bereich der Cartilago parietotectalis, durch die keine Nerven oder Gefäße ziehen. Sie entsteht bei *Lacerta*, *Ptyodactylus* und *Sphenodon* (Howes & Swinnerton 1903, De Beer 1930, El Toubi & Kamal 1961a, 1961b) relativ früh in der Ontogenese durch retardierte Chondrifikation.

Die Fenestra superior nasi ist innerhalb der Iguania bei *Phymaturus*, *Leiocephalus*, *Basiliscus*, *Corytophanes* und *Phrynosoma* ausgebildet. Innerhalb der Scleroglossa findet man sie bei *Haplodactylus*, *Ptyodactylus* (Gekkonidae), allen untersuchten Scincidae, Amphisbaenidae, *Lacerta*, *Anguis* sowie bei *Sphenodon*. Den Ophidia fehlt sie (Bellairs & Kamal 1981).

Die Fenestra superior nasi wird vom Nasale meist vollständig bedeckt. Es ist kein Zusammenhang zwischen dem Vorkommen einer Fenestra superior und Form der Nasenkapsel zu sehen. Wahrscheinlich gehört die Fenestra superior zum Grundplan der Lepidosaurier. Die Lesrichtung ist jedoch nicht eindeutig. Daher unterbleibt die Einbeziehung dieses Merkmals in die phylogenetische Analyse.

Fenestra lateralis nasi

Die Fenestra lateralis nasi entsteht bei allen untersuchten Squamaten ebenfalls durch retardierte Chondrifikation. Sie stellt eine seitliche Öffnung der Nasenkapsel, meist lateral der Concha nasalis, dar. Sie wird ventral von der Cartilago paranasalis und dorsal von der Cartilago parietotectalis begrenzt (De Beer 1937, Skinner 1973, Bellairs & Kamal 1981, eigene Beobachtung).

¹ Dieser Tribus ist synonym mit der ‚*Tropidurus*-group‘ sensu Etheridge & de Queiroz (1988) und beinhaltet die ehemaligen Gattungen *Tropidurus*, *Tapinurus*, *Plica*, *Strobilurus*, *Uracentron*, *Uranoscodon*. Diese Gruppe wurde von Frost (1992) taxonomisch neu bearbeitet und gegliedert.

Innerhalb der Iguania ist die Fenestra lateralis nur bei *Anolis* und *Chamaeleolis* zu finden; innerhalb der Scleroglossa bei allen untersuchten Lacertiden, Teiiden und Cordyliden (Bellairs & Kamal 1981). Eine kleine seitliche Öffnung in der Cartilago parietotectalis wurde bei *Psammodphis* und *Natrix* (Colubridae) als Fenestra lateralis interpretiert (Bellairs & Kamal 1981). Bei *Ptyodactylus* (Gekkonidae) und *Mabuya* (Scincidae) wird die Fenestra lateralis während der Ontogenese wieder verschlossen (El Toubi & Kamal 1961a, 1961b, Skinner 1973).

Letztere Beobachtungen würden dafür sprechen, daß die Fenestra lateralis nasi zum Grundplan der Squamata gehört und der Verschuß sekundär erfolgt ist. Jedoch ist die Lesrichtung nicht eindeutig, zumal keine funktionellen Erklärungen vorhanden sind. Die Seitenwand der Nasenkapsel wird frühzeitig von Deckknochen bedeckt, sowohl bei Formen mit, als auch bei solchen ohne Fenestra lateralis.

Fissura lateralis nasi

Als Fissura lateralis wird eine Spalte zwischen Cartilago parietotectalis und Cartilago paranasalis bezeichnet, die rostral der Concha nasalis liegt. Die Fissura lateralis kann rostral mit der Apertura nasalis externa verbunden sein oder durch die Ausbildung der Zona anularis von ihr getrennt werden (Malan 1946, Bellairs & Kamal 1981).

Innerhalb der Iguania ist die Fissura lateralis bei zahlreichen Gattungen als deutlicher Spalt ausgebildet, der mit Bindegewebe und/oder der Glandula nasalis lateralis ausgefüllt ist (*Anolis*, *Chamaeleolis*, *Polychrus*, *Sceloporus*, *Petrosaurus*, *Phrynosoma*, „*Agama*“, *Phrynocephalus* und *Lyriocephalus* [eigene Beobachtungen]; *Draco*, „*Calotes*“, *Iguana*: Born 1879, Malan 1946, Ramaswami 1946; Merkmal 10.1.). Dagegen wird die Fissura lateralis bei *Crotaphytus*, *Leiocephalus*, *Liolaemus*, *Stenocercus*, *Tropidurus*, *Oplurus*, *Brachylophus*, *Pogona*, *Physignathus*, *Uromastyx* und *Bradypodion* durch Verschmelzung der Cartilago parietotectalis mit der Cartilago paranasalis während der Ontogenese teilweise verschlossen (Merkmal 10.2.). Sie ist innerhalb der Chamaeleoniden nur bei *Rhampholeon* ausgebildet (Frank 1951), während sie bei *Chamaeleo* wie auch *Basiliscus* und *Corytophanes* fehlt (eigene Beobachtungen).

Innerhalb der Scleroglossa ist die Fissura lateralis bei den meisten Gekkota zu finden, wobei sie nur bei *Tropicocolotes*, *Stenodactylus*, *Atroedura* und *Palmatogecko* rostral durch die Ausbildung der Zona anularis von der Apertura nasalis externa getrennt wird. Im rostralen Teil der Fissura lateralis liegt bei den meisten Geckos, wie auch bei einigen Iguania, der laterale Rand des Septomaxillare (Bellairs & Kamal 1981, eigene Beobachtungen). Bei *Varanus* ist der rostrale Teil des Tectum nasi ebenfalls sehr lang und ventral von der Lamina transversalis anterior getrennt. Da die Cartilago paranasalis jedoch nicht so weit nach vorne reicht wie bei den Iguania oder Gekkota und keinen Kontakt zur Cartilago parietotectalis hat, kann bei dieser Gattung nicht von einer Fissura lateralis gesprochen werden (Bellairs 1949). Bei den übrigen Squamaten und bei *Sphenodon* ist keine Fissura lateralis vorhanden (Pratt 1948, Bellairs & Kamal 1981).

Die Fissura lateralis ist, wie der Vergleich zeigt, nur bei denjenigen Arten ausgebildet, bei denen das Vestibulum nasi relativ lang und die Concha weit caudal liegt (Iguania) oder der rostrale Teil des Cavum nasi schlauchförmig und gerade ist (Geckos, *Anolis*). Über den Außengruppenvergleich (*Sphenodon*, Autarchoglossa) ist es wahrscheinlich, daß die Ausbildung der Fissura lateralis einen abgeleiteten Zustand darstellt. Sie ist dann ein unabhängig voneinander entstandenes abgeleitetes Grundplanmerkmal der Iguania und der Gekkota (Merkmal 10.1.). Bei denjenigen Iguania mit S-förmig gewundenem

Vestibulum nasi, wie auch bei *Tropidurus*, ist der Verschluß der Fissura lateralis während der Ontogenese zu beobachten. Es ist dabei anzunehmen, daß bei diesen Arten die Fissura lateralis zwar angelegt, jedoch durch die Umbildungen an der Nasenkapsel infolge der S-förmigen Windung des Vestibulum nasi wieder verschlossen wird. Dies ist der zweite abgeleitete Merkmalszustand (Merkmal 10.2.).

Die alternative Hypothese wäre, die Ausbildung der Fissura lateralis als Grundplanmerkmal der Squamata anzusehen und deren Reduktion für die letzte gemeinsame Stammart der Autarchoglossa anzunehmen. Dabei müßte man jedoch die sekundäre Verkürzung des Vestibulum nasi und die Rückbildung des vorderen Teils der Cartilago paranasalis fordern; diese Annahme erscheint etwas unwahrscheinlicher.

Paries nasi

Eine selbständige Anlage der Cartilago paranasalis (= Paries nasi) ist zweifelhaft (Bellairs & Kamal 1981, Klembara 1991). Sie konnte bei *Anolis* in keinem Stadium von der Cartilago parietotectalis abgetrennt beobachtet werden. Zu demselben Ergebnis kommen auch Kamal & Abdeen (1972) bei *Acanthodactylus* und Skinner (1973) bei *Mabuya*. Slaby (1981, 1982b) stellte dagegen bei *Agama* und *Iguana* eine getrennte Anlage beider Strukturen fest. Die strukturelle Grenze zwischen Cartilago paranasalis und Cartilago parietotectalis ist rostral durch die Fissura lateralis und caudal durch die Fenestra lateralis (wenn vorhanden) gegeben (Bellairs & Kamal 1981). Die von De Beer (1937) vorgenommene Abgrenzung zwischen diesen beiden Knorpel-elementen durch das Foramen epiphaniale ist dagegen weniger gut geeignet, da dieses Foramen bei zahlreichen *Iguana* fehlt. Außerdem zeigen ontogenetische Untersuchungen am Cranium von *Anolis marmoratus* innerartige Unterschiede im Verlauf des N. ethmoidalis lateralis und damit in der Ausbildung des Foramen epiphaniale. Es konnten extrakapsuläre und intrakapsuläre Verläufe des Nerven beobachtet werden. Somit ist die Ausbildung eines Foramen epiphaniale bei dieser Art vom Ontogeneseablauf bzw. vom Verknorpelungszeitpunkt abhängig.

Einige Autoren geben an, daß bei den Ophidia die Cartilago paranasalis fehle (De Beer 1937, Kamal & Hammuda 1965, Bellairs & Kamal 1981). Im Hinblick auf deren zweifelhafte Selbständigkeit, ist diese Vermutung jedoch unerheblich.

Concha nasalis

Als Concha nasalis wird die tiefe Einfaltung des Paries nasi verstanden, die frei in das Cavum nasi hineinragt. Einfaltungen der Schleimhaut ohne knorpelige Stütze kommen bei Squamaten nicht vor (Parsons 1970). Die Wand der Concha ist in der Regel doppelt, und es besteht daher ein Cavum conchale. Zur Ausbildung der Concha nasalis trägt nach Untersuchungen von Kamal (1968) nicht der Einfluß der Glandula nasalis lateralis bei, da die Concha gebildet wird, bevor die Glandula zu finden ist. Die Knorpelbildung folgt vielmehr der Einfaltung des olfaktorischen Epithels.

Die Einsenkung der Nasenkapselseitenwand nach ventromedial und die Bildung einer Concha nasalis mit Cavum conchale ist bei allen Iguaniden s.str. (*Brachylophus*, *Ctenosaura*, *Cyclura*, *Dipsosaurus*, *Iguana*, *Sauromalus*; Matthes 1934, Oelrich 1956, Slaby 1982b, Lemire 1985, eigene Beobachtungen) sowie bei *Leiocephalus* (Tropiduridae) und unter den Agamiden bei *Diporiphora*, *Lyriocephalus*, *Pogona*, *Ctenophorus*, *Physignathus* sowie bei den Uromastycidae (*Uromastyx*, *Leiolepis*) zu finden (Gabe & Saint Girons

1976, eigene Beobachtungen). Bei zahlreichen untersuchten Iguania ist nur ein flacher Wulst ausgebildet, dem die Glandula nasalis lateralis aufliegt (*Crotaphytus*, *Ophurus*, *Tropidurus*, *Stenocercus*, *Liolaemus*, *Phymaturus*, *Phrynosoma*, *Basiliscus*, *Corytophanes*, „*Agama*“, *Phrynocephalus*; eigene Beobachtungen). Nach Angaben Born's (1879) trifft dies auch auf *Leiosaurus* (Polychridae) und *Draco* sowie auf *Bronchocele* und *Calotes* zu (Ramaswami 1946, Slaby 1982c). Diese flache Leiste ist als reduzierte Concha nasalis zu interpretieren. Bei *Anolis*, *Chamaeleolis*, *Polychrus*, *Petrosaurus*, *Sceloporus*, (eigene Beobachtungen), bei *Uma*, *Uta* und den Chamaeleoniden¹ (Malan 1946, Gabe & Saint Girons 1976) findet man keine Concha nasalis.

Innerhalb der Scleroglossa ist bei den meisten Formen eine Concha nasalis mit Cavum conchale ausgebildet. Ausnahmen: *Ramphotyphlops* (*Typhlops*) *braminus*, *Leptotyphlops*, *Acrochordus*, *Hydrophis*, *Laticauda* (beide Hydrophilidae) und *Calamaria* (Colubridae). Sie ist bei allen untersuchten Homalopsinae (Colubridae), bei *Atractaspis* (Aparallactinae, Colubridae), *Typhlops punctatus*, *Anniella* und bei den Amphisbaeniden zu einem Knorpelwulst reduziert (Kathariner 1900, Gabe & Saint Girons 1976, Bellairs & Kamal 1981). Diese Auflistung zeigt, daß die Concha nasalis bei vielen subterranean oder aquatischen Formen reduziert ist. Das Jacobsonsche Organ ist dagegen gut entwickelt.

Sphenodon besitzt eine vordere Concha und eine hintere voluminöse Concha, jedoch haben beide kein Cavum conchale. Unterschiedlich ist auch die Lage der Concha nasalis. Bei *Sphenodon*, den Gekkota, Scincomorpha, Anguidae und den Schlangen ist die Concha durch eine Einsenkung der lateralen Nasenkapselwand entstanden, während sie bei den Iguania, bei *Heloderma* und *Varanus* von dorsorostral herabhängt (Malan 1946, Gabe & Saint Girons 1976).

Durch die Ausbildung einer Concha nasalis wird die Oberfläche des olfaktorischen Epithels vergrößert (Gabe & Saint Girons 1976). Insbesondere bei terrestrischen Formen ist meist eine recht große Concha nasalis ausgebildet. Folgende Faktoren stehen wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Reduktion der Concha nasalis:

1. Microsmatie (Chamaeleonidae, Polychridae, Corytophanidae, Wasserschlangen, grabende Arten).
2. Größe des Cavum nasi ist durch die enorme Verlängerung des Vestibulum nasi limitiert (Phrynosomatidae, Crotaphytidae, Tropiduridae, Opluridae). Wegen der Überlagerung des Cavum nasi durch das Vestibulum nasi erscheint eine Einfaltung des Daches der Nasenkapsel kaum möglich. Eine gewisse Kompensation dieses Platzmangels wird durch eine Ausdehnung des Cavum nasi nach rostral (rostraler Recessus der Iguania) oder durch eine Vergrößerung des Cavum antorbitale erreicht (z. B. *Phymaturus*, *Phrynocephalus*, *Lyricephalus*).

Die Homologie der Conchae nasales innerhalb der Amniota ist letztlich nicht geklärt (Parsons 1959a, 1970). Wenn sich jedoch die Concha in ähnlicher Lage zum Ausführgang der Glandula nasalis lateralis befindet, wenn sie an vergleichbarer Stelle eingefaltet (Seitenwand oder Septum nasi) und mit gleicher Auskleidung (olfaktorisches oder respiratorisches Epithel) versehen ist, handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um eine homologe Bildung.

¹ nur Haas 1937 beschreibt bei *Chamaeleo* eine flache Leiste am Dach der Nasenkapsel, der die Glandula nasalis aufliegt.

Lepidosaurier besitzen im Grundplan 2 Conchae. Vögel 3 Conchae (Weber 1990), Krokodile 2–3 (Saint Girons 1976). Innerhalb der Chelonia sind zwar bei einigen Gattungen Vorwölbungen der Paries nasi zu beobachten, jedoch sind die Grundplanverhältnisse bezüglich dieses Merkmals nicht geklärt (Eßwein in Vorb.).

Wieviele Conchae im Grundplan der Mammalia vorhanden waren, ist schwer nachzuvollziehen; zudem lassen sich diese mit denjenigen der Sauropsiden nur schwierig homologisieren. Daraus ergeben sich für den Grundplan der Amniota zwei plausible Möglichkeiten: Erstens wäre an eine unabhängige Entstehung der Conchae bei Mammalia und Diapsida zu denken; als andere Möglichkeit wäre mindestens eine (mittlere?) Concha für den Grundplan der Amniota anzunehmen.

Wenn man die Chelonia in die Sauropsida einreicht, ist sowohl an eine unabhängige Entstehung dieser Vorwölbungen innerhalb der Chelonia als auch an eine mehrfache Reduktion zu denken. Sowohl im Grundplan der Mammalia als auch in demjenigen der Diapsida wären dann sekundär weitere Conchae hinzugekommen. Für die letzte gemeinsame Stammart der Diapsida ist der Besitz einer zusätzlichen, vorderen Concha anzunehmen. Der Grundplan der Archosaurier zeichnet sich durch 2 oder 3 Conchae aus, abhängig davon, ob man die hintere und vordere Concha der Crocodilia mit derjenigen der Vögel homologisiert (Parsons 1959b, 1970, Saint Girons 1976, Weber 1990). Wahrscheinlich ist die größere, mittlere Concha derjenigen der Squamata homolog.

Als abgeleitete Grundplanmerkmale der Squamata sind die vollständige Reduktion der vorderen Concha und die Ausbildung eines Cavum conchale, das von der Glandula nasalis lateralis ausgefüllt wird, anzunehmen (Merkmal 11.0). Das Cavum conchale wurde innerhalb der Iguania mehrfach reduziert; es entstand aus der voluminösen Vorwölbung eine flache Leiste (Merkmal 11.1.). Dies müßte man je nach bevorzugter Stammbaumschuldhypothese zwei bis dreimal fordern. Die vollständige Reduktion der Concha nasalis ist für den Grundplan der Polychridae, der Phrynosomatidae und der Chamaeleonidae anzunehmen (Merkmal 11.2.).

Processus maxillaris

Der Processus maxillaris entsteht als ein vom Paries nasi unabhängiges Element (Rice 1920, Bellairs & Kamal 1981). Seine caudale, mesenchymatöse Verbindung mit dem Processus pterygoideus palatoquadri in sehr frühen Stadien z. B. bei *Bradypodion* spricht für einen visceralen Ursprung (Visser 1972).

Einen langen Processus maxillaris posterior findet man unter den Iguania bei *Phyllorhynchus*, *Corytophanes*, *Leiocephalus*, *Uromastyx*, *Polychrus* und *Brachylophus*. Bei *Tropidurus*, *Lyriocephalus* und „Agama“ fehlt er; bei *Chamaeleo*, *Bradypodion* und *Phymaturus* ist er in den untersuchten Stadien isoliert von der Nasenkapsel (Malan 1946, Visser 1972, eigene Beobachtungen). Nur bei *Lyriocephalus* ist der Processus maxillaris anterior besonders lang.

Bei den meisten untersuchten Scleroglossa ist ein Processus maxillaris anterior und posterior ausgebildet (Bellairs & Kamal 1981). Fast allen Schlangen und Amphisbaeniden fehlen beide Fortsätze. Nur *Typhlops*, *Eumectes* und *Eryx* haben einen kurzen Processus maxillaris posterior am Planum antorbitale (Kamal & Hammouda 1965a, Bellairs & Kamal 1981). *Sphenodon* besitzt einen langen Processus maxillaris posterior (Howes & Swinnerton 1903). Der Processus maxillaris posterior spielt vermutlich in der Verankerung der Nasenkapsel im Oberkiefer eine Rolle.

Innerhalb der Archosaurier ist nur bei *Alligator* in frühen Entwicklungsstadien ein Processus maxillaris posterior am Planum antorbitale – in ähnlicher Lage und Beziehung zum Palatinum wie bei den Squamaten – ausgebildet (Klembara 1991). Bei einigen Seeschildkröten sind isolierte Knorpel Elemente dorsal des Palatinum zu finden, die meist als Reste eines Processus maxillaris posterior interpretiert werden (Eßwein pers. Mitt.).

Ein langer Processus maxillaris posterior kann für den Grundplan der Lepidosaurier (wahrscheinlich Sauropsida) angenommen werden, da eine Verbindung mit dem Processus pterygoideus des Viscerocranium in frühen Stadien bei einigen Formen besteht. Dies spricht dafür, den Processus maxillaris posterior wie bei den Amphibia auch bei den Sauropsida als Teil des Palatoquadratum anzusehen (Merkmal 12.0.; De Beer 1937, Visser 1973, Bellairs & Kamal 1981). Die vollständige Reduktion des Processus maxillaris anterior bei den Ophidia (Merkmal 12.1.) und die Reduktion beider Processus bei den Caenophidia (Merkmal 12.2.) könnte eine Autapomorphie dieser Gruppen sein.

Planum antorbitale

Das Planum antorbitale verknorpelt bei allen untersuchten Lepidosauria selbständig. Es ist dem Septum nasi zwar angelagert, jedoch nur bei *Cerastes* (Viperidae) und *Naja* (Elapidae) mit diesem verschmolzen (Kamal & Hammouda 1965c, El Toubui et al. 1970). Das Planum antorbitale ist bei denjenigen Arten, bei denen das Cavum antorbitale reduziert ist, nur sehr flach (*Anolis*, *Polychrus*, *Chamaeleolis*; Chamaeleonidae). Wahrscheinlich besteht ein Zusammenhang mit der Größe der Augen und deren Platzbedarf. Bei den übrigen Squamaten stellt das Planum antorbitale eine nach caudal gerichtete flache Kuppel dar (Malan 1946, Bellairs & Kamal 1981, eigene Beobachtung). Daher ist ein kleines und flaches Planum antorbitale wie auch das Fehlen des Cavum antorbitale als abgeleitet anzunehmen. Dies könnte eine Autapomorphie der Polychridae sein (Merkmal 13.1). Bei den Chamaeleonidae kommt es zusätzlich zu einer Verschmelzung des Planum antorbitale mit der Cartilago parietotectalis und dem Planum suprasetale zu einer ‚dorsal plate‘ (Malan 1946, Visser 1972; Merkmal 13.2.).

Processus rostralis des Planum antorbitale

Processus rostralis plani antorbitalis, ein medial der Choane liegender Fortsatz, wurde als neuer Begriff eingeführt. Er befindet sich im Gewebe zwischen dem Siphon-artig gewundenen, absteigenden Choanengang (Ductus choanalis descendens) und kommt bei allen untersuchten nicht-acrodonten Iguania, bei *Pogona* und *Phrynosoma* vor. Bei letzterem ist die Lage und Beziehung zum absteigenden Choanengang nicht gegeben; er reicht hier rostral bis in Höhe der ventralen Schuppe des Septomaxillare, wird vom Palatinum unterlagert und dient als Stützstruktur für diesen Knochen; er ist nicht mit der Lamina transversalis anterior verbunden. Der Processus rostralis plani antorbitalis fehlt unter den Leguanen nur dem untersuchten Exemplar von *Basiliscus*.

Bei einigen Leguanen besteht durch straffes Bindegewebe rostral eine Verbindung mit der Lamina transversalis anterior (*Petrosaurus*, adulte *Phrynosoma*). Diese Verbindung liegt zwischen Cartilago paraseptalis und Cartilago ectochoanalis medial der Choanenrinne und ist bei *Sceloporus* und juvenilen *Phrynosoma* verknorpelt. Sie stützt die mediale Choanenfalte. Dieses Knorpelband wurde von Malan (1946) ‚lateral paraseptal cartilage‘ bezeichnet. Caudal gerichtete Fortsätze an der Lamina transversalis anterior, die möglicherweise Rudimente einer ehemaligen Verbindung mit dem Planum antorbitale dar-

stellen, gibt es bei *Brachylophus*, adulten *Phrynosoma*, *Leiocephalus* und *Uta* (Malan 1946, eigene Beobachtung).

Bei scleroglossen Squamaten und *Sphenodon* sind weder isolierte Reste dieses Knorpels noch Fortsätze am Planum antorbitale oder der Lamina transversalis anterior in vergleichbarer Lage beobachtet worden (Malan 1946, Bellairs & Kamal 1981, eigene Beobachtung).

Es kann daher angenommen werden, daß der Processus rostralis plani antorbitalis neu entstanden ist. Meine erste Hypothese geht davon aus, daß dieser Fortsatz eine Autapomorphie der Iguania sei (Merkmal 14.1.). Die Ausbildung eines Knorpelbandes zwischen Lamina transversalis anterior und Planum antorbitale wäre bei einigen Phrynosomatidae hinzugekommen (Merkmal 14.2.). Die Reduktion der caudalen Fortsätze müßte man dann bei *Basiliiscus* und zahlreichen Acrodonta fordern. Wenn man als alternative Hypothese dieses Merkmal als Synapomorphie der nicht-acrodonten Iguania verwenden würde, wäre die Ausbildung des Processus rostralis bei *Pogona* und *Phrynocephalus* unabhängig davon erfolgt. Ebenso wären dann die Synapomorphien, die zwischen den Acrodonta und Teilgruppen der Leguane bestehen, unabhängig voneinander entstanden.

Commissura sphenethmoidalis

Die Commissura sphenethmoidalis verknorpelt eigenständig und entsteht aus dem Blastem des vorderen Orbitalknorpels (Bellairs & Kamal 1981). Da eine enge Beziehung zur Nasenkapsel besteht, wird diese Struktur in die Analyse einbezogen.

Die Commissura sphenethmoidalis verbindet bei allen untersuchten Iguania mit Ausnahme der Chamaeleoniden, *Anolis* und *Chamaeleolis* das Planum antorbitale mit dem Dorsalrand des Septum interorbitale; bei diesen beiden Arten ist sie nur als kurzer, freier Fortsatz am Planum antorbitale ausgebildet. Bei dem untersuchten Embryo von *Crotaphytus* ist die Commissura sphenethmoidalis nur sehr kurz, während sie bei älteren Embryonen und Schlüpflingen spangenartig das Planum antorbitale mit dem Septum interorbitale verbindet. Den Chamaeleoniden fehlt die Commissura sphenethmoidalis völlig (Malan 1946, Visser 1972, Bellairs & Kamal 1981).

Innerhalb der Scleroglossa ist die Commissura sphenethmoidalis bei allen untersuchten Gekkotä entweder nur als kurzer Fortsatz ausgebildet oder sie ist vollständig reduziert. Sie fehlt auch den untersuchten Amphisbaenia und Ophidia (Bellairs & Kamal 1981).

Bei älteren Squamaten-Embryonen ist die Stelle der caudalen Verbindung der Commissura sphenethmoidalis mit dem Orbitalknorpel abhängig von der Lage des Planum suprasedale. Reicht das Planum suprasedale weit nach rostral, so ist die Commissura sphenethmoidalis mit diesem verbunden (Lacertidae, Anguillidae, *Anniella*, *Sphenodon*, Bellairs & Kamal 1981). Dies steht wiederum im Zusammenhang mit der Größe und Lage des Lobus olfactorius, der vom Planum suprasedale unterlagert wird. Ein relativ gut ausgeprägter optischer Sinn ist wahrscheinlich bereits für die letzte gemeinsame Stammart der Squamaten anzunehmen. Bedingt durch die großen Augen rückt das Vorderhirn im Vergleich zu kleinäugigen Amnioten weiter nach caudal und die interorbitale Region wird länger. Dabei gibt es selbstverständlich wiederum erhebliche Unterschiede innerhalb der Squamaten. Insbesondere arborikole Formen haben einen besonders gut ausgeprägten optischen Sinn und kleine Lobi olfactorii.

Bei einigen anderen Squamaten (*Iguania*, *Varanus*, *Xantusia*, einige Scincidae) ist die Commissura sphenethmoidalis nicht mit dem Planum suprasetale, sondern mit dem Dorsalrand des Septum interorbitale verbunden. Das Planum suprasetale ist kleiner und liegt weiter caudal (Bellairs & Kamal 1981). Da bei allen Gekkota der dorsale Teil des Septum interorbitale fehlt, ist auch die Verbindung mit der Commissura sphenethmoidalis verloren gegangen (Bellairs & Kamal 1981). Der Bulbus olfactorius und Tractus olfactorius der Gekkonidae ist in eine feste Bindegewebskapsel eingeschlossen, die ventral mit dem Septum interorbitale verbunden ist (El-Toubi 1961c, eigene Beobachtung).

In diesem Zusammenhang steht auch die Ausbildung eines Processus descendens frontalis, der den Bulbus olfactorius seitlich umgibt (Autapomorphie der Gekkota, Estes 1983a). Den Ophidia fehlen infolge des sekundär platybasischen Schädelbaus ein Septum interorbitale und die vorderen Orbitalknorpel (Kamal & Hammouda 1965a, 1965b, 1965c, 1965d, El Toubi 1970).

Die Amphisbaenia zeichnen sich ebenfalls durch die Reduktion des Septum interorbitale aus. Dieses wird funktionell durch einen Knochen ersetzt, der allgemein als ‚Orbitosphenoid‘ bezeichnet wird (Bellairs & Kamal 1981). Dabei handelt es sich jedoch nicht um eine Verknöcherung von Teilen des Orbitalknorpels, sondern um eine Bindegewebsverknöcherung (Zuwachsknochen, ‚membrane bone‘ sensu Bellairs & Gans 1983). Bei *Anolis* und *Chamaeleolis* besteht möglicherweise ein Zusammenhang zwischen der Reduktion der caudalen Verbindung der Commissura sphenethmoidalis mit dem Septum interorbitale, der Größe der Augen und deren Platzbedarf. Bei den Chamaeleoniden ist der vordere Teil des Septum interorbitale mit der Cartilago parietotectalis und dem Planum antorbitale zu einer breiten Platte (‘dorsal plate’, sensu Visser 1972) verschmolzen (Merkmal 13.2.). Dies wird im Zusammenhang mit der enormen Vergrößerung der Augen und der gleichzeitigen Verkürzung der Nasenkapsel gesehen (Haas 1937, Visser 1972). Die Commissura sphenethmoidalis wird nicht angelegt.

Deckknochen sind der Commissura sphenethmoidalis bei Squamaten gewöhnlich nicht direkt aufgelagert. Alle bisherigen Untersuchungen zeigen, daß diese Commissur – wenn sie angelegt wird – auch im Adultus persistiert (Bellairs & Kamal 1980, eigene Beobachtungen). Mithin ist nicht an einen Resorptionseinfluß der überlagernden Knochen zu denken, wie dies beispielsweise bei der Craniogenese innerhalb der Chelonia vermutet wird (EBwein in Vorb.).

Die Verbindung der Nasenkapsel mit dem Orbitalknorpel durch die Commissura sphenethmoidalis ist ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Lepidosaurier (Merkmal 15.0.). Die Reduktion der Commissura sphenethmoidalis ist als abgeleitetes Merkmal anzusehen (Merkmal 15.1.). Diese Reduktion tritt mehrfach innerhalb der Squamata bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen auf. Die Reduktion der Commissura sphenethmoidalis ist eine Synapomorphie von *Anolis* und *Chamaeleolis*, eine Synapomorphie der Gekkonidae und Pygopodidae, eine Autapomorphie der Chamaeleonidae, der Amphisbaenia und der Ophidia.

Solum nasi

Lamina transversalis anterior

Die Lamina transversalis anterior aller untersuchter Squamaten chondrifiziert zeitlich nach dem Septum nasi: sie ist rostral mit dem Ventralrand des Septum verbunden (Skinner 1973, Bellairs & Kamal 1981, Slaby 1982a, 1982b, 1982c, eigene Beobachtung). Sie bildet in älteren Stadien stets die vordere und seitliche Wand des Jacobsonschen

Organs. Bei einigen Iguania (*Crotaphytus*, *Phymaturus*, *Corytophanes*, *Pogona*, *Phygnathus*; eigene Beobachtungen; *Ctenosaura*, *Bradypodion*; Oelrich 1956, Visser 1972) sowie bei einigen scleroglossen Squamaten (*Lacerta*, *Acanthodactylus* und *Sphenodon*; Bellairs & Kamal 1981) umgibt die Lamina transversalis anterior den rostralen Abschnitt des Jacobsonschen Organs schalenartig. Sie grenzt dadurch das Organ vom Vestibulum nasi ab und mag auch Stützfunktion für das Epithel haben.

Die Commissura vomeronasalis posterior, die von der Lamina transversalis anterior nach medial zur Cartilago paraseptalis reicht, ist bei zahlreichen Iguania ausgebildet (*Crotaphytus*, *Phymaturus*, *Stenocercus*, *Liolaemus*, *Leiocephalus*, *Oplurus*, *Iguana*, *Ctenosaura*, *Brachylophus*, *Sceloporus*, *Petrosaurus*, *Phrynosoma*, *Uromastix* und *Pogona*). Diese Knorpelspange fehlt den übrigen Iguania, den Scleroglossa und *Sphenodon* (Malan 1946, Oelrich 1956, eigene Beobachtungen). Nur bei *Teius* ist nach der Beschreibung von Malan (1946) eine derartige Commissur vorhanden. Die gleiche Autorin berichtet bei einigen Autarchoglossa von einzelnen isolierten Knorpelstücken, die caudal des Jacobsonschen Organs liegen.

Diese innerhalb der Iguania vorkommende Commissura vomeronasalis posterior bedeckt meist den hintersten Abschnitt des Jacobsonschen Organs – den Bereich, in dem das Septomaxillare fehlt. Sie grenzt hier das Jacobsonsche Organ vom dorsal liegenden rostralen Abschnitt des Cavum nasi ab. Eine derartige Querverbindung vervollständigt die Kapsel des Jacobsonschen Organs (Abb.2). Diese Commissur kann in der Phylogenese – wie auch in der Ontogenese der Squamaten – erst entstanden sein, nachdem ein bindegewebiger, sekundärer Gaumen (Merkmal 25.0.) ausgebildet ist. Diese Knorpelspange ist wahrscheinlich bei der letzten gemeinsamen Stammart der Iguania erstmals aufgetreten (Merkmal 16.1.). Den unabhängigen Verlust dieser Verbindung müßte man für einige Taxa innerhalb der Iguania annehmen (Merkmal 16.2.). Diese Reduktion ist wahrscheinlich bei der letzten gemeinsamen Stammart der Chamaeleonidae + Agamidae aufgetreten. Bei *Teius* wäre sie jedoch unabhängig von den Iguania entstanden.

Die Form der Lamina transversalis anterior der Ophidia weicht von derjenigen der übrigen Squamaten wesentlich ab. Da das Jacobsonsche Organ weit caudal liegt, ist der rostrale Anteil der Lamina transversalis anterior sehr lang und dünn. Dieser ist mit dem Septum nasi verbunden und entsteht getrennt vom hinteren, dem Jacobsonschen Organ benachbarten Anteil (Kamal & Hammouda 1965c). Bei einigen Colubriden besteht keine Verbindung zwischen beiden Teilen. Den Viperiden fehlt der rostrale Teil völlig. Der hintere Teil der Lamina transversalis ist meist mit der Cartilago parietotectalis verbunden und trägt die Cartilago ectochoanalis und die Concha des Jacobsonschen Organs.

Von den Typhlopidae fehlen embryonale Untersuchungen. Adulte Formen besitzen ebenfalls eine lange, dünne Lamina transversalis anterior und ein weit caudal liegendes Jacobsonsches Organ (Smit 1949, Bellairs & Kamal 1981). Diese spezielle Form der Lamina transversalis anterior der Ophidia steht daher in Zusammenhang mit der caudalen Lage des Jacobsonschen Organs und ist als autapomorphes Merkmal der Ophidia anzusehen (Merkmal 29.2.).

Die Lamina transversalis anterior ist bei fast allen Squamaten caudolateral mit der Cartilago paranasalis verbunden. Eine Grenze zu letzterer kann man jedoch in älteren Stadien nicht finden, da die beiden Strukturen miteinander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet beim Embryo immer hinter dem Jacobsonschen Organ statt – an der Stelle, wo diese Knorpelplatte nach dorsal ansteigt. Im Gegensatz zu allen übrigen Squamaten endet

die Lamina transversalis anterior bei *Varanus* caudolateral frei (Bellairs 1949, Shrivastava 1963).

Die laterale Verbindung der Lamina transversalis anterior mit der Cartilago parietotectalis (Zona anularis) tritt bei den meisten Squamaten relativ spät in der Ontogenese auf (Rice 1920, Bellairs & Kamal 1981, eigene Beobachtung). Lediglich bei *Teius* wird nach Angaben von Slaby (1982a) die Verbindung der Lamina transversalis anterior mit der Cartilago parietotectalis im Laufe der Ontogenese wieder getrennt.

Die Zona anularis der Squamaten entsteht durch Anlagerung der beiden Knorpel-elemente, eventuell gefolgt von einer Verschmelzung (De Beer 1937, Bellairs & Kamal 1981, eigene Beobachtung). Bei den meisten untersuchten Schlüpflingen der Iguania war die Verschmelzung der Knorpel-elemente nicht zu beobachten. Dies erfolgt meist erst bei älteren Individuen. Eine Anlagerung der Lamina transversalis anterior und der Cartilago parietotectalis ist bei *Crotaphytus*, *Stenocercus*, *Liolaemus*, *Phymaturus*, *Basiliscus* und *Physignathus* zu finden. Bei adulten *Ctenosaura*, *Iguana*, *Leiocephalus*, *Pogona* und den Chamaeleoniden tritt eine Verschmelzung der beiden Knorpel-elemente auf (Haas 1937, Malan 1946, Oelrich 1956, eigene Beobachtungen). Bei den übrigen Iguania ist die Apertura nasalis externa mit der Fissura lateralis verbunden.

Die meisten Scleroglossa, wie auch *Sphenodon*, besitzen eine Zona anularis. Diese fehlt jedoch den meisten Gekkota (außer: *Tropicolotes*, *Stenodactylus*, *Atroedura*, *Palmatogecko*) und *Varanus* (Kamal 1965a, Bellairs & Kamal 1981). Bei den Ophidia ist es schwierig zu unterscheiden, ob eine in Form und Lage vergleichbare Zona anularis ausgebildet ist. Bei den Boidae ist der rostrale Anteil der Lamina transversalis anterior lateral mit der Cartilago parietotectalis verbunden, bei den meisten übrigen Schlangen jedoch nur der hintere Anteil (s.o.). Nach Bellairs & Kamal (1981) besitzen demnach nur die Boidae eine echte Zona anularis.

Die Zona anularis ist ebenfalls bei den Chelonia und Crocodilia vorhanden und gehört wahrscheinlich bereits zum Grundplan der Amniota (De Beer 1937, Parsons 1970). Möglicherweise ist das Fehlen der Zona anularis an die Ausbildung der Fissura lateralis gekoppelt (Merkmal 10.1.). Dann wäre ihre Ausbildung innerhalb der Iguania, wie auch innerhalb der Gekkota, sekundär (Merkmal 10.2.), da die Fissura lateralis als Grundplanmerkmal der Iguania bzw. der Gekkota angesehen wird. Die Zona anularis wird hier nicht als gesondertes Merkmal aufgeführt.

Concha des Jacobsonschen Organs

Als Concha des Jacobsonschen Organs (Concha vomeronasalis) wird ein in das Organlumen ragender wulst-, zapfen- oder pilzförmiger Fortsatz der Lamina transversalis anterior bezeichnet (Gaupp 1900). Eine wulstförmige Concha ist bei den meisten Iguania ausgebildet. Dagegen findet man eine zapfenförmige Concha bei *Corytophanes*, *Brachylophus*, *Ctenosaura*, *Oplurus*, *Uromastix* und *Physignathus* (Oelrich 1956, eigene Beobachtungen).

Die Concha des Jacobsonschen Organs fehlt *Anolis*, *Chamaeleolis*, den Chamaeleoniden, *Calotes*, *Otocryptis* und *Ceratophora* (Eckart 1922, Ramaswami 1946, eigene Beobachtungen). Bei allen untersuchten Scleroglossa ist die Concha des Jacobsonschen Organs vorhanden. *Sphenodon* besitzt dagegen ein kleines, längsovales Jacobsonsches Organ ohne Concha (Broom 1905). Auch ist bei keinem anderen Tetrapoden die Ausbildung einer von der Lamina transversalis anterior ausgehenden knorpeligen Concha beschrieben worden (Broman 1920, De Beer 1937, Parsons 1970).

