

3932  
51  
**Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde**

Herausgegeben vom  
**Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart**

Serie A (Biologie), Nr. 307

Stuttgart 1978

**Der Pileus der Squamata**

Von **Ursel Friederich**, Stuttgart

Einleitung

I.	Bedeutung des Wortes Pileus . . . . .	2
II.	Die Grundschemata des Pileus . . . . .	3
III.	Gründe für die Entstehung des Pileus . . . . .	5
IV.	Lagebeziehungen zwischen Schilden und den darunter liegenden Knochen sowie die Embryonal-Entwicklung der Schilde . . . . .	5
V.	Abhandlung der Familien . . . . .	6
	A. Infraordnung GEKKOTA . . . . .	6
	B. Infraordnung IGUANIA . . . . .	11
	C. Infraordnung SCINCOMORPHA . . . . .	16
	D. Infraordnung ANGUINOMORPHA . . . . .	24
	E. Infraordnung AMPHISBAENIA . . . . .	30
	F. Infraordnung SCOLECOPHIDIA . . . . .	33
	G. Infraordnung HENOPHIDIA . . . . .	35
	H. Infraordnung CAENOPHIDIA . . . . .	42
VI.	Vergleich zwischen den Familien . . . . .	52
VII.	Systematik und Pileus . . . . .	60
	1. Bedeutung des Pileus für die Klein-Systematik . . . . .	60
	2. Bedeutung des Pileus für die größeren systematischen Zusammenhänge . . . . .	61
	Zusammenfassung . . . . .	62
	Literaturverzeichnis . . . . .	63

**Einleitung**

Die folgende Arbeit über den Pileus der Squamata gibt einen Überblick über die Ausbildung und Differenzierung des Pileus der einzelnen Familien und vergleicht die Familien miteinander.

Als Pileus bezeichnet man die Gesamtheit der großen Schilde auf dem Oberkopf vieler Echsen (Sauria) und Schlangen (Serpentes), die deutlich durch ihre Größe von der übrigen Körperbeschuppung abweichen. Die Schilde sind symme-

trisch angeordnet, und es lassen sich für die Echsen und Schlangen jeweils die Grundschemata angeben, die innerhalb der einzelnen Familien mehr oder weniger stark abgewandelt sind.

Urtümliche Vertreter der Reptilien, wie die Gekkos und die ebenfalls zum Stamm der Lepidosauria gehörende Brückenechse, *Sphenodon*, besitzen keinen Pileus. Bei ihnen bedecken zahlreiche kleine Schildchen den Kopf.

Der Pileus ist also kein primitives Merkmal der Reptilien, sondern eine Fortentwicklung der ursprünglich kleinen, nebeneinander liegenden Schuppen auf dem Kopf zu großen regelmäßigen Schilden.

Worin ist nun der Grund für die Entstehung des Pileus zu suchen? Der Kopf birgt das Gehirn und die Sinnesorgane, die besonders geschützt werden müssen. Primär übernimmt der Schädel zwar diesen Schutz, doch durch große Schilde wird der Kopf zusätzlich gefestigt. Besonders die wühlenden Reptilien beweisen, daß große Schilde dazu beitragen, den Kopf zu festigen. Bei ihnen reduziert sich nämlich die Anzahl der Schilde ganz beträchtlich, indem zwei oder auch mehr Schilde zu einem großen Schild miteinander verwachsen. Diese Fortentwicklung des Pileus zu immer weniger Schilden erreicht bei den Doppelschleichen, den Amphisbaenen, ihren Höhepunkt: im Extremfall bedeckt ein einziges Schild den ganzen Kopf! Andererseits findet sich bei den Viperidae und einigen Gattungen der Crotalidae eine sekundäre Auflösung des Pileus in kleine Schilde oder Schuppen. Ob diese Aufsplitterung der Schilde im Zusammenhang mit der Schädelkinetik zu sehen ist, wird von verschiedenen Autoren diskutiert. Zweifellos wird die Beweglichkeit der Kiefer und des ganzen Kopfes von der Art der Beschilderung beeinflusst.

Bei den einzelnen Familien der Squamata ist die Ausbildung des Pileus unterschiedlich weit fortgeschritten. Die folgenden Ausführungen sollen die Verhältnisse bei den einzelnen Familien darstellen und – soweit erkennbar – die Entwicklungsrichtungen in der Differenzierung des Pileus. Weiter versuche ich, Zusammenhänge zwischen der Lebensweise der Squamata und der Ausbildung ihres Pileus aufzuzeigen. Verwandtschaftliche und stammesgeschichtliche Aspekte werden beleuchtet und die Bedeutung der Kopfbeschilderung für die Systematik behandelt.