Die Oberfläche der Concha des Jacobsonschen Organs ist mit respiratorischem Epithel bedeckt. Sie dient daher nicht einer Oberflächenvergrößerung des sensorischen Epithels des Jacobsonschen Organs, sondern ist wahrscheinlich am Füllmechanismus beteiligt. Dabei funktioniert der knorpelige Fortsatz der Lamina transversalis anterior ähnlich einer Stempelpumpe. Beim Nachlassen des Druckes auf die Concha durch die Zunge oder Nahrung wird das Lumen des Organs erweitert und dadurch Flüssigkeit in das Organ hochgezogen (Broman 1920).

Da die Concha des Jacobsonschen Organs ausschließlich bei Squamaten vorkommt und im Zusammenhang mit der Funktion und der Vergrößerung des Jacobsonschen Organs steht, ist sie als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Squamaten anzusehen (Merkmal 17.0.). Die Reduktion der Concha des Jacobsonschen Organs steht im Zusammenhang mit der verminderten Größe und Funktionsfähigkeit des Organs einiger arborikoler Arten (*Anolis*, *Chamaeleolis*, *Bradypodion*, *Chamaeleo*, *Calotes*, *Ceratophora*, *Otocryptis*). Dabei ist es wahrscheinlich ausreichend, gelöste Geschmacksstoffe nur mit einem durch das Flimmerepithel erzeugten Flüssigkeitsfluß dem Organ zuzuführen. Die Reduktion der Concha des Jacobsonschen Organs wäre synapomorph für *Anolis* und *Chamaeleolis* sowie autapomorph für die Chamaeleonidae (Merkmal 17.1.). Der unabhängige Verlust wäre bei *Calotes* und den ceylonischen Agamen *Otocryptis* und *Ceratophora* anzunehmen, sofern die Angaben Eckart's (1922) verlässlich sind.

Cartilago paraseptalis

Die Cartilago paraseptalis verknorpelt bei allen untersuchten Lepidosaurier unabhängig von anderen Teilen der Nasenkapsel (De Beer 1937, Bellairs & Kamal 1981). Sie ist rostral an der Stelle mit der Lamina transversalis anterior verbunden, an der diese mit dem Septum nasi Kontakt hat. Die Cartilago paraseptalis erstreckt sich als schmales Band lateral des Septum nasi nach caudal zum Planum antorbitale. Sie bildet bei allen Squamaten rostral einen Teil der medialen Wand des Jacobsonschen Organs. Diese ist jedoch bei einigen Scleroglossa nur sehr schmal (Skinner 1973). Ventral sind der Cartilago paraseptalis der Vomer und das Palatinum angelagert.

Die Cartilago paraseptalis fehlt innerhalb der Iguania bei *Anolis*, *Chamaeleolis*, *Phrynocephalus*, *Lyriocephalus* und allen untersuchten Chamaeleoniden völlig. Ein kurzer Fortsatz am Planum antorbitale (Processus paraseptalis posterior) ist bei *Anolis carolinensis*, *Calotes versicolor* und *Draco volans* zu finden (Born 1879, Ramaswami 1946, Stimie 1966). Nur rostrale Reste der Cartilago paraseptalis an der Lamina transversalis anterior (Processus paraseptalis anterior) findet man bei *Bradypodion* (Visser 1972). Beide Processus sind bei *Tropidurus*, *Polychrus*, *Oplurus* und älteren *Agama* vorhanden. Die Cartilago paraseptalis ist bei *Sphenodon* und fast allen bisher untersuchten Scleroglossa vollständig ausgebildet (Bellairs & Kamal 1981). Sie fehlt dagegen *Chamaesaurus* (Cordylidae) und allen Schlangen. Einzelne isolierte Knorpelstücke bei *Eumectes* (Boidae) und *Xenopeltis* wurden von Bellairs (1949) als Reste der Cartilago paraseptalis interpretiert. Bei *Anguis* ist sie in der Mitte unterbrochen, bei *Varanus* chondrifiziert sie nicht vollständig (Pratt 1948, Shrivastava 1963).

Ihr Fehlen oder ihre Reduktion ist ein abgeleitetes Merkmal, da die Cartilago paraseptalis ein eigenes Verknorpelungszentrum besitzt und der Verlust einer Knorpelanlage bei wenigen Taxa einfacher zu erklären ist als die Neuentstehung bei vielen. Die Reduktion der Cartilago paraseptalis ist möglicherweise eine Autapomorphie der Polychridae, Chamaeleonidae bzw. der Ophidia (Merkmal 18.1.). Funktionelle Erklärungen, warum die Cartilago paraseptalis nur bei wenigen Gattungen reduziert wurde, gibt es zur Zeit nicht.

Eine breite und mit dem Septum nasi bzw. mit der Cartilago ectochoanalis verschmolzene Cartilago paraseptalis ist bei Schildkröten zu finden. Dies ist jedoch als abgeleiteter Grundplanzustand der Chelonia zu bewerten (Eßwein in Vorb.).

Für den Grundplan der Amniota ist eine vom Septum nasi getrennte Cartilago paraseptalis anzunehmen.

Cartilago ectochoanalis

Die Cartilago ectochoanalis der Squamaten besitzt wahrscheinlich ein eigenes Verknorpelungszentrum. So wurde dies bei *Sphenodon* von Howes & Swinnerton (1903) und bei *Anolis* beobachtet (eigene Beobachtung). Dieser Knorpel unterlagert nach der Entstehung die Choanenrinne und ist rostral bei allen Squamaten mit der Lamina transversalis anterior verbunden (Bellairs & Kamal 1981).

Innerhalb der Iguania ist die Cartilago ectochoanalis nur bei *Anolis* und *Chamaeleolis* weit nach caudal ausgedehnt und sehr breit. Sie schließt dabei den Spalt zwischen Maxillare und Palatinum. Dadurch wird die Choanenrinne zu einem funktionellen Gang geschlossen. Bei einigen Iguania reicht die Cartilago ectochoanalis als schmale Platte, welche die Choanenrinne unterlagert, bis an das Rostralende der äußeren Choane (*Polychrus*, *Chamaeleo*, *Bradypodion*, *Brookesia*, *Uromastyx*, *Pogona* und *Physignathus*; Malan 1946, Gabe & Saint Girons 1976, eigene Beobachtung). Die äußere Choane liegt bei diesen Arten weiter rostral als bei *Anolis* und *Chamaeleolis*. Bei *Crotaphytus*, *Pogona* und *Physignathus* ist die äußere Choane dadurch nach caudal verlagert, daß ein ventral spaltförmig geöffneter Ductus nasopharyngeus ausgebildet ist. Bei allen übrigen Iguania ist die Cartilago ectochoanalis entweder nur ein sehr kurzer Fortsatz an der Lamina transversalis anterior, oder sie fehlt vollständig (*Brachylophus* und *Basiliscus*).

Innerhalb der Scleroglossa reichen die Cartilagines ectochoanales bei allen Gekkota und bei *Xantusia* bis über das caudale Ende der Nasenkapsel hinaus, sind recht breit und überlappen sich medial (Malan 1946). Bei Lacertiden und Anguiden erreichen diese Knorpel etwa das Rostralende der äußeren Choane.

Die Henophidia zeichnen sich durch eine besondere Knorpelstruktur aus, die Cartilago hypochoanalis. Diese ist mit dem Caudalende der Cartilago ectochoanalis verbunden und reicht rostral bis in Höhe des Jacobsonschen Organs (Bellairs & Kamal 1981). Die Cartilago hypochoanalis entsteht nach Untersuchungen von Bellairs & Boyd (1950) aus einer von der Cartilago ectochoanalis getrennten Anlage. Sie wurde von De Beer (1937) als ein Homologon des Processus maxillaris interpretiert. Dies erscheint jedoch von der Lage und den Beziehungen zum Solum nasi sehr unwahrscheinlich. Es handelt sich bei der Cartilago hypochoanalis sicher um eine Neubildung, die als autapomorphes Merkmal erstmals im Grundplan der Henophidia auftrat, da diese Struktur den Typhlopidae und Leptotyphlopidae fehlt (Bellairs & Kamal 1981, Merkmal 19.2.).

Die Cartilago ectochoanalis der Ophidia ist ebenfalls recht lang und reicht zum Teil weit über das Caudalende der Nasenkapsel hinaus. Sie liegt ventral des Choanenganges und unterlagert caudal den Ductus nasopharyngeus (Kamal & Hamouda 1965a, 1965b, 1965c; Merkmal 19.1.). Bei den meisten übrigen Squamaten ist die Cartilago ectochoanalis nur als kurzer caudaler Fortsatz der Lamina transversalis anterior ausgebildet (Malan 1946, Bellairs & Kamal 1981). *Sphenodon* besitzt eine breite Cartilago ectochoanalis, die lateral die äußere Choane begrenzt (Werner 1962).

Die Cartilago ectochoanalis bildet bei den Squamata einen Stützknorpel für die laterale Choanenfalte. Der laterale Teil der Cartilago ectochoanalis wird von einer medialen

Leiste des Maxillare unterlagert. Es wäre denkbar, daß die Versteifung der lateralen Choanenfalte ein Abstreifen von Geschmacksstoffen mit der Zunge in die Choanenrinne erleichtert, da das medial der Rinne gelegene Gewebe in der Regel weicher ist und demnach leichter beiseite gedrückt werden kann. Bei Arten ohne Cartilago ectochoanalis liegt entweder die äußere Choane weit rostral, oder die laterale Choanenfalte wird durch dichtes Bindegewebe und durch die mediale Leiste des Maxillare gestützt.

Die Länge der Cartilago ectochoanalis hängt häufig mit der Länge der Choanenrinne bzw. der Lage der äußeren Choane zusammen. Die verbreiterte Cartilago ectochoanalis, wie auch die weit caudal gelegene Choane von *Anolis* und *Chamaeleolis* und diejenige der Gekkota, *Xantusia* und *Ophidia* stellt innerhalb der Squamata einen abgeleiteten Grundplanzustand dar (Merkmal 19.1.). Da andere Merkmale (z. B. M. rectus lat.; Camp 1923, Moody 1983, Estes et al. 1988) für die nähere Verwandtschaft der Xantusiiden mit den Autarchoglossa sprechen, ist von einer unabhängigen Entstehung des Merkmals 19.1. bei *Xantusia* und den Gekkota auszugehen. Die unterschiedliche Form dieser Knorpelstruktur bei allen drei Gruppen ist dabei auch von Bedeutung (Malan 1946, Bellairs & Kamal 1981).

Für den Grundplan der Squamata kann eine relativ kurze Cartilago ectochoanalis sowie eine weit rostral liegende äußere Choane angenommen werden (Merkmal 19.0.). Nähme man aber eine lange und breite Cartilago ectochoanalis bereits für den Grundplan der Lepidosaurier an, wäre von einer mehrfachen Reduktion dieses Knorpels auszugehen. Da eine Beziehung zur Lage der Choane besteht, müßte die caudale Lage der Choane bei Squamaten als primär angenommen werden, was ontogenetischen Beobachtungen und phylogenetischen Schlußfolgerungen widerspricht.

Außerhalb der Lepidosaurier fehlt die Cartilago ectochoanalis bei rezenten Archosauriern. Bei den Chelonia ist diese Struktur recht ausgedehnt. Sie verschmolz wahrscheinlich bei der letzten gemeinsamen Stammart der rezenten Chelonia medial mit der Cartilago paraseptalis und lateral mit dem Paries nasi. Sie unterlagert dabei den Ductus nasopharyngeus (Eßwein in Vorb.).

Vestibulum nasi

Das Vestibulum nasi als der Teil des Nasensackes, der zwischen äußerer Nasenöffnung und der Einmündung des Ductus glandulae nasalis lateralis liegt, ist bei allen Squamaten und *Sphenodon* mit geschichtetem, keratinisiertem Plattenepithel ausgekleidet und besitzt keine Drüsen. Das Gewebe zwischen Vestibulum und knorpeliger Nasenkapsel ist von einem Netzwerk aus Blutlakunen und lockerem Bindegewebe, bei einigen Arten auch von glatten Muskelfasern, durchsetzt. Das in frühen Entwicklungsstadien noch vollständig von epitheliale Füllgewebe ausgefüllte Vestibulum entwickelt sein Lumen und seine annähernd endgültige Form erst kurz vor dem Schlüpfen. Slaby (1981, 1982b) stellte ein relativ langes Vestibulum nasi bereits in frühen Stadien von *Iguana* fest, im Gegensatz zu *Agama*, wo die Verlängerung erst später erfolgte.

Bei *Anolis*, *Chamaeleolis*, *Corytophanes*, *Basiliscus* und *Physignathus* ist das Vestibulum nasi relativ kürzer als das anderer Iguania, und es geht in Höhe des Jacobsonschen Organs in das Cavum nasi über. Bei *Corytophanes* erfolgt die Einmündung von rostrolateral, bei *Anolis* von rostral. Nach Angaben von Gabe & Saint Girons (1976) hat *Leiolepis* ein nicht sehr langes Vestibulum nasi, das leicht S-förmig gewunden ist und von dorsolateral in das Cavum nasi einmündet. Diese Form des Vestibulum gleicht weitgehend derjenigen von *Uromastyx*, dem mutmaßlichen Schwestertaxon von *Leiolepis*.

Die anderen untersuchten Agamiden („*Agama*“, „*Amphibolurus*“, „*Calotes*“, *Ceratophora*, *Diporiphora*, *Draco*, *Lyriocephalus*, *Otocryptis* und *Physignathus*) haben dagegen ein gerades Vestibulum, das von dorsomedial oder rostromedial in das Cavum nasi einmündet (Born 1879, Eckart 1922, Ramaswami 1946, Gabe & Saint Girons 1976, Slaby 1982c, eigene Beobachtungen). *Ctenophorus*, *Diporiphora*, *Pogona* und *Lophognathus* besitzen einen rostralen Recessus des Vestibulum nasi, der in die Cupula nasi reicht (Gabe & Saint Girons 1976, eigene Beobachtung). Nach den Untersuchungen von Moody (1980) gilt dies auch für die übrigen australischen Agamiden-Gattungen und stellt ein autapomorphes Merkmal dieser Verwandtschaftsgruppe (Gruppe III sensu Moody) dar.

Bei den untersuchten Iguaniden, *Brachylophus*, *Ctenosaura*, *Iguana* sowie bei *Leiocephalus* ist das Vestibulum relativ lang, leicht S-förmig gewunden und mündet von dorsolateral in das Cavum nasi ein (Oelrich 1956, Slaby 1984, eigene Beobachtungen). *Dipsosaurus*, *Sauromalus* (Stebbins 1948, Lemire 1985), *Chalarodon* (Gabe & Saint Girons 1976), *Crotaphytus*, *Oplurus*, *Liolaemus*, *Stenocercus* und *Uromastyx* (eigene Beobachtungen) haben ein stärker S-förmig gewundenes Vestibulum nasi, das ebenfalls von laterodorsal in das Cavum nasi einmündet.

Nach Angaben von Born (1879) gleicht die Form des Vestibulum nasi von *Leiosaurus belli* (Polychridae) den Verhältnissen bei *Liolaemus*. . . . „nur daß der Wulst¹, der die Ausmündung der Vorhöhle von hinten her begrenzt, viel länger und freier ist“ (Born 1879, p. 121). Jedoch besitzt *Leiosaurus belli* kein Septomaxillare (Lang 1989). Diese wichtige Gegebenheit findet in der Beschreibung Borns's keinerlei Erwähnung. Möglicherweise handelt es sich bei der von Born als *Leiosaurus belli* erwähnten Art in Wirklichkeit um den von Gray (1845) beschriebenen *Liolaemus belli*, der 1885 von Boulenger als *Liolaemus bibronii* erkannt wurde. Zweifel an der Richtigkeit der Beschreibung Born's meldeten auch Parsons (1970) und Gabe & Saint Girons (1976) an. Da diese Art in Europa für die Untersuchung nicht zu bekommen war, kann bis zu einer Nachuntersuchung keine genauere Aussage gemacht werden.

Bei *Callisaurus*, *Holbrookia*, *Uma*, *Uta*, *Plica* (Stebbins 1948, Lemire 1985), *Petrosaurus*, *Phrynosoma*, *Sceloporus*, *Tropidurus*, *Polychrus*, *Trapelus* und *Phrynocephalus* (eigene Beobachtungen) verläuft das Vestibulum nasi parallel des Septum nasi und ist recht lang. Es mündet bei den Phrynosomatiden, *Phrynocephalus* und *Trapelus* von dorsal in das Cavum antorbitale ein; bei *Tropidurus*, *Plica* und *Polychrus* dagegen von medial in das Cavum nasi (Lemire 1985, eigene Beobachtungen). Bei *Bradypodion* und *Chamaeleo* ist das Vestibulum relativ lang und bei letzterem S-förmig gewunden. Bei *Brookesia* ist es dagegen kurz und mündet von laterorostral in das Cavum nasi ein (Haas 1937, Malan 1946, Gabe & Saint Girons 1976, eigene Beobachtung). Diese Form des Vestibulum steht möglicherweise mit dem begrenzten Platz in der kurzen Nasenregion der Chamaeleonen in Zusammenhang. Als ursächlich dafür ist die prägnante Macrophtalmie dieser Gruppe anzunehmen.

Innerhalb der Scleroglossa ist bei den Scincidae (mit Ausnahme von *Chalcides*), Anguidae und Serpentes das Vestibulum sehr kurz und geht von lateral in Höhe der äußeren Nasenöffnung in das Cavum nasi über. Bei den meisten untersuchten Gekkotata, Cordyliden, Lacertiden, Teiiden, Amphisbaenia, bei *Xantusia* und *Anniella* ist das Vestibulum

¹ Dabei handelt es sich wahrscheinlich um die Concha nasalis.

nicht besonders lang und mündet von rostral, rostromedial oder rostrolateral in das Cavum nasi ein. Ausnahmen hiervon bilden nach den Untersuchungen von Lemire (1985) *Acanthodactylus*, *Eremias* (Lacertidae) und einige Geckos (*Coleonyx*, *Ptyodactylus*, *Stenodactylus*, *Tarentola*, *Tropicolotes*). Bei diesen in ariden Habitaten lebenden Gattungen nimmt das Vestibulum etwa die Hälfte der Gesamtlänge der Nasenkapsel ein, und es ist nur bei *Acanthodactylus* leicht S-förmig gewunden; die Einmündung des Vestibulum in das Cavum nasi erfolgt immer von dorsomedial. Bei *Varanus* ist das Vestibulum dagegen ziemlich lang, U-förmig gewunden und mündet von rostradorsal in das Cavum nasi ein. *Sphenodon* besitzt ein kurzes Vestibulum, das medial der äußeren Nasenöffnung in das Cavum nasi übergeht (Bellairs & Kamal 1981, Gabe & Saint Girons 1976, Malan 1946).

Eine starke Verlängerung des Vestibulum nasi – in Verbindung mit gut ausgebildetem Schwellgewebe – ist häufig bei Arten zu finden, die in trockenen und heißen Biotopen leben (Phrynosomatiden, *Dipsosaurus*, *Sauromalus*; vgl. Lemire 1985). In diesen Fällen dient ein verlängertes Vestibulum in der trockenen und staubhaltigen Luft zum Anfeuchten und Angleichen der Atemluft an die Temperatur des Körpergewebes. Außerdem können Partikel, die in das Cavum nasi gelangen, im Vestibulum durch die feuchte Oberfläche festgehalten und durch die Drüsenflüssigkeit der Glandula nasalis lateralis ausgeschwemmt werden. Andererseits ist ein stark verlängertes Vestibulum auch bei einigen Gebirgsformen zu beobachten (z. B. *Liolaemus*, *Phrynatulus*), wo es einer Anwärmung der Atemluft durch das das Vestibulum umgebende Blutgefäßnetz dienen könnte. Stebbins (1948) meint, daß die Funktion des verlängerten Vestibulum nasi mit seinem keratinisierten Epithel hauptsächlich darin liegt, Partikel der Atemluft vom Cavum nasi fernzuhalten. Die Anfeuchtung der Atemluft geschehe dagegen im Cavum nasi. Die enge Beziehung des Ausführgangs der Glandula nasalis lateralis zum Hinterende des Vestibulum nasi spricht jedoch für eine wichtige Rolle des Drüsensekrets auch bei der Anfeuchtung der Atemluft (vgl. Duvdevani 1972). Auch ist der teilweise Verschuß der Nasenöffnung bzw. die Verkleinerung des Lumens des Vestibulum nasi durch Schwellgewebe oder einen äußeren Nasenmuskel zur Verminderung der Transpiration von großem Nutzen.

Bei Arten, die in sandigen Böden graben, stellen sich besondere Probleme, um das Naseninnere vor dem Eindringen von Bodenpartikeln zu schützen. Dies kann wirksam durch einen Verschuß der Nasenöffnung durch ausgedehntes Schwellgewebe verhindert werden, wie dies z. B. durch die Nasenklappe erreicht wird (*Anniella*, Phrynosomatiden; Stebbins 1948). Die Form und Länge des Vestibulum nasi und seine Einmündung in das Cavum nasi spielen dabei ebenfalls eine wichtige Rolle (Sipho-artiges Vestibulum bei Phrynosomatiden und *Plurynocephalus*). Bei Arten aus anderen Verwandtschaftsgruppen wird das Naseninnere auf andere Art und Weise vor Partikeln geschützt. Beim Apothekerskink *Scincus scincus* konnte Hartmann (1989) folgendes beobachten: vor den äußeren Nasenöffnungen bilden sich bei eingegrabenen Tieren Sandaggregationen, die durch Feuchtigkeit aus der Atemluft zusammengehalten werden. Diese werden nach und nach – besonders bei Aktivität – wieder weggeblasen.

Die Entstehung eines verlängerten und spezialisierten Vestibulum nasi, wie dies bei den Phrynosomatiden zu finden ist, wurde von Stebbins (1948) in einem typologischen Evolutionsbild erläutert. Am Anfang steht dabei ein kurzes Vestibulum und ein großes Cavum nasi mit kleiner Concha ('primitive reptilian condition'). Als Anpassung an trockene Habitate erfolgte eine leichte Verlängerung des Vestibulum nasi und eine Ver-

größerung der Concha nasalis (wie bei *Gerrhonotus* [Anguidae]). Als nächsten Schritt stellte sich Stebbins (1948) den Beginn einer Überlagerung des Cavum nasi durch das Vestibulum nasi vor. Dies ist bei dem in Wüstenregionen lebenden *Coleonyx* (Gekkonidae) verwirklicht. Eine weitere Verlängerung des Vestibulum nasi und eine Reduktion der Concha nasalis wäre als weitere Anpassung an Wüstenregionen entstanden (*Dipsosaurus*-Typ sensu Stebbins 1948). Eine vollständige Überlagerung des Cavum nasi durch das Vestibulum und die Einmündung in dessen hinteres Ende wäre nach Stebbins als weitere Spezialisierung zu denken und durch den ‚Uma-Typ‘ (sensu Stebbins 1948) unter den Phrynosomatiden repräsentiert.

Dieses Evolutionsbild erinnert sehr stark an eine Stufenleiter. Es veranschaulicht jedoch recht gut die mögliche Entstehung des spezialisierten Nasenorgans innerhalb der Iguania. Ein Vergleich mit einer großen Anzahl von Squamaten läßt es als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß das verlängerte Vestibulum nasi einen abgeleiteten Zustand darstellt und im funktionellen Zusammenhang mit einer Lebensweise in trocken-heißen Biotopen steht. Eine Optimierung der Anpassung an trocken-heiße Habitate und die Eröffnung zahlreicher ökologischer Nischen ist möglicherweise durch einen effektiven Nasenverschlußmechanismus (Schwellgewebe, Nasenmuskel) erreicht worden. Weitere Möglichkeiten des Überlebens in Wüstenregionen wurden durch Verhaltensanpassungen eröffnet. Zahlreiche Echsen gingen zu einer nächtlichen Lebensweise über, benutzen Höhlen und Verstecke um sich vor der Tageshitze zu schützen (Geckos, Skinke, Warane; Stebbins 1948, Pianka 1986). In einer ökologischen Studie wurden im Unterschied zu Skinken, Geckos und Waranen ein relativ höherer Anteil der Wüstenbewohner unter den Iguania in voller Sonne angetroffen (Pianka 1986). Einige Taxa der Scincidae bauen unterirdische Tunnelsysteme, die auch von anderen Arten benutzt werden. Insbesondere die wüstenbewohnenden Warane sind zur saisonalen Aktivität übergegangen (Pianka 1986).

Für den Grundplan der Squamata kann ein relativ kurzes Vestibulum nasi angenommen werden, das von rostralateral in das vordere Ende des Cavum nasi einmündet, wie man dies auch bei anderen Sauropsiden findet (Parsons 1970; Merkmal 20.0). Der Grundplan der Iguania zeichnet sich wahrscheinlich durch ein verlängertes Vestibulum nasi aus, das von rostralateral in das Cavum nasi einmündet (Merkmal 20.1.). Die S-förmige Windung des Vestibulum und die damit zusammenhängenden Veränderungen an den Knorpelstrukturen, insbesondere die Unterlagerung durch die Cartilago parietotectalis (Merkmal 9.1.), ist wahrscheinlich ein synapomorphes Merkmal der Iguaniden, Crocodyliden, Opluriden und Tropiduriden (Merkmal 20.2.).

Für eine derartige Hypothese spricht auch die Form des Septomaxillare. Dieses ist bei allen untersuchten Vertretern mit S-förmigem Vestibulum caudomedial nach dorsal aufgebogen und berührt das Dach der Nasenkapsel (Merkmal 30.1.). Die bisher untersuchten Vertreter der Tropidurini (sensu Frost 1992) *Plica umbra* (Lemire 1985) und *Tropidurus melanopleurus* (eigene Beobachtung) besitzen dagegen ein gerades Vestibulum nasi und ein kleines Septomaxillare. Als Zusatzannahme müßte man – wenn die Tropiduridae monophyletisch sind – für diese beiden Gattungen oder die Tropidurini annehmen, daß deren gerades Vestibulum aus einem S-förmigen entstanden sei. Die Monophylie der Tropiduridae ist jedoch nur schwach begründet (unvollständige Kehlfalten und reduziertes Angulare; Frost & Etheridge 1989). Unterbleibt die Vorgabe, daß die Tropiduridae ein Monophylum bilden, ergibt sich als sparsamste Hypothese ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Tropidurus* und den Corytophanidae.

Bei *Uromastyx*, wo das Vestibulum nasi ebenfalls S-förmig gewunden ist, steigt dagegen das Septomaxillare nicht nach dorsal auf. Es ist jedoch an dieser Stelle eine von der Cartilago parietotectalis herabhängende Leiste ausgebildet, die ventral mit dem Septomaxillare in Kontakt steht. Diese wurde von mir als Crista posterior tecti 'nasi bezeichnet. Das gewundene Vestibulum von *Chamaeleo* ist wahrscheinlich ebenfalls konvergent dazu entstanden. Anzumerken ist außerdem, daß bei keinem Vertreter der Scleroglossa ein S-förmig gewundenes Vestibulum nasi und eine Einmündung von lateral zu finden ist. Die S-förmige Windung des Vestibulum nasi ist wahrscheinlich dreimal unabhängig voneinander innerhalb der Iguania entstanden (Merkmal 20.2.). Der abweichende Bau der Nasenkapsel der verschiedenen Gruppen und die Form des Septomaxillare sprechen für diese Hypothese.

Das stark verlängerte, gerade Vestibulum nasi der Phrynosomatidae und die Einmündung desselben in den hinteren Teil des Cavum nasi ist im Verhältnis zum Grundplan der Iguania als abgeleitet anzusehen und als Autapomorphie der Phrynosomatidae zu bewerten (Merkmal 20.3). Dabei nehme ich an, daß diese Form des Vestibulum aus dem postulierten Grundplanzustand der Iguania (Merkmal 20.1.) entstanden sei. Das Septomaxillare der Phrynosomatidae ist außergewöhnlich lang, jedoch nicht nach dorsal aufgebogen (Merkmal 30.2.). Die sehr ähnliche Form des Vestibulum nasi bei *Phrynocephalus* und *Trapelus* ist als konvergente Bildung anzusehen, da zahlreiche Merkmale für eine nähere Verwandtschaft mit den übrigen Agamen und Chamaeleons sprechen (Moody 1980, Frost & Etheridge 1989). Lemire (1985) beschreibt eine sehr ähnliche Form des Vestibulum nasi auch bei *Agama agama* und *A. bibroni*, was ich aber für *A. agama* nicht bestätigen kann (vgl. Malan 1946). Möglicherweise ist das oben angeführte Merkmal (20.3.) eine Synapomorphie von *Trapelus* und *Phrynocephalus* oder hat eine weitere Verbreitung innerhalb der ehemaligen Gattung *Agama*. Dies kann zum jetzigen Zeitpunkt nicht entschieden werden.

Frost & Etheridge (1989) unterscheiden 5 abgeleitete Zustände des Nasenraumes, die aus dem plesiomorphen Zustand oder einem anderen abgeleiteten Zustand hervorgegangen sein könnten:

1. „sink trap“ der Phrynosomatiden mit stark verlängertem Vestibulum und einer Einmündung von dorsal; keine Concha nasalis. Dieses Merkmal wurde hier auch als eine Autapomorphie dieser Familie bewertet (Merkmal 20.3.) und tritt konvergent bei *Phrynocephalus* auf.
2. „S-condition“: mit S-förmig gewundenem Vestibulum nasi, Überlagerung des Cavum nasi durch das Vestibulum und dessen Einmündung von dorsolateral. Septomaxillare nach dorsal aufgebogen und pflugartig. Apomorph für Iguaniden s. str.. Dieses Merkmal hat nach meinen Untersuchungen eine weitere Verbreitung (Opluridae, *Stenocercus*, *Phymaturus*, *Leiocephalus*, *Liolaemus*, *Crotaphytus*) und kann dann als Synapomorphie der Iguanidae, Opluridae, Crotaphytidae und Tropiduridae mit einer Merkmalsumkehr bei *Tropidurus* gelten (Merkmal 20.2.).
3. Verschmelzung der Concha mit dem Dach der Nasenkapsel bei den Tropidurinae¹. *Stenocercus* hat ebenfalls ‚S-condition‘ (s.o.). Eine derartige Reduktion der Concha

¹ Die taxonomische Neubenennung der Gattungen dieser Unterfamilie erfolgte durch Frost (1992). *Ophryosoides*, *Proctotretus*, *Stenocercus* = *Stenocercus*; *Plica*, *Sirobilurus*, *Tapuiurus*, Ost-Anden-*Tropidurus*, *Uracentron* = *Tropidurus*; *Tropidurus koepckeorum* = *Plesiomicrolophus*; West-Anden-*Tropidurus* = *Microlophus*; *Uranoscodon*.

ist bei zahlreichen anderen Formen zu finden und stellt daher keine Synapomorphie nur dieser Unterfamilie dar¹.

4. „Anole-condition“: Verlust der Concha, gerades Vestibulum. Möglicherweise stellt die Vereinfachung der Nasenhöhle mit der Reduktion der Concha nasalis und des Cavum antorbitale eine Autapomorphie der Polychridae oder einer Teilgruppe dieser Familie dar (Merkmal 11.2., 13.1.). (Siehe jedoch die Bemerkungen zu den Untersuchungen von Born (1879) an *Leiosaurus* s.o.).
5. „Acrodontan-condition“: reduzierte Concha, verlängertes Vestibulum, Einmündung von mediodorsal, kein aufgebogenes Septomaxillare. Ausnahmen: bei den Chamaeleoniden fehlt das Septomaxillare und das Vestibulum hat einen anderen Verlauf; *Physignathus* mit kurzem Vestibulum.

Dieses Merkmal gilt nach meinen Befunden nur für einen Teil der Acrodonta. Außerdem wurden diejenigen Arten unter den Acrodonta, die eine Concha nasalis mit Cavum conchale besitzen, entweder bei der Literaturanalyse von den Autoren übersehen oder nicht untersucht. Im Gegensatz zu den neuweltlichen Leguanen wurden bei den Agamen nicht die Gattungen als ‚terminal taxa‘ gedeutet, sondern alle Agamen, mit Ausnahme von *Physignathus*, *Leiolepis* und *Uromastyx*, als ‚Agamas‘ zusammengefaßt. Eine Concha nasalis besitzen unter den Agamen *Leiolepis*, *Diporiphora*, *Lophognathus* (Gabe & Saint Girons 1976), *Pogona*, *Ctenophorus* und *Lyriocephalus* (eigene Beobachtungen). *Uromastyx* und *Leiolepis* haben zusätzlich ein S-förmig gewundenes Vestibulum nasi (Lemire 1985, eigene Beobachtung). Es erscheint wahrscheinlicher, daß ein verlängertes Vestibulum nasi bereits zur Merkmalsausstattung der letzten gemeinsamen Stammart der Iguania gehört (20.1.).

Auch die madagassischen Opluriden betreffend stimmen eigene Befunde nicht mit den von Frost & Etheridge (1989) vorgelegten Merkmalen überein. So wird die Nase von *Oplurus* und *Chalarodon* mit geradem Vestibulum und einer Concha nasalis als ‚primitive condition‘ gewertet. Beide Arten besitzen jedoch ein stark S-förmig gewundenes Vestibulum und eine reduzierte Concha nasalis ohne Cavum conchale (vgl. Gabe & Saint Girons 1976, eigene Beobachtung). Auch die Aussage über *Stenocercus* und *Tropidurus* (‚nasal vestibule relatively short and straight‘, Frost & Etheridge 1989:47) deckt sich nicht mit meinen Untersuchungen. *Stenocercus* besitzt ein S-förmig gewundenes Vestibulum, *Tropidurus* ein recht langes Vestibulum (vgl. auch Solger 1876 an *Tropidurus*, Lemire 1985 an *Plica*).

Cavum nasi proprium

Die Grenze zwischen Vestibulum nasi und Cavum nasi proprium wird häufig durch den Übergang von keratinisiertem Plattenepithel zu Säulenepithel festgelegt. Diese Grenze fällt meist mit der Einmündung des Ausführungsganges der Glandula nasalis lateralis zusammen (Parsons 1970). Der erst einheitliche Nasensack wird während der Ontogenese durch die Bildung von Aussackungen in verschiedene morphologische und funktionelle Abschnitte untergliedert, die durch unterschiedliche Bezeichnungen gekennzeichnet werden (Parsons 1970, Slaby 1982b, 1982c, eigene Beobachtung). Die Ausprägung dieser

¹ Die Monophylie der Tropidurinae (Stenocerini + Tropidurini sensu Frost 1992) ist danach nur noch durch ein autapomorphes Merkmal begründet: bilobaten und bisulcaten Hemipenes; dies tritt auch innerhalb der Polychridae auf.

Kompartimente ist von verschiedenen Faktoren abhängig. Fehlt eine voluminöse Concha nasalis, so kann auch kein Recessus extraconchalis ausgebildet sein (viele *Iguania*, eigene Beobachtung).

Die Größe des Cavum antorbitale ist abhängig von der Lage der inneren Choane und der Größe des Planum antorbitale, was wiederum abhängig von der Größe der Augen und deren rostraler Ausdehnung ist. Das Cavum antorbitale fehlt adulten bzw. juvenilen *Anolis* (eigene Beobachtung), *Bradypodion*, *Chamaeleo* und *Brookesia* (Malan 1946, Haas 1937, Gabe & Saint Girons 1976). In jungen Stadien von *Anolis* findet man eine caudale Aussackung des Cavum nasi, die als Cavum antorbitale bezeichnet werden kann und während der Ontogenese infolge der Caudalverlagerung der Choane verschwindet (Abb.46, 47).

Das Vorkommen oder Fehlen des Cavum antorbitale ist nur durch die Analyse der Schleimhautverhältnisse anhand von Schnittserien zu klären. Es ist wahrscheinlich, daß bei *Polychrus* und *Chamaeleolis*, die ebenso wie *Anolis* ein flaches Planum antorbitale besitzen, das Cavum antorbitale fehlt (Merkmal 13.1.). Das Fehlen des Cavum antorbitale ist an die Reduktion des Planum antorbitale geknüpft und wird nicht als eigenständiges Merkmal aufgeführt. Das Cavum antorbitale, das sich dem Bereich caudal der inneren Choane anschließt, gehört zum Grundplan der Lepidosaurier (Merkmal 13.0.).

Wenn eine Concha nasalis ausgebildet ist, liegt der Recessus lateralis cavi nasi (Recessus extraconchalis) laterodorsal der Concha und ist mit respiratorischem Epithel ausgekleidet (Abb.55.). Dieser Recessus gehört wie die Concha nasalis (Merkmal 11.0.) zum abgeleiteten Grundplan der Squamata. Die Reduktion des extraconchalen Recessus zu einer einfachen Aussackung hängt sicher mit der Reduktion der Concha nasalis zusammen (Merkmal 11.1.).

Der Recessus rostralis cavi nasi – eine blind endende rostrale Aussackung, die mit respiratorischem Epithel ausgekleidet ist – kommt nur bei allen untersuchten *Iguania* vor. Sie liegt ventromedial – bei *Petrosaurus* und *Sceloporus* ventrolateral – des Vestibulum nasi und ist ventral durch Bindegewebe von der Choanenrinne abgetrennt. Das Vorkommen dieses Recessus wurde auch von anderen Autoren bei verschiedenen *Iguania* beobachtet (Eckart 1922, Malan 1946, Gabe & Saint Girons 1976, Slaby 1981, 1982b, 1982c). Er entspricht der ‚anterior blind cavity‘ Malan’s bei *Agama*, *Sceloporus* und *Chamaeleo* sowie dem ‚anterior space‘ Oelrich’s bei *Ctenosaura*. Innerhalb der Scleroglossa kommt ein derartiger Recessus nicht vor. Lediglich bei einigen Geckos (*Stenodactylus*, *Tarentola*, *Tropicolotes*) wurde eine rostrale Aussackung des Cavum beschrieben, die lateral des Vestibulum nasi liegt, dieses jedoch nicht unterminiert (Lemire 1985).

Nach Untersuchungen von Lemire et al. (1970) an *Uromastix* ist der Recessus rostralis cavi nasi mit einer großen Anzahl von Schleimzellen ausgestattet. Wahrscheinlich ist die Ausbildung dieses blind endenden Recessus bei den *Iguania* im Zusammenhang mit der Verlängerung des Vestibulum und dessen weiter caudal gelegener Einmündung in das Cavum nasi zu sehen. Dieses wäre dann ein abgeleiteter Zustand und eine Autapomorphie der *Iguania* (Merkmal 21.1.). Bestärkt wird diese Hypothese durch die Beobachtung, daß dieser Recessus in älteren Embryonalstadien von *Crotaphytus*, *Iguana*, *Anolis*, *Agama* und *Chamaeleo* wesentlich größer ist als in jüngeren (Slaby 1981, 1982b, eigene Beobachtung). Der Recessus rostralis stellt daher wahrscheinlich eine sekundäre Ausdehnung des Cavum nasi nach rostral dar.

Mediale und laterale Aussackungen des Choanenganges treten bei zahlreichen Squamaten auf („Aulax“ sensu Beecker 1903 = Recessus medialis ductus choanalis, Recessus

lateralis. Parsons 1970). Funktionell liegt die Bedeutung dieser Aussackungen in der Vergrößerung der Oberfläche des respiratorischen Epithels. Für eine phylogenetische Analyse konnten diese Recessus bisher nicht genutzt werden, da über deren Vorkommen und Homologie noch zu wenig bekannt ist.

Die Öffnung des horizontalen Choanenganges in den absteigenden Choanengang wird als innere Choane bezeichnet (Born 1879). Haller (1922) nannte diese Öffnung primitive Choane. Diese Bezeichnung ist jedoch irreführend, da sie die Interpretation als primäre Öffnung des Nasensackes in die Mundhöhle suggeriert. Diese ist jedoch beim Adultus durch die Öffnung des Ausführganges des Jacobsonschen Organs gegeben (Matthes 1934, Bellairs & Boyd 1950). Die caudale Öffnung des Nasensackes in die Mundhöhle (äußere Choane sensu Born 1879) wird während der frühen Ontogenese von dieser primären Choane durch Bindegewebe bzw. Schleimhaut abgetrennt. Dieses Gewebe kann daher als sekundärer Gaumen im weiteren Sinne bezeichnet werden (Fuchs 1908, Bellairs & Boyd 1950, Gabe & Saint Girons 1976).

Ist nun der absteigende Choanengang nach caudal verlängert, so spricht man von einem Ductus nasopharyngeus im weiteren Sinne (Parsons 1970). In diesem Falle liegt demnach die Öffnung des Choanenganges in die Mundhöhle nicht in der gleichen Querschnittsebene wie die innere Choane. Dem Ductus nasopharyngeus schließt sich häufig caudal eine unpaare Interorbitalrinne an (Gabe & Saint Girons 1976, eigene Beobachtung).

Die flächenmäßige Ausdehnung des olfaktorischen Epithels – wie auch dessen histologische Zusammensetzung – weist innerhalb der unterschiedlichen Squamaten-Gruppen zum Teil recht große Unterschiede auf. Dabei spielen hauptsächlich die verschiedenen Lebensgewohnheiten eine wichtigere Rolle als die phylogenetische Verwandtschaft. So ist die Ausdehnung des olfaktorischen Epithels bei herbivoren, bei arborikolen und bei aquatischen Formen nur recht gering, und es sind nur relativ wenig sensorische Zellen vorhanden (Gabe & Saint Girons 1976). *Varanus* besitzt zwar ein großflächiges olfaktorisches Epithel, jedoch eine geringere Anzahl an sensorischen Zellen pro Flächeneinheit als andere Squamaten (Saint Girons 1975, Gabe & Saint Girons 1976).

Die äußere Choane (sensu Born 1879) erstreckt sich bei den meisten untersuchten Iguania fast über die gesamte Länge des Cavum nasi, wobei sie in ihrem rostralen Abschnitt nur spaltförmig ist. Die Choane ist immer durch einen kurzen sekundären Gaumen vom Ausführgang des Jacobsonschen Organs getrennt. Insbesondere bei *Uromastyx*, *Polychrus* und *Corytophanes* reicht die äußere Choane weit nach rostral. Zu beachten ist, daß die Choane bei den meisten Arten zusätzlich lateral durch eine häutige Choanenfalte (Ruga choanalis; Abb.18, 23) eingeengt wird. Bei den Phrynosomatiden ist der Choanenspalt im Gegensatz zu anderen Iguania nur sehr schmal, was Lemire (1985) mit deren Lebensweise in ariden Habitaten in Zusammenhang brachte. Bei *Anolis* und *Chamaeleolis* liegt die Choane im hinteren Bereich des Cavum nasi, und der sekundäre Gaumen wird durch die lange Cartilago ectochoanalis verlängert. Bei den untersuchten Iguania haben *Crotaphytus*, *Pogona* und *Physignathus* einen nach caudal verlängerten, ventral spaltförmig offenen, absteigenden Choanengang, der als ‚Ductus nasopharyngeus‘ bezeichnet werden kann (Parsons 1970: Abb.2).

Bei den meisten Scleroglossa liegt die Choane im hinteren Abschnitt des Cavum nasi und geht caudal in eine flache Rinne im Palatinum über, die ihrerseits mit der unpaaren Interorbitalrinne verbunden ist (Göppert 1903, Gabe & Saint Girons 1976, eigene Beobachtung). Diese Rinne wird im knöchernen Skelet durch die Palatinalgrube (‚palatinal groove‘ sensu Estes et al. 1988) repräsentiert, die eine Autapomorphie der Scleroglossa darstellt (Estes et al. 1988).

In verschiedenen Gruppen wurde offenbar auf unterschiedliche Weise ein Ductus nasopharyngeus ausgebildet. Dieser wird bei den Gekkota und bei *Xantusia* von den breiten Cartilagine ectochoanales unterlagert. Bei *Xantusia* wird der Ductus nasopharyngeus durch teilweises Überlappen dieser Knorpel Elemente funktionell geschlossen. Dadurch entsteht ein unpaarer Gang ('pseudo conduit nasopharyngé' sensu Gabe & Saint Girons 1976). Die absteigenden Choanengänge vereinigen sich auch bei zahlreichen Skinken sowie unter den Schlangen bei *Xenopeltis*, *Lichanura*, *Casarea* und *Crotalus* medial zu einem unpaaren Gang (Gabe & Saint Girons 1976). Dabei besitzen alle Skinke einen teilweise knöchernen sekundären Gaumen; die Palatina bauen jedoch nur bei wenigen Gattungen einen kompletten sekundären Gaumen auf. Die Nasen-Rachengänge bleiben bei den Scincidae im Gegensatz zu den Schlangen meist spaltförmig geöffnet (Greer 1970, Gabe & Saint Girons 1976).

Alle übrigen Schlangen, die Anniellidae und Amphisbaenia besitzen einen paarigen und ventral bindegewebig abgeschlossenen Ductus nasopharyngeus (Malan 1946, Gabe & Saint Girons 1976). Die untersuchten Teiidae zeichnen sich durch einen rostral abgeschlossenen, aber kurzen und doppelten Ductus nasopharyngeus aus ('conduit respiratoire' sensu Gabe & Saint Girons 1976; Göppert 1903, Malan 1976). *Lanthanotus*, *Varanus* und *Heloderma* fehlt ein Ductus nasopharyngeus; die Choanenspalte ist bei den beiden letzten Arten ungewöhnlich groß (Mc Dowell 1972).

Die Funktion des Ductus nasopharyngeus der Squamaten besteht in der Herstellung einer Verbindung zwischen Choane und Glottis. Der ventrale Abschluß dieser Rinne wird bei Formen mit unvollständigem Ductus nasopharyngeus mittels der Zunge erreicht (Göppert 1903). Insbesondere bei Schlangen, die große Beute verschlingen und eine hochspezialisierte Zunge besitzen, die einen ventralen Abschluß nicht genügend herstellen würde, ist ein vollständig geschlossener Ductus nasopharyngeus entstanden. Ebenso zeichnen sich subterran lebende Formen (Amphisbaenia, Anniellidae, Feylininae, Typhlopidae, Leptotyphlopidae) durch einen gut ausgebildeten Ductus nasopharyngeus aus (Gabe & Saint Girons 1976). Bei diesen Formen fehlt jedoch eine Vorstellung über einen funktionellen Zusammenhang mit der Lebensweise.

Die Verlängerung des absteigenden Choanenganges nach caudal und die damit im Zusammenhang stehende Verlagerung der Choane ist auf Grund von ontogenetischen Beobachtung und phylogenetischen Überlegungen im Verhältnis zum Grundplan der Squamata als abgeleitet anzunehmen (Merkmal 22.1.). Die Ausbildung des Ductus nasopharyngeus ist in den verschiedenen Gruppen unabhängig voneinander entstanden und als Autapomorphie der Gekkota, der Scincidae und der Serpentes anzusehen. Die Verlängerung der Cartilago ectochoanalis (Merkmal 19.1.) ist bei den Gekkota verknüpft mit der Ausbildung eines Ductus nasopharyngeus und kann als Autapomorphie gelten. Der knöcherne sekundäre Gaumen der Scincidae ist wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem Ductus nasopharyngeus entstanden und als autapomorphes Merkmal zu bewerten (Merkmal 24.1.). Den ventral vollständig abgeschlossenen Ductus nasopharyngeus der Ophidia, Anniellidae und Amphisbaenia nehme ich als abgeleitetes Grundplanmerkmal dieser Gruppen an (Merkmal 22.2.).

Daß viel vollständigerer Ductus nasopharyngei und knöcherner sekundärer Gaumen innerhalb anderer Sauropsidengruppen vorkommen, ist von den Krokodilen und Schildkröten allgemein bekannt. Bei den Chelonia entstand der knöcherne sekundäre Gaumen und der Ductus nasopharyngeus wahrscheinlich in erster Linie im Zusammenhang mit der Schaffung einer Triturationsfläche und der allgemeinen Verfestigung des Munddaches

(Eßwein in Vorb.). Bei Krokodilen ist der Grund für die Ausbildung des umfangreichen sekundären Gaumens und des sehr langen, unpaaren Ductus nasopharyngeus einerseits in der Verfestigung der Schnauze zu suchen, andererseits ist die vollständige Verbindung zwischen Nase und Luftröhre beim Beuteerwerb im Wasser eine wichtige Voraussetzung. Der Vergleich zeigt, daß die Ductus nasopharyngei der verschiedenen Amniotengruppen völlig unterschiedliche Gebilde darstellen. Die Annahme, daß ein Ductus nasopharyngeus bereits im Grundplan der Sauropsida (oder Amniota) auftrat, ist daher zu verwerfen.

Choanenrinne

Die Choanenrinne bei allen untersuchten Iguania mit Ausnahme von *Anolis* und *Chamaeleolis* ventral offen und reicht von der äußeren Choane bis zum Ausführgang des Jacobsonschen Organs nach rostral (vgl. auch Malan 1946, Bellairs & Boyd 1950, Oelrich 1956, Gabe & Saint Girons 1976, Lemire 1985). Die Länge der Choanenrinne ist abhängig von der Lage der äußeren und inneren Choane. Definitionsgemäß endet die Choanenrinne mit der dorsalen Einmündung des absteigenden Choanenganges (Fuchs 1908, Bellairs & Boyd 1950). Diese Terminologie wurde jedoch nicht von allen Autoren verwendet. Lemire (1985) bezeichnet auch den hinter der äußeren Choane liegenden, spaltförmig offenen Choanengang als ‚sillon choanale‘.

Liegt die äußere Choane weit rostral, so ist die Choanenrinne nur sehr kurz; dies ist bei den meisten untersuchten Iguania der Fall. Bei *Anolis* und *Chamaeleolis* liegen die innere und äußere Choane dagegen relativ weit caudal. Daher ist die Choanenrinne recht lang. Sie wird ventral von der breiten und langen Cartilago ectochoanalis unterlagert, wodurch die Rinne zu einem Gang geschlossen wird (Merkmal 19.1., Abb.23). Bei *Crotaphytus* erscheint die Choanenrinne in der Ventralansicht ebenfalls recht lang, da diese als spaltförmig geöffneter absteigender Choanengang verlängert ist (Abb.2).

Die Mehrzahl der scleroglossen Squamaten besitzt ebenfalls eine ventral offene Choanenrinne. Bei *Varanus*, *Heloderma*, den Amphisbaenia (*Amphisbaena*, *Blanus*, *Rhineura*, nicht jedoch *Trogonophis* und *Leposternon*), den untersuchten Teiiden (*Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Teius*, *Tubinambis*), *Xantusia*, *Feylinia* und den Serpentes wird die Choanenrinne dagegen während der Ontogenese durch Bindegewebe verschlossen. Die Choanenrinne endet bei einigen Teiiden und den Amphisbaenia rostral blind, während sie bei *Varanus* und den Schlangen vollständig verschlossen wird (Busch 1898, Malan 1946, Bellairs & Boyd 1950, Mc Dowell 1972, Gabe & Saint Girons 1976). *Lanthanotus* besitzt eine kurze Choanenrinne. Ob diese jedoch rostral mit dem Ausführgang des Jacobsonschen Organs Verbindung hat, konnte in der einzigen bisher publizierten Untersuchung nicht festgestellt werden (Mc Dowell 1972). Bei Lacertiden, einigen Scinciden und Cordyliden ist die Choanenrinne nicht direkt mit dem Ausführgang des Jacobsonschen Organs verbunden, sondern endet ein wenig hinter diesem (Lemire 1985).

Folgende Korrelationen lassen sich feststellen: Taxa, bei denen die Choanenrinne keine Verbindung mit dem Ausführgang des Jacobsonschen Organs hat, besitzen eine dünne, zweispitzige Zunge, die als chemosensorisches Organ Stoffe aus der Luft und vom Untergrund aufnimmt (Kahmann 1939, Burghard 1980). Es ist dabei wahrscheinlich, daß die Zungenspitzen in die Ausführgänge der Jacobsonschen Organe eingeführt werden (s. jedoch Kapitel „Jacobsonsches Organ“).

Bei Squamaten, die eine ausgerandete oder spitzovale Zunge besitzen, werden wahrscheinlich die Zungenränder beim Zurückziehen in die Choanenrinne gestreift und

Stoffe, die auf der Zunge haften, gelangen so in die Choanenrinne. Sie werden durch die Tränenflüssigkeit – zusätzlich angetrieben durch Cilienbewegung – nach rostral bis in den Ductus vomeronasalis transportiert. Die Choanenrinne dient dann als Zuführweg für Geschmacksstoffe zum Jacobsonschen Organ. Die laterale Unterlagerung der Choanenrinne durch die Cartilago ectochoanalis sowie durch Bindegewebe verhindert einerseits, daß die Flüssigkeit in der Choanenrinne mit den Sekreten der Mundhöhle gemischt werden. Andererseits können Stoffe, die an der Zunge haften, durch einfaches Beiseitedrücken des Vomerpolsters in die Choanenrinne gelangen, da diese nur lateral geschlossen ist. Bei Schlangen, Waranen, Teiiden und Amphisbaeniden wurde die Choanenrinne als Zuführweg für Geschmacksstoffe überflüssig, da eine hochspezialisierte Zunge entstanden ist.

Sphenodon hat keine Choanenrinne. Das Cavum nasi ist in seiner ganzen Länge ventral spaltförmig zur Mundhöhle hin geöffnet. Die Choane reicht rostral bis zur Ausmündung des Ductus vomeronasalis. Dorsal ist die Choane durch eine Schleimhautfalte (Choanenfalte sensu Fuchs 1908) eingeengt, die in ihrem caudalen Abschnitt breiter ist als in ihrem rostralen. Der dorsal dieser Falte liegende, ventrale Bereich des Cavum nasi ist mit respiratorischem Epithel ausgekleidet und wird als Choanengang bezeichnet (Beecker 1903, Fuchs 1908). Der Ductus vomeronasalis mündet von lateral in den rostralen und ventralen Abschnitt des Choanenganges ein (Hoppe 1934, Bellairs & Boyd 1950).

Die Ausbildung einer Choanenrinne und eines kurzen, bindegewebigen sekundären Gaumens können als abgeleitete Grundplanmerkmale der Squamata angenommen werden (Merkmal 23.0, 24.0.). Eine laterale Aussackung der Choanenrinne (Winkeltasche sensu Beecker 1903) ist wahrscheinlich ein plesiomorphes Merkmal der Squamaten, da eine derartige laterale Aussackung des Choanenganges bei *Sphenodon* vorkommt (Gabe & Saint Girons 1976). Die Choanenrinne steht dabei im Zusammenhang mit der Ausdifferenzierung und Funktionsweise des Jacobsonschen Organs. Der sekundäre Verschluss der Choanenrinne bei den Ophidia, Amphisbaenia, Varanidae, Helodermatidae und Teiidae ist als Autapomorphie dieser Gruppen anzusehen (Merkmal 23.1.). Dabei müssen die Teiidae und Amphisbaenia hinsichtlich des autapomorphen Charakters dieses Merkmals mit einem Fragezeichen versehen werden, da dieses Merkmal innerhalb der Amphisbaenia nicht bei allen Gattungen vollständig ausgeprägt ist und bei den Teiidae nur recht wenige Vertreter daraufhin untersucht wurden. Möglicherweise ist dieses Merkmal eine Synapomorphie der Platynota (sensu Rieppel 1980 = Varanoidea sensu Estes 1988) + Ophidia. Wegen des nicht gesicherten Vorkommens dieses Merkmals bei *Lanthanotus* läßt sich diese Hypothese zum jetzigen Zeitpunkt nicht bestätigen.

Bei einigen Gruppen innerhalb der Squamaten wurde die Choane weiter nach caudal verlagert, als dies für den Grundplan-Zustand angenommen werden kann; es entstand ein Ductus nasopharyngeus. Der knöcherne sekundäre Gaumen der Scincidae, auch wenn dieser nicht komplett ist, kann als Autapomorphie dieser Gruppe gelten (Merkmal 24.1.).

Ductus nasolacrimalis

Der Ductus nasolacrimalis entsteht bei allen Tetrapoda als eine vom primordialen Nasensack unabhängige Einfaltung des Ectoderm (Bellairs & Boyd 1950, Medvedeva 1986). Der Ductus nasolacrimalis wächst von caudal nach rostral fortschreitend und kommt während

der Ontogenese rostral in Beziehung zum Nasensack. Um die komplizierten Beziehungen des Ductus nasolacimalis zur Choanenrinne bei älteren Embryonen und Adulten verstehen zu können, ist eine kurze Darstellung der Entwicklung des Gaumenbereiches bei Squamaten voranzustellen.

Im unteren und vorderen Bereich des Nasensackes entsteht bei allen Squamaten und *Sphenodon* als mediales Diverticulum die Anlage des Jacobsonschen Organs. Die ventrale Öffnung des Nasensackes in die Mundhöhle ist die primäre (primitive) Choane. Sie ist bei allen Squamaten in frühen Entwicklungsstadien unterteilt. Die vordere Öffnung ist die Austrittsöffnung des Jacobsonschen Organs (Fenestra vomeronasalis externa sensu Oelrich 1956), die hintere ist die definitive Choane. Gleichzeitig verändert das Jacobsonsche Organ durch Wachstumsprozesse seine Lage nach medioventral und ist dann vom Nasensack deutlich abgetrennt. Das Gewebe, das die Choane rostral verschließt, kann daher als eine Art sekundärer Gaumen angesehen werden. Der Choanengang und das Cavum nasi liegen dorsal, die Choanenrinne ventral (Fuchs 1908, Bellairs & Boyd 1950). Das distale Ende des Ductus nasolacimalis wächst in das Mesenchymolster des sekundären Gaumens medialwärts ein und verbindet sich mit dem ventralen und medialen Teil des Ductus vomeronasalis (Bellairs & Boyd 1950).

Wie auch im Kapitel „Ductus nasolacimalis“ ausgeführt, stimmen bei allen untersuchten spätembryonalen und adulten Squamaten die Beziehungen des distalen Endes des Ductus nasolacimalis mit dem Ausführgang des Jacobsonschen Organs weitgehend überein (vgl. auch Malan 1946, Oelrich 1956, Bellairs & Boyd 1950, Parsons 1970, Gabe & Saint Girons 1976). Das gilt ebenso für diejenigen Formen, bei denen die Choanenrinne sekundär verschlossen wurde. Bei den Chamaeleoniden jedoch, bei denen das Jacobsonsche Organ fehlt oder rudimentär ist, reicht die Anlage des Ductus nasolacimalis in frühembryonalen Stadien recht weit nach rostral bis in Höhe der Anlage des Jacobsonschen Organs. Während der weiteren Ontogenese bricht der Ductus nasolacimalis zur Mundhöhle durch und mündet von lateral in die Choanenrinne ein (Malan 1946, Bellairs & Boyd 1950). Es ist daher anzunehmen, daß der distale Abschnitt des Ductus nasolacimalis bei den Chamaeleoniden reduziert wurde (Merkmal 25.1.). Dieser Gang mündet daher nicht mehr von medial in den Ausführgang des Jacobsonschen Organs, da dieses Organ nur noch rudimentär ist.

Bei *Sphenodon* mündet der Ductus nasolacimalis dagegen in die laterale Seite des Choanenganges, wenig caudal des Jacobsonschen Organs ein (Bellairs & Boyd 1950). Da bei *Sphenodon* kein sekundärer Gaumen ausgebildet ist, kann der Ductus nasolacimalis nicht nach medial die Choanenrinne dorsal überkreuzen und in den Ductus vomeronasalis einmünden. Bei allen übrigen Tetrapoda – mit Ausnahme der Gymnophiona – hat der Ductus nasolacimalis stets Beziehungen zum Cavum nasi und nicht zum Jacobsonschen Organ bzw. zur Choanenrinne (De Beer 1937, Parsons 1970). Bei den Gymnophiona verbindet der Ductus nasolacimalis die Tasche des Tentakelapparates mit dem Jacobsonschen Organ. Letzteres ist jedoch medial mit dem Cavum nasi verbunden (Jurgens 1971, Billo & Wake 1987).

Die Verbindung des Ductus nasolacimalis mit dem Ausführgang des Jacobsonschen Organs bei den Squamaten steht wahrscheinlich mit dem Füllmechanismus des Organs im Zusammenhang (Stempelpumpenmechanismus, Broman 1920). Da das Jacobsonsche Organ der Squamaten im Gegensatz zu demjenigen der Säuger keine Drüsen besitzt, sondern als ‚Wassergeruchsorgan‘ (sensu Broman 1920) funktioniert, wird die enge Beziehung des Tränennasenganges zu diesem Organ verständlich. Die Einmündung des

Ductus nasolacimalis in die mediale Seite des Ductus vomeronasalis ist im Verhältnis zum Grundplan der Lepidosaurier als abgeleitet anzunehmen (Merkmal 25.0.).

Bei den meisten Squamaten bestehen weitere, proximale Verbindungen des Ductus nasolacimalis mit der Winkeltasche der Choanenrinne, die meist in Höhe der inneren Choane oder rostral davon liegen. Solche Verbindungen sind bei allen untersuchten Iguania, Anguiden und einigen Gekkota zu finden. Sie treten erst in späteren Embryonalstadien auf (Bellairs & Boyd 1950, Gabe & Saint Girons 1976, eigene Beobachtungen). Bei einigen Autarchoglossa ist eine lange Vereinigung von Ductus nasolacimalis und Choanenrinne rostral der inneren Choane zu beobachten ('lacrimo-choanal gutter' sensu Bellairs & Boyd 1950). Es kommt bei Lacertiden und Scinciden dabei zu einer strukturellen Verschmelzung der Epithelien. Weiter rostral – in Höhe des Jacobsonschen Organs – trennt sich der Ductus nasolacimalis von der Choanenrinne und mündet in der beschriebenen Weise in den Ductus vomeronasalis ein. Bei *Anguis*, *Anniella*, *Trogonophis* und den Cordyliden sind Choanenrinne und Tränennasengang auf kürzerer Strecke miteinander verbunden, als die bei den Lacertiden der Fall ist.

Xantusia besitzt etwas abweichende Verhältnisse, da hier der Ductus nasolacimalis keine Verbindung mit der Choanenrinne hat und von medial in den oberen Abschnitt des Ausführganges des Jacobsonschen Organs einmündet (Bellairs & Boyd 1950). Dieselben Autoren konnten anhand von Anfärbungsversuchen nachweisen, daß das Sekret der Orbitaldrüsen trotz einer strukturellen Vereinigung der Choanenrinne mit dem Tränennasengang und der dadurch bedingten Öffnung zur Mundhöhle unvermischt am Ausführgang des Jacobsonschen Organs ankam. Die laterale Choanenfalte bildet hierbei sicher einen funktionellen Abschluß zur Mundhöhle.

Eine caudale Verbindung des Ductus nasolacimalis mit der Choanenrinne ermöglicht einen Transport von Stoffen in der Choanenrinne durch die Tränenflüssigkeit. Die bei einigen Scincomorpha ausgebildete ausgedehnte Verbindung des Ductus nasolacimalis mit der Choanenrinne ist innerhalb der Squamata ein abgeleitetes Merkmal. Es bleibt jedoch unbestimmt, ob der 'lacrimo-choanal gutter' (sensu Bellairs & Boyd 1950), eine Synapomorphie der Lacertiden und Scinciden darstellt oder weitere Verbreitung hat. Die nur an einer Stelle erfolgte laterale Verbindung des Tränennasenganges mit der Winkeltasche ist wahrscheinlich ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Squamaten, da der Ductus nasolacimalis bei *Sphenodon* in ähnlicher Weise mit dem Choanengang verbunden ist (Bellairs & Boyd 1950).

Innerhalb der Squamaten treten nur bei *Varanus*, *Heloderma* und *Lanthanotus* jederseits zwei Ductus nasolacimales auf (Mc Dowell 1972, Gabe & Saint Girons 1976). Bei *Varanus* mündet der kürzere wenig oberhalb der inneren Choane in das Cavum nasi ein. Der längere hat eine laterale Verbindung mit dem Choanengang in Höhe der äußeren Choane und zieht dann in der oben beschriebenen Weise zum Ausführgang des Jacobsonschen Organs (Bellairs & Boyd 1950). Zwei Foramina lacrimales treten nur bei *Varanus* und *Lanthanotus* auf und wurden von Rieppel (1980) als eine Synapomorphie dieser beiden Gattungen angesehen. Für den Grundplan der Squamaten ist innerhalb der Nasenkapsel ein jederseits unpaarer Ductus nasolacimalis anzunehmen (Merkmal 26.0.).

Die jederseits doppelten Ductus nasolacimales wären dann eine Autapomorphie der Platynota (sensu Rieppel 1980; Merkmal 26.1.). Die Annahme, daß es sich bei den doppelten Ductus nasolacimales um einen ursprünglichen Zustand handelt (Saint Girons 1982), da das proximale Ende des Tränennasenganges im Bereich der Orbitaldrüsen paarig ist, ist wenig wahrscheinlich. Weder *Sphenodon* noch andere Sauropsiden besitzen doppelte

Ductus nasolacrimales. Auch bei Gymnophionen vereinigen sich die Lacrimalgänge hinter dem Tentakelsack, und dieser mündet in das Jacobsonsche Organ ein (Billo & Wake 1987). Es müßte daher bei der Hypothese von Saint Girons (1982) von einer unabhängig erfolgten Verschmelzung der Lacrimalgänge bei nahezu allen Tetrapodengruppen ausgegangen werden.

Das Foramen lacrimale ist innerhalb der Acrodonta bei allen untersuchten Agamiden (sensu Moody 1980) und Chamaeleoniden im Gegensatz zu *Uromastix* und *Leiolepis* stark vergrößert. Dieses Merkmal wurde von Frost & Etheridge (1989) als Synapomorphie der Agamidae und Chamaeleonidae (= Agaminae + Chamaeleoninae sensu Frost & Etheridge 1989) angesehen. Einige dieser Gattungen (*Agama*, *Cophotis*, *Ctenophorus*, *Draco*, *Lophognathus*, *Otocryptis*, *Pogona*, *Physignathus*, *Chamaeleo*, *Bradypodion*, *Brookesia*), die bisher histologisch untersucht wurden, besitzen einen weittlumigeren Ductus nasolacrimalis als dies bei Squamaten außerhalb dieser postulierten Verwandtschaftsgruppe der Fall ist (Born 1879, Eckart 1920, Malan 1946, Bellairs & Boyd 1950, Gabe & Saint Girons 1976, eigene Beobachtungen). Dies trifft nach den makroskopischen Untersuchungen Moody's (1980), mit Ausnahme von *Hydrosaurus* auch auf alle übrigen Agamidae zu. Möglicherweise ist jedoch nicht nur die Größe des Tränenassenganges innerhalb der Nasenkapsel von Bedeutung, sondern auch die ausgedehnte Verbindung der Canaliculi mit dem Konjunktivsack (Saint Girons 1982). Dieses Phänomen ist daher wahrscheinlich mit der Ausbildung eines großen Foramen lacrimale verknüpft (Merkmal 27.1.).

Außerdem ist anzumerken, daß die meisten Autoren bei der Beschreibung der Nasenkapsel die Struktur des Ductus nasolacrimalis nicht erwähnen. Interessant wäre in diesem Zusammenhang die Größe des Ductus nasolacrimalis bei *Enyalioides*, *Hoplocercus* und *Morunasaurus* (Hoploceridae), wo ebenfalls ein großes Foramen lacrimale auftritt (Frost & Etheridge 1989). Von dieser Familie sind bisher keine Vertreter histologisch untersucht worden; auch konnte für die vorliegende Arbeit kein geeignetes Material beschafft werden.

Glandula nasalis lateralis

Alle Squamaten besitzen nur eine Nasendrüse, die Glandula nasalis lateralis. Sie befindet sich bei denjenigen Formen, die eine Concha nasalis mit Cavum conchale besitzen, in diesem Raum (Abb.55; Parsons 1970, Bellairs & Kamal 1981). Shrivastava (1963) erwähnt das Rudiment einer ventralen Nasendrüse beim Embryo von *Varanus*. Dieses konnte jedoch in keinem anderen Stadium oder bei einer anderen Art nachgewiesen werden (Malan 1946, Bellairs 1949). Bei denjenigen Iguania, die keine oder nur eine reduzierte Concha nasalis besitzen, liegt die Glandula nasalis lateralis in einer flachen Grube am Dach der Nasenkapsel dorsal der reduzierten Concha oder innerhalb der Fissura lateralis (z. B. *Anolis*, Phrynosomatidae; eigene Beobachtung).

Zahlreiche Sammelkanälchen vereinigen sich zu einem Ausführgang, der nach rostral zieht und entweder durch das Foramen ductus glandulae nasalis lateralis oder durch die Fissura lateralis in die Nasenkapsel eintritt. Seine Einmündung liegt dabei stets am Hinterende des Vestibulum nasi an der Epithelgrenze zum Cavum nasi (Parsons 1970, eigene Beobachtung). Lediglich bei *Cophotis* liegt die Epithelgrenze hinter der Einmündung des Ausführganges der lateralen Nasendrüse (Eckart 1922). Der Ausführgang der Drüse zieht bei den Phrynosomatidae im Gegensatz zu den meisten anderen Squamaten nach caudal; die Einmündung in das Vestibulum liegt daher weit hinter der Drüse (vgl. Malan 1946, Gabe & Saint Girons 1976, Lemire 1985, eigene Beobachtungen).

Dies ist bedingt durch die starke Verlängerung des Vestibulum nasi und dessen Einmündung in das Cavum antorbitale (Merkmal 20.3.). In diesem Zusammenhang steht daher auch der veränderte Verlauf des Ductus glandulae nasalis lateralis (Merkmal 28.1.). Beide Merkmale sind Autapomorphien der Phrynosomatidae.

Bei anderen Tetrapodengruppen treten zwei Nasendrüsen auf, eine mediale und eine laterale. Deren teilweise unterschiedliche Lage führte zu verschiedenen Bezeichnungen; es handelt sich jedoch wahrscheinlich um homologe Drüsen. Bei allen drei Amphibiengruppen mündet die laterale Nasendrüse in das Vestibulum nasi, die mediale (ventrale Drüse der Gymnophionen) hat Beziehungen zu der als Jacobsonsches Organ bezeichneten Aussackung des Cavum nasi (Matthes 1934). Bei den Schildkröten liegt die mediale Nasendrüse zwischen Septum nasi und Nasensack im Bereich der lateralen Grenzfalte; ihr Ausführgang mündet im Bereich des Jacobsonschen Epithels des Cavum nasi aus (Matthes 1934, Parsons 1970).

Archosaurier (Krokodile, Vögel) besitzen wahrscheinlich ebenfalls zwei Nasendrüsen (vgl. jedoch Saint-Girons 1988, 1989), die dicht beieinander liegen; ihre beiden Ausführgänge münden in die septale bzw. laterale Wand des Vestibulum nasi ein (Röse 1893, Bellairs & Shute 1953, Weber 1990). *Sphenodon* hat im Gegensatz zu allen Squamaten ebenfalls zwei Nasendrüsen, mit entsprechenden Einmündungsstellen wie bei anderen Sauropsiden.

Es ist daher anzunehmen, daß bei der letzten gemeinsamen Stammart der Squamata die Glandula nasalis medialis vollständig reduziert wurde (Merkmal 28.0). Die Lage der lateralen Nasendrüse innerhalb des Cavum conchale ist ebenfalls ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Squamata und verknüpft mit der Entstehung einer Concha nasalis mit Cavum conchale (Merkmal 11.0.).

Die Größe der Glandula nasalis lateralis variiert innerhalb der Iguania abhängig von der Lebensweise. Außerdem zeigten ontogenetische Untersuchungen, daß das Drüsengewebe nach dem Schlüpfen noch erheblich an Größe zunimmt (vgl. Lemire 1985). Bei wüstenbewohnenden und marinen Echsen ist die Glandula nasalis lateralis besonders groß, und deren Drüsensekret weist hohe Salzkonzentrationen auf (Lemire & Vernet 1982, Lemire 1985, eigene Beobachtung). Da die Niere der Sauropsiden keine höheren Salzkonzentrationen mit dem Urin ausscheiden kann als im Plasma vorhanden sind, dient die Glandula nasalis lateralis der extrarenalen Salzausscheidung. Bei marinen Echsen ist die Salzausscheidung als Mechanismus zur Aufrechterhaltung des Ionengleichgewichts infolge der vermehrten Salzaufnahme durch die Nahrung anzusehen (Schmidt-Nielson et al. 1963). Zu einer Wasserresorption in der Kloake und gleichzeitig zu einer vermehrten, extrarenalen Salzausscheidung durch die Nasendrüse kommt es bei Echsen aus ariden Zonen. Dabei gibt es abhängig von der Ernährung (herbivor bzw. insektivor) Unterschiede in den Ionenkonzentrationen (K^+ , Na^+) (Schmidt-Nielson et al. 1963). Eine Korrelation zwischen der Größe der Glandula nasalis lateralis und der Aridität des Lebensraumes konnte auch Van Lennep (1970) feststellen. Die Vergrößerung der Glandula nasalis lateralis ist dabei wahrscheinlich in den verschiedenen Gruppen unabhängig voneinander entstanden.

Der Feinbau der lateralen Nasendrüse von *Uromastyx* gleicht mehr der Orbitaldrüse von Meeresschildkröten als der lateralen Nasendrüse von Vögeln (Van Lennep 1970). Dies könnte im gleichen Modus der Ionenausscheidung (mehr K^+ als Na^+) begründet sein. Bei marinen Squamaten (z. B.: *Amblyrhynchus*, *Hydrophis*) besteht jedoch eine weitgehende histologische Übereinstimmung mit der Glandula nasalis lateralis mariner Vögel

(Schmidt-Nielson & Fange 1958). Der unterschiedliche histologische Aufbau der lateralen Nasendrüse innerhalb der Squamaten wurde von Lemire & Gernot (1974), Gabe & Saint Girons (1971, 1976), Lemire (1985) und Saint Girons & Bradshaw (1987) untersucht. Insbesondere eine Streifung des Drüsengewebes ('segment stries'; Gabe & Saint Girons 1976) wurde von den Autoren besonders hervorgehoben. Diese Streifung tritt bei zahlreichen Echsen aus fast allen Familien auf und ist bei einigen wüstenbewohnenden Formen besonders deutlich. Durch eine Einfaltung der basalen und lateralen Membran der Drüsenzellen an tubulären Segmenten erscheint das Gewebe lichtmikroskopisch gestreift. Diese Drüsenabschnitte dienen dem Salz-Transport und der Sekretion (Saint Girons & Bradshaw 1987). Eine Korrelation mit dem ariden Lebensraum besteht jedoch nicht in allen Fällen.

Große Unterschiede im Feinbau der Drüse konnte bei den in ariden Gebieten lebenden *Trapelus mutabilis* und *Uromastyx acanthinurus* festgestellt werden. Diese Unterschiede wurden im Zusammenhang mit der unterschiedlichen Ernährung (insektivor bzw. herbivor) mit ihrer verschiedenen Elektrolytzusammensetzung angesehen (Lemire & Gernot 1982). Auch Lemire (1985) kommt zu dem Ergebnis, daß das spezialisierte Drüsengewebe ('segment stries') im Zusammenhang mit der Entstehung einer Salzdrüse entstanden sei. Dessen Funktion liegt in der Produktion einer hypertonen Salzlösung und damit in der extrarenalen Exkretion. Die Streifung des Drüsengewebes fehlt allen untersuchten Schlangen, einigen Geckos und Anguinen sowie allen übrigen Vertebraten. Stattdessen wirken andere Drüsen als Salzdrüse, wie z. B. die Sublingualdrüsen der Hydrophiidae und Acrochordidae (Ophidia), die Praemaxillardrüsen der Homalopsidae, die Lingualdrüsen der Crocodilia oder die Lacrimaldrüsen einiger Chelonia (Lemire 1985).

Daher sind die 'segment stries' erst innerhalb der Squamata oder bei deren letzter gemeinsamer Stammart entstanden. Da die 'segment stries' den Ophidia fehlen, könnte ihr Vorkommen eine Autapomorphie der „Lacertilia“ sein. Zahlreiche synapomorphe Übereinstimmungen zwischen den Platynota (sensu Rieppel 1980) und den Ophidia lassen dies jedoch unwahrscheinlich erscheinen. Da dieses spezialisierte Gewebe den meisten Anguimorpha mit Ausnahme der Varanidae fehlt, könnte auch die Reduktion bei den Anguimorpha (inclusive der Ophidia) sowie unabhängig davon bei einigen anderen Squamaten (Chamaeleonidae, Gekkoninae, Pygopodidae, Feylininae, Cordylidae) erfolgt sein.

Jacobsonsches Organ

Das Jacobsonsche Organ entsteht während der Ontogenese durch Ausstülpung aus dem primordialen Nasensack. Im Gegensatz zu *Sphenodon*, wo das Jacobsonsche Organ klein und längsoval ist, hat dieses Organ bei allen untersuchten Squamaten eine kugelige Form. Dorsal und dorsomedial des Lumens des Organs befindet sich eine dicke Schicht sensorischen Epithels ohne Bowmannsche Drüsen. Dieses sensorische Epithel wird durch den Nervus vomeronasalis innerviert, der zum Bulbus olfactorius accessorius zieht (Parsons 1970). Das Organ liegt bei den Echsen ventral oder ventromedial des Vestibulum nasi. Im Gegensatz dazu befindet sich das Jacobsonsche Organ der Schlangen weiter caudal stets im Bereich des Cavum nasi (Gabe & Saint Girons 1976, Bellairs & Kamal 1981); in diesem Zusammenhang steht auch die lange und weit nach caudal reichende Lamina transversalis anterior. Beide apomorphen Merkmale fasse ich zusammen (Merkmal 29.2.) und werte sie als Autapomorphien der Ophidia.

Das Jacobsonsche Organ der Squamaten spielt offensichtlich eine wichtige Rolle in der Rezeption chemischer Stoffe, die mit der Zunge aufgenommen werden, wie dies Versuche von Kahmann (1939) und Andren (1982) zeigen. Insbesondere bei der Nahrungssuche und dem Auffinden und Erkennen des Geschlechtspartners kommt dem Jacobsonschen Organ eine wichtige Bedeutung zu (Burghard 1980). Halpern (1987) konnte beobachten, daß bei Schlangen (*Thamnophis*, *Vipera*) das Sexualverhalten ausfällt, nachdem die Nn. vomeronasales durchtrennt wurden.