Herrn Professor Dr. MÖHN danke ich für die Betreuung und die Möglichkeit, dieses Thema zu bearbeiten. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. WERMUTH vom Staatlichen Museum für Naturkunde, Zweigstelle Ludwigsburg. Er stellte mir seine Privatbibliothek, sowie die Bibliothek und die herpetologische Sammlung des Staatlichen Museums zur Verfügung und half mir bei der Einarbeitung in dieses Thema.

### I. Bedeutung des Wortes Pileus

Das Wort Pileus kommt aus dem Lateinischen, und wenn man ein Wörterbuch zur Hand nimmt, findet sich folgende Erklärung:

pileus, pilei

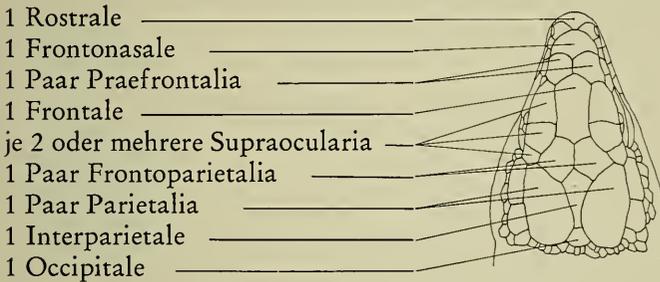
eine runde, an den Schläfen fest anliegende Filzkappe, Filzmütze, der Hälfte eines Eies ähnlich, die die Römer bei der Mahlzeit, bei Schauspielen, an Festen und Freudentagen trugen, und Sklaven, wenn sie verkauft wurden (zum Zeichen, daß der Verkäufer nicht für sie Gewähr leistete) oder wenn sie die Freiheit erhielten (als Zeichen der Freiheit).

(K. E. GEORGES, 1902)

Auf den ersten Blick scheint es verwunderlich, daß dieser Begriff in der Herpetologie verwendet wird. Doch er ist recht treffend gewählt, denn wie eine zweite Haut liegen die großen Schilde auf dem Kopf der Squamata.

## II. Die Grundschemas des Pileus

Bei den Unterordnungen der Squamata, den Echsen (Sauria) und Schlangen (Serpentes), gibt es jeweils mehrere Familien, deren Vertreter einen deutlich ausgebildeten Pileus haben. Da die charakteristischen Pilei der Echsen und Schlangen voneinander abweichen, gibt es für beide eine Beschreibung des Grundzustandes. Bei den Echsen entsprechen die Vertreter der Familie Lacertidae am häufigsten und genauesten dem Grundschema, bei den Schlangen die der Colubridae. Es sind zugleich Formen, die in Aussehen und Lebensweise zumeist nicht spezialisiert sind. Deshalb sollen die Grundschemas mit den Namen dieser Familien belegt werden, also Lacertiden-Pileus, beziehungsweise Colubriden-Pileus. Die Benennung der Schilde erfolgte bisher nicht einheitlich. Ich gebrauche in dieser Arbeit – in Anlehnung an zwei Autoren – die Bezeichnungen, die am häufigsten benützt werden und mir als die sinnvollsten erscheinen. BOULENGER (1890) nennt den Pileus für Eidechsen normal, wenn sie folgende Schilde haben:



Dazu kommen noch die Nasalia in unterschiedlicher Zahl und Anordnung, — meist stoßen 2 auf der Schnauzenoberseite aneinander und werden dann Supranasalia genannt. Seitlich am Kopf können noch folgende variable Schilde liegen:

- 1 bis mehrere Nasalia
- 1 bis 2 Lorealia
- 1 bis mehrere Praeocularia
- mehrere Supralabialia
- mehrere Subocularia
- mehrere Supraciliaria
- 1 bis mehrere Postocularia.

Die Temporalregion ist beschildert oder beschuppt, als große Schilde können zwischen den Schuppen das Tympanum, das Massetericum und die Supratemporalia liegen.

Selten lassen sich hinter diesen Schilden noch Nackenschilde, Nuchalia, definieren. Höchstens vier dieser Schilde, in zwei Paaren angeordnet, finden sich bei den Sauria. Die Gattung *Mabuza* der Scincidae zeigt zum Beispiel diese kurzen, aber breiten Schilde.