Nicht nur durch direkten Kontakt der Zunge mit dem Untergrund, sondern beim Züngeln können Geruchsstoffe auch aus der Luft aufgenommen werden. Wie die Versuche von Noble & Kumpf (1936) zeigten, fungiert das Jacobsonsche Organ als akzessorisches Geruchsorgan, da bei zerstörtem Organ versteckte Nahrung nur mit dem Geruchsorgan aufgefunden werden konnte; jedoch brauchten die Versuchstiere (*Ameiva*, *Eumeces*) längere Zeit. Ein bemerkenswertes Ergebnis dieser Untersuchungen war, daß *Eumeces laticeps*, eine der wenigen Arten innerhalb der Squamaten, die intensive Brutpflege betreibt und ihr Gelege sogar bebrütet, fremde Eier durch Belegen erkennen konnte und aus dem eigenen Gelege entfernte (Noble & Mason 1933).

Ob bei Geckos das auffällige Verhalten des Beleckens der Augen mit der Zunge im Zusammenhang mit der Rezeption von Geruchsstoffen und deren Zuführung zum Jacobsonschen Organ steht, ist nicht bekannt. Der schnellere und effektivere Weg, um Stoffe, die auf der Augenoberfläche haften, dem Jacobsonschen Organ zukommen zu lassen, wäre wohl ein Transport direkt über die Tränenflüssigkeit, da eine Verbindung des Ductus nasolacimalis mit dem Jacobsonschen Organ besteht. Dieses Verhalten dient wahrscheinlich vielmehr der Reinigung der Cornea.

Die Verbindung des distalen Endes des Ductus nasolacimalis mit dem Ductus vomeronasalis spricht für eine wichtige Rolle der Tränenflüssigkeit für den Transport von Stoffen in das Lumen des Jacobsonschen Organs. Hierbei könnte der Flüssigkeitsfluß im Ductus organi vomeronasalis durch Cilienbewegung erreicht werden (Bellairs 1984). Als effektiverer (Zusatz-)Mechanismus erscheint mir die Wirkungsweise einer Saugpumpe, wobei beim Nachlassen des Druckes auf das Organ durch die Zunge das Lumen erweitert und dadurch Flüssigkeit hochgezogen wird (Broman 1920, Young 1993). Stoffe, die an der Zunge haften, werden dabei an das untere Ende des Ausführungsganges des Jacobsonschen Organs und/oder in die Choanenrinne abgestreift. In diesem Zusammenhang ist die Evolution der Zungenform innerhalb der Squamaten für den Form-Funktions-Zusammenhang mit dem Jacobsonschen Organ wichtig.

Primär dient die Zunge hauptsächlich dem Manipulieren der Nahrung und zur Aufnahme von Wasser. Das Berühren des Untergrundes, der Nahrung oder des Partners während der Paarung mit der Zunge ist bei zahlreichen Squamaten aus allen Familien beobachtet worden (Gove 1979, Gravelle & Simón 1980, eigene Beobachtung). Besonders in einer für das Tier unbekanntem Umgebung wird der Untergrund mit der Zunge berührt. Dies konnte ich auch bei Formen wie den Rotkehlanis beobachten, bei denen das Jacobsonsche Organ nur recht klein ist (vgl. Armstrong et al. 1950, Stimie 1966, Greenberg 1993). Die ventrale Seite der Zunge ist bei den Iguania, Gekkoniden und einigen Scinciden mit weichen Papillen ('pallets', Mc Dowell 1972) besetzt, die durch Lingualdrüsen befeuchtet werden, wodurch Partikel dort leichter anhaften. Beim Zurückziehen wird die Zunge häufig umgeschlagen, und die Unterseite berührt das Munddach (Mc Dowell 1972).

Die Ausführungsgänge der Jacobsonschen Organe münden bei *Ctenosaura* und weiteren Iguania jederseits in eine dreieckige, drüsenfreie, flache Grube am Munddach aus. Diese

Grube wird lateral durch eine Schleimhautfalte und medial durch einen schmalen Schleimhautgrat ('vomeric raphe') begrenzt. Eine Grube auf der Ventralseite der Zunge zwischen den Papillen korrespondiert mit der 'vomeric raphe' am Munddach, so daß an dieser Stelle Geschmacksstoffe, die an der Zunge haften, abgesetzt werden und so dem Jacobsonschen Organ zugeführt werden könnten.

Bei den meisten Scleroglossa ist diese Grube am Munddach schmaler und die Zunge terminal tiefer gespalten (Mc Dowell 1972). Die Befunde von Schwenk (1985) lassen außerdem vermuten, daß insbesondere bei einigen Iguania die Geschmacksknospen ('taste buds') auf der Zunge und in der Mundhöhle neben den Rezeptorzellen im Jacobsonschen Organ eine wichtige Rolle in der Wahrnehmung von chemischen Stoffen haben.

Bei den Autarchoglossa spielt die Aufnahme von Stoffen auch aus der Luft eine wichtige Rolle, da das einfache Züngeln erst innerhalb dieser Gruppe zu beobachten ist (Schwenk 1993). Eine positive Korrelation zwischen der Frequenz des Züngelns und der Differenzierung des Jacobsonschen Organs behaupten Gove (1979) und Burghard (1980). Bei Varanidae und den Serpentes ist die Zunge zum rein sensorischen Organ geworden, das der Rezeption von chemischen Stoffen und dem Tasten dient. Dabei können auch Stoffe aus der Luft aufgenommen werden (Bissinger et al. 1979). Die Anatomie der Zunge der Warane, Teijus und Schlangen läßt ein Einführen der Zungenspitzen in die Ausführungsgänge der Jacobsonschen Organe zu (Kahmann 1939).

Gillingham & Clark (1981) hingegen beschrieben bei einigen Schlangen (*Elaphe*, *Heterodon*, *Boa*, *Python*, *Crotalus*, *Bitis*) die Funktion zweier schleimhäutiger Erhebungen am Mundboden ('sublingual plicae' sensu Mc Dowell 1972), die direkt unterhalb der Öffnungen der Jacobsonschen Organe liegen. Diese als 'anterior process' bezeichneten Erhebungen werden beim Zurückziehen der Zunge und beim Schließen des Mauls nach oben bewegt. Sie sollen bis in das Lumen des Jacobsonschen Organs geführt werden und dadurch Geruchsstoffe, die vorher mit der Zunge an diesen Erhebungen abgestreift wurden, in das Organ befördern. Versuche konnten außerdem zeigen, daß nach Entfernung dieser Fortsätze die Versuchstiere wesentlich länger brauchten, um versteckte Nahrung zu finden, obwohl die Zunge unbeeinträchtigt war (Gillingham & Clark 1981). Daß diese Fortsätze topographisch und strukturell mit den Ausführungsgängen der Jacobsonschen Organe korrespondieren, kann ich anhand der Schnittserie von *Boa constrictor* bestätigen. Die Röntgenkinematographischen Untersuchungen von Oelofson & Heever (1979) an *Varanus* und Young (1990) an *Boa* konnten ein direktes Einführen der Zungenspitzen bis in das Lumen des Jacobsonschen Organs nicht bestätigen. Ein direktes Einführen der Zungenspitzen in die Ductus vomeronasalis zumindest bei anderen Arten ist dennoch möglich (Mc Dowell 1972).

Eine höhere Differenzierung des Jacobsonschen Organs bei Anguimorphen zeigt sich auch im Verhältnis der sensorischen Zellen zu den Stützzellen im Epithel des Organs (Gabe & Saint Girons 1976). Am wenigsten sensorische Zellen hatte *Sphenodon* (23,5 %), gefolgt von *Anolis* (47 %). Die untersuchten Agamen (*Physignathus*, *Ctenophorus*, *Diporiphora*, *Leiolepis*) hatten einen Anteil von 50–60 % sensorischer Zellen im Epithel des Jacobsonschen Organs. Die scleroglossen Squamaten besitzen dagegen mit 75–80 % (einige Schlangen sogar über 90 %) sensorischer Zellen ein hochdifferenziertes Organ. Dies gilt auch für Wasserschlange (*Acrochordus*, *Hydrophis*), bei denen das olfaktorische Epithel im Cavum nasi stark reduziert ist (Gabe & Saint Girons 1976).

Die vollständige Isolierung des Jacobsonschen Organs von der Nasenhöhle, die Spezialisierung zu einem Organ für die Rezeption von gelösten Geruchsstoffen, die mit der Zunge

aufgenommen werden, und sein spezialisierter Füllmechanismus sind wahrscheinlich erst bei der letzten gemeinsamen Stammart der Squamata aufgetreten und als abgeleitete Grundplanmerkmale zu betrachten (Merkmal 29.0.). Die Reduktion des Organs ist eine Autapomorphie der Chamaeleonidae (Merkmal 29.1.), die Verlagerung des Organs nach caudal ein autapomorphes Merkmal der Ophidia (Merkmal 29.2.).

Die Frage, wann das Jacobsonsche Organ erstmals in der Stammesgeschichte der Vertebraten auftrat und als solches zu bezeichnen ist, war Gegenstand einiger Publikationen (Zuckerkandl 1908, 1910, Parsons 1959a, 1959b, Bertmar 1981). Inwieweit es gerechtfertigt ist, bestimmte Epithelbezirke im Cavum nasi, denen Bowmanische Drüsen fehlen und deren Nervenfasern zum Bulbus olfactorius accessorius ziehen, als ‚Jacobsonsches Organ‘ zu bezeichnen und diese mit dem gleichnamigen Organ der Lepidosaurier und Säuger gleichzusetzen, soll hier nicht weiter erörtert werden. Problematisch ist die Frage, ob ein gut differenziertes Jacobsonsches Organ bereits im Grundplan der Amnioten vorhanden war und bei den Chelonia reduziert wurde oder ob dieses erst später nach der Abspaltung der Chelonia in der Evolution auftrat, wie dies von Olson (1947) und Gaffney (1980) in der Eureptilia-Theorie vertreten wurde.

Eine andere Möglichkeit wäre, daß sich das Jacobsonsche Organ bei den Squamaten und Säugern aus einer Aussackung des Cavum nasi unabhängig voneinander isoliert und ausdifferenziert hat. Nur bei Krokodilen kann während der frühen Ontogenese ein mediales Divertikulum des primordialen Nasensackes beobachtet werden, das als Anlage des Jacobsonschen Organs angesehen wird. Diese Anlage verschwindet frühzeitig; ein Bulbus olfactorius accessorius fehlt allen Archosauriern (Parsons 1959b).

Deckknochen der Ethmoidalregion

Einige Deckknochen der Ethmoidalregion wurden von Moody (1980), Etheridge & de Queiroz (1988) und Frost & Etheridge (1989) in eine phylogenetische Analyse einbezogen. Hier sollen nur diejenigen Deckknochen aufgeführt werden, deren Merkmale von den oben genannten Autoren als abgeleitet innerhalb der Iguania angesehen wurden.

Maxillare

Die Maxillaria beider Seiten sind bei allen acrodonten Iguania ventral hinter dem Praemaxillare breit miteinander verbunden, bei den übrigen Iguania dagegen durch die Verbindung des Vomer mit dem Praemaxillare getrennt. Dies ist eine Autapomorphie der Acrodonta (s.a. Borsuk-Bialynicka & Moody 1984). Außerdem erstreckt sich das Maxillare bei dieser Verwandtschaftsgruppe caudal bis hinter die Fronto-Parietal-Sutur.

Vomer

Die Vomeres sind paarige Knochen, die jedoch insbesondere bei älteren Individuen median miteinander verschmelzen (Moody 1980, eigene Beobachtung). Dieser Knochen ist bei *Uromastyx* und *Leiolepis*, im Gegensatz zu allen übrigen Iguania, konkav (Moody 1980, 1987). Bei anderen Squamaten ist er mehr oder weniger flach bis leicht konvex. Dieses Merkmal ist nach Moody (1980) eine Synapomorphie dieser beiden Gattungen (Uromastycidae = Leiolepidinae sensu Frost & Etheridge 1989). Die Vomeres sind bei *Hoplocercus*, *Morunasaurus* und *Enyaloides* nur sehr klein (Autapomorphie der Hoploceridae).

Lacrimale

Dieser Knochen ist bei allen Iguania nur recht klein, bisweilen ist nur eine kleine, basale Ossifikation vorhanden, die von außen häufig nicht zu sehen ist (Moody 1980). Das Lacrimale fehlt *Agama hispida*, *Calotes versicolor*, *Cophotis*, *Draco*, *Lyriocephalus*, *Pogona vitticeps*, *P. barbata*, *Phrynocephalus*, *Sitana*, *Trapelus mutabilis*, *T. pallidus*, *T. sanguinolentus*, *Uromastyx*, *Polychrus* sowie *Phrynosoma*, *Callisaurus* und *Holbrookia* (Camp 1923, Moody 1980, Frost & Etheridge 1989, eigene Beobachtungen). Dabei ist nicht klar, ob der Knochen mit anderen verschmilzt oder ob dessen Ossifikationszentrum verschwindet. Frost & Etheridge (1989) nahmen das Fehlen des Lacrimale als Synapomorphie von *Phrynosoma* und den ‚sand-lizards‘ (*Callisaurus*, *Cophosaurus*, *Holbrookia*, *Uma*) an. Wegen der hohen Variabilität unterblieb hier die Einbeziehung dieses Merkmals in die phylogenetische Analyse.

Palatinum

Eine Bezahnung auf dem Palatinum tritt innerhalb der Iguania nur bei wenigen Arten auf. *Crotaphytus* sowie die Polychridae mit Ausnahme von *Polychrus* besitzen eine derartige Bezahnung. Die vollständige Reduktion der Palatinal- und Pterygoidzähne wurde als Autapomorphie der Acrodonta bewertet (Moody 1980). Die Reduktion der Pterygoidzähne bei den Phrynosomatidae sei eine Autapomorphie dieser Gruppe (Frost & Etheridge 1989).

Septomaxillare

Das innerhalb der Nasenkapsel liegende Septomaxillare wird bei der Mazeration der Schädel häufig beschädigt oder in seiner Lage verändert. Aus diesem Grund wurde dieser Knochen bisher meist weder beschrieben, noch in eine phylogenetische Analyse einbezogen (vgl. Moody 1980). In Aufhellpräparaten ist dieser Knochen dagegen in seinen Lagebeziehungen zu den Knorpelstrukturen gut zu erkennen, wenn die Deckknochen zuvor abpräpariert und ein Fenster in das Dach der Nasenkapsel geschnitten wurden. Im folgenden gebe ich eine tabellarische Übersicht über die Form dieses Knochens innerhalb der Iguania:

„*Agama*“:

relativ kleiner, flacher Knochen, caudal in horizontale und ventrale Schuppe geteilt (‚bisquamos‘) (Malan 1946, Slaby 1981, eigene Beobachtung).

Ceratophora, *Cophotis*, *Corytophanes*, *Otocryptis*:

Septomaxillare fehlt (Eckart 1922, eigene Beobachtung).

Pogona:

kleiner, flacher, rechteckiger Knochen; caudal nicht gespalten.

„*Phrynocephalus*“:

Septomaxillare relativ lang, lateral leicht aufsteigend; caudal ‚bisquamos‘.

Physignathus:

Septomaxillare relativ klein; berührt Septum nasi nur rostral; ‚bisquamos‘ (Abb.16).

Uromastyx:

Septomaxillare leicht konvex nach dorsal gewölbt; caudal in eine laterale Spitze auslaufend, die leicht nach dorsal aufsteigt; ‚bisquamos‘ (Abb.7).

Polychrus:

schmal und flacher Knochen; nicht gespalten.

Anolis, Chamaeleolis:

Septomaxillare flach, klein, etwa quadratisch; nicht gespalten (Abb.23).

Basiliscus:

Septomaxillare flach, fünfeckig; laterocaudale Spitze liegt in einer Fissur der Lamina transversalis anterior (Abb.13).

Sceloporus, Petrosaurus:

Septomaxillare langgezogen; leicht nach dorsal gewölbt; ‚bisquamos‘ nur bei *Sceloporus* (Abb.10).

Phrynosoma:

Septomaxillare hinter dem Jacobsonschen Organ gelegen; etwa quadratisch, flach.

Phymaturus, Liolaemus, Stenocercus, Crotaphytus, Oplurus:

Septomaxillare rostral flach, caudal nach dorsal gewölbt und nach dorsal aufsteigend; hintere Kante liegt dabei dem Dach der Nasenkapsel an; ‚bisquamos‘ (Abb.3–5, 8, 28).

Leiocephalus:

Septomaxillare caudolateral in Spitze auslaufend, leicht nach dorsal aufsteigend und ‚bisquamos‘¹.

Tropidurus:

kleines, flaches Septomaxillare; caudal ‚bisquamos‘ (Abb.14, 21).

Brachylophus:

Septomaxillare in rostrale Spitze auslaufend; caudal aufgebogen; berührt das Dach der Nasenkapsel; nicht ‚bisquamos‘ (Abb.6, 29).

Ctenosaura, Iguana:

Septomaxillare rostral leicht konkav gewölbt, caudal ‚bisquamos‘; in Spitze ausgezogen, die das Dach der Nasenkapsel berührt (Malan 1946, Oelrich 1956). Diese Form trifft auch auf die übrigen Iguanidae zu (de Queiroz 1987).

Folgende Zusammenhänge sind festzustellen: ein dorsal aufgebogenes Septomaxillare, dessen caudale Kante das Dach der Nasenkapsel berührt tritt bei allen Formen mit S-förmig gewundenem Vestibulum nasi auf. Das Septomaxillare grenzt das Vestibulum vom medioventral liegenden Jacobsonschen Organ und vom rostralen Recessus des Cavum nasi ab. Eine Ausnahme bildet *Uromastyx*, bei dem das Septomaxillare nicht nach dorsal aufsteigt und nicht das Dach der Nasenkapsel berührt. Würde dieses Merkmal erstmals im Grundplan einer Verwandtschaftsgruppe der Iguanidae, Opluridae, Tropiduridae und Crotaphytidae auftreten, so wiche das Septomaxillare von *Tropidurus* und *Leiocephalus* davon ab (s.o.). Die Monophylie der Tropiduridae wird nur durch die Reduktion des Angularis und die unvollständigen Kehlfallen begründet (Frost & Etheridge 1989). Diese Merkmale treten bei anderen Squamaten auch auf, was jedoch nicht dagegen spricht, daß diese Merkmale Autapomorphien sind. Es muß daher angenommen werden, daß innerhalb der Tropiduridae, nämlich bei der letzten gemeinsamen Stammart der Tropidurini (sensu Frost 1992) + *Leiocephalus* das Septomaxillare

¹ Pregill (1992:6) nimmt die Ausbildung der caudal absteigenden Flanke des Septomaxillare als Autapomorphie der Gattung *Leiocephalus* an. Dieses Merkmal tritt nach den vorliegenden Befunden jedoch bereits im Grundplan der Squamata auf. Innerhalb der Gattung *Leiocephalus* wurde bei einigen Arten der caudolaterale Fortsatz des Septomaxillare reduziert (Pregill 1992).

sekundär flacher wurde. Als alternative Hypothese wäre die Paraphylie der Tropiduridae zu fordern.

Für den Grundplan der Squamata nehmen Gauthier et al. (1988) einen caudoventralen Fortsatz des Septomaxillare an, der die dorsale Oberfläche des Vomer berührt. Dieser Fortsatz entspricht der ‚ventral squame‘ (sensu Malan 1946) – der ventralen Schuppe meiner Nomenklatur. Hierdurch wird der Choanengang vom Ductus vomeronasalis abgetrennt. Weiterhin hat das Septomaxillare im Grundplan der Squamata eine plane Oberfläche (Estes et al. 1988). Für die Scleroglossa ist eine konvexe Oberfläche sowie eine deutliche mediane Leiste, die dem Septum nasi anliegt, autapomorph (Estes et al. 1988). In diesem Zusammenhang wurde die Crista lateralis septi nasi reduziert (Merkmal 3.1.). Innerhalb der scleroglossen Squamaten berührt das Septomaxillare das Dach der Nasenkapsel nie (Camp 1923, Estes et al. 1988). Es spricht auch wenig dafür, daß diese auffallende Form innerhalb der Iguania mehrmals entstanden ist. Sie steht vielmehr im Zusammenhang mit dem S-förmigen Verlauf des Vestibulum nasi (Merkmal 20.1.). Das caudal nach dorsal aufgebogene Septomaxillare ist eine Synapomorphie der Iguanidae + Crotaphytidae + Opluridae + Tropiduridae (Merkmal 30.1.). Bei der Annahme der Monophylie der Tropiduridae müßte man eine Merkmalsumkehr bei *Leiocephalus* + Tropidurini (sensu Frost 1992) annehmen. Das verlängerte Septomaxillare der Phrynosomatidae ist eine Autapomorphie dieser Gruppe (Merkmal 30.2., vgl. Frost & Etheridge 1989) und ist mit dem stark verlängerten Vestibulum nasi verknüpft (Merkmal 20.3.).

Hypothetischer Grundplanzustand der Ethmoidalregion der Squamata (A = apomorph)

1. Septum nasi ohne Fenestra septi.
2. Kurzer Processus praenasalis vorhanden.
3. Lateraler Wulst als Auflagefläche des Septomaxillare (Crista lateralis septi nasi): Reduktion des Dachknorpels (A).
- 4./5. Cupula nasi anterior kuppelförmig, mit dorsalem Processus alaris superior und ventralem Processus alaris inferior, beide klein.
6. Foramen apicale im Tectum nasi.
7. Keine äußere Nasenmuskulatur, aber
8. Schwellgewebe mit inneren radiären Muskelfasern.
9. Tectum nasi: Cartilago parietotectalis umgibt das Vestibulum nasi dorsal und lateral; caudolateral schließt sich die Cartilago paranasalis an; ventral mit Lamina transversalis anterior verbunden (Zona anularis); Tectum wahrscheinlich von einer Fenestra lateralis und Fenestra superior nasi durchbrochen.
10. Keine Fissura lateralis; Cartilago paranasalis rostral mit Lamina transversalis anterior verbunden, caudodorsal mit Cartilago parietotectalis, caudal mit Planum antorbitale und Processus maxillaris; am Lateralrand ist eine Rinne für den Ductus nasolacrimalis ausgebildet.
11. Nur eine hintere Concha nasalis mit Cavum conchale; dieses von der Glandula nasalis lateralis ausgefüllt (A).
12. Processus maxillaris anterior und posterior; letzterer recht lang.
13. Planum antorbitale: leicht kuppelförmig; nicht mit Septum nasi verschmolzen; ventral mit Cartilago paraseptalis verbunden;

14. Ohne rostrale Fortsätze.
15. Commissura sphenethmoidalis: vom caudodorsalen Rand der Cartilago parietotectalis zum dorsalen Rand des Septum interorbitale.
16. Solum nasi: Lamina transversalis anterior bildet rostrale und laterale Wand des Jacobsonschen Organs.
17. Concha des Jacobsonschen Organs als Fortsatz der Lamina transversalis anterior (A).
18. Cartilago paraseptalis von Lamina transversalis anterior bis Planum antorbitale parallel des Septum nasi und von diesem getrennt.
19. Cartilago ectochoanalis rostral mit Lamina transversalis anterior verbunden; unterlagert die Choanenrinne und reicht bis zum Vorderrand der Choane.
20. Vestibulum nasi: gerade, etwa ein Drittel der Nasenkapsellänge; mit ceratinisiertem Plattenepithel ausgekleidet; mündet von rostral in Cavum nasi ein; liegt über dem Jacobsonschen Organ; äußere Nasenöffnung liegt lateral.
21. Cavum nasi: gliedert sich in ein caudales Cavum antorbitale, ein Cavum extraconchale (lateral der Concha), ein Cavum conchale (innerhalb der Concha) (A) und einen Choanengang (respiratorisches Epithel); kein rostraler Recessus.
22. Kein Ductus nasopharyngeus (innere und äußere Choane in gleicher Höhe); innere Choane liegt im vorderen Teil des Cavum nasi.
23. Choanenrinne: wird durch Zusammenwachsen von lateralen und medialen Schleimhautwülsten vom Choanengang abgegliedert; reicht von der Choane bis zum Ausführgang des Jacobsonschen Organs; ventral offen (A).
24. Kurzer bindegewebiger, sekundärer Gaumen (A).
25. Ductus nasolacrimalis mündet von medial in vorderes Ende der Choanenrinne an der Ausmündung des Ductus vomeronasalis ein (A).
26. Ductus nasolacrimalis proximal gegabelt, nach Durchtritt durch Foramen lacrimale unpaar; verläuft lateral der knorpeligen Nasenkapsel in lateral offener Rinne.
27. Kleines Foramen lacrimale in der knöchernen Nasenkapsel.
28. Glandula nasalis lateralis: liegt in Cavum conchale; Ausführgang zieht nach rostral durch Aditus conchae, Reduktion der Glandula nasalis medialis (A).
29. Jacobsonsches Organ: mit sensorischem Epithel; ohne Bowmannsche Drüsen, kugelförmig und vollständig von Nasensack getrennt (A); mit eigenem Ausführgang am caudalen Ende des Organs, der in Mundhöhle ausmündet.
30. Septomaxillare: liegt innerhalb der Nasenkapsel; bedeckt das Jacobsonsche Organ als flacher Knochen, der medial auf einem Knorpelwulst des Septum nasi aufliegt; caudal gespalten; ventrale Schuppe liegt dem Vomer dorsal an (A).

Der Grundplan der letzten gemeinsamen Stammart der Iguania unterscheidet sich vom Grundplan der Squamata durch folgende abgeleitete Merkmale:

- 1.1. Fenestra septi nasi spaltförmig.
- 10.1. Fissura lateralis vorhanden.
- 14.1. Processus rostralis plani antorbitalis ausgebildet.
- 16.1. Commissura vomeronasalis posterior ausgebildet.
- 20.1. Vestibulum nasi verlängert.
- 21.1. Recessus rostralis cavi nasi ausgebildet.

Merkmale außerhalb der Regio ethmoidalis

In diesem Kapitel werden einige Merkmale angeführt, die phylogenetisch interessant erscheinen bzw. für weitere Untersuchungen von Nutzen sein könnten. Es sollen auch einige Merkmale, die von Frost & Etheridge (1989) für einige Teilgruppen der Iguania als Synapomorphien angesehen wurden, diskutiert werden.

Pila antotica

Dieses Element ist ein Teil der primären Schädelseitenwand und verbindet bei Squamaten von älteren Embryonalstadien an die Basalplatte mit der Pila metoptica und Pila accessoria. Die Entstehung der Pila antotica sei am Beispiel von *Acanthodactylus boskianus* dargestellt (Kamal & Abdeen 1972). Die hinteren Orbitalknorpel entstehen getrennt von der Basalplatte und sind von Anfang an miteinander verschmolzen. Sie verbinden sich erst ventral mit der Basalplatte und später rostral mit dem vorderen Orbitalknorpel. Der hintere Orbitalknorpel wird von den Augenmuskelnerven (Nervus III, IV, VI) durchbohrt. Durch Wachstumsprozesse entsteht aus der ursprünglich einheitlichen Knorpelmasse das grazile „Gerüst“ der primären Schädelseitenwand. Die Verbindung zwischen Basalplatte und Pila metoptica wird als Pila antotica bezeichnet (Kamal 1969).

Bei einigen Arten innerhalb der Iguania wird die Verbindung mit der Pila metoptica reduziert, und als Reste des hinteren Orbitalknorpels bleiben nur kurze Pila antoticae an der Basalplatte stehen. Dieser Entwicklungsvorgang wurde von Kamal & Zada (1973) bei *Agama pallida* dokumentiert. Es handelt sich daher sicher nicht um den primären Zustand. Das Fehlen der Verbindung zwischen Basalplatte und Pila metoptica (die Reduktion der Pila antotica) sehe ich als abgeleitetes Grundplanmerkmal an (Merkmal 31.1.). Eine derartige Reduktion hat sicher mehrere Male in der Evolution der Squamaten stattgefunden. So fehlt diese nicht nur innerhalb der Iguania bei zahlreichen Formen, sondern auch bei allen untersuchten Geckos und Anguimorphen. Dennoch kann ein solches Merkmal eine bestehende Hypothese unterstützen (s. Tab.2). Es könnte als synapomorphes Merkmal der Opluridae + Tropiduridae (vgl. Frost & Etheridge 1989); der Polychridae + Corytophanidae + Phrynosomatidae + Acrodonta verwendet werden (Merkmal 31.1.). Bei letzterer Hypothese müßte jedoch ein ‚reversal‘ dieses Merkmals bei *Physignathus* + „*Amphibolurus*“ angenommen werden.

Foramen epioticum

Das Foramen epioticum liegt am knöchernen Schädel an der Grenze von Epioticum zum Prooticum. Es kommt bei allen Agamidae – mit Ausnahme von *Moloch* und *Agama tuberculata* – vor (Camp 1923, Moody 1980, Frost & Etheridge 1989, eigene Beobachtung). Bisher fehlen Untersuchungen über seine Bedeutung. Nach den Untersuchungen von Moody (1980) soll ein Teil des Saccus endolymphaticus das Cavum cranii durch dieses Foramen verlassen. Jedoch beruht diese Beobachtung auf makroskopischen Untersuchungen und stimmt nicht mit meinen mikroskopischen Befunden überein.

Vielmehr tritt bei *Physignathus* und *Pogona* eine kleine Vene von lateral durch das Foramen epioticum in das Cavum cranii ein. Diese Vene nenne ich Vena epiotica. Sie verläuft medial der Ohrkapsel, lateral der Hirnhaut nach rostral und verbindet sich mit der Vena cerebialis medialis (Nomenklatur nach O'Donoghue 1921). Letztere verläßt das Cavum cranii rostral der Commissura praefacialis, caudal des Epipterygoids und vereinigt sich lateral dieser Strukturen mit der Vena capitis lateralis. Der Besitz einer Vena epiotica ist möglicherweise mit dem Vorkommen des Foramen epioticum verknüpft und allen Agamidae (sensu Moody 1980) gemeinsam (Merkmal 32.1.).

Da die Vena epiotica recht klein ist, läßt sich deren Vorkommen nur anhand von Schnittserien feststellen. Anderen Squamaten bzw. Sauropsiden fehlt sowohl ein Foramen epioticum als auch eine Vena epiotica (Camp 1923, Bellairs & Kamal 1981, Estes et al. 1988, eigene Beobachtung).

Epibranchiale II

Ein freies Epibranchiale II, der isolierte obere Teil des zweiten Branchialbogens, tritt bei zahlreichen Squamaten als kleines Knorpelstück auf (Bruner 1907, Camp 1923, Richter 1933, Kluge 1967). Dieses ist jedoch nur bei *Coleonyx* (Gekkonidae) ventral mit dem Ceratobranchiale II verbunden (Kluge 1962). Diese Verbindung ist nach den Untersuchungen von Kluge (1983) aber sekundär entstanden und als ‚reversal‘ zu bewerten. Bei einigen Arten aus verschiedenen Familien ist das freie Epibranchiale II bindegewebig mit dem Processus paroccipitalis des Opisthoticum verbunden (Camp 1923).

Innerhalb der Iguania besteht ähnlich wie bei *Lacerta* eine feste Verbindung mit dem unteren Teil des Opisthoticum, der Prominentia ampullaris posterior (Bruner 1907, eigene Beobachtung). Bruner (1907) stellte fest, daß einige Muskelfasern am freien Epibranchiale II ansetzen. Dieser Muskel wurde *M. constrictor venae jugularis internae* bezeichnet, da er die Vena capitis lateralis (= *V. jugularis interna sensu Bruner 1907*) umgibt und zum Epibranchiale II und Processus paroticus zieht. Dieser Muskel kommt auch bei Formen vor, die kein Epibranchiale II besitzen. So konnte er auch bei den von mir untersuchten *Phymaturus* und *Physignathus* beobachtet werden. Nach Untersuchungen von Bruner (1907) kommt es durch die Kontraktion des Muskels zu einer Blutstauung; dadurch werden unter anderem der Sinus orbitalis und der vestibuläre Sinus aufgefüllt. Dieser Mechanismus spielt offensichtlich bei der Häutung eine wichtige Rolle. Nach Angaben Bruner's (1907) ist kurz vor der Häutung ein Hervortreten der Augen zu beobachten. Andererseits spielt das Anschwellen des vestibulären Gewebes eine wichtige Rolle beim Verschuß des Vestibulum nasi.

Die sparsamste Hypothese wäre, ein freies Epibranchiale II für den Grundplan der Lepidosaurier anzunehmen, da auch bei *Sphenodon* ein freies Epibranchiale II vorkommt (Merkmal 33.0.). Dann müßte man nur bei *Coleonyx* eine sekundäre Verbindung mit dem Ceratobranchiale II annehmen. Bei anderen Sauropsiden fehlt das Epibranchiale II (Estes et al. 1988).

Die feste Verbindung des Epibranchiale II mit der Ohrkapsel ist möglicherweise sekundär erfolgt (Merkmal 33.1.). Das Fehlen des Epibranchiale II kann als eine apomorphe Reduktion angesehen werden (Merkmal 33.2.). Unter Hinzunahme der Befunde von Richter (1933) ist dieses Merkmal eine Synapomorphie der Agamidae (sensu Moody 1980) + Chamaeleonidae (+ Polychridae + Corytophanidae + Phrynosomatidae). *Uromastyx* hat ein freies Epibranchiale II; es wäre bei der Verwendung dieses Merkmals als Synapomorphie aller oben angeführter Familien eine Merkmalsumkehr (Merkmal 33.0.) bei *Uromastyx* anzunehmen. Außerdem wurde das Fehlen des Epibranchiale II als Synapomorphie von *Varanus* + *Lanthanotus* + Ophidia (Estes et al. 1988) angesehen.

Saccus endolymphaticus

Der Saccus endolymphaticus liegt bei den meisten Squamaten innerhalb des Cavum cranii und ist unkalzifiziert (Camp 1923). Bei allen Polychridae liegt jedoch ein großer Teil des Saccus endolymphaticus außerhalb des Cavum cranii, erstreckt sich bis in die Nackenmuskulatur und ist meist kalzifiziert. Er tritt zwischen Supraoccipitale und Parietale aus

(Etheridge 1959, Etheridge & de Queiroz 1988, Frost & Etheridge 1989, eigene Beobachtung). Bei den Gekkoninae und Sphaerodactylinae unter den Gekkonidae sowie bei *Brookesia* und *Cophotis ceylanica* liegt ebenfalls ein Teil des Saccus endolymphaticus außerhalb des Cavum cranii und erstreckt sich bei einigen Arten lateral der Halswirbel bis in den Bereich der Nackenmuskulatur (Kluge 1967, Etheridge & de Queiroz 1988). Daß bei Agamen der Saccus endolymphaticus das Cavum cranii durch das Foramen epioticum verlassen würde, wie dies Moody (1980) geäußert hat, stimmt nicht mit meinen Befunden überein (s.o.). Der Saccus endolymphaticus verläßt das Cavum cranii bei einigen Geckos in gleicher Weise wie bei den Polychridae, bei anderen dagegen durch das Foramen jugulare („vagusforamen“, Kluge 1967).

Eine Kalzifizierung der Sacci endolymphatici konnte bei einigen weiteren Vertretern der Iguania beobachtet werden und wird als ein abgeleitetes Merkmal angesehen (s. Tab.2, Merkmal 34.1.). Über die Funktion der Kalzifizierung des Saccus endolymphaticus gibt es einige Theorien. Neben einem besseren Druckausgleich für das Innenohr und einer Rolle bei der Schalleitung, wurde auch die Funktion als Kalziumdepot erörtert, das für die Knochenbildung und/oder Eischalenbildung gebraucht wird (Camp 1923, Kluge 1967, Bauer 1989). Es ist dadurch jedoch nicht geklärt, warum die Mehrzahl der Echsen ohne eine derartige Kalkeinlagerung auskommt.

Die bis in die Nackenmuskulatur reichenden Sacci endolymphatici sind eine Autapomorphie der Polychridae (Merkmal 34.2., vgl. Frost & Etheridge 1989). Einen kalzifizierten Saccus endolymphaticus konnte ich z. B. bei *Basiliscus* und *Corytophanes* beobachten; ob sie auch bei *Laemanctus* vorkommen, ist nicht bekannt. Wenn dies der Fall wäre, könnte dies eine Autapomorphie der Corytophanidae sein oder zusätzlich synapomorph mit den Polychridae übereinstimmen (Merkmal 34.1.). Bei letzteren ist dieses Merkmal weiter modifiziert worden (s.o. Merkmal 34.2.). Eine derartige Hypothese unterstützt das von Lang (1989) vorgeschlagene und durch zwei Merkmale gestützte Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Gruppen. Hautverknöcherungen („skull rugosity“) auf dem Frontale, Praefrontale und Nasale sowie leicht gegabelte Hemipenes (nach Böhme 1988) wurden von diesem Autor als Synapomorphien angeführt.

Fenestra scapularis

Als abgeleitete Grundplanmerkmale der Squamata sind nach Etheridge & de Queiroz (1988) zwei Fenster im Scapulocoracoid anzunehmen. Bei einigen Iguania sowie innerhalb der Gekkota und bei wenigen scleroglossen Squamaten treten zusätzliche Fenestrierungen in der Scapula und dem Coracoid auf. Nach Frost & Etheridge (1989) ist das obere Foramen in der Scapula innerhalb der Iguania abgeleitet, das untere im Coracoid jedoch plesiomorph. Dieses Scapularfenster tritt nach Angaben der Autoren bei allen Iguanidae, den Opluridae, den Tropidurinae, Leiocephalinae, bei *Sceloporus*, *Callisaurus*, *Holbrookia* und *Phrynosoma* auf. Eine Merkmalsumkehr wurde für die Liolaeminae und *Petrosaurus* angenommen. Jedoch besitzt *Liolaemus* nach eigenen Untersuchungen – wie auch nach den Angaben von Etheridge & de Queiroz (1988) – auch ein solches Foramen.

Die Funktion dieser membranverschlossenen Fenestrierung des Scapulocoracoids ist unbekannt. Da keine Argumente dagegen sprechen, ist nicht von einer mehrfach unabhängigen Entstehung dieser zusätzlichen Öffnungen auszugehen. Dieses apomorphe Merkmal unterstützt die von mir durch andere Merkmale (Nr. 9.1., 10.2., 20.2., 30.1.) begründete Monophylie der (Crotaphytidae) + Iguanidae + Opluridae + Tropiduridae. Problematisch ist die Stellung der Crotaphytidae und Phrynosomatidae. Der Besitz

einer Concha mit Cavum conchale (Merkmal 11.0.) bei den Iguanidae und deren Reduktion bei den anderen Gruppen würde die Crotaphytidae als Schwestergruppe der Opluridae + Tropicuridae ausweisen. Die Concha wurde jedoch mehrfach innerhalb der Iguania reduziert, so daß dieses Merkmal auch unabhängig bei den Crotaphytidae entstanden sein könnte. Als zweite Zusatzannahme müßte angenommen werden, wenn – wie Frost & Etheridge (1989) behaupten – die Phrynosomatidae die Schwestergruppe der Opluridae + Tropicuridae seien, daß die Einmündung des Vestibulum nasi in das Cavum antorbitale (Merkmal 20.3.) aus dem S-förmig gewundenen Vestibulum nasi entstanden wäre (Merkmal 20.2.). Dies ist jedoch schwer vorstellbar. Ich nehme daher an, daß die Fenestra scapularis bei einem Teil der Phrynosomatidae unabhängig davon entstanden ist.

Femoralporen

Femoralporen gehören zum Grundplan der Squamata (Estes et al. 1988). Diese wurden bei zahlreichen Echsen reduziert, so auch bei den Opluridae, Tropicuridae, Corytophanidae, zahlreichen Polychridae und den Chamaeleonidae s. str. Frost & Etheridge (1989) sahen die Reduktion der Femoralporen als eine Synapomorphie der Tropicuridae + Opluridae + Polychridae an.

„Scale organs“

Innerhalb der Iguania kommen drei verschiedene Arten von Hautsinnesorganen vor. Die „lenticell sense organ“, die „multi hair sense organ“ und die „twisted hair sense organs“ (Williams 1987). Der erste Typ tritt bei der Mehrzahl der Iguania und Scleroglossa auf. Die „multi hair sense organs“ kommen nur innerhalb der Polychridae und Opluridae sowie bei Geckos und Chamaeleons vor.

Die äußerst fragwürdigen Schlußfolgerungen, die Williams (1987) aus diesen Ergebnissen zog, sollen hier nicht bis ins Detail diskutiert werden. Er stellt vielmehr aus zoogeographischen Gründen die Opluridae und Chamaeleonidae in ein Schwestergruppenverhältnis, deren nächsten Verwandten die Polychridae seien. Dabei sollen die verdrehten Haarorgane bei einigen Polychridae und Opluridae sowie die Acrodontie der Chamaeleonidae, Agamidae und Uromastycidae durch „reticulate evolution“ entstanden sein. Außerdem wurde das Vorkommen des plesiomorphen Zustandes („lenticell“) bei *Polychrus* und die Konsequenzen für die phylogenetische Stellung dieser Gattung nicht berücksichtigt. Es müßte dann nämlich entweder ein „reversal“ dieses Merkmals bei *Polychrus* oder bei *Polychrus* und den übrigen Polychridae die konvergente Entstehung des bis in die Nackenregion ausgedehnten Saccus endolymphaticus angenommen werden. Bei der Annahme ersterer Hypothese, könnten die „multi hair sense organs“ (= ? spinulate scale organs sensu Frost & Etheridge 1989) als Synapomorphie der Opluridae + Polychridae angesehen werden. Es müßten dann die „twisted hair organs“ bei einigen Polychridae und Opluridae sowie bei einigen Chamaeleonidae unabhängig voneinander entstanden sein.

Postxiphisternale Rippen

Die postxiphisternalen Rippen sind bei der Mehrzahl der Squamaten medial voneinander getrennt. Bei Polychridae, Opluridae und Chamaeleonidae sind diese jedoch medial miteinander verbunden („inscriptional ribs“) und in unterschiedlicher Weise zu „splits“ oder „chevrons“ umgewandelt (Etheridge & de Queiroz 1988, Frost & Etheridge 1989).

Die mediale Verschmelzung dieser Elemente wurde von Frost & Etheridge (1989) als Synapomorphie der Opluridae + Polychridae angesehen.

Liste der Merkmale

(0): Grundplanzustand der Squamata; (1), (2), (3): abgeleitete Zustände innerhalb der Squamata; R = Merkmalsumkehr.

Vorkommen als mögliche Aut- oder Synapomorphie in Klammern.

1. Fenestra septi nasi
(0) fehlt, plesiomorph (*Phrynosoma* + *Sceloporus* R, Acrodonta R)
(1) schlitzförmig (*Iguania*, *Lyriocephalus* R, „*Amphibolurus*“ R)
(2) groß (*Tropiduridae*, *Brachylophus*, *Crotaphytus*, *Chamaeleolis*, *Uromastyx*)
2. Processus praenasalis
(0) vorhanden, plesiomorph
(1) reduziert (Acrodonta)
3. Dachknorpel des Jacobsonschen Organs
(0) zu Leiste reduziert, apomorph (Squamata)
(1) Leiste völlig reduziert (*Anguimorpha* + *Ophidia*)
4. Processus alaris superior
(0) kurz, plesiomorph
(1) groß (*Agamidae* sensu Moody 1980, *Leiocephalus*, *Corytophanes*, *Petrosaurus*)
(2) fehlt (*Brachylophus*, *Tropidurus*, *Gekkonidae*)
5. Processus alaris inferior
(0) kurz, plesiomorph
(1) sehr lang (*Ophidia*)
6. Foramen apicale
(0) vorhanden, plesiomorph
(1) fehlt (*Varanidae* + *Ophidia*)
7. äußerer Nasenmuskel
(0) fehlt, plesiomorph
(1) vorhanden (Acrodonta)
8. radiärer Nasenmuskel und Schwellgewebe
(0) vorhanden, plesiomorph
(1) Nasenklappe, (*Phrynosomatidae*)
(2) *M. subnasalis* (*Ophidia*)
9. knorpelige Unterlagerung des Vestibulum nasi
(0) fehlt, plesiomorph (*Tropidurus* R)
(1) vorhanden (*Iguanidae* + *Opluridae* + *Crotaphytidae* + *Tropiduridae*, *Uromastyx*)
10. Fissura lateralis
(0) fehlt, plesiomorph (*Corytophanidae* R)
(1) vorhanden (*Iguania*, *Gekkota*)
(2) teilweise verschlossen (*Crotaphytidae* + *Opluridae* + *Tropiduridae*, „*Amphibolurus*“ + *Physignathus*, *Uromastyx*)
11. Concha nasalis
(0) Reduktion der vorderen Concha, hintere Concha mit Cavum conchale; von Glandula nasalis lateralis ausgefüllt, apomorph (Squamata)

- (1) Concha nasalis zu Leiste reduziert und Cavum conchale reduziert (Crotaphytidae + Opluridae + Tropiduridae; Corytophanidae, Agamidae ohne „*Amphibolurus*“, *Physignathus*, *Lyriocephalus*)
- (2) Concha vollständig reduziert (Polychridae, Phrynosomatidae, Chamaeleonidae)
12. Processus maxillaris
 - (0) Proc. anterior und posterior vorhanden, plesiomorph
 - (1) Proc. maxillaris anterior reduziert (Ophidia)
 - (2) Proc. maxillaris posterior reduziert (Caenophidia)
13. Planum antorbitale
 - (0) kuppelförmig, plesiomorph
 - (1) flach, Cavum antorbitale reduziert (Polychridae)
 - (2) Planum antorbitale mit Cartilago parietotectalis und Planum suprasetptale verschmolzen (Chamaeleonidae)
14. Processus rostralis plani antorbitalis
 - (0) fehlt, plesiomorph (reduziert bei Acrodonta?)
 - (1) vorhanden (Iguania, „*Amphibolurus*“, *Phrynocephalus*)
 - (2) mit Lamina transversalis anterior verbunden (*Phrynosoma* + *Sceloporus*)
15. Commissura sphenethmoidalis
 - (0) mit Septum interorbitale verbunden, plesiomorph
 - (1) reduziert (*Anolis* + *Chamaeleolis*, Chamaeleonidae, Gekkonidae, Amphisbaenia, Ophidia)
16. Verbindung zwischen Lamina transversalis anterior und Cartilago parasetptalis caudal des Jacobsonschen Organs = Commissura vomeronasalis posterior
 - (0) fehlt, plesiomorph
 - (1) ausgebildet (Iguania, „*Amphibolurus*“ R)
 - (2) Reduktion der Commissura vomeronasalis posterior (Agamidae + Chamaeleonidae, Polychridae + Corytophanidae)
17. Concha des Jacobsonschen Organs
 - (0) vorhanden, apomorph (Squamata)
 - (1) reduziert (*Anolis* + *Chamaeleolis*, Chamaeleonidae, *Calotes*)
18. Cartilago parasetptalis
 - (0) vorhanden, vom Septum nasi getrennt, plesiomorph
 - (1) reduziert (Polychridae, Chamaeleonidae, *Agama*, *Calotes*, *Draco*, *Phrynocephalus*, *Tropidurus*, Ophidia)
19. Cartilago ectochoanalis
 - (0) vorhanden, plesiomorph
 - (1) stark verlängert und verbreitert, schließt Fissura choanalis ab (*Anolis* + *Chamaeleolis*, Gekkota, *Xantusia*, Ophidia)
 - (2) Cartilago hypochoanalis neu entstanden (Henophidia)
20. Vestibulum nasi
 - (0) kurz, rostrale Einmündung in Cavum nasi, plesiomorph (Polychridae + Corytophanidae R, *Physignathus* R)
 - (1) verlängert (Iguania, *Polychrus* R?, *Tropidurus* R, Varanidae)
 - (2) S-förmig (Iguanidae + Opluridae + Crotaphytidae + Tropiduridae, Uromastycidae, *Chamaeleo*)
 - (3) stark verlängert, mündet von dorsal in Cavum antorbitale ein (Phrynosomatidae, *Phrynocephalus*)

21. Recessus rostralis cavi nasi
 - (0) fehlt, plesiomorph
 - (1) ausgebildet (Iguania)
22. Choanengang
 - (0) Absteigender Choanengang mündet ventral direkt in Mundhöhle, plesiomorph
 - (1) nach caudal verlängert = Ductus nasopharyngeus (Gekkota, Scincidae)
 - (2) Ductus nasopharyngeus vollständig ventral abgeschlossen (Ophidia, Anniellidae, Amphisbaenia)
23. Choanenrinne
 - (0) vorhanden, apomorph (Squamata)
 - (1) sekundär verschlossen (Ophidia + Varanidae + *Heloderma*, Amphisbaenidae?, Teiidae?)
24. sekundärer Gaumen
 - (0) kurz, bindegewebig, apomorph (Squamata)
 - (1) unvollständig knöchern (Scincidae)
25. Ductus nasolacrimalis
 - (0) mündet in Ductus vomeronasalis, apomorph (Squamata)
 - (1) Reduktion des distalen Abschnitts des Ductus nasolacrimalis (Chamaeleonidae)
26. Ductus nasolacrimalis
 - (0) verläuft innerhalb der Nasenkapsel jederseits unpaar, plesiomorph
 - (1) paarig (Varanoidea sensu Estes 1988)
27. Foramen lacrimale
 - (0) klein, Ductus nasolacrimalis normaler Umfang, plesiomorph
 - (1) stark vergrößert, Ductus nasolacrimalis weitlumig (Agamidae sensu Moody 1980 + Chamaeleonidae, Hoploceridae?)
28. Glandula nasalis
 - (0) Reduktion der Glandula nasalis medialis, apomorph (Squamata); Ausführungsgang der Glandula nasalis lateralis zieht nach rostral, plesiomorph
 - (1) Ausführungsgang der Glandula nasalis lateralis zieht nach caudal (Phrynosomatidae, *Phrynocephalus*)
29. Jacobsonsches Organ
 - (0) kugelförmig, Ausführungsgang mündet in Mundhöhle, apomorph (Squamata)
 - (1) vollständig reduziert oder rudimentär (Chamaeleonidae)
 - (2) Jacobsonsches Organ liegt weit hinten (Ophidia)
30. Septomaxillare
 - (0) liegt innerhalb der Nasenkapsel, bedeckt Jacobsonsches Organ; flach, apomorph (Squamata, *Leiocephalus* + *Tropidurus* R)
 - (1) steigt caudal nach dorsal auf, berührt Nasenkapsel (Iguanidae + *Crotaphytidae* + *Opluridae* + *Tropiduridae*)
 - (2) stark verlängert (Phrynosomatidae)
 - (3) vollständig reduziert (Chamaeleonidae, *Corytophanes*)
31. Pila antotica
 - (0) mit Pila metoptica verbunden, plesiomorph
 - (1) Pila antotica reduziert (Tropiduridae + Opluridae, Polychridae + Corytophanidae + Phrynosomatidae + Acrodonta?)

32. Foramen epiotica

(0) nicht ausgebildet, plesiomorph

(1) vorhanden (Agamidae sensu Moody 1980)

33. Epibranchiale II

(0) vorhanden und frei, plesiomorph (*Uromastyx* R)(1) mit Ohrkapsel verbunden (Tropiduridae + Opluridae, *Brachylophus*, *Petrosaurus* R)(2) vollständig reduziert (Agamidae + Chamaeleonidae + ? Polychridae + Corytophanidae + Phrynosomatidae, *Varanus* + *Lanthanotus* + Ophidia)

34. Saccus endolymphaticus

(0) innerhalb des Cavum cranii, plesiomorph

(1) Saccus endolymphaticus (Corytophanidae + Polychridae, *Chamaeleo*)

(2) Saccus endolymphaticus kalifiziert in Nackenmuskulatur reichend (Polychridae)

Tab.1: Merkmalsverteilung bei den untersuchten Gattungen (bis Merkmal 18)

Merkmal*	1	2	4	7	8	9	10	11	13	14	15	16	17	18
<i>Anolis</i>	0/1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	1	2	1	1
<i>Chamaeleolis</i>	2	0	0	0	0	0	1	2	1	1	1	2	1	1
<i>Polychrus</i>	1	0	0	0	0	0	1	2	1/?	1	0	2	0	1
<i>Basiliscus</i>	1	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0
<i>Corytophanes</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0
<i>Brachylophus</i>	2	0	2	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0
<i>Ctenosaura**</i>	1	0	0	0	0	1	2?	0	0	1	0	1	0	0
<i>Iguana**</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Oplurus</i>	1	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0/1
<i>Crotaphytus</i>	2	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0
<i>Petrosaurus</i>	1	0	1	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	0
<i>Phrynosoma</i>	0	0	0	0	1	0	1	2	0	2	0	1	0	0
<i>Sceloporus**</i>	0	0	0	0	1	0	1	2	0	2	0	1	0	0
<i>Uta**</i>	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leiocephalus</i>	2	0	1	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0
<i>Liolaemus</i>	2	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0
<i>Phymaturus</i>	2	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0
<i>Stenocercus</i>	2	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0
<i>Tropidurus</i>	2	0	2	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	1
„Agama“	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0/1
„Amphibolurus“	1	1	1	1	0	0	2	0	0	1	0	1	0	0
„Calotes“**	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2	1	1
<i>Draco**</i>	0	1	?	?	?	0	1	1	0	?	?	?	0	1
<i>Lyriocephalus</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>Phrynocephalus</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1
<i>Physignathus</i>	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uromastyx</i>	2	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0
<i>Bradypodion**</i>	0	1	0	1	0	0	2?	2	2	0	1	0	1	1
<i>Chamaeleo**</i>	0	1	0	1	0	1	1	2	2	0	1	0	1	1

* diejenigen Merkmale, die innerhalb der Iguania nur im plesiomorphen Zustand vorkommen, wurden nicht berücksichtigt

** die Daten dieser Arten wurden zum Teil aus der Literatur übernommen

Tab.2: Merkmalsverteilung bei den untersuchten Gattungen (Fortsetzung: Merkmale 19–34)

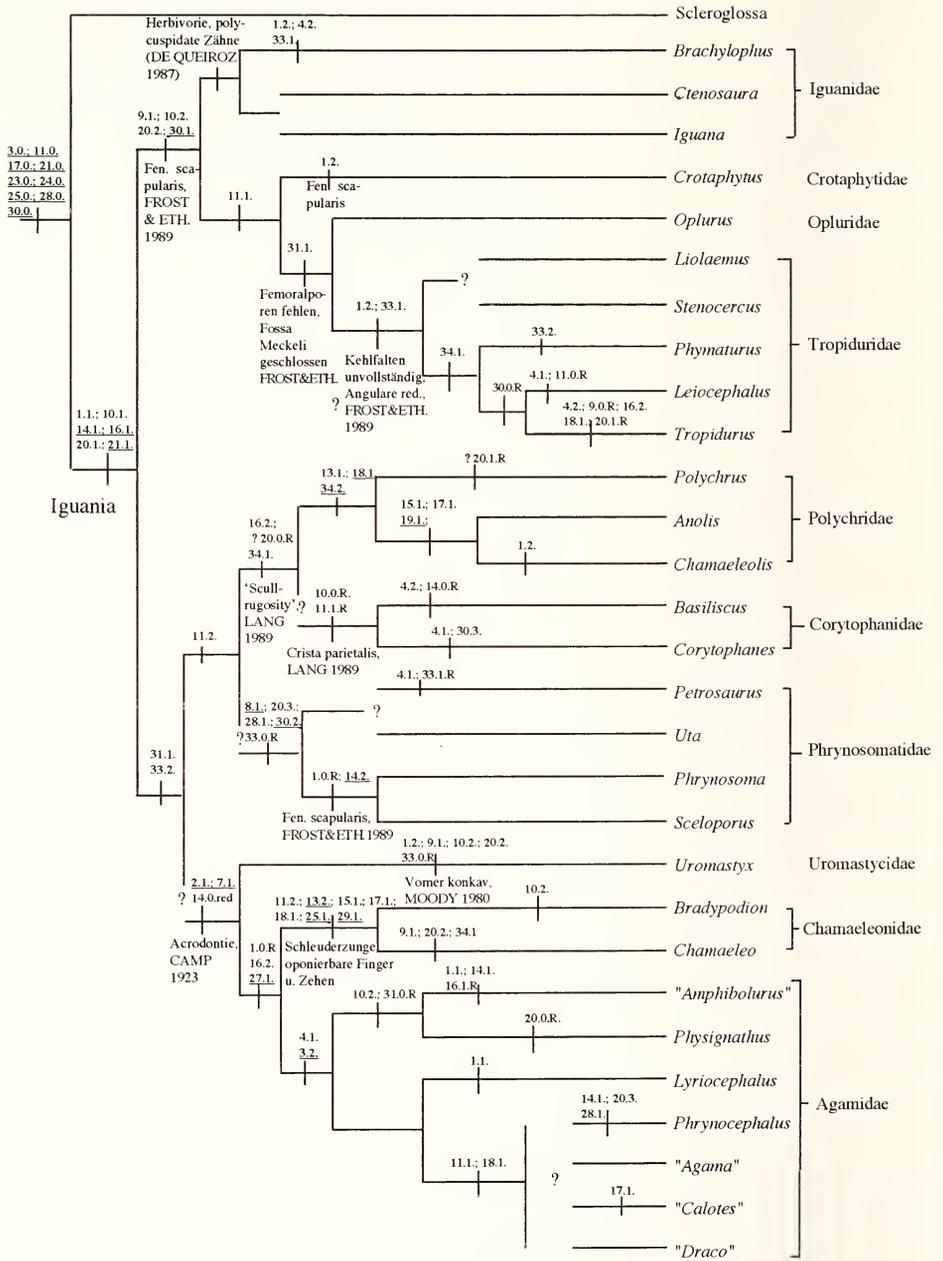
Merkmal*	19	20	21	25	27	28	29	30	31	32	33	34
<i>Anolis</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	2
<i>Chamaeleolis</i>	1	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Polychrus</i>	0	1	?	0	0	0	0	0	1	0	2	2
<i>Basiliscus</i>	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Corytophanes</i>	0	0	1	0	0	0	0	3	1	0	2	1
<i>Brachylophus</i>	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Ctenosaura**</i>	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Iguana**</i>	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	?	0
<i>Oplurus</i>	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Crotaphytus</i>	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Petrosaurus</i>	0	3	1	0	0	1	0	2	1	0	1	0
<i>Phrynosoma</i>	0	3	1	0	0	1	0	2	1	0	2	0
<i>Sceloporus**</i>	0	3	1	0	0	1	0	2	1	0	0	0
<i>Uta**</i>	?	3	1	0	0	1	0	2	?	0	2	?
<i>Leiocephalus</i>	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Liolaemus</i>	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Phymaturus</i>	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	2	1
<i>Stenocercus</i>	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Tropidurus</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
„ <i>Agama</i> “	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0
„ <i>Amphibolurus</i> “	0	1	1	0	1	0	0	0	0?	1	2	0
„ <i>Calotes</i> “***	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0
<i>Draco**</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	?	1	2	?
<i>Lyricephalus</i>	0	1	1?	0	1?	0	0	0	1	1	2	0
<i>Phrynocephalus</i>	0	3	1	0?	1?	1	0	0	1	1	2	0
<i>Physignathus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	0
<i>Uromastix</i>	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Bradypodion**</i>	0	1	1	1	1	0	1	3	1	0	2	?
<i>Chamaeleo**</i>	0	2	1	1	1	0	1	3	1	0	2	1

* diejenigen Merkmale, die innerhalb der *Iguania* nur im plesiomorphen Zustand vorkommen, wurden nicht berücksichtigt

** die Daten dieser Arten wurden zum Teil aus der Literatur übernommen

Verwandtschaftshypothese

Der folgende Stammbaum stellt eine Hypothese der phylogenetischen Beziehungen der hier untersuchten Taxa der *Iguania* dar. Wo ausreichende Daten von anderen Gattungen aus der Literatur vorlagen, wurden diese Arten in das Schema mit einbezogen (*Ctenosaura*, *Iguana*, *Uta*, *Sceloporus*, *Bradypodion*, *Chamaeleo*). Bei der Erstellung dieses Verwandtschaftschemas spielten auch die in der Diskussion ausgeführten Überlegungen zur evolutiven Entwicklung der Merkmale eine Rolle. Die aut- oder synapomorphen Merkmale wurden mit denselben Nummern gekennzeichnet wie in der Diskussion bzw. der Tabelle. Ebenso wurden die Veränderungen der Merkmale innerhalb der Familien dargestellt. Wahrscheinliche Merkmalsumkehrungen wurden mit „R“ gekennzeichnet. Autapomorphien ohne Homoplasien (Konvergenzen, Parallelismen, Merk-



malsumkehrungen) wurden unterstrichen. Einige Apomorphien anderer Autoren, die die Monophylie von Teilgruppen der Iguania begründen, wurden hinzugefügt. Ein Fragezeichen steht an denjenigen Stellen, die nur durch apomorphe Merkmale begründet sind, die auch in anderen Gruppen konvergent auftreten.

Die systematische Stellung von *Tropidurus* bzw. der Tropidurini (sensu Frost 1992) innerhalb der Tropiduridae bedarf weiterer Klärung, da die Monophylie der Tropiduridae, wie auch die der Tropidurinae (Stenocercini + Tropidurini sensu Frost 1992) durch keine nur dieser Gruppe gemeinsamen autapomorphen Merkmale begründet ist. Auch die Stellung der Phrynosomatidae ist nicht gut begründet. Eine ähnlich wahrscheinliche Möglichkeit, wie die hier dargestellte, wäre, die Phrynosomatidae als Schwestergruppe der Iguanidae + Crotaphytidae + Opluridae + Tropiduridae zu stellen. Dabei müßte jedoch ein drittes Mal die unabhängige Reduktion der Concha nasalis (11.2.), der Pila antotica (31.1.) und des Epibranchiale II (33.2.) angenommen werden. Es entfällt dann die Annahme, daß die wulstförmige Concha nasalis bei den Corytophanidae neu entstanden sei. Die hier vorgestellte Hypothese ist daher plausibler.

ZUSAMMENFASSUNG

Von 17 verschiedenen Arten aus 8 der 9 neuen Familien¹ (nach Frost & Etheridge 1989) der Iguania wurden die knorpeligen Nasenkapseln und die Nasenhöhlen mit dem benachbarten Weichgewebe beschrieben. Dabei wurden Plattenrekonstruktionsmodelle, graphische Rekonstruktionen von Schnittserien und Aufhellungspräparate hergestellt. Es wurden, soweit möglich, die unterschiedlichen Strukturen funktionell interpretiert. Anschließend wurden die Ergebnisse mit weiteren zur Verfügung stehenden Präparaten von Squamaten und Angaben aus der Literatur verglichen. So konnten in die phylogenetische Analyse 29 verschiedene Gattungen einbezogen werden. Ein Ergebnis der Arbeit ist die Herausarbeitung von 30 Grundplanmerkmalen der Regio ethmoidalis der Squamata.

Das Nasenorgan der Iguania, einer der größten Teilgruppen der Squamata, ist sehr vielgestaltig. Diese Vielgestaltigkeit spiegelt zum einen die Aufspaltung der Iguania in zahlreiche Verwandtschaftsgruppen wider. Andererseits ließ sich ein ähnlicher Bau des Nasentraktes bei Formen gleicher Lebensweise feststellen. Besonders bei arborikolen Formen (Polychridae, Chamaeleonidae) treten starke Reduktionen des olfaktorischen Teils des Nasentraktes auf. Auch wurden unterschiedliche Spezialisierungen besonders des Nasenvorhofs festgestellt. Diese Spezialisierungen wurden bei Echsen, die primär trockenheiße Habitate besiedeln (Crotaphytidae, Phrynosomatidae, Opluridae, *Phrynocephalus*, *Uromastyx*) beobachtet und als eine Anpassung an diese Lebensräume interpretiert. Diese Merkmale treten in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen auf und konnten phylogenetisch ausgewertet werden. Als Grundplanzustand der Iguania wurde eine gestreckte Ethmoidalregion mit einem langen Nasenvorhof postuliert. Dies könnte eine primäre Anpassung an trockene Habitate widerspiegeln. Sekundär trat eine Verkürzung der Nase bei einigen Familien bzw. Gattungen auf (Corytophanidae, Chamaeleonidae, *Physignathus*).

¹ Die neue Bezeichnung Chamaeleonidae (= Agamen und Chamaeleons sensu Frost & Etheridge 1989) wird in dieser Arbeit nicht verwendet. Stattdessen werden die Familien Agamidae, Chamaeleonidae und Uromastycidae (sensu Moody 1980) benutzt.

Zahlreiche aut- und synapomorphe Merkmale der Squamata, der Iguania, Teilgruppen der Iguania sowie einiger Teilgruppen der Scleroglossa konnten festgestellt werden: Die Monophylie der Iguania konnte durch ein neues, nur dieser Gruppe gemeinsames autapomorphes Merkmal – den rostralen Recessus des Cavum nasi² – unterstützt werden. Zwei weitere apomorphe Merkmale – die Verlängerung des Vestibulum nasi und der Proc. rostralis am Planum antorbitale – sind nur durch Merkmalsumkehrungen als Autapomorphien der Iguania zu bewerten. Die Leguane (nicht-acrodonte Iguania) konnten durch keine autapomorphen Merkmale begründet werden.

Zwei synapomorphe Merkmale (äußerer Nasenmuskel, Reduktion des Processus prae-nasalis) unterstützen die durch zahlreiche weitere Merkmale begründete nähere Verwandtschaft der Agamen und Chamaeleons (Acrodonta). Zwei Synapomorphien (vergrößerter Durchmesser des Ductus nasolacimalis, reduzierte Commissura vomeronasalis posterior) legen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Chamaeleons und Agamen (ohne *Uromastyx* + *Leiolepis*) nahe.

Es konnten zwar einige apomorphe Übereinstimmungen zwischen *Anolis* + *Chamaeleolis* und den Chamaeleonidae gefunden werden; da die meisten dieser Merkmale jedoch bei *Polychrus* fehlen, und sie in Zusammenhang mit der arborikolen Lebensweise und der Reduktion des Geruchsorgans stehen, wurde eine konvergente Entstehung dieser Reduktionen in beiden Gruppen angenommen.

Die nähere Verwandtschaft der Iguanidae + Crotaphytidae + Opluridae + Tropiduridae wurde anhand dreier Synapomorphien für wahrscheinlich erachtet. Dieser Merkmalskomplex besteht aus der S-förmigen Windung des Vestibulum nasi, der knorpeligen Unterlagerung desselben und der speziellen Form des Septomaxillare. Seine Entstehung wurde in Zusammenhang mit der Anpassung an trockene Habitate gebracht.

Die Stellung der Phrynosomatidae ist unsicher. Zwei Verwandtschaftshypothesen konnten mit den wenigsten Zusatzannahmen aufgestellt werden. Entweder sind sie die Schwestergruppe der Iguanidae + Crotaphytidae + Opluridae + Tropiduridae oder mit den Polychridae + Corytophanidae näher verwandt.

Für die Begründung der näheren Verwandtschaft der Corytophanidae mit den Polychridae konnte ein weiteres apomorphes Merkmal, die Kalzifizierung des Saccus endolymphaticus gefunden werden (vgl. Lang 1989). Dieses Merkmal tritt auch bei einzelnen anderen Gattungen innerhalb der Iguania auf (*Leiocephalus*, *Phymaturus*, *Tropidurus*, *Chamaeleo*). Wegen der gut begründeten systematischen Stellung dieser Arten ist anzunehmen, daß dieses Merkmal dort konvergent auftritt.

SUMMARY

The anatomy of the cartilaginous nasal capsules and the associated soft-tissue of seventeen different species, in eight of the nine taxonomically new iguanian families¹ (after Frost & Etheridge 1989) are described. Plate reconstructions, graphic reconstructions of serial sections, and cleared and stained specimens are studied. A functional interpretation of the different anatomical structures is made, whenever possible. The morphological results are

¹ The new family Chamaeleonidae (= agamids + chamaeleonids sensu Frost & Etheridge 1989) is not accepted in this paper, rather the families Agamidae, Chamaeleonidae and Uromastycidae (sensu Moody) are used.

compared with other squamates and literature data. Included in the phylogenetic analysis are a total of 29 iguanian taxa. The reconstruction of the ‚grundplan‘ (= character set of the last common ancestor) of the squamate ethmoidal region is proposed.

The morphology of the nose of the Iguania, one of the largest groups within the Squamata shows great diversity. The multiformity is caused by the splitting up of the Iguania in different families, whereas a similar nasal sac is seen in non-related species due to ecomorphology. The olfactory part of the nasal sac is reduced, in particular in arboreal species (Polychridae, Chamaeleonidae). Lizards of dry and hot habitats (eg. *Crotaphytidae*, *Phrynosomatidae*, *Opluridae*, *Phrynocephalus* and *Uromastyx*) show different specializations of the nasal vestibule. The phylogenetic analysis is therefore based mainly on the morphology of the ethmoidal region which seems to be evolutionarily rather than ecologically dependent. As an adaptation to dry habitats the ‚grundplan‘ of the iguanian nose is characterized by a long nasal vestibule. A reduction of this character occurs in some taxa (*Corytophanidae*, *Chamaeleonidae* and *Physignathus*).

Many aut- and synapomorphies of the Squamata, the Iguania, or clades therein can be ascertained. The rostral recess of the nasal cavity is an autapomorphy of the Iguania. Two other apomorphies, a long nasal vestibule and a rostral process of the antorbital planum are not shared by all investigated iguanians. In some taxa a secondary reduction of this character is assumed. No apomorphies can be presented to support the monophyly of the „iguanids“ (non-acrodont Iguania).

In addition to previously described characters (see Frost & Etheridge 1989) the monophyly of agamids and chamaeleonids (= Acrodonta) is supported by two new synapomorphies of the ethmoidal region: the morphology of the outer narial muscle and the loss of the prenasal process. The sister group relationship between the chamaeleonids and the agamids, without *Uromastyx* and *Leiolepis*, is established by two synapomorphies: an enlarged nasolacrimal duct and the reduction of a cartilaginous commissure behind the vomeronasal organ.

Some apomorphies are found in *Anolis* + *Chamaeleolis* (Polychridae) and the Chamaeleonidae. Due to parsimony the independent development of these morphologies represented within both clades is probably due to the arboreal mode of life of these lizards.

This research hypothesizes a monophyletic group containing Iguanidae + *Crotaphytidae* + *Opluridae* + *Tropiduridae*. This is corroborated by three synapomorphies: a S-shaped nasal vestibule, the cartilaginous support of the vestibule and the plough-shaped septomaxillary.

The systematic position of the phrynosomatids within the Iguania is ambiguous. Allowing additional assumptions, two alternative hypothesis can be considered: *Phrynosomatidae* + (Iguanidae + (*Crotaphytidae* + (*Opluridae* + *Tropiduridae*))) or *Phrynosomatidae* + (*Polychridae* + *Corytophanidae*).

The calcification of the endolymphatic sac, a further apomorphous character (in addition to the results of Lang 1989) supported the sister group relationship of the *Polychridae* with the *Corytophanidae*. This character is not unique to this group, because it is found in some other iguanian genera: *Leiocephalus*, *Phymaturus*, *Tropidurus*, *Chamaeleo*. In these genera the independent development of this character is assumed, because of their well established systematic position within the Iguania (Frost & Etheridge 1989).

LITERATUR

- Andren, C. (1982): The role of the vomeronasal organs in the reproductive behavior of the adder *Vipera berus*. – *Copeia* 1982:148-157.
- Armstrong, J.A., H.J. Gamble & F. Goldby (1953): Observations on the olfactory apparatus and the telencephalon of *Anolis*, a microsomatic lizard. – *J. Anat. London* 87:288-307.
- Barry, T.H. (1953): Contributions to the cranial morphology of *Agama hispida* (L.). – *Ann. Univ. Stellenbosch* 29 (A):55-77.
- Bauer, A.M. (1989): Extracranial endolymphatic sacs in *Eurydactyloides* (Reptilia: Gekkonidae) with comments on endolymphatic function in lizards. – *J. Herpetol.* 23:172-175.
- Becker, A. (1903): Vergleichende Stilistik der Nasenregion bei den Sauriern, Vögel und Säugtieren. – *Morph. Jb.* 31:565-619.
- Bellairs, A.d'A. (1949): Observations on the snout of *Varanus*, and a comparison with that of other lizards and snakes. – *J. Anat.* 83:116-146.
- (1950): Observations on the cranial anatomy of *Anniella*, and a comparison with that of other burrowing lizards. – *Proc. Zool. Soc. London* 119:887-904.
- (1984): Closing address. With comments on the organ of Jacobson and the evolution of Squamata, and on the intermandibular connection in Squamata: 665-683. – In: M. W. Ferguson (eds.): The structure, development and evolution of reptiles. A Festschrift in honour of Prof. Bellairs on the occasion of his retirement. *Zool. Soc. London* 52.
- Bellairs, A.d'A., & J.D. Boyd (1947): The lacrimal apparatus in lizards and snakes. I. The brill, the orbital gland, lacrimal caniculi and the origin of the lacrimal duct. – *Proc. Zool. Soc. London* 117:81-108.
- & – (1950): The lacrimal apparatus in lizards and snakes. II. the anterior part of the lacrimal duct and its relationship with the palate and with the nasal and vomeronasal organs. – *Proc. Zool. Soc. London* 120:269-310.
- Bellairs, A.d'A., & C. Gans (1983): A reinterpretation of the amphibaenian orbitosphenoid. – *Nature* 302:243-244.
- Bellairs, A.d'A., & A.M. Kamal (1981): The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles, 263 pp. – In: C. Gans & T.S. Parsons (eds.): *Biology of the Reptilia*, Vol. 11. Academic Press, London-New York.
- Bellairs, A.d'A., & C.C.D. Shute (1953): Observations on the narial musculature of Crocodilia and its innervation from the sympathetic system. – *J. Anat.* 87:367-378.
- Benton, M.J. (1985): Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. – *Zool. J. Linn. Soc. London* 84:87-164.
- Bertmar, G. (1981): Evolution of vomeronasal organs in vertebrates. – *Evolution* 35:359-366.
- Billo, R., & M.H. Wake (1987): Tentacle development in *Dermophis mexicanus* (Amphibia, Gymnophiona) with an hypothesis of tentacle origin. – *J. Morph.* 192:101-111.
- Bissinger, B.E., & C.A. Simon (1979): Comparison of tongue extrusion in representatives of six families of lizards. – *J. Herpetol.* 13:133-139.
- Blanc, C.-P. (1982): Biogeographical Aspects of the distribution of Malagasy Iguanids and their implications: 38-45. – In: G.M. Burghard & S.A. Rand (eds.): *Iguanas of the world, their behavior, ecology and conservation*. Noyes Publ. Park Ridge, New Jersey.
- Böhme, W. (1988): Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. – *Bonn. zool. Monogr.* 27, 175 pp.
- (1990): Buchbesprechung: Frost, D., & R. Etheridge: A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia, Squamata). – *Z. zool. Syst. Evolut.forsch.* 28:315-316.

- Born, G. (1879): Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Theil I. – Morph. Jb. 5:62-140.
- Borsuk-Bialynicka, M. (1991): Cretaceous lizards occurrences in Mongolia. – Cretaceous Res. 12:607-608.
- Borsuk-Bialynicka, M., & V. Alifanov (1991): First asiatic 'iguanid' lizards in the late cretaceous of Mongolia. – Acta Palaeont. Pol. 36:325-342.
- Borsuk-Bialynicka, M., & S.M. Moody (1984): Priscagamidae, a new subfamily of the Agamidae (Sauria) from the late cretaceous of the Gobi desert. – Acta Palaeont. Polon. 29:51-81.
- Boulenger, G.A. (1885): Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History). Vol. 2. – Trustees of the British Museum, London, 497 pp.
- Broom, R. (1905): On the organ of Jacobson in *Sphenodon*. – J. Linn. Soc. Zool. 29:414-420.
- Brock, G.T. (1941a): The skull of the chamaeleon, *Lophosaura ventralis* (Gray); same developmental stages. – Proc. Zool. Soc. London (B) 110:219-241.
- (1941b): The skull of *Aconias meleagris*, with a study of the affinities between lizards and snakes. – J. Linn. Soc. Zool. 41:71-88.
- Broman, I. (1920): Das Organon vomeronasale jacobsoni – ein Wassergeruchsorgan! – Anat. Hefte I, Abt. 58:137-192.
- Brunner, H.L. (1897): New nasal muscles in the reptilia. – Anat. Anz. 13:217-218.
- (1902): The smooth facial muscles of Anura and Salamandrina. – Morph. Jb. 29:317-364.
- (1907): On the cephalic veins and sinuses of reptiles, with descriptions of a mechanism for raising the venous blood-pressure in the head. – Amer. J. Anat. 7:1-117.
- Burghard, G.M. (1980): Behavioral and stimulus correlates of vomeronasal functioning in reptiles: feeding, sex, and tongue use: 275-301. – In: D. Müller-Schwarze & R.M. Silverstein (eds.): Chemical signals. Vertebrates and aquatic Invertebrates. Plenum Press, New York.
- Busch, A. (1898): Beitrag zur Kenntnis der Gaumenbildung bei den Reptilien. – Zool. Jb. Abt. Anat. 11:441-500.
- Camp, C.L. (1923): Classification of lizards. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 48:289-481.
- Carroll, R.L. (1988): Vertebrate palaeontology and evolution. – Freeman, New York.
- Cogger, H.G. (1992): Reptiles and Amphibians of Australia. 5th Ed. – Cornell Univ. Press, Ithaca New York.
- Cope, E.D. (1864): On characters of the higher groups of Reptilia Squamata and especially of the Diploglossa. – Proc. Acad. Sci. Philadelphia 16:224-231.
- De Beer, G.R. (1930): The early development of the chondrocranium of the lizard. – Quart. J. Micr. Sci. 73:707-739.
- (1937): The development of the vertebrate skull. – Clarendon Press, Oxford, 545 pp.
- De Queiroz, K. (1987): Phylogenetic systematics of iguanine lizards: A comparative osteological study. – Univ. California Publ., Zool. 118, xii + 203 pp.
- Duvdevani, I. (1972): The anatomy and histology of the nasal cavities and the nasal salt gland in four species of fringed-toed lizards. *Acanthodactylus* (Laertidae). – J. Morph. 137:353-364.
- Eckart, H. (1922): Das Geruchsorgan einiger ceylonischer Eidechsen (Agamiden) (fauna et Anatomica ceylonica, Bd II, no 1). – Jena Z. Naturw. 58:271-318.
- El-Toubi, M.R., & A.M. Kamal (1959): The development of the skull of *Chalcides ocellatus*. II. The fully formed osteocranium of a late embryo. – J. Morph. 105:55-104.
- & – (1961a): The development of the skull of *Ptyodactylus hasselquistii*. I. The development of the chondrocranium. – J. Morph. 108:63-94.
- & – (1961b): The development of the skull of *Ptyodactylus hasselquistii*. II. The fully formed chondrocranium. – J. Morph. 108:165-192.
- & – (1961c): The development of the skull of *Ptyodactylus hasselquistii*. III. The osteocranium of a late embryo. – J. Morph. 108:193-202.