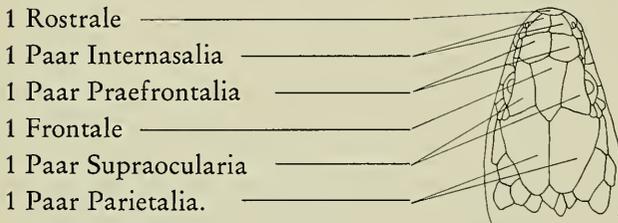
Die Kopfschilde nehmen folgende Lage zueinander ein: das Rostrale befindet sich in der Reihe der Labialia als unpaares Schild auf der Schnauzenspitze. Es ist

fast immer größer als die Lippenschilde und häufig auch auf der Kopfoberseite zu sehen. Dahinter nimmt das Frontonasale die ganze Schnauzenbreite ein. Häufig sind diese beiden Schilde durch die Supranasalia, die ihrerseits eine kurze Naht miteinander bilden, voneinander getrennt. Dann bedecken die beiden Praefrontalia, die in der Mitte eine gemeinsame Naht haben, die Breite des Kopfes. Von nun ab liegen in der Regel drei Schilde nebeneinander. Die Supraocularia – häufig befinden sich vier Schilde hintereinander auf jeder Seite, wobei die beiden mittleren die größten sind – begrenzen rechts und links das meist langgestreckte Frontale und teilweise die hinter dem Frontale liegenden Frontoparietalia. Den Hinterkopf bedecken die beiden Parietalia, die meistens die mächtigsten Pileusschilde ausmachen. Zwischen ihnen sind das Interparietale und das Occipitale eingeschoben. Parietale, Occipitale und Parietale stellen die hintere Begrenzungsnaht des Pileus dar.

Größe und Form aller Schilde sind recht variabel, so daß sich dadurch die Lage zueinander ändert. Dabei sind die Augen mit den darüberliegenden Supraocularia eine gute Orientierungshilfe. Auch das Frontale ist in den allermeisten Fällen eindeutig zu bestimmen, so daß die übrigen Schilde danach zu erkennen sind.

Ähnlich arbeitet man sich bei den vielfältigen Abänderungen bei der Ausbildung der Schilde voran, wenn über ihre Zuordnung Unklarheit besteht. Denn alle Schilde können irgendwelche Veränderungen erfahren haben. Sie können fehlen, unpaare können längs- oder quergeteilt erscheinen, und ebenso paarige miteinander verschmelzen.

J. A. PETERS (1964) gibt das entsprechende Schema für Schlangen:



Dazu kommen noch die variablen Schilde seitlich am Kopf:

die Reihe der Supralabialia

1 bis mehrere Nasalia

0 bis 2 Lorealia

0 bis mehrere Praeocularia

0 bis mehrere Postocularia

1 bis 2 Temporalia.

Bei den Schlangen sind aufgrund der geringeren Anzahl der Schilde deren Lagebeziehungen einfacher und übersichtlicher. Das Rostrale, das Schnauzenschild, ist auch bei den Schlangen meist von oben zu sehen. Die weiteren Schnauzen- und Oberkopfschilde, Internasalia und Praefrontalia, sind paarig angeordnet, so daß ihre Nähte ein Kreuz bilden. Das Frontale liegt zwischen je einem einzelnen Supraoculare. Dahinter schließen die beiden großen Parietalia, die eine gemeinsame Mittelnaht haben, den Pileus ab.

Auch bei den Schlangen können Schilde fehlen, miteinander verwachsen oder in kleinere Schilde aufgeteilt sein.

### III. Gründe für die Entstehung des Pileus

Betrachtet man die Gattungen der Echsen und Schlangen, so fällt schnell auf, daß viel mehr Arten einen mehr oder weniger deutlich ausgebildeten Pileus besitzen als keinen. Dann taucht bald die Frage auf, warum viele Reptilien im Laufe der Stammesgeschichte einen Pileus ausgebildet haben, oder doch zumindest Anfänge erkennen lassen. Zunächst sei allgemein bemerkt, daß eine größere ununterbrochene Fläche besser gegen Verletzungen, Stoß oder Druck geschützt ist, als wenn diese aus vielen einzelnen Elementen zusammengesetzt ist, da jede Nahtstelle einen Ansatzpunkt für Verletzungen darstellt.

Nicht ohne Grund waren die mittelalterlichen Schilde aus einem Guß! An den Vorderbeinen vieler Echsen und Landschildkröten findet man große Schuppen, und die Schildkröten überlebten ja Jahrmillionen nicht zuletzt dank ihres Panzers!