- El-Toubi, M.R., A.M. Kamal & F.M. Mokhtar (1970): The chondrocranium of late embryos of the Egyptian cobra, *Naja naja*. – *Anat. Anz.* 127:233-289.
- Engelbrecht, D. (1951): Contributions to the cranial morphology of the chamaeleon *Microsaura pumila* Daudin. – *Ann. Univ. Stellenbosch* 27(A):5-31.
- Eßwein, S.E. (in Vorb.): Die Entwicklung und Morphologie des Cranium von *Emydura subglobosa* (Kreft, 1876) (Chelonia, Pleurodira, Chelidae). – Dissertation, Universität Tübingen.
- Estes, R. (1983a): Sauria terrestria, Amphisbaenia: 1-249. – In: P. Wellnhofer (eds.): *Handbuch der Paläoherpetologie*. Vol.10 A. Gustav Fischer, Stuttgart-New York.
- (1983b): The fossil record and early distribution of lizards: 365-398. – In: A. Rhodin & K. Miyata (eds.): *Advances in herpetology and evolutionary biology. Essays on Honor on W. Williams*. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA.
- Estes, R., K. de Queiroz & J. Gauthier (1988): Phylogenetic relationships within Squamata: 119-281. – In: R. Estes & G. Pregill (eds.): *Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays Commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press.
- Estes, R., & L.I. Price (1973): Iguanid lizard from the upper Cretaceous of Brasil. – *Science* 180:748-751.
- Etheridge, R. (1959): The relationships of the anoles (Reptilia, Sauria, Iguanidae). An interpretation based on skeletal morphology. – Ph. D. Thesis. Michigan University, Ann Arbor, 236 pp.
- Etheridge, R., & K. de Queiroz (1988): A phylogeny of Iguanidae: 283-367. – In: R. Estes & G. Pregill (eds.): *Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays Commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press.
- Eyal-Gilady, H. (1964): The development of the chondrocranium of *Agama stellio*. – *Acta Zool. Stockholm* 45:139-165.
- Fischer, E. (1900): Beiträge zur Kenntnis der Nasenhöhle und des Thränensenganges der Amphisbaeniden. – *Arch. mikr. Anat. Entw.* 55:441-478.
- Frank, G.H. (1951): Contributions to the cranial morphology of *Rhampholeon platyceps* Günther. – *Ann. Univ. Stellenbosch* 27(A):33-67.
- Frost, D.R. (1992): Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguania: Tropiduridae). – *Am. Mus. Novit.* No. 3033, 68 pp.
- Frost, D.R., & R. Etheridge (1989): A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). – *Misc. Publ. Kansas* 81:1-65.
- Fuchs, H. (1908): Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. 2. Mitteilung: Über das Munddach der Rhynchocephalen, Saurier, Schlangen, Krokodile und Säuger und den Zusammenhang zwischen Mund und Nasenhöhle. – *Z. Morph. Anthropol.* 11:153-248.
- Gabe, M., & H. Saint Girons (1971): Polymorphisme des glandes nasales externes des sauriens. – *C.R. Acad. Sc. Paris Ser. D.* 272:1275-1278.
- & – (1976): Contribution à la morphologie comparée des fosses nasales et de leurs annexes chez les lépidosoriens. – *Mem. Mus. natl. Hist. nat. Paris.* (A) 98:1-87.
- Gans, C., & R. Pyles (1983): Narial closure in toads; which muscles? – *Respirat. Physiol.* 53:215-223.
- Gaffney, E.S. (1980): Phylogenetic relationships of the major groups of amniotes: 593-610. – In: A. Panchen (eds.): *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. Systematics association, special Vol. 15*. Academic Press, London- New York.
- Gaupp, E. (1900): Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. – *Anat. Hefte* 15:433-595.
- Gauthier, J., R. Estes & K. de Queiroz (1988): A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha: 17-97. – In: R. Estes & G. Pregill (eds.): *Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays Commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press.

- Gegebenaur, C. (1873): Ueber die Nasenmuscheln der Vögel. – Jena Z. Naturw. 7:1-21.
- Gillingham, J.C., & D.C. Clark (1981): Snake tongue-flicking: Transfer mechanics to Jacobson's organ. – Can. J. Zool. 59:1651-1657.
- Göppert, E. (1903): Die Bedeutung der Zunge für den sekundären Gaumen und den Ductus nasopharyngeus. – Morph. Jb. 31:311-359.
- Gove, D. (1979): A comparative study of snake and lizard tongue flicking, with an evolutionary hypothesis. – Z. Tierpsychol. 51:58-76.
- Gravell, K., & C.A. Simon (1980): Field observations on the use of the tongue-Jacobson's organ system in two iguanid lizards, *Sceloporus jarrovi* and *Anolis trinitatis*. – Copeia 1980(2):359.
- Greenberg, N. (1993): Central and endocrine aspects of tongue-flicking and exploratory behavior in *Anolis carolinensis*. – Brain Behav. Evol. 41:210-218.
- Greer, A.E. (1970): A subfamilial classification of scincid lizards. – Bull. Mus. Comp. Zool. 139:151-183.
- Haas, G. (1937): The structure of the nasal cavity of the chamaeleon. – J. Morph. 61:433-451.
- Haller, G. (1922): Über den Gaumen der amnioten Wirbeltiere. I. Über den Gaumen der Reptilien. – Z. Anat. Entw.gesch. 61:283-311.
- Hallermann, J. (1992): Morphological significance of the orbitotemporal region of amphikinetic skulls of juvenile Iguanians. – Zool. Jb. Anat. 22:83-86.
- Halpern, M. (1987): The organisation and function of the vomeronasal system. – Ann. Rev. Neurosci. 10:325-362.
- Hartmann, U.-K. (1989): Beitrag zur Biologie des Apothekerskinks *Scincus scincus* (Linnaeus, 1758). Teil I: Taxonomie, Verbreitung, Morphologie und Ökologie. – herpetofauna 11(59):17-25.
- Hennig, W. (1950): Theorie der Grundlagen einer phylogenetischen Systematik. – Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 pp.
- Hoppe, G. (1934): Das Geruchsorgan von *Hatteria punctata*. – Z. Anat. 102:434-461.
- Howes, G.B., & H.H. Swinnerton (1903): On the development of the skeleton of the tuatara, *Sphenodon punctatus*, with remarks of the egg, on the hatching, and on the hatched young. – Trans. zool. Soc. London 16:1-86.
- Jarvik, E. (1942): On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in general. – Zool. Bidr. Upsala 21:235-675.
- Joger, U. (1991): A molecular phylogeny of agamid lizards. – Copeia 1991(3):616-622.
- Jurgens, J.D. (1971): The morphology of the nasal region of Amphibia and its bearing by the phylogeny of the group. – Ann. Univ. Stellenbosch, Ser. A 46(2):1-146.
- Kahmann, H. (1939): Über das Jacobson'sche Organ der Echsen. – Z. vergl. Physiol. 26:669-695.
- Kamal, A.M. (1965a): The chondrocranium of the Gecko *Stenodactylus shenodactylus*. – Proc. Egypt Acad. Sci. 18:59-69.
- (1965b): Observations on the chondrocranium of *Tarentola mauritanica*. – Proc. Egypt Acad. Sci. 19:1-9.
- (1968): On the concha nasalis of Squamata. – Bull. Fac. Sci. Egypt. Univ. 41:97-107.
- (1969): The fused posterior orbital cartilages in lizards. – Proc. Egypt. Acad. Sci. 22:53-55.
- Kamal, A.M., & A.M. Abdeen (1972): The development of the chondrocranium of the lacertid lizard *Acanthodactylus boskiana*. – J. Morph. 137:289-334.
- Kamal, A.M., & H.G. Hamouda (1965a): The chondrocranium of the snake *Eryx jaculus*. – Acta Zool. Stockholm 46:167-208.
- & – (1965b): The development of the skull of *Psammophis sibilans* I. The development of the chondrocranium. – J. Morph. 116:197-246.

- & – (1965c): The development of the skull of *Psanmophis sibilans*. II. The fully formed chondrocranium. – J. Morph. 116:247-296.
- & – (1965d): Observations on the chondrocranium of the snake, *Cerastes vipera*. – Morph. Jb. 1.Abt. 107:58-98.
- Kamal, A.M., & S.K. Zada (1973): The early developmental stages of the chondrocranium of *Agama pallida*. – Acta Morphol. Neerl. Scand. 11:75-104.
- Kathariner, L. (1900): Die Nase der im Wasser lebenden Schlangen als Luftweg und Geruchsorgan. – Zool. Jb. Syst. 13:415-442.
- Klembara, J. (1991): The cranial anatomy of early ontogenetic stages of *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802) and the significance for the evolution of tetrapods. – Palaeontographica Abt. A. 215:103-171.
- Kluge, A.G. (1962): Comparative osteology of the eublepharid lizard genus *Coleonyx* Gray. – J. Morph. 110:299-332.
- (1967): Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 135:1-60.
- (1983): Cladistic relationships among gekkonid lizards. – Copeia 1983(2):465-475.
- Lang, M. (1989): Phylogenetic and biogeographic patterns of basiliscine iguanids (Reptilia: Squamata: „Iguanidae“). – Bonn. zool. Monogr. 28: 172 pp.
- Lapage, E.O. (1928): The septomaxillary of the Anura and Reptilia. – J. Morph. Physiol. 46:399-431.
- Lazell, J.D. (1992): The family Iguanidae: Disagreement with Frost & Etheridge (1989). Herpetol. Rev. 23(4):109-112.
- Lemire, M. (1985): Contributions à l'étude des fosses nasales des sauriens. Anatomie fonctionnelle de la glande „à sels“ des Lézards déserticoles. – Mem. Mus. natl. Hist. nat. Ser. A (Zool.) 135:1-119.
- Lemire, M., R. Deloince & C. Grenot (1970): Etude des cavités nasales du lézard Fouette-Queue, *Uromastix acanthinurus* Bell. – C.R. Acad. Sci. Paris 270(D):817-820.
- Lemire, M., & C. Grenot (1974): Développement et structure de la glande „à sels“ du lézard saharien *Agama nutabilis* Merrem, Agamidae. – C.R. Acad. Sci. Paris 278(D):61-64.
- Lemire, M., & R. Vernet (1982): Effects of different loads on the nasal gland secretion of the lizard *Uromastix acanthinurus* (Agamidae) and relations with its function. – Comp. biochem. Physiol. 72A:65-72.
- Leviton, A.E., S.C. Anderson, K. Adler & S.A. Minton (1992): Handbook to middle east amphibians and reptiles. – Society for the study of amphibians and reptiles, Oxford, Ohio, U.S.A., 252 pp.
- Malan, M.E. (1940): Cranial anatomy of the genus *Gerrhosaurus*. – South Afr. J. Sci. 37:192-217.
- (1946): Contributions to the comparative anatomy of the nasal capsule and the organ of Jacobson of the Lacertilia. – Ann. Univ. Stellenbosch 24(4):70-137.
- Matthes, E. (1934): III. Höhere Sinnesorgane. 2. Geruchsorgan: 879-935. – In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius & W. Lubosch (eds.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Vol. 2.2. Urban & Schwarzenberg.
- McDowell, S.B. (1972): The evolution of the tongue of snakes and its bearing on snake origins: 191-273. – In: T. Dobzansky, M., K. Hecht & W.C. Steer (eds.): Evolutionary biology. Vol. 6. Appleton-Century-Crafts, New York.
- Medvedeva, I.M. (1986): On the origin of the nasolacrimal duct in tetrapods: 37-40. – In: Z. Rocek (eds.): Studies in herpetology, Proc. Europ. herpetol. meeting (3rd ord. gen. meet. S.E.H. Prague 1985). Charles University, Prague.

- Mihal'kovics, V. v. (1898): Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ. – Anat. Hefte 1. Abt. 11:1-107.
- Moody, S.M. (1980): Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). – Ph.D. Thesis. University of Michigan, Ann Arbor, 373 pp.
- (1983): The rectus abdominis muscle complex of the Lacertilia: terminology, homology and assumed presence in primitive iguanian lizards: 195-212. – In: A. Rhodin & K. Miyata (eds.): Advances in herpetology and evolutionary biology. Essays on Honor on W. Williams. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA.
- (1987): A preliminary cladistic study of the lizard genus *Uromastyx* (Agamidae, sensu lato), with a checklist and diagnostic key to the species: 285-288. – In: J.J. van Gelder, H. Strijbosch & P.J.M. Bergers (eds.): Proc. fourth ord. gen. meet. S.E.H. 17.-21. August 1987. Faculty of Sciences, Nijmegen.
- Nikitin, V.E. (1986): On the nasal muscles in Anura and Urodela: 251-254. – In: Z. Rocek (ed.): Studies in herpetology. Proc. Europ. herpetol. meeting (3rd ord. gen. meet. S.E.H. Prague 1985). Charles University, Prague.
- Noble, G.K., & K.F. Kumpf (1936): The function of Jacobson's organ in lizards. – J. gen. Psychol. 48:371-382.
- Noble, G.K., & E.R. Mason (1933): Experiments on the brooding habits of the lizards *Eumeces* and *Ophisaurus*. – Amer. Mus. Nov. No. 619.
- Norell, M.A., & K. de Queiroz (1991): The earliest iguanine lizard (Reptilia: Squamata) and its bearing on iguanine phylogeny. – Amer. Mus. Nov. No. 2997.
- Oelofsen, B.W., & J.A. van d. Heever (1979): Role of the tongue during olfaction in varanids and snakes. – South Afr. J. Sci. 75:365-366.
- Oelrich, T.M. (1956): The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). – Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. 94:1-122.
- O'Donoghue, C.H. (1921): The blood vascular system of the tuatara *Sphenodon punctatus*. – Phil. Trans. Royal Soc. London 210(B):175-252.
- Olson, E.C. (1947): The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. – Fieldiana: Geol. 11(1):1-53.
- Parsons, Th.S. (1959a): Nasal anatomy and the phylogeny of reptiles. – Evolution 13:175-187.
- (1959b): Studies on the comparative embryology of the reptilian nose. – Bull. Mus. Comp. Zool. 120:101-277.
- (1970): The nose and Jacobson's organ: 99-191. – In: C. Gans & T.S. Parsons (eds.): Biology of the Reptilia. Vol. 2. Academic Press, London-New York.
- Pianka, E.R. (1986): Ecology and natural history of desert lizards. Analyses of the ecological niche and community structure. – Univ. Press. Princeton (N.J.), 208 pp.
- Pratt, C.W. (1948): The morphology of the ethmoidal region of *Sphenodon* and lizards. – Proc. Zool. Soc. London 118:171-201.
- Pregill, G.K. (1992): Systematics of the West Indian lizard genus *Leiocephalus* (Squamata: Iguania: Tropiduridae). – Misc. Publ. Univ. Can. Mus. Nat. Hist. 84:1-69.
- Ramaswami, L.S. (1946): The chondrocranium of *Catotes versicolor* (Daud.) with a description of the osteocranium of just-hatched young. – Quart. J. Micr. Sci. 87:237-297.
- Rice, E.L. (1920): The development of the skull in the skink, *Eumeces quinquelineatus*. I. The chondrocranium. – J. Morph. 34:119-243.
- Richter, H. (1933): Das Zungenbein und seine Muskulatur bei den Lacertilia vera. – Jena. Z. Naturwiss. 66:396-480.
- Rieppel, O. (1980): The phylogeny of anguimorph lizards: 1-86 – Denkschr. schweiz. Nat.forsch. Ges. Birkhäuser, Basel-Boston-Stuttgart.

- Röse, C. (1893): Über die Nasendrüse und die Gaumendrüsen von *Crocodylus porosus*. – Anat. Anz. 8:745-751.
- Robmann, T. (1992): Vollständig erhaltene „Iguaniden“, cf. *Geiseltaliellus longicaudus* Kuhn, 1944 („Reptilia“: Squamata) aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt. – Diplomarbeit, Fachbereich Biologie, TH Darmstadt.
- Saint Girons, M.H. (1975): Histologie comparée développement respectif de l'épithélium sensoriel du cavum et d'organe de Jacobson chez les Lepidosauriens. – C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. D. 280:721-724.
- (1976): Données histologiques sur les fosses nasales et leurs annexes chez *Crocodylus niloticus* Laurenti et *Caiman crocodylus* (L.) (Reptilia, Crocodylidae). – Zoomorph. 84:301-318.
 - (1982): Histologie comparée des glandes orbitaires des Lepidosauriens. – Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. (13)4:171-191.
 - (1988): Les glandes céphaliques exocrines des Reptiles I. Données anatomiques. – Ann. Sci. nat. Zool. 13e Ser. 9:221-255.
 - (1989): Les glandes céphaliques exocrines des Reptiles II. Considérations fonctionnelles et évolutives. – Ann. Sci. nat. Zool. 13e Ser. 10:1-17.
- Saint Girons, M.H., & S.D. Bradshaw (1987): Aspects of variation in histology and cytology of the external nasal gland of Australian lizards. – J. Royal Soc. West. Aust. 69:117-121.
- Schmidt-Nielsen, K., A. Borut & E. Ping Lee et Crawford (1963): Nasal salt excretion and possible function of the cloaca in water conservation. – Science 142:1300-1301.
- Schmidt-Nielsen, K., & R. Fange (1958): Salt gland in marine reptiles. – Nature 182:783-785.
- Schwenk, K. (1985): Occurrence, distribution and functional significance of taste buds in lizards. – Copeia 1985:91-101.
- (1993): The evolution of chemoreception in squamate reptiles: a phylogenetic approach. – Brain Behav. Evol. 41:124-137.
- Shrivastava, R.K. (1963): The structure and development of the chondrocranium of *Varanus*. I. The development of the ethmoidal region. – Folia anat. jap. 39:55-83.
- Skinner, M.M. (1973): Ontogeny and adult morphology of the skull of the south african skink, *Mabuya capensis* (Gray). – Ann. Univ. Stellenbosch 48A:1-116.
- Slaby, O. (1979a): Morphogenesis of the nasal capsule, the nasal epithelial tube and the organ of Jacobson in Sauropsida. I. Introduction and morphogenesis of the nasal apparatus in members of the families Lacertidae and Scincidae. – Fol. Morphol. 27:245-258.
- (1979b): Morphogenesis of the nasal capsule, the nasal epithelial tube and the organ of Jacobson in Sauropsida. II. Morphogenesis of the nasal apparatus in *Gekko verticillatus* Laur. (Family Gekkonidae). – Fol. Morphol. 27:259-269.
 - (1979c): Morphogenesis of the nasal capsule, the nasal epithelial tube and the organ of Jacobson in Sauropsida. III. Morphogenesis of the nasal apparatus in a member of the family Varanidae. – Fol. Morphol. 27:270-281.
 - (1981): Morphogenesis of the nasal apparatus in Sauropsida IV. The Morphogenesis of the nasal capsule, the nasal epithelial tube and the organ of Jacobson in a member of the family Agamidae. – Fol. Morphol. 29:305-317.
 - (1982a): Morphogenesis of the nasal capsule, the nasal epithelial tube and the organ of Jacobson in Sauropsida. V. Contribution to knowledge of the early morphogenesis of the nasal apparatus in Teiidae. – Fol. Morphol. 30:20-25.
 - (1982b): Morphogenesis of the nasal capsule, the nasal epithelial tube and the organ of Jacobson in Sauropsida. VI. Morphogenesis of the nasal apparatus in *Iguana iguana* Shaw and morphological interpretation of individual structures. – Fol. Morphol. 30:75-85.
 - (1982c): Morphogenesis of the nasal capsule, the nasal epithelial tube and the organ of Jacobson in Sauropsida. VII. Morphogenesis and phylogenetic morphology of the nasal apparatus in *Calotes jubatus* O.B. – Fol. Morphol. 30:238-248.

- (1984): Morphogenesis of the nasal capsule, the nasal epithelial tube and the organ of Jacobson in Sauropsida. VIII. Morphogenesis of the nasal apparatus in a member of the genus *Chamaeleo*. – Fol. Morphol. 32:225-246.
- Smit, A.L. (1949): Skedelmorfologie en -kinese van *Typhlops delalandii* (Schlegel). – South Afr. J. Sci. 45:117-140.
- Solger, B. (1876): Beiträge zur Kenntnis der Nasenwandung und besonders der Nasenmuskeln der Reptilien. – Morph. Jb. 1:467-494.
- Stebbins, R.C. (1943): Adaptations in the nasal passages for sand burrowing in the saurian genus *Uma*. – Am. Nat. 77:38-52.
- (1948): Nasal structure in lizards with reference to olfaction and conditioning of the inspired air. – Am. J. Anat. 83:183-211.
- Stimie, M. (1966): The cranial anatomy of the iguanid *Anolis carolinensis* (Cuvier). – Ann. Univ. Stellenbosch 41 (A):239-268.
- Van Lennep, E.W., & H. Komnick (1970): Fine structure of the nasal salt gland in the desert lizard *Uromastyx acanthinurus*. – Cytobiologie 2:47-67.
- Visser, J.G.J. (1972): Ontogeny of the chondrocranium of the chamaeleon, *Microsaura pumila*. – Ann. Univ. Stellenbosch 47 (A):1-68.
- Weber, E. (1990): Zur Kraniogenese bei der Lachmöwe (*Larus ridibundus* L.), zugleich ein Beitrag zur Rekonstruktion des Grundplans der Vögel. – Morph. Jb. 136: 335-387.
- Werner, G. (1962): Das Cranium der Brückenechse, *Sphenodon punctatus* Gray, von 58 mm Gesamtlänge. – Z. Anat. Entw.gesch. 123:323-368.
- Wiens, J.J. (1993): Phylogenetic relationships of phrynosomatid lizards and monophyly of the *Sceloporus* Group. – Copeia 1993(2):287-299.
- Williams, E.E. (1988): A new look at the Iguania: 429-488. – In: P.E. Vanzolini & R.W. Heyer (eds.): Proc. workshop neotrop. distribution patterns, 12.-16. Jun. 1987. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Young, B.A. (1990): Is there a direct link between the ophidian tongue and Jacobson's organ? – Amphibia-Reptilia 11:263-276.
- (1993): Evaluation hypotheses for the transfer of stimulus particles to Jacobson's organ in snakes. – Brain Behav. Evol. 41:203-209.
- Zimmermann, S. (1913): Das Chondrocranium von *Anguis fragilis*. – Anat. Anz. 44:594-606.
- Zuckerandl, E. (1908): Das Jacobson'sche Organ. – Erg. Anat. Entw. 8:801-843.
- (1910): Über die Wechselbeziehungen in der Ausbildung des Jacobson'schen Organs und des Riechlappens, nebst Bemerkungen über das Jacobson'sche Organ der Amphibien. – Anat. Hefte. 41:1-75.

ANHANG

Abkürzungsverzeichnis

Ad. conch.	Aditus chonchae	For. d. gl. nas.	Foramen pro ductus glandulae nasalis lateralis
Apert. choa. ext.	Apertura choanalis externa (äußere Choane)	For. epiph.	Foramen epiphaniale
Apert. choa. int.	Apertura choanalis interna (innere Choane)	For. olf.	Foramen olfactorium
Apert. nas. ext.	Apertura nasalis externa	For. R. eth. med.	Foramen Rami ethmoidalis medialis
Art. nas. inf.	Arteria nasalis inferior	Front.	Frontale
Bulb. ocu.	Bulbus oculi	Gl. hard.	Glandula Harderi (Hardersche Drüse)
Bulb. olf.	Bulbus olfactorius	Gl. nas. lat.	Glandula nasalis lateralis
Can. choa.	Canalis choanalis (Choanenrinne)	Jug.	Jugale
Cart. ecto.	Cartilago ectochoanalis	Lacr.	Lacrimale
Cart. Meck.	Cartilago Meckeli	Lam. tr. ant.	Lamina transversalis anterior
Cart. paran.	Cartilago paranasalis	Ling.	Lingua (Zunge)
Cart. parasept.	Cartilago paraseptalis	M. nas. ext.	Musculus nasalis externus (äußerer Nasenmuskel)
Cart. parieto.	Cartilago parietotectalis	M. obl. sup.	Musculus obliquus superior
Cav. nas.	Cavum nasi proprium	M. rad. int.	Musculus radialis internus (innerer radiärer Muskel)
Cav. ant.	Cavum antorbitale	Max.	Maxillare
Com. sph.	Commissura sphenethmoidalis	Nas.	Nasale
Com. vom. post.	Commissura vomeronasalis posterior	N. I	Nervus olfactorius
Conch. nas.	Concha nasalis	N. eth.	Nervus ethmoidalis (N.V 1)
Conch. org. vom.	Concha organi vomeronasalis (des Jacobsonschen Organs)	N. vom. nas.	Nervus vomeronasalis (NI)
		Org. vom.	Organon vomeronasale (Jacobsonsches Organ)
Cri. ant.	Crista anterior tecti nasi	Pal.	Palatinum
Cri. lat.	Crista lateralis septi nasi	Pl. ant.	Planum antorbitale (Lamina orbitonasalis)
Cri. long.	Crista longitudinalis paranasalis	Praefr.	Praefrontale
Cri. post.	Crista posterior tecti nasi	Praemax.	Praemaxillare
Cri. septo.	Crista septomaxillaris	Proc. al. inf.	Processus alaris inferior
Cri. trans.	Crista transversalis paranasalis	Proc. al. sup.	Processus alaris superior
Cup. nas.	Cupula nasi anterior	Proc. lam.	Processus laminalis (laminal process)
D. choa. desc.	Ductus choanalis descendens (absteigender Choanengang)	Proc. ling.	Processus lingualis
D. nasolacr.	Ductus nasolacrimalis	Proc. max. ant.	Processus maxillaris anterior
D. nasoph.	Ductus nasopharyngeus	Proc. max. post.	Processus maxillaris posterior
D. org. vom.	Ductus organon vomeronasalis	Proc. parasept. ant.	Processus paraseptalis anterior
Dent.	Dentale	Proc. parasept. post.	Processus paraseptalis posterior
Fen. lat.	Fenestra lateralis nasi	Proc. praen.	Processus praenasalis
Fen. sept. nas.	Fenestra septi nasi	Proc. rostr.	Processus rostralis
Fen. sup.	Fenestra superior nasi		cupulae nasi
Fiss. lat.	Fissura lateralis nasi		

Proc. rostr. pl. ant.	Processus rostralis plani antorbitalis	Rec. lat. d. choa.	Recessus lateralis ductus choanalis
R. alv. sup.	Ramus alveolaris superior		(des Choanenganges)
R. eth. lat.	Ramus ethmoidalis lateralis (N.V 1)	Rec. rostr.	Recessus rostralis cavi nasi
R. eth. med.	Ramus ethmoidalis medialis (N.V 1)	Ruga choa.	Ruga choanalis (Choanenfalte)
R. pal.	Ramus palatinus (N. VII)	Sept. nas.	Septum nasi
Rec. extr.	Recessus extraconchalis	Sept. interorb.	Septum interorbitale
Rec. lat. cav.	Recessus lateralis cavi nasi	Septomax.	Septomaxillare
Rec. lat. c. choa.	Recessus lateralis canalis choanalis (Winkeltasche)	Vest. nas.	Vestibulum nasi
		Vom.	Vomer

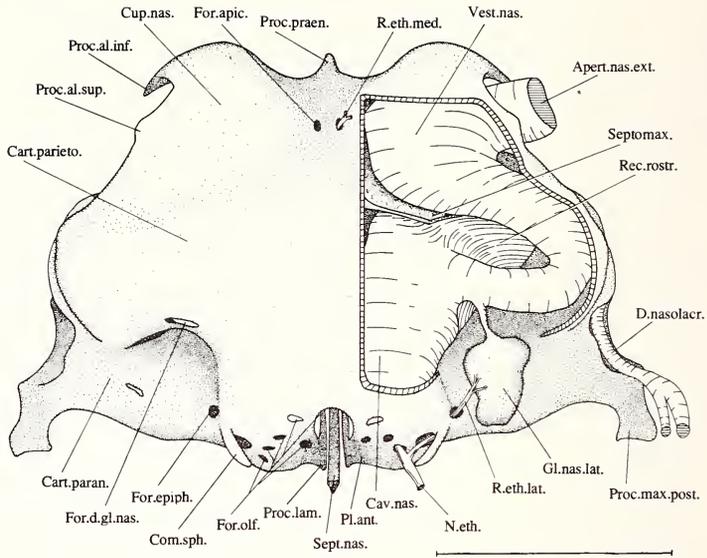


Abb.1: *Crotaphyus collaris* KL. 10,0 mm. Dorsalansicht der knorpeligen Nasenkapsel. Auf der rechten Seite wurde das Septomaxillare, der Nasensack und der Ductus nasolacrimalis dargestellt. Maßstab 1 mm

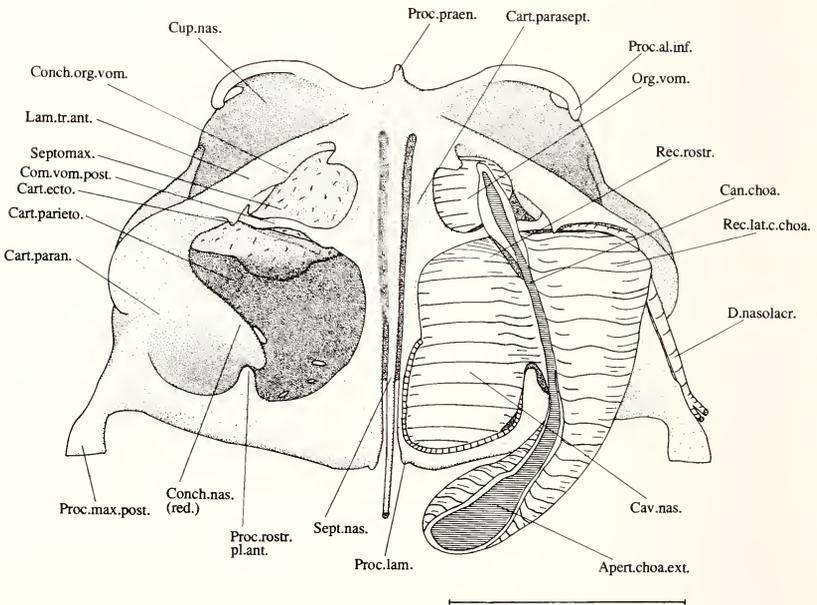


Abb.2: *Crotaphyus collaris* KL. 10,0 mm. Ventralansicht der knorpeligen Nasenkapsel. Auf der linken Seite wurde das Septomaxillare, rechts zusätzlich der Nasensack und der Ductus nasolacrimalis dargestellt. Maßstab 1 mm

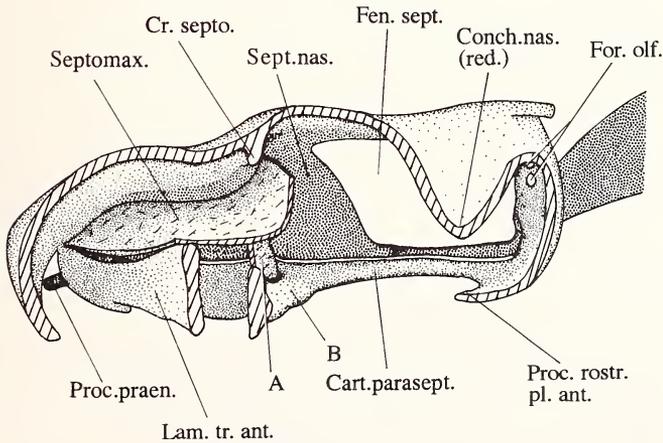
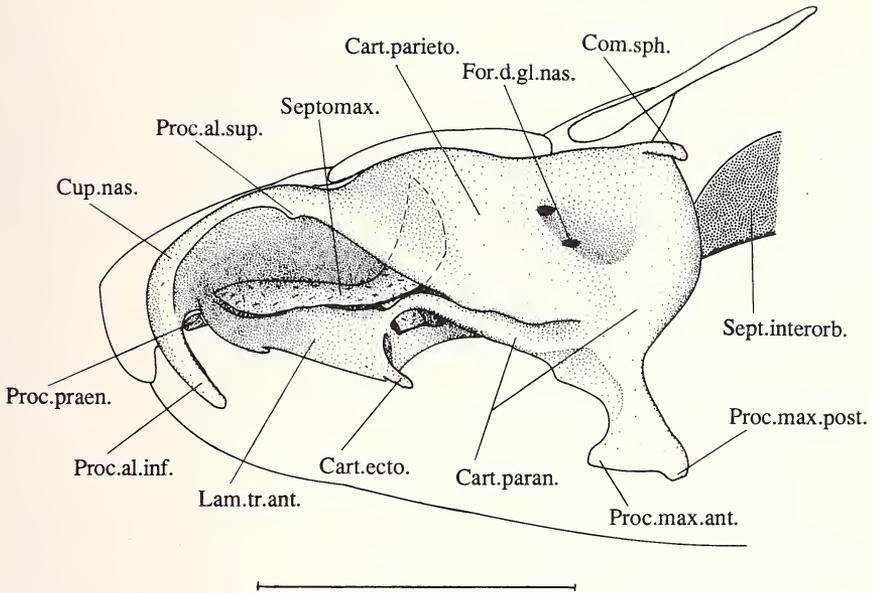


Abb.3: *Crotaphytus collaris* KL. 10,0 mm.

Oben: Lateralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare und Umriß der Deckknochen. Maßstab 1 mm.

Unten: Ansicht eines Parasagittalschnittes der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Beachte die ventrale Schuppe des Septomaxillare (A), die auf der Verbindung (B) zwischen Lamina transversalis anterior und Cartilago paraseptalis aufliegt (= Comm. vomeronasalis posterior)! Schnittflächen sind schraffiert.

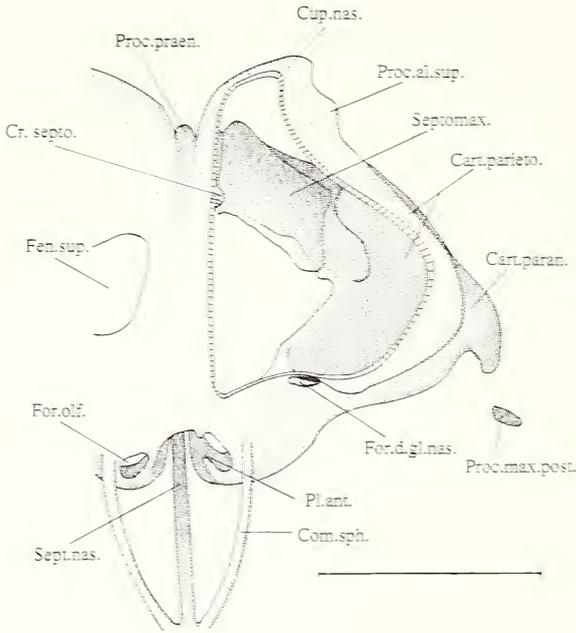


Abb.4: *Phymaturus palluma* KL. 9.6 mm. Dorsalansicht der geöffneten rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

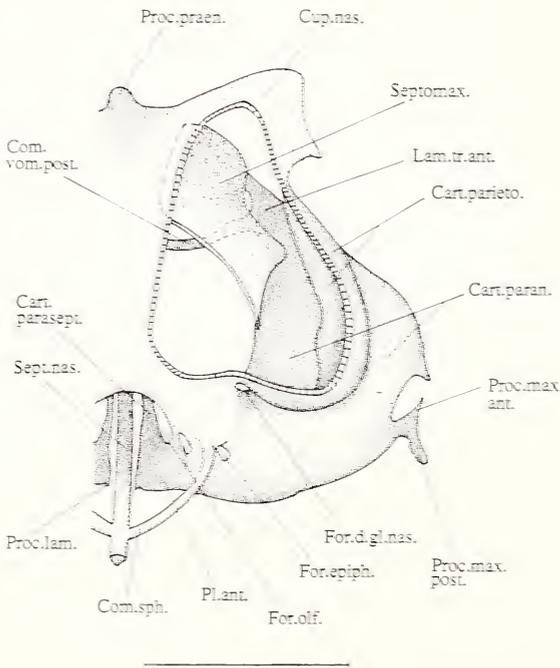


Abb.5: *Liolaemus gravenhorstii* KL. 9.4 mm. Dorsalansicht der geöffneten rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

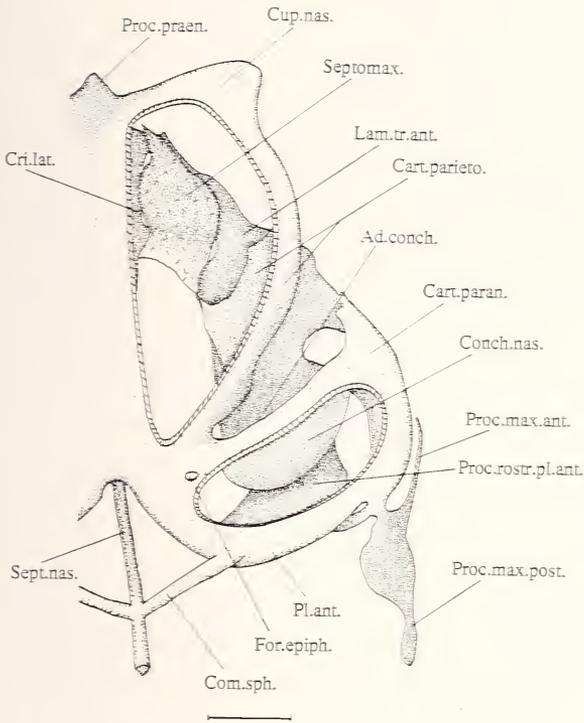


Abb.6: *Brachylophus fasciatus* KL. 18.6 mm. Dorsalansicht der geöffneten rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

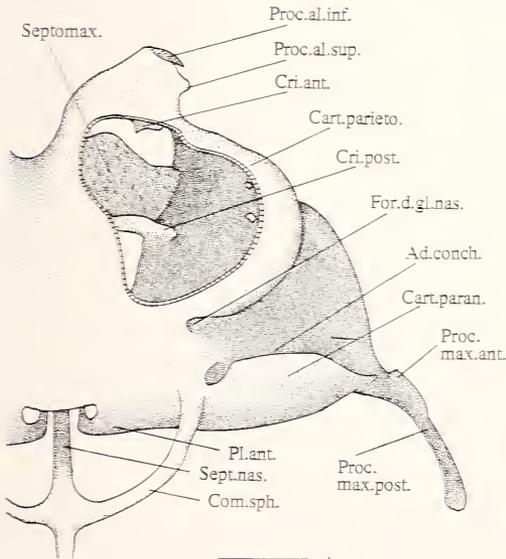


Abb.7: *Uromastyx acanthinurus* KL. 17.0 mm. Dorsalansicht der geöffneten rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

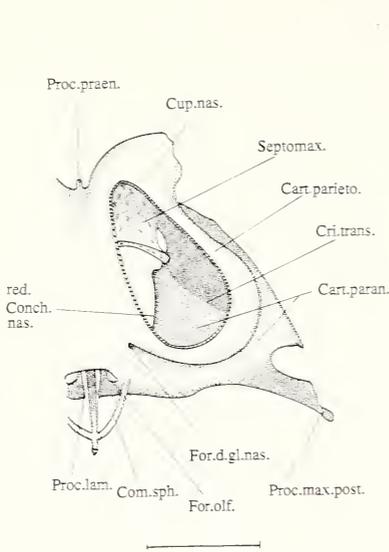


Abb.8: *Stenocercus varius* KL. 8.7 mm. Dorsalansicht der geöffneten rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

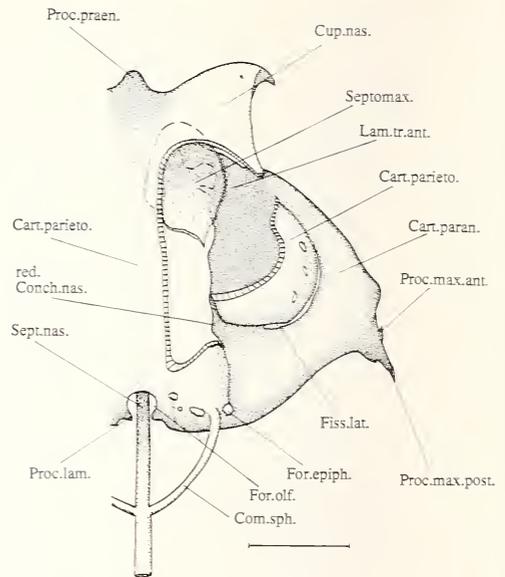


Abb.9: *Oplurus quadrimaculatus* KL. 15.9 mm. Dorsalansicht der geöffneten rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel. Das Septomaxillare wurde transparent dargestellt. Maßstab 1 mm

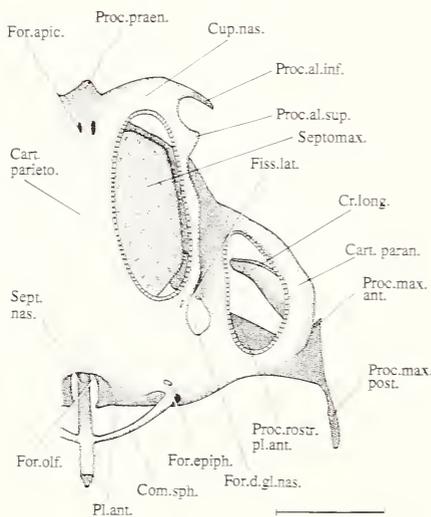


Abb.10: *Petrosaurus thalassinus* KL. 12.9 mm. Dorsalansicht der geöffneten rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

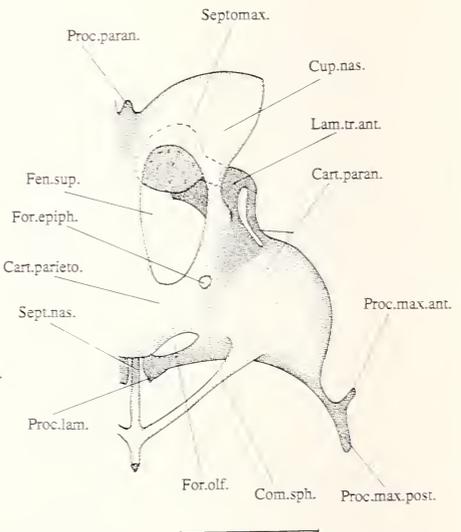


Abb.11: *Basiliscus basiliscus* KL. 11.9 mm. Dorsalansicht der geöffneten rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

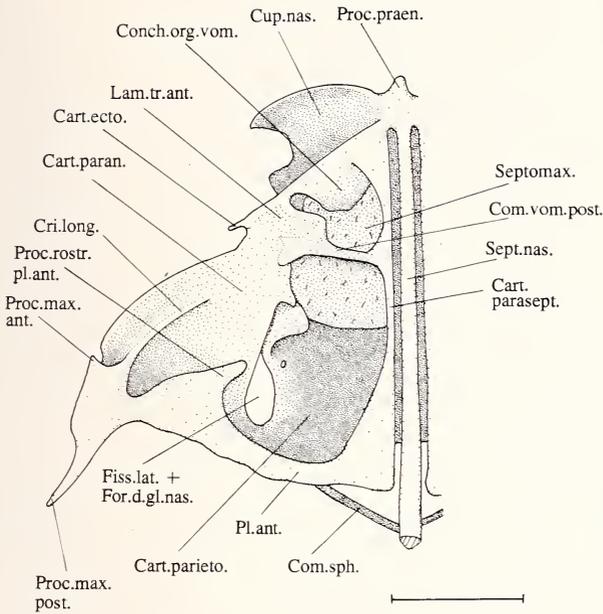


Abb.12: *Petrosaurus thalassinus* KL. 12.9 mm. Ventralansicht der linken Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

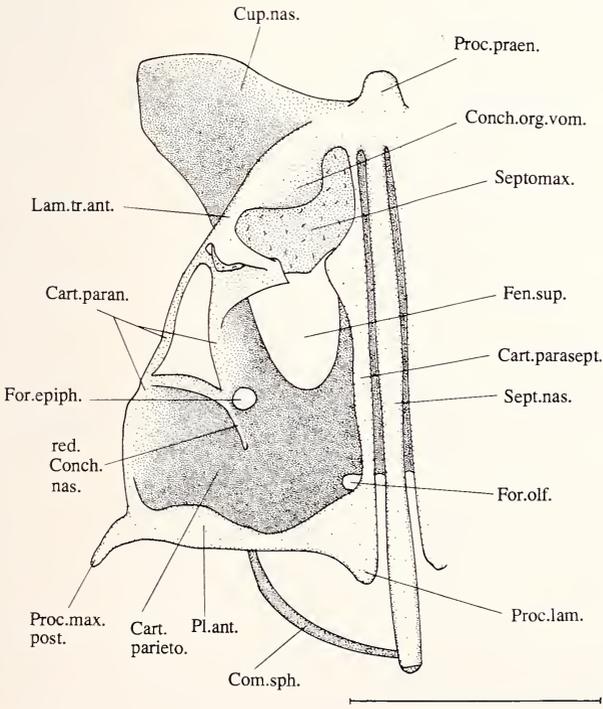


Abb.13: *Basiliscus basiliscus* KL. 11.9 mm. Ventralansicht der linken Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

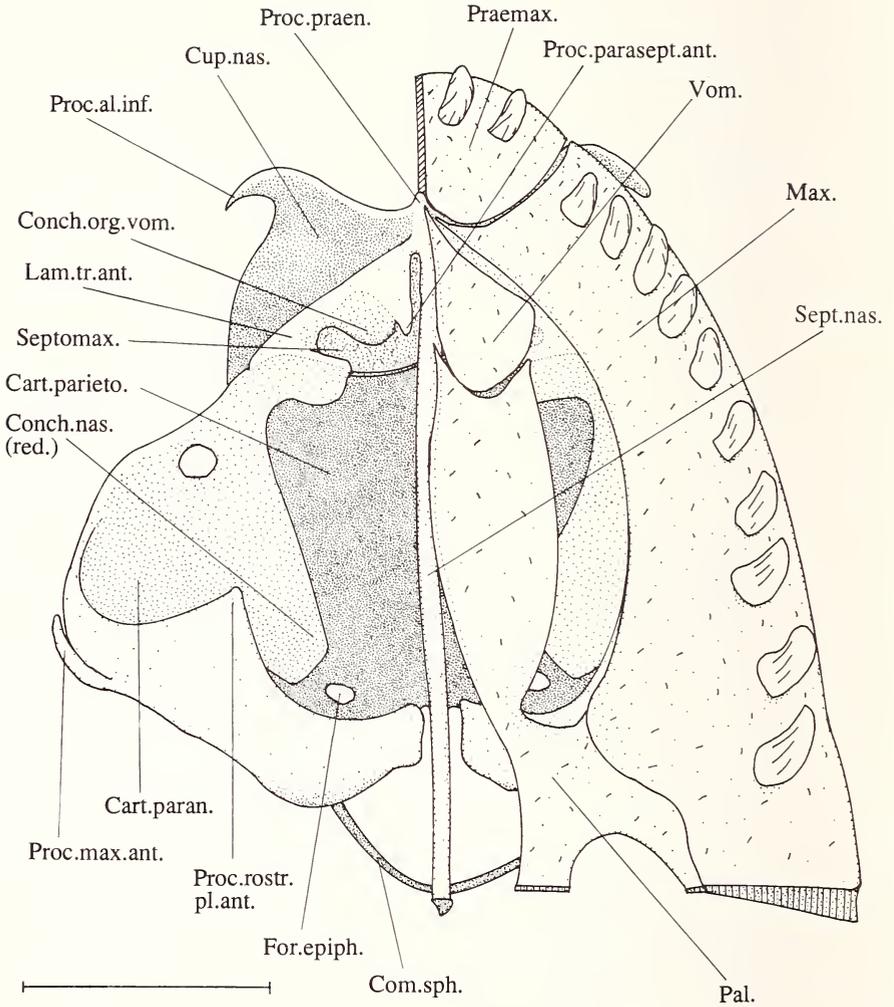


Abb.14: *Tropidurus melanopleurus* KL. 10,9 mm. Ventralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Rechts sind zusätzlich die Deckknochen dargestellt. Maßstab 1 mm

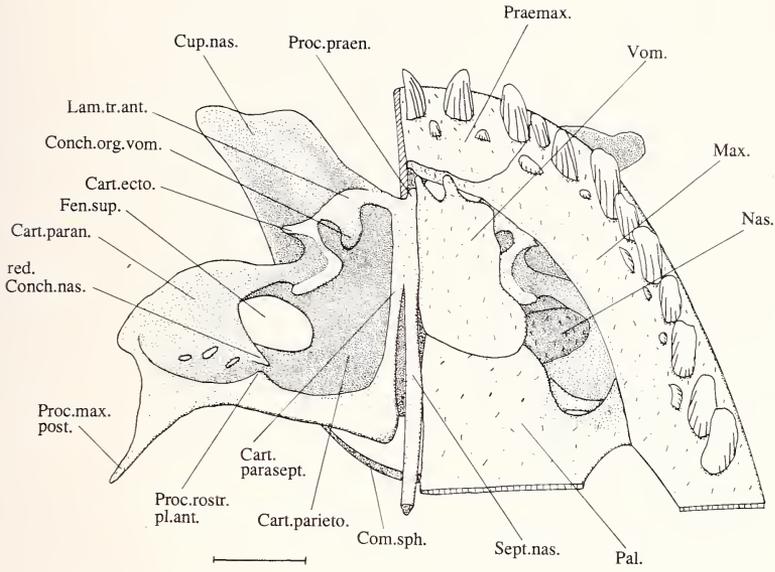


Abb.15: *Corytophanes cristatus* KL. 11.0 mm. Ventralansicht der knorpeligen Nasenkapsel. Rechts sind zusätzlich die Deckknochen dargestellt. Maßstab 1 mm

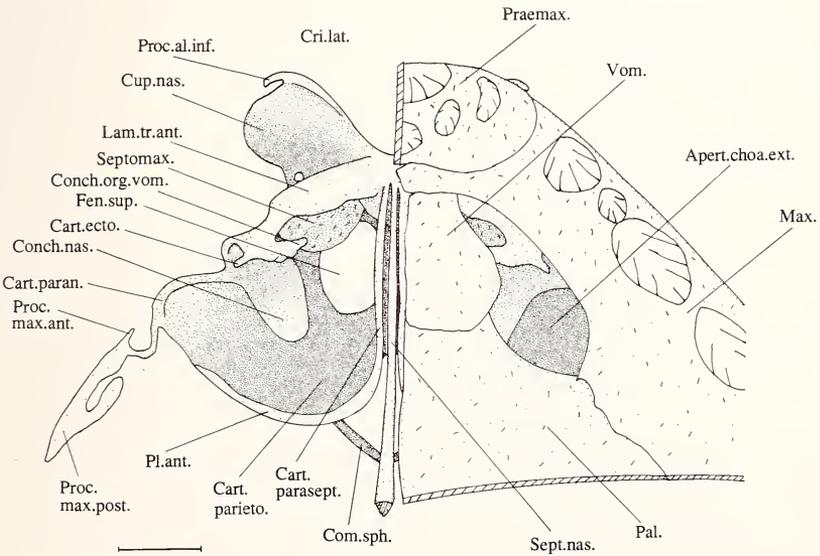


Abb.16: *Physignathus coecinus* KL. 11,8 mm. Ventralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Rechts sind zusätzlich die Deckknochen dargestellt. Maßstab 1 mm

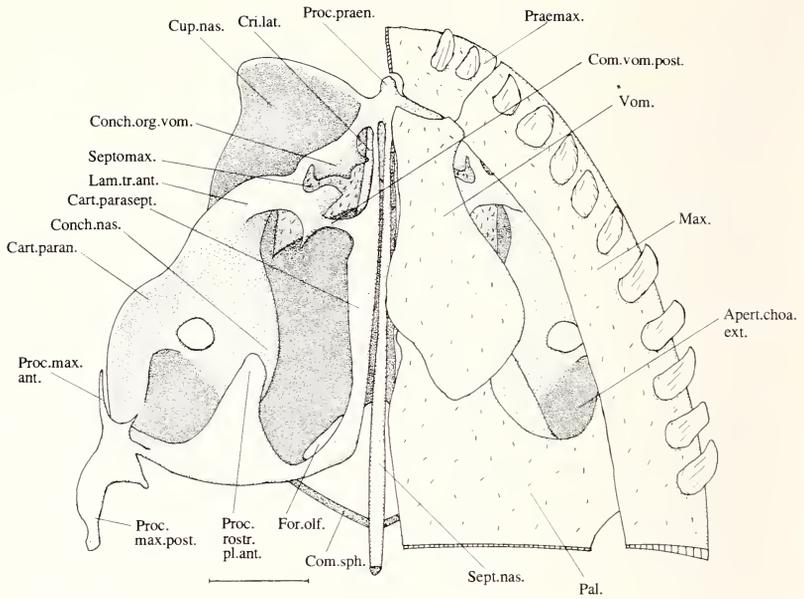


Abb.17: *Brachylophus fasciatus* KL. 18,6 mm. Ventralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Rechts sind zusätzlich die Deckknochen dargestellt. Maßstab 1 mm

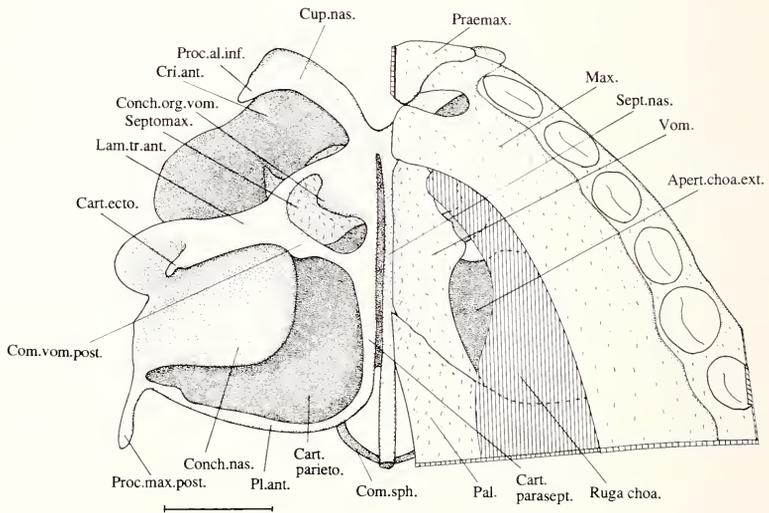


Abb.18: *Uromastix acanthinurus* KL. 17,0 mm. Ventralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Rechts sind zusätzlich die Deckknochen dargestellt. Maßstab 1 mm

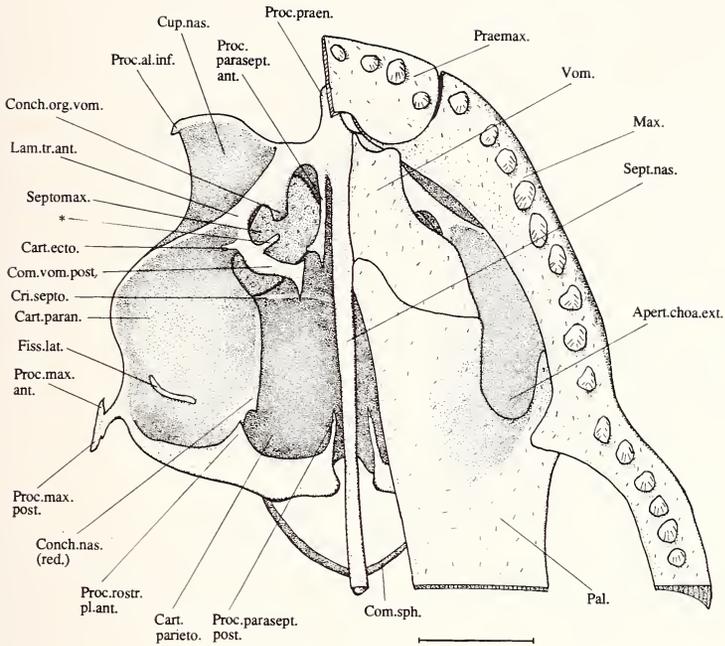


Abb.19: *Oplurus quadrimaculatus* KL. 15,9 mm. Ventralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Rechts sind zusätzlich die Deckknochen dargestellt. * dünner rostraler Fortsatz der Lamina transversalis anterior. Maßstab 1 mm

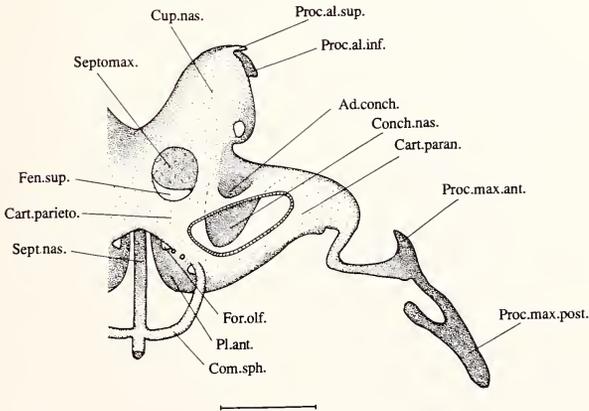


Abb.20: *Physignathus cocincinus* KL. 11,8 mm. Dorsalansicht der rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

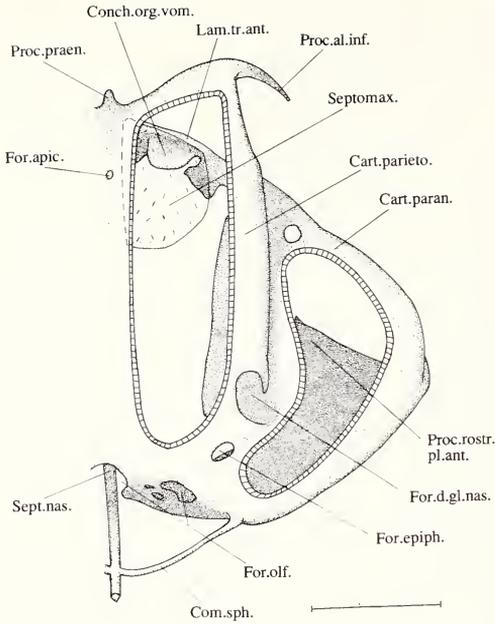


Abb.21: *Tropidurus melanopleurus* KL. 13.9 mm. Dorsalansicht der geöffneten rechten Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel. Das Septomaxillare wurde transparent dargestellt. Maßstab 1 mm

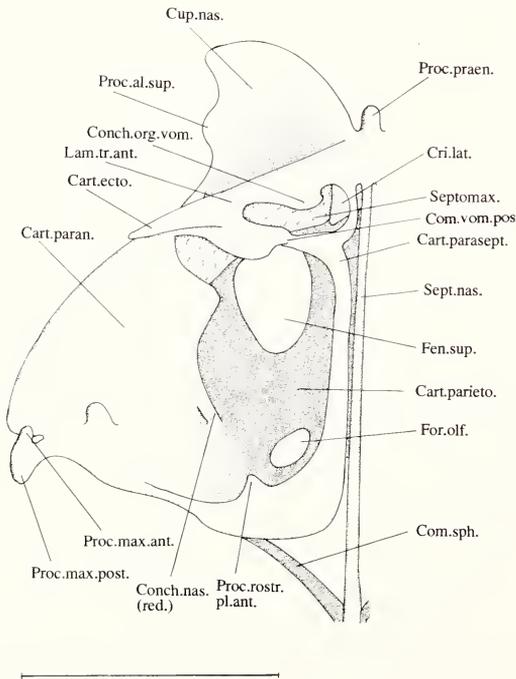


Abb.22: *Phymaturus palluma* KL. 9.6 mm. Ventralansicht der linken Hälfte der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Maßstab 1 mm

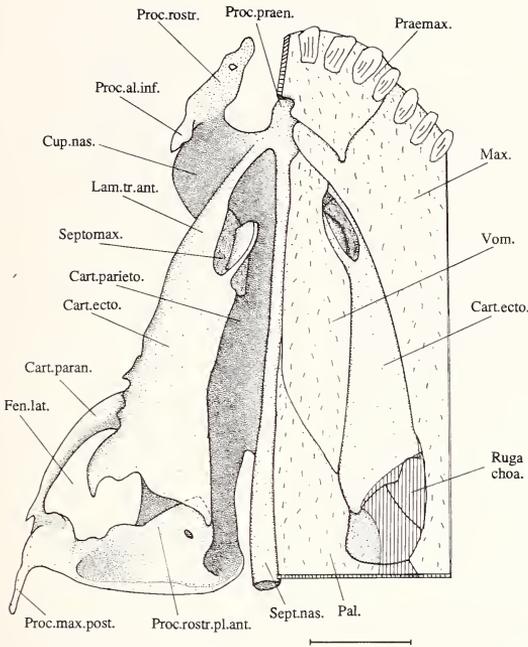


Abb.23: *Chamaeleolis barbatus* KL. 15.5 mm. Ventralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare. Rechts sind zusätzlich die Deckknochen dargestellt. Maßstab 1 mm

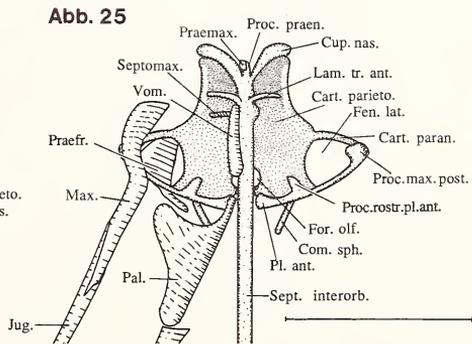
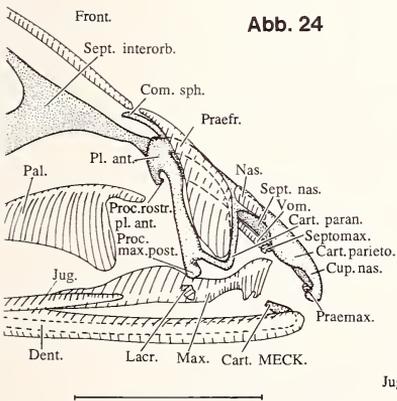


Abb.24: *Anolis m. marmoratus* KL. 5.2 mm, Stadium 3. Lateralansicht der knorpeligen Nasenkapsel. Deckknochen wurden transparent dargestellt. Maßstab 1 mm

Abb.25: *Anolis m. marmoratus* KL. 5.2 mm, Stadium 3. Ventralansicht der knorpeligen Nasenkapsel. Nur ventral liegende Deckknochen der linken Seite sind abgebildet. Maßstab 1 mm

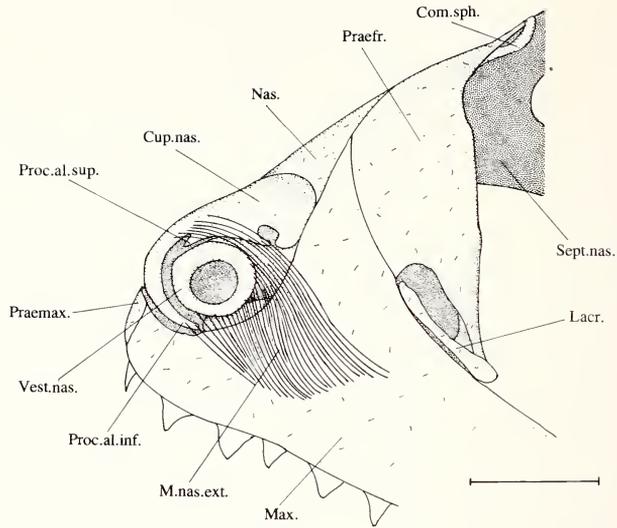


Abb.26: *Physignathus cocincinus* KL. 11,8 mm. Ansicht der Schnauzenregion von lateral. Die Deckknochen, die häutige Nasenöffnung und der äußere Nasenmuskel sind dargestellt. Maßstab 1 mm

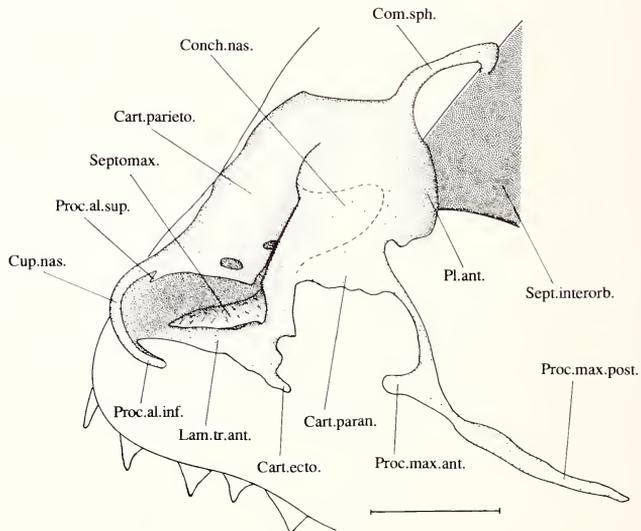


Abb.27: *Physignathus cocincinus* KL. 11,8 mm. Lateralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare und Schädelumriß.

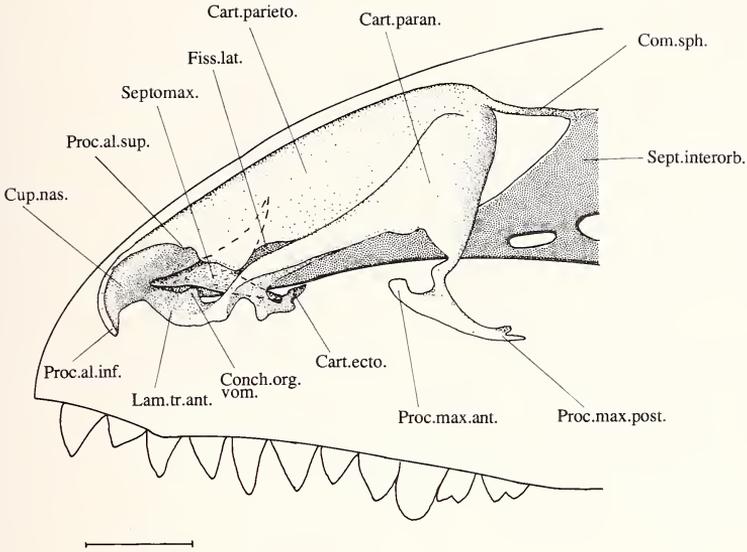


Abb.28: *Oplurus quadrimaculatus* KL. 15,9 mm. Lateralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare und Schädelumriß. Maßstab 1 mm

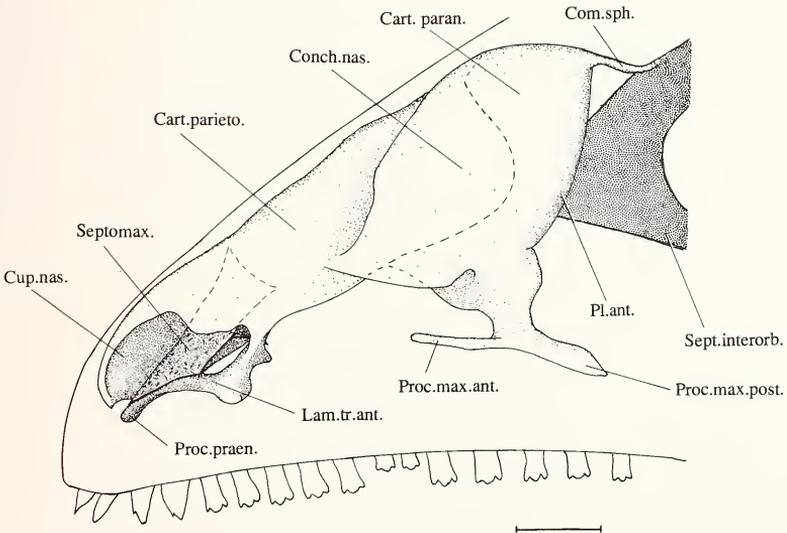


Abb.29: *Brachylophus fasciatus* KL. 18,6 mm. Lateralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Septomaxillare und Schädelumriß. Maßstab 1 mm

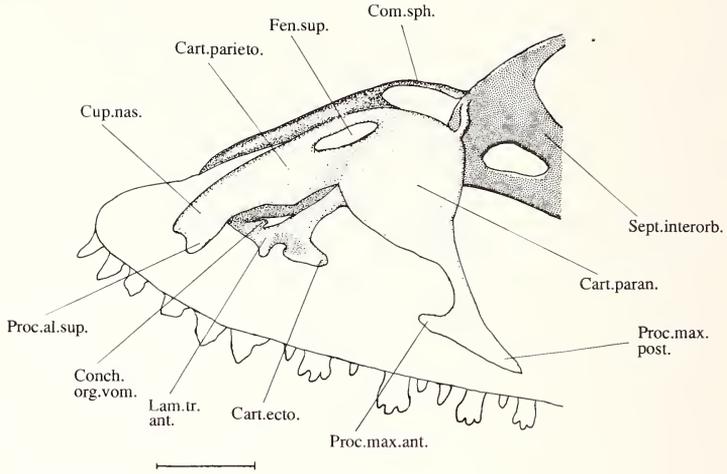


Abb.30: *Corytophanes cristatus* KL. 11,0 mm. Lateralansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Schädelumriß. Maßstab 1 mm

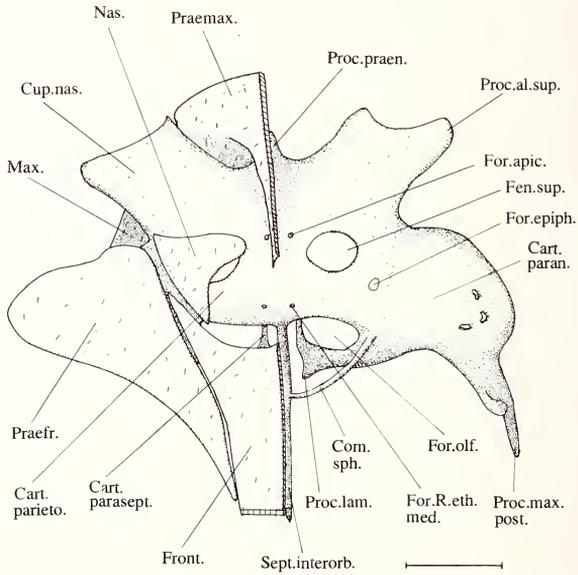
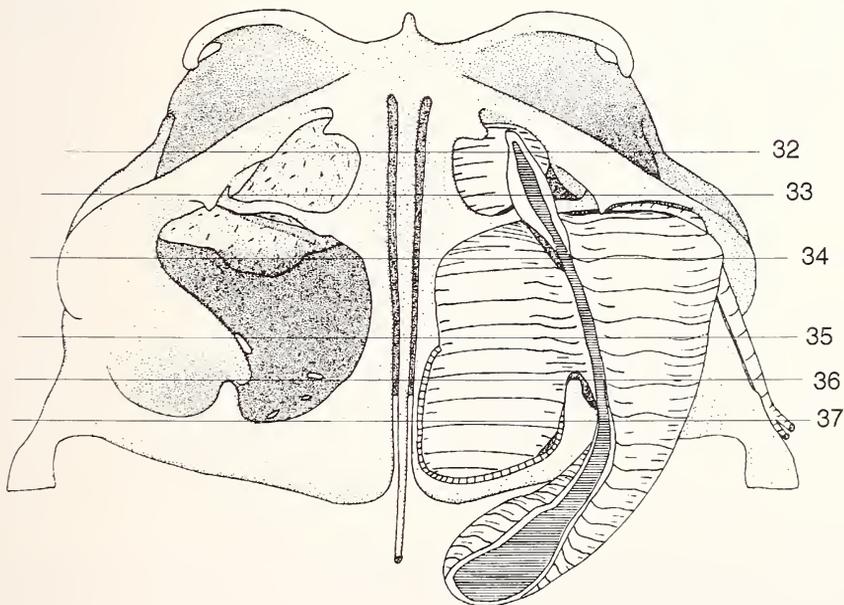
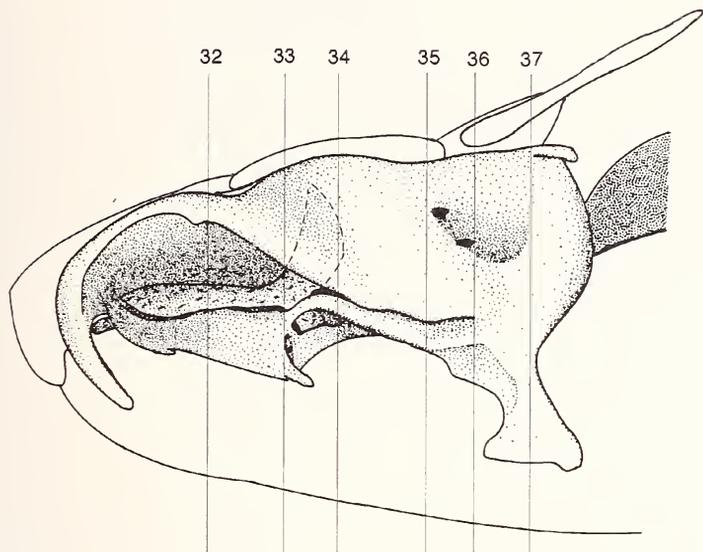


Abb.31: *Corytophanes cristatus* KL. 11,0 mm. Dorsalansicht der knorpeligen Nasenkapsel mit Deckknochen auf der linken Seite. Maßstab 1 mm

Lage der nachfolgenden Querschnittsabbildungen von *Crotaphytus collaris* (KL 10.0 mm)



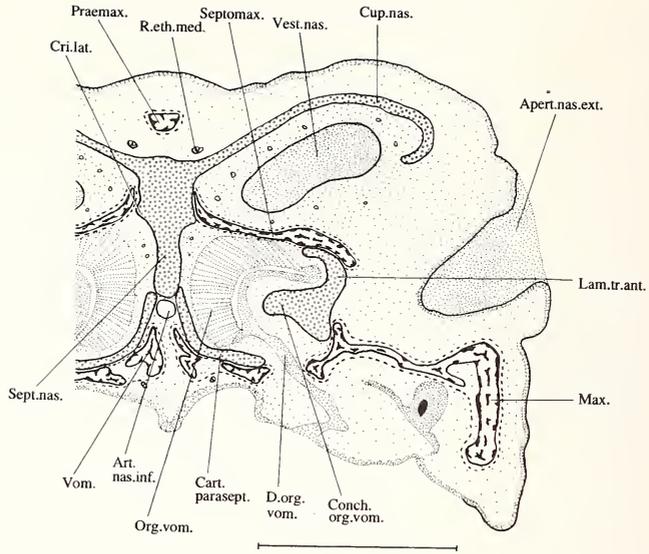


Abb.32: *Crotaphytus collaris* KL. 10.0 mm, Schnitt 2–4–6. Transversalschnitt im Bereich des Jacobsonschen Organs. Das Vestibulum nasi ist noch von epithelialeem Füllgewebe ausgefüllt. Beachte die Concha des Jacobsonschen Organs, den Ausführgang sowie die laterale Leiste des Septum nasi, an die das Septomaxillare angelagert ist! Maßstab 0,5 mm

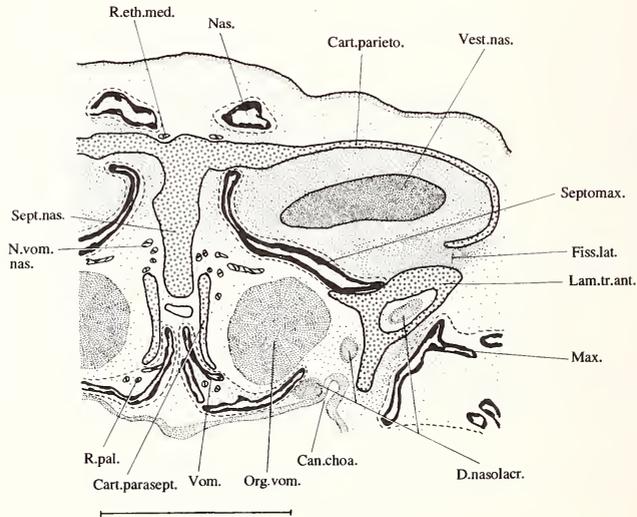


Abb.33: *Crotaphytus collaris* KL 10,0 mm, Schnitt 3–1–2. Transversalschnitt im Bereich des Hinterendes des Jacobsonschen Organs. Die Lamina transversalis anterior ist ausgehöhlt und wird von einem blind endenden Abschnitt des Ductus nasolacrimalis ausgefüllt. Mediale Einmündung des Ductus nasolacrimalis in die Choanenrinne. Maßstab 0,5 mm

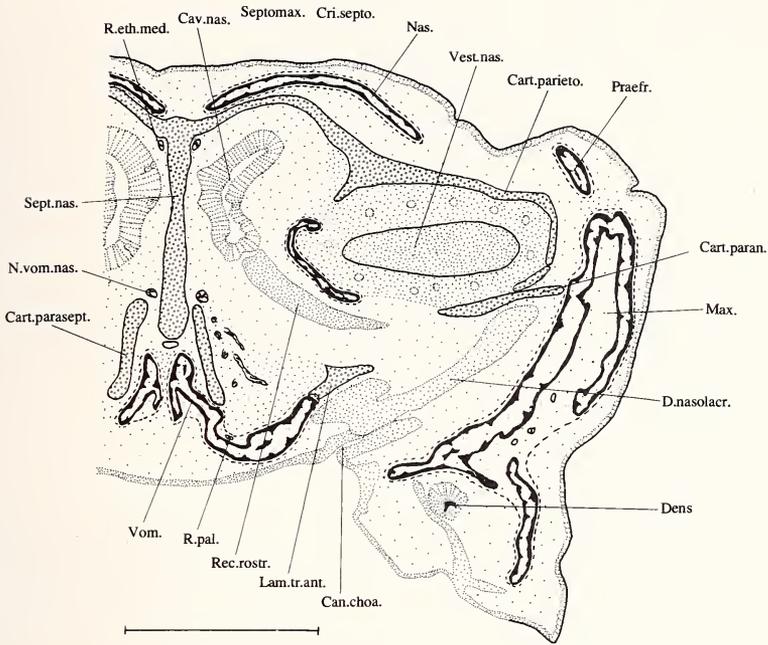


Abb.34: *Crotaphytus collaris* KL. 10,0 mm, Schnitt 3–2–7. Transversalschnitt im Bereich des rostralen Recessus des Cavum nasi. Die dorsale Schuppe des Septomaxillare trennt diesen vom Vestibulum nasi ab. Der Ductus nasolacrimalis zieht dorsal der Choanenrinne nach medial. Maßstab 0,5 mm