Der Kopf ist durch seine Lage als vorderster Körperteil von Verletzungen besonders bedroht. Er birgt die Sinnesorgane und das Gehirn, die geschützt sein müssen, und ist durch harte oder sich wehrende Beutetiere gefährdet. Daher ist es verständlich, daß der Kopf diesen Funktionen und Gefahren besonders angepaßt ist.

In der Hauptsache erfüllt natürlich der Schädel diese Aufgabe, indem das Schädeldach Gehirn und Sinnesorgane nach außen und vorn abschirmt, aber auch insbesondere bei Schlangen, indem das Munddach flächenhaft ausgebildet ist und das Gehirn gegen die Mundhöhle abschirmt.

Ursprünglich ist der Kopf wie der übrige Körper von unzähligen kleinen Schuppen bedeckt (SOKOLOWSKY, 1899). Bei den meisten Reptilien ohne Pileus sind wenigstens Labialia und das Rostrale von den übrigen Schuppen zu unterscheiden (zum Beispiel *Gekko*).

Wenn auch die Labialia nicht zum Pileus gehören, zeigen sie uns die bei den Squamata häufigste Form der Schildreduzierung und -vergrößerung. Sehr viele Echsen ernähren sich von hartschaligen Insekten, so daß eine Verstärkung und Verfestigung der Lippen ohne weiteres einleuchtet.

Auffällig sind als Ausbildungszentren für einen Pileus die beiden empfindlichen Stellen Auge und Pinealforamen. Bereits einige Fische (zum Beispiel die Bastardmakrele *Trachurus* oder viele Knurrhähne der Gattung *Trigla*) schützen das Seitenliniensystem, ein Sinnessystem, durch knöcherne Schildschuppen. So verwundert es nicht, daß gerade Reptilien, die mit ihren Hornschuppen leicht die Möglichkeit haben, Nerven und Sinnesorgane durch Schilde zu schützen, dies auch verwirklichen. Bei den Säugetieren findet sich ebenfalls dieses Bestreben. So sind Gehirn und Rückenmark von knorpeligen und knöchernen Substanzen umschlossen.

### IV. Lagebeziehungen zwischen Schilden und den darunter liegenden Knochen sowie die Embryonal-Entwicklung der Schilde

Nähere Untersuchungen über die Lagebeziehungen von Schilden zu den darunter liegenden Knochen auch im Zusammenhang mit der Kinetik scheiterten leider. Ich hatte versucht, mit Hilfe von Röntgenaufnahmen die Knochennähte zu erkennen, um an ein und demselben Exemplar die Lage von Schilden und Kno-

chen exakt aufzuzeichnen. Die Aufnahmen ließen jedoch infolge der Schichtdicke des Materials keinerlei Einzelheiten erkennen. Da erst die Präparation von Tieren des ganzen Systems diese Frage geklärt hätte, ließen sich diese Arbeiten in dem hier gesteckten Rahmen nicht ausführen.

Über die Embryonalentwicklung der Kopfschilde ist nur sehr wenig bekannt. Ich fand keine Arbeit, die klarstellen konnte, ob die großen Schilde jeweils aus einer Schuppenanlage hervorgehen, oder ob Verschmelzungen der Schuppenanlagen oder der fertigen Schuppen auftreten. MADERSON (1965) beschreibt zwar die Schuppenentwicklung von Echsen- und Schlangenembryonen, geht aber auf das Problem der Kopfschilde nicht ein.

Es ist denkbar, daß die großen Schilde durch Verschmelzen kleinerer Schilde entstehen, da dies zumindest in einem Fall während der postembryonalen Entwicklung zum adulten Tier auftritt, nämlich bei *Cordylosaurus subtessellatus*.

Die Embryonalentwicklung insbesondere der Kopfschilde bedarf noch eingehender Untersuchungen, damit Klarheit über diese Fragen gewonnen werden kann.

## V. Abhandlung der Familien

Die Grundlage für die Abhandlung der Familien bildet der „Catalogue of the Lizards and Snakes in the British Museum“ (BOULENGER, 1885–1896).

### S A U R I A

#### A. Infraordnung GEKKOTA

##### 1. Gekkonidae

##### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Gekkos gehören zu den Reptilien, die in sehr vielen Merkmalen urtümlich sind. Dazu gehört auch die Kopfbeschuppung, denn bis auf die Lippenschilde kann man kaum noch größere Schuppen finden. Selbst die Labialia sind zum Teil winzig (zum Beispiel *Rhynchoedura*). Oft finden sich auf der Schnauze noch einige größere Körperschuppen, besonders um die Nasenlöcher (Abb. 1, *Lepidodactylus lugubris*)\*. Im Extremfall (bei *Aeluroscalabotes*) liegen zwischen den Nasenlöchern zwei kleine Schilde, dahinter nochmals drei. Selten ist die ganze Schnauze bis zu den Augen und um die Augenhöhlen mit größeren Schuppen bedeckt, wie zum Beispiel bei *Chondrodactylus* (Abb. 2, *Ch. angulifer*). Hier findet sich sogar deutlich eine Schuppenreihe um die Augenhöhlen, die von etwas kleineren Schuppen bedeckt sind. Bei manchen Gekkos, zum Beispiel bei Vertretern der Gattungen *Gekkolepis* und *Teratoscincus* (BEDRIAGA, 1907), bedecken zwar recht große, geschindelte Schuppen den ganzen Körper, aber der Kopf ist trotzdem auffallend klein beschuppt. Allen Gekkos fehlt das Parietalorgan.

\* Die Abbildungen sind, sofern nichts anderes angegeben ist, Aufnahmen und Zeichnungen von Alkohol-Präparaten aus der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde, Zweigstelle Ludwigsburg.

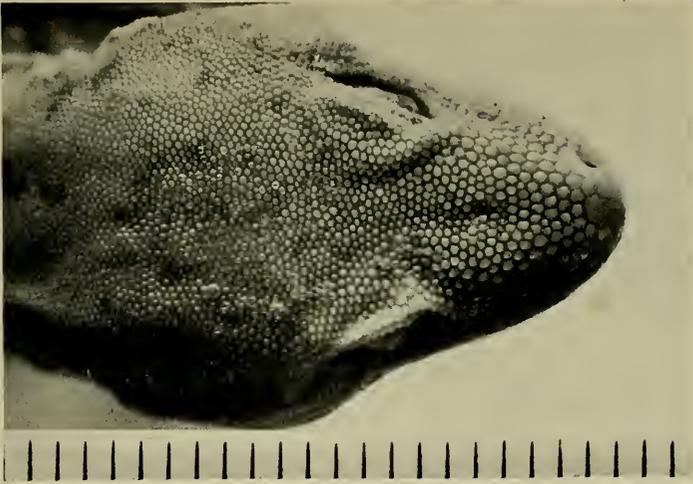


Abb. 1, *Lepidodactylus lugubris*, DUMÉRIL & BIBRON

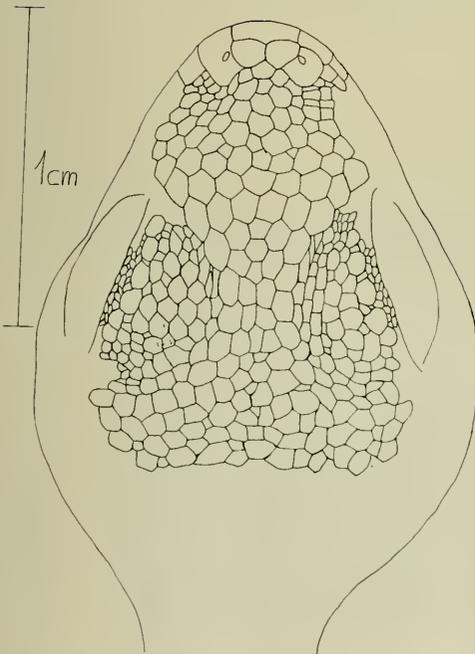


Abb. 2  
*Chondrodactylus angulifer* PETERS, Original

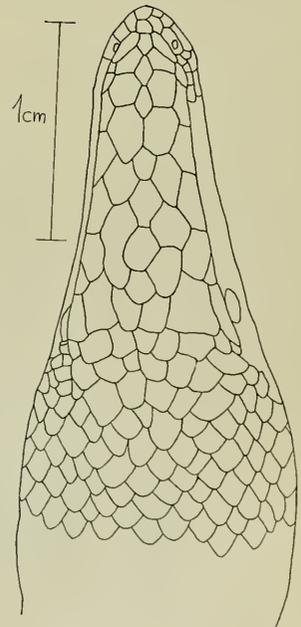


Abb. 3  
*Lialis burtonis* GRAY, Original

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Hier findet man ganz auffällig, wie die Gekkos als Insektenfresser ihre Lippen gut schützen und verstärken mit oft recht großen Labialia. Bemerkenswert ist ferner, daß einige wüstenbewohnende Gekkos aufgestülpte Nasenlöcher – in Anpassung an das Leben im Sande – besitzen. Dazu gehören der *Palmatogekko rangei*, *