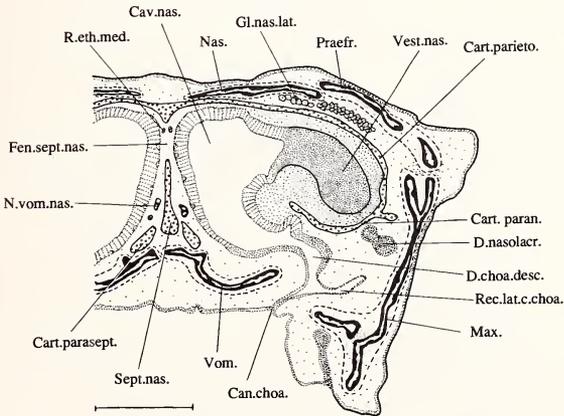


Abb.35: *Crotaphytus collaris* KL. 10,0 mm, Schnitt 3–6–4. Transversalschnitt im Bereich der Einmündung des Vestibulum in das Cavum nasi. Das Vestibulum nasi ist noch von epithelialeem Füllgewebe ausgefüllt. Die Choanenrinne ist nur sehr eng, besitzt aber einen großen lateralen Recessus (Winkeltasche). Maßstab 0,5 mm

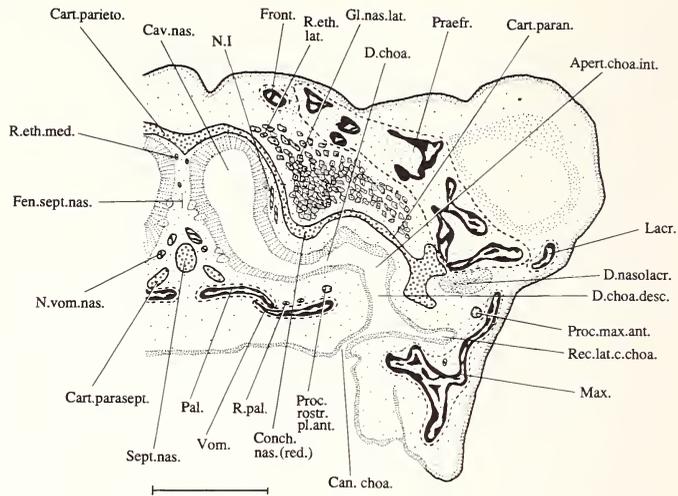


Abb.36: *Crotaphytus collaris* KL. 10.0 mm, Schnitt 4-4-5. Transversalschnitt im Bereich des Cavum nasi. Die Concha nasalis ist zu einem Wulst reduziert. Beachte die laterale Rinne am Außenrand der Cartilago paranasalis, die große Fenestra septi nasi sowie die Lage der inneren Choane! Maßstab 0,5 mm

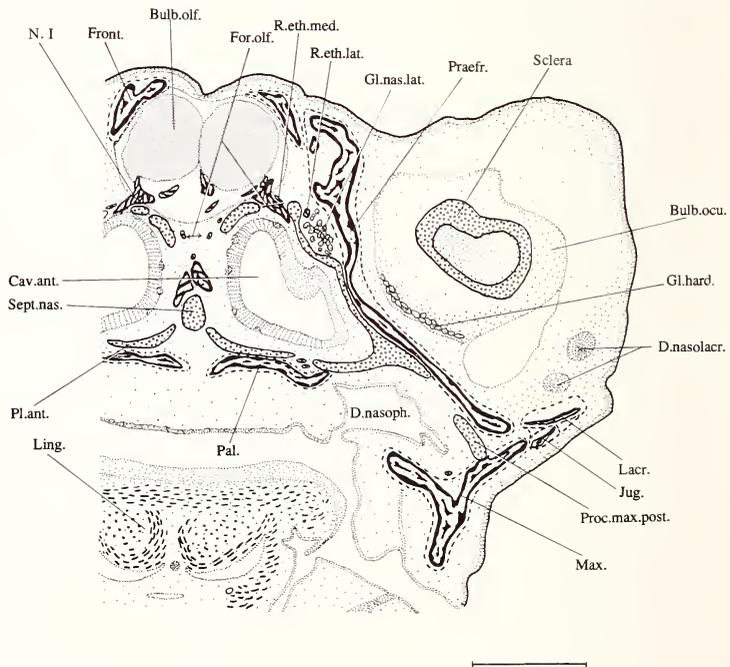


Abb.37: *Crotaphytus collaris* KL. 10.0 mm, Schnitt 5-2-1. Transversalschnitt im Bereich des Cavum antorbitale und des Foramen olfactorium. Der Ductus nasopharyngeus ist funktionell abgeschlossen. Maßstab 0,5 mm

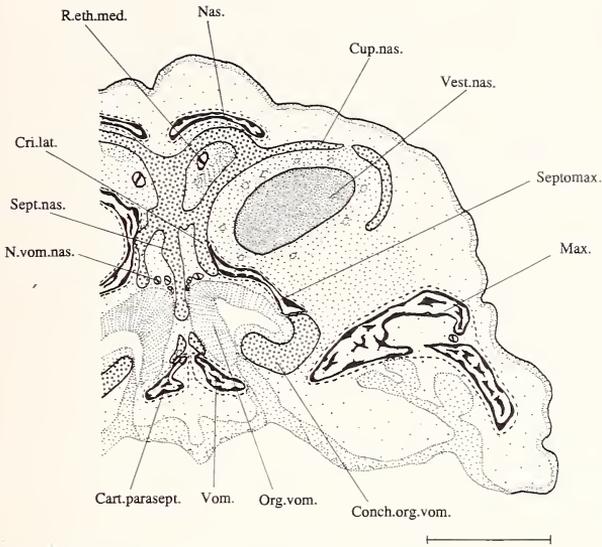


Abb.38: *Phymaturus palluma* KL. 9,6 mm. Schnitt 5-3-6. Transversalschnitt im Bereich des Jacobson'schen Organs. Das Vestibulum nasi ist noch von epithelialeem Füllgewebe ausgefüllt. Beachte die breite Leiste am Septum nasi, die dorsal mit der Cupula nasi verbunden ist, wodurch ein kleiner Hohlraum entsteht! Maßstab 0,5 mm

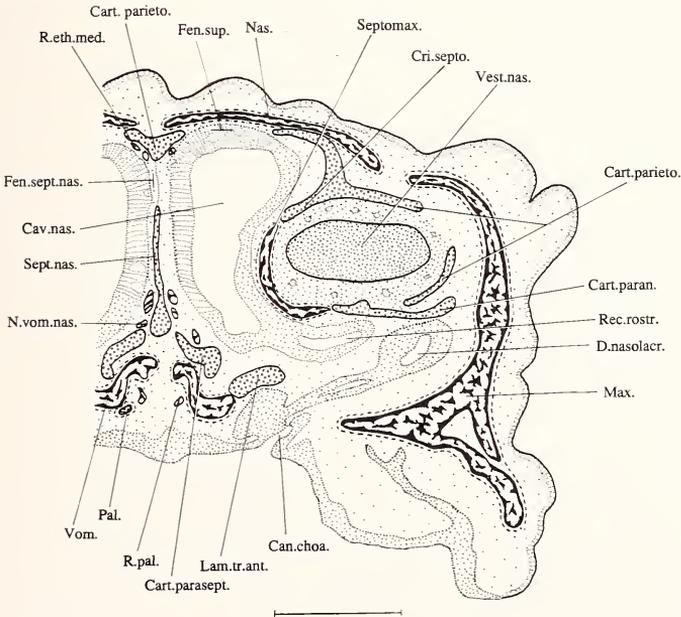


Abb.39: *Phymaturus palluma* KL. 9,6 mm. Schnitt 6-3-3. Transversalschnitt im vorderen Teil der Nasenkapsel in Höhe des Recessus rostralis cavi nasi. Der Ductus nasolacrimalis überkreuzt die Choanenrinne. Das Vestibulum nasi hat einen „doppelten Boden“. Maßstab 0,5 mm

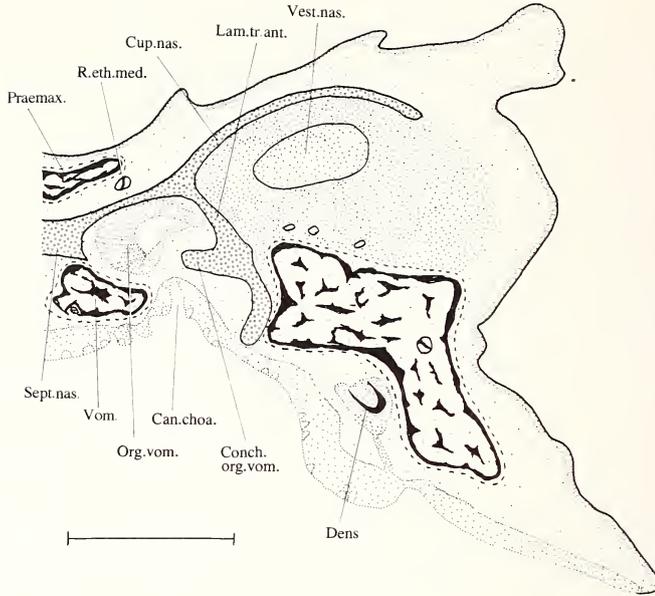


Abb.40: *Corytophanes cristatus* KL. 11,0 mm, Schnitt 3-1-10. Transversalschnitt im Bereich des Jacobson'schen Organs. Beachte die vollständig knorpelige Bedeckung des Organs! Das Vestibulum nasi ist noch von epitheliale Füllgewebe ausgefüllt. Maßstab 0,5 mm

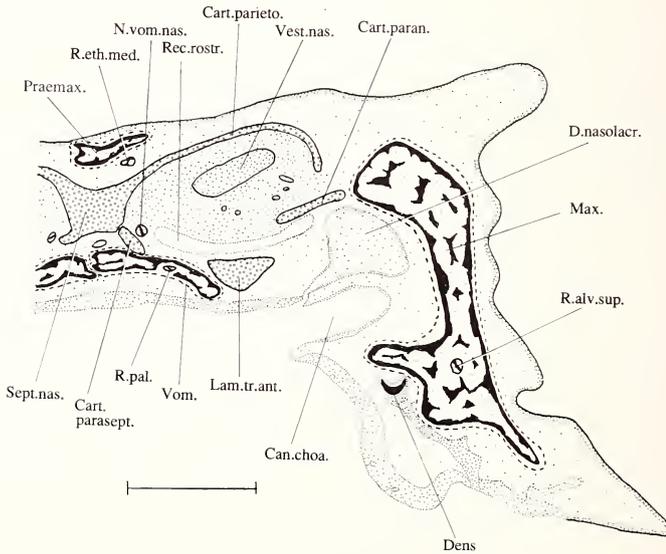


Abb.41: *Corytophanes cristatus* KL. 11,0 mm, Schnitt 3-5-5. Transversalschnitt im Bereich des Vestibulum nasi. Beachte den rostralen Recessus des Cavum nasi sowie die Verbindung des Ductus nasolacrimalis mit der Choanenrinne! Maßstab 0,5 mm

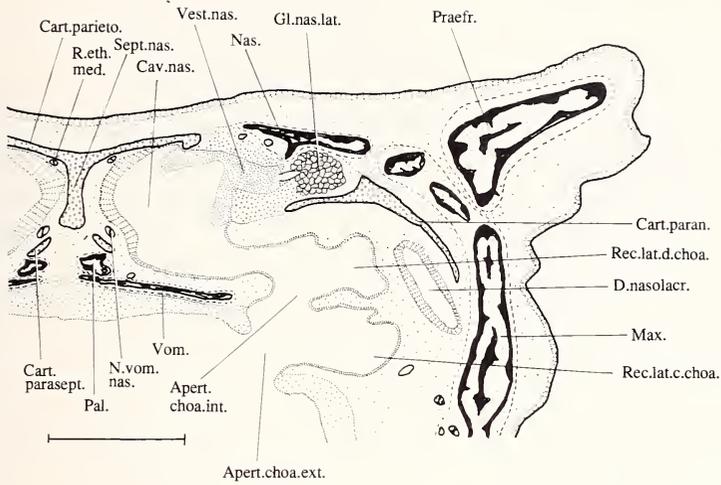


Abb.42: *Corytophanes cristatus* KL. 11,0 mm, Schnitt 4-2-4. Transversalschnitt im Bereich der Einmündung des Vestibulum in das Cavum nasi. Es ist sowohl eine laterale Aussackung des Choanenganges als auch der Choanenrinne ausgebildet. Maßstab 0,5 mm

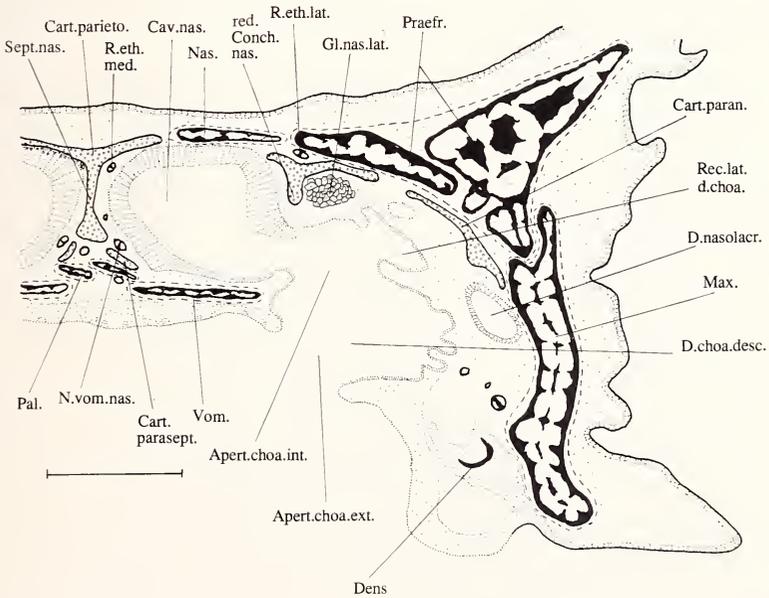


Abb.43: *Corytophanes cristatus* KL. 11,0 mm, Schnitt 4-4-4. Transversalschnitt im Bereich der inneren und äußeren Choane. Teile der Glandula nasalis lateralis liegen innerhalb der Nasenkapsel. Die Concha nasalis ist zu einer Leiste reduziert. Maßstab 0,5 mm

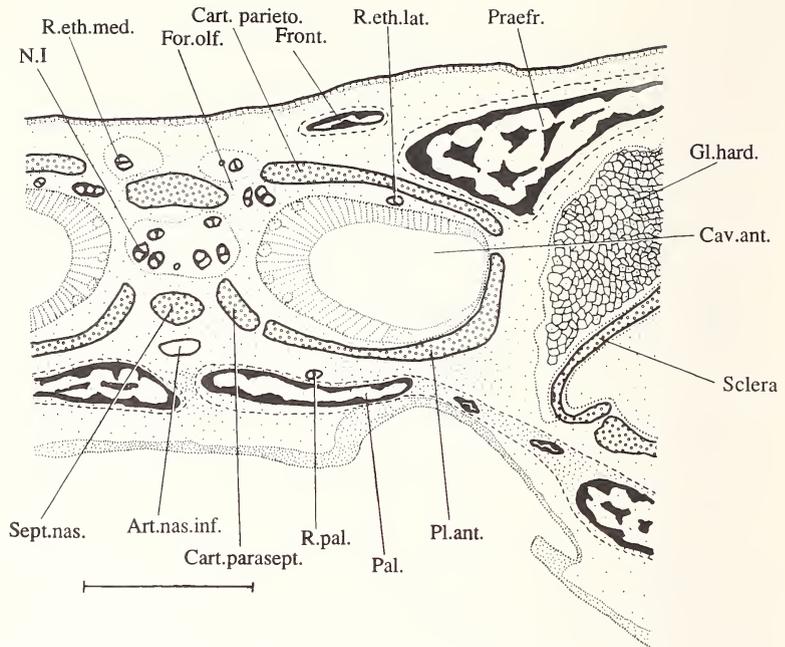


Abb.44: *Corytophanes cristatus* KL. 11,0 mm, Schnitt 5-6-5. Transversalschnitt im Bereich des Cavum antorbitale und dem Foramen olfactorium. Maßstab 0,5 mm

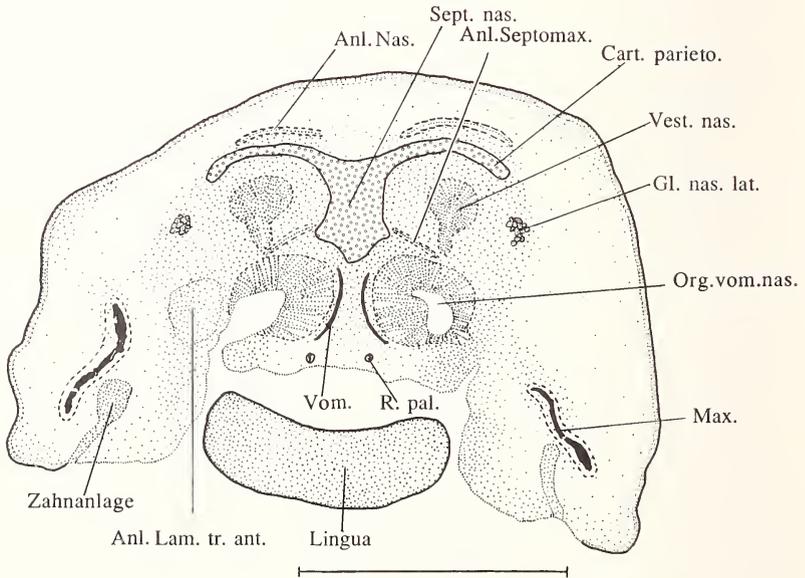


Abb.45: *Anolis m. marmoratus* KL. 5,2 mm, Stadium 3, Schnitt 1-4-6. Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis in Höhe des Jacobsonschen Organs. Maßstab 0,5 mm

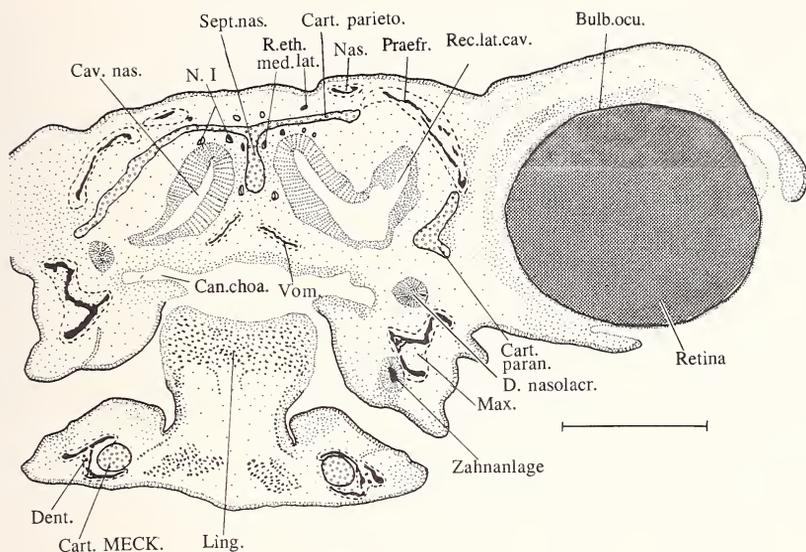


Abb.46: *Anolis m. marmoratus* KL. 5,2 mm, Stadium 3, Schnitt 1–6–10. Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis im Bereich des Cavum nasi proprium. Maßstab 0,5 mm

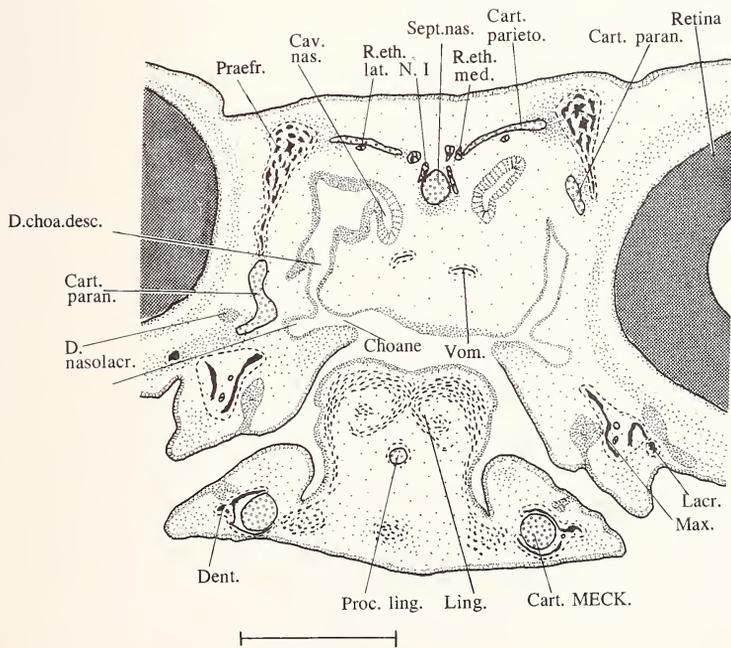


Abb.47: *Anolis m. marmoratus* KL. 5,2 mm, Stadium 3, Schnitt 1–8–7. Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis in Höhe der Choane. Maßstab 0,5 mm

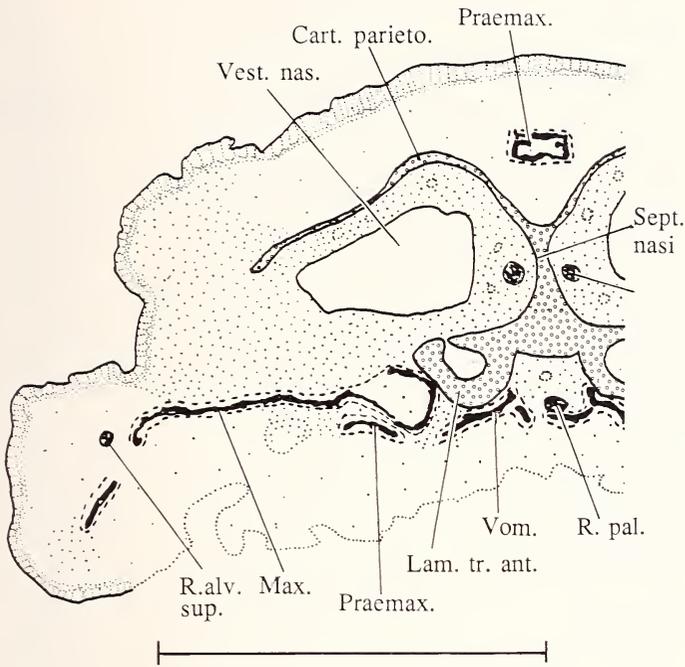


Abb.48: *Anolis lineatopus* KL. 6,5 mm. Schnitt 1-4-9. Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis vor dem Jacobson'schen Organ. Lamina transversalis anterior trogförmig. Maßstab 0,5 mm

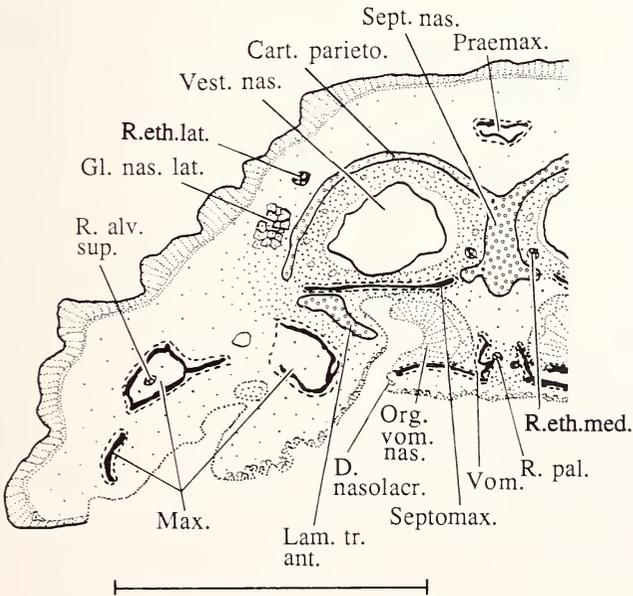


Abb.49: *Anolis lineatopus* KL. 6,5 mm. Schnitt 1-6-3. Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis in Höhe des Jacobson'schen Organs und der Einmündung des Ductus nasolacrimalis in den Ductus organi vomeronasalis. Maßstab 0,5 mm

Abb. 50

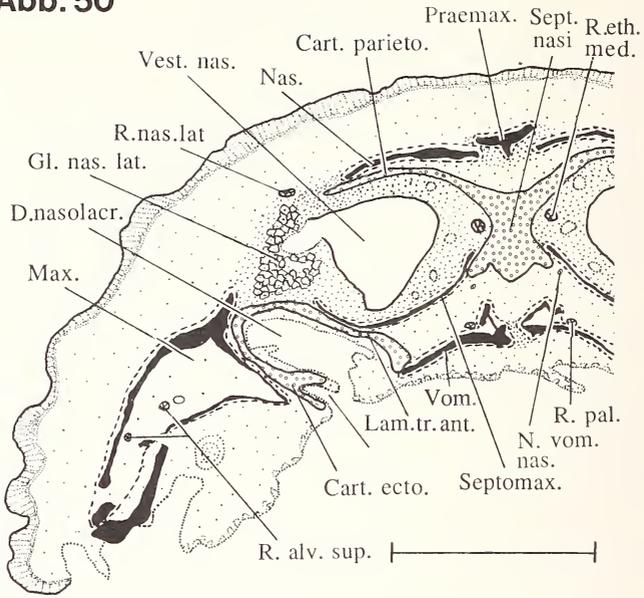


Abb. 51

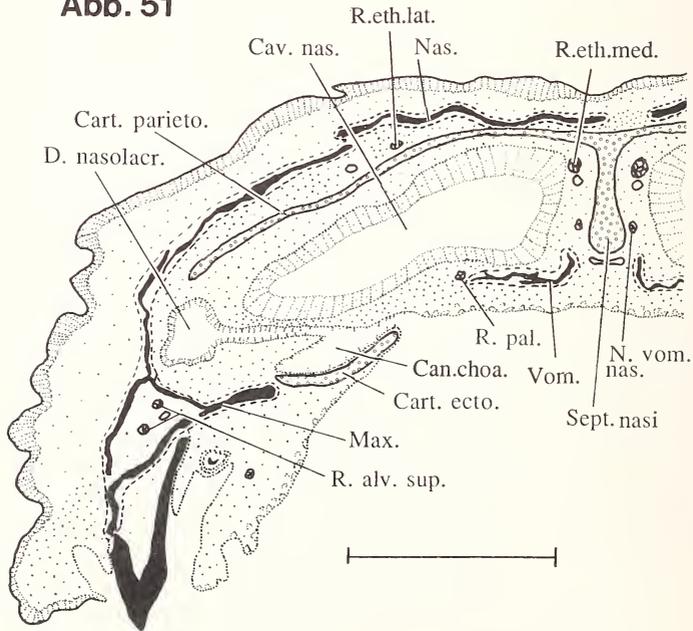


Abb. 52

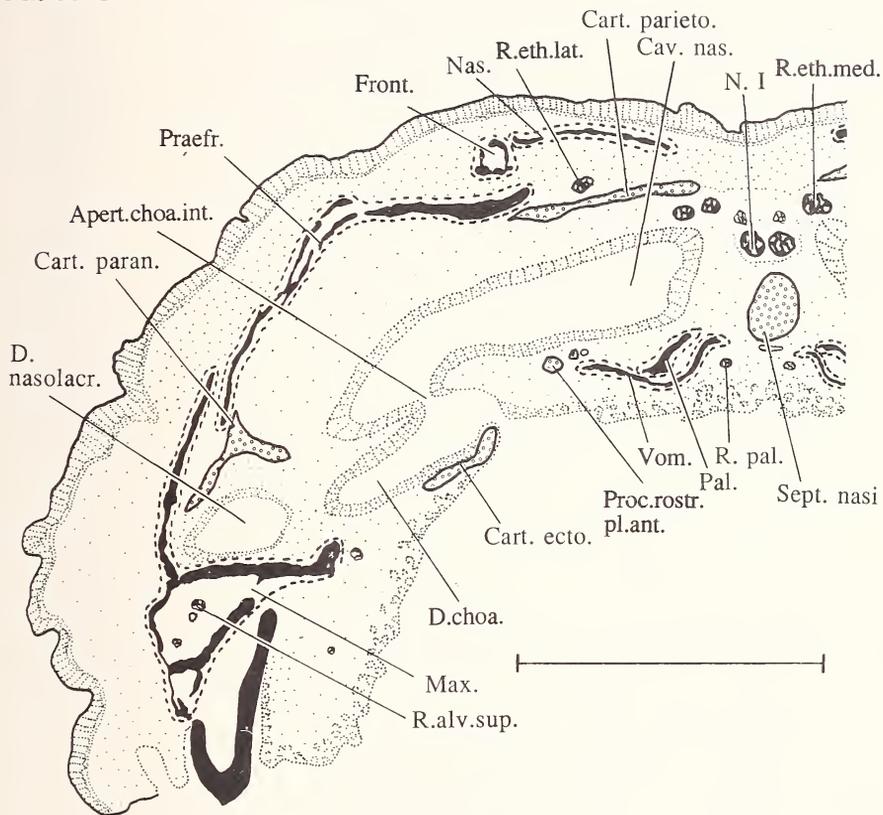


Abb.50: *Anolis lineatopus* KL. 6,5 mm, Schnitt 1-8-1. Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis im Bereich der Einmündung des Ductus glandulae nasalis lateralis in das Vestibulum nasi und der Choanenrinne in den Ductus nasolacrimalis. Medioventrale Kante der Cartilago ectochoanalis im Querschnitt gegabelt. Maßstab 0,5 mm

Abb.51: *Anolis lineatopus* KL. 6,5 mm, Schnitt 2-3-6. Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis im Bereich des Cavum nasi proprium. Ductus nasolacrimalis und Choanenrinne funktionell getrennt. Maßstab 0,5 mm

Abb.52: *Anolis lineatopus* KL. 6,5 mm, Schnitt 2-6-3. Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis in Höhe des Foramen olfactorium. Processus rostralis plani antorbitalis angeschnitten. Maßstab 0,5 mm

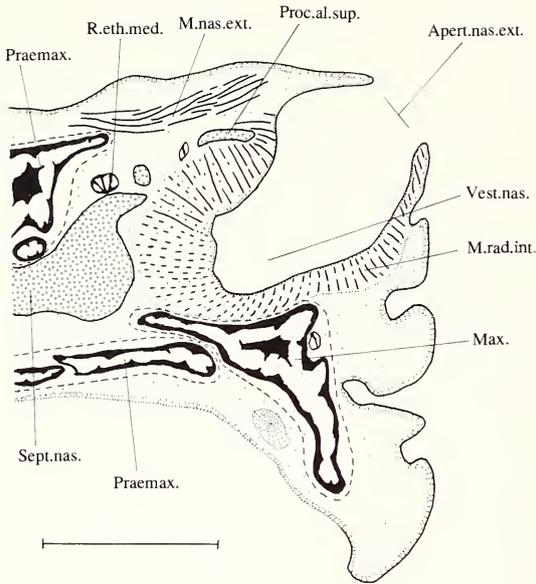


Abb.53: *Physignathus cocincinus* KL.12.0 mm, Schnitt 2-4-3. Transversalschnitt im Bereich der äußeren Nasenöffnung. Die radiäre Wandmuskulatur des Vestibulum nasi ist angeschnitten. Maßstab 0,5 mm

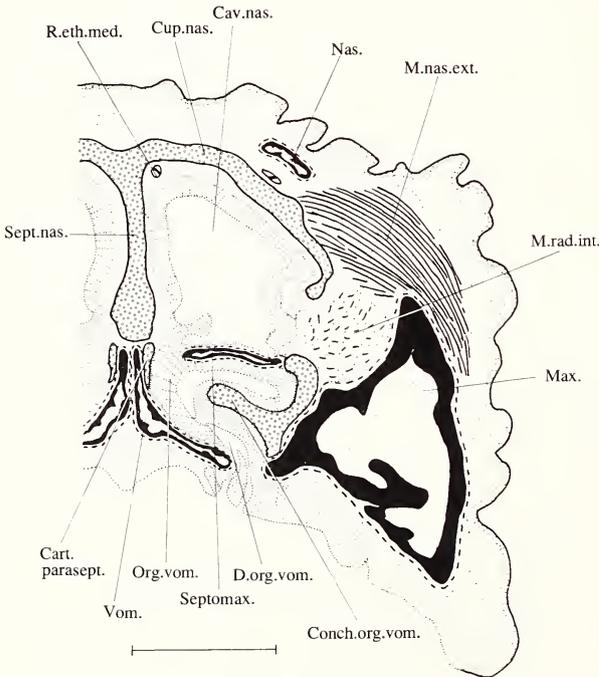


Abb.54: *Physignathus cocincinus* KL.12.0 mm, Schnitt 2-7-3. Transversalschnitt im Bereich des Jacobson'schen Organs. Der hintere Teil des äußeren Nasenmuskels und die radiäre Wandmuskulatur des Vestibulum nasi sind angeschnitten. Maßstab 0,5 mm

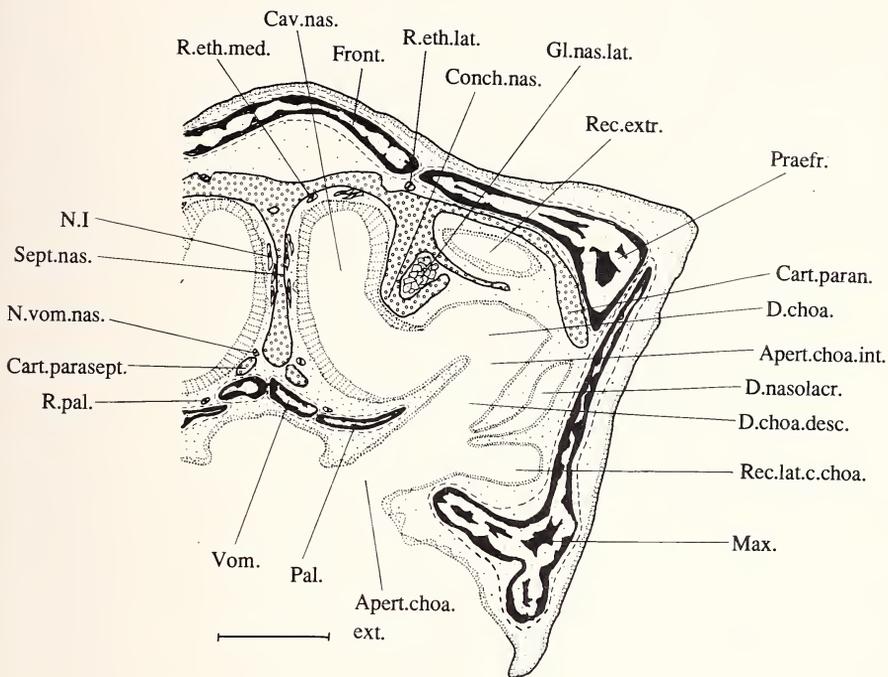


Abb.55: *Physignathus cocincinus* KL.12,0 mm, Schnitt 4-1-4. Transversalschnitt im Bereich der Concha nasalis und der inneren und äußeren Choane. Beachte die Aushöhlung der Cartilago paranasalis, die vom Recessus extraconchalis ausgefüllt wird! Maßstab 0,5 mm

Anschrift des Verfassers:
 Dr. Jakob Hallermann,
 Staatliches Museum für Naturkunde Schloß Rosenstein,
 70191 Stuttgart

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 48.–
2. Zisweiler, V., H. R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln. DM 40.–
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Kimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln. DM 106.–
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 38.–
5. Ulrich, H.: Das Hypopygium 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 46.–
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Colombia. South America. 1975, 182 S., DM 46.–
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 54.–
9. Raths, P., & E. Kulzer: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel. DM 23.–
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Falttafel. DM 16.–
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln. DM 36.–
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 38.–
13. Homberger, D. G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S., DM 48.–
14. Kullander, S. O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Chichlidae). 1980, 152 S., DM 38.–
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleichen zum Waldkauz (*Strix aluco*). 1980, 66 S., DM 17.–
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S., DM 42.–
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Scarabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S., DM 20.–
18. Hutterer, R., & D. C. D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 20.–
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S., DM 60.–
20. Nilson, G., & C. Andrén: The Mountain Vipers of the Middle East – the *Vipera xanthina* complex (Reptilia, Viperidae). 1986, 90 S., DM 23.–
21. Kumerloeve, H.: Bibliographie der Säugetiere und Vögel der Türkei. 1986, 132 S., DM 33.–
22. Klaver, C., & W. Böhm: 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 Trouesart, 1898 – unter Verwendung craniometrischer Methoden. 1987, 96 S., DM 24.–
24. Arratia, G.: Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. 1987, 120 S., DM 30.–
25. Nikolaus, G.: Distribution atlas of Sudan's birds with notes on habitat and status. 1987, 322 S., DM 81.–
26. Löhrli, H.: Etho-ökologische Untersuchungen an verschiedenen Kleiberarten (Sititidae) – eine vergleichende Zusammenstellung. 1988, 208 S., DM 52.–
27. Böhme, W.: Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. 1988, 175 S., DM 44.–
28. Lang, M.: Phylogenetic and biogeographic patterns of Basiliscine Iguanians (Reptilia: Squamata: „Iguanidae“). 1989, 172 S., DM 43.–
29. Hoi-Leitner, M.: Zur Veränderung der Säugetierfauna des Neusiedlersee-Gebietes im Verlauf der letzten drei Jahrzehnte. 1989, 104 S., DM 26.–
30. Bauer, A. M.: Phylogenetic systematics and Biogeography of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). 1990, 220 S., DM 55.–
31. Fiedler, K.: Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). 1991, 210 S., DM 53.–
32. Arratia, G.: Development and variation of the suspensorium of primitive Catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. 1992, 148 S., DM 37.–
33. Kotrba, M.: Das Reproduktionssystem von *Cyrtodiopsis whitei* Curran (Diopsidae, Diptera) unter besonderer Berücksichtigung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane. 1993, 115 S., DM 32.–
34. Blaschke-Berthold, U.: Anatomie und Phylogenie der Bibionomorpha (Insecta, Diptera). 1994, 206 S., DM 52.–
35. Hallermann, J.: Zur Morphologie der Ethmoidalregion der Iguania (Squamata) – eine vergleichend-anatomische Untersuchung. 1994, 133 Seiten, DM 33.–

Übernahme von Disketten-Texten

Wie in „Bonner Zoologische Monographien“ Nr. 25 angekündigt, können für die Herstellung dieser Serie Manuskripte, die auf Diskette gespeichert sind, übernommen werden. Die hier vorliegende Monographie wie auch schon Nr. 28, 30 bis 34 sind nach diesem Verfahren hergestellt worden.

Für den Herausgeber ergaben sich drei Vorteile:

- Es kann sehr viel Zeit eingespart werden, denn von der Ablieferung der Diskette in der Druckerei bis zum Erhalt der Korrekturfahnen vergehen nur zwei Tage.
- Wir können Geld sparen: es hängt auch von der Sorgfalt des Autors ab, wieviel Ersparnis möglich ist. Da unser Drucketat sehr begrenzt ist, müssen wir jede Ersparnis nutzen und werden daher Monographien auf Diskette zukünftig Vorrang geben.
- Geringere Fehlerzahl im Endprodukt.

Diesen Vorteilen steht als gewichtiger Nachteil entgegen, daß der Autor zuzüglich zu anderen Vorbedingungen (IBM-kompatibel, Betriebssystem MS-DOS, 3,5- oder 5,25-Zoll-Diskette „endlos“ geschrieben) auch die Steuerzeichen für die Textgestaltung mitschreiben muß. Dieser Aufwand ist nicht sehr groß (etwa 2–3 % des Textes), aber er muß mit großer Sorgfalt ausgeführt werden.

Wer sich für Einzelheiten interessiert, wende sich bitte an den Schriftleiter der Bonner Zoologischen Monographien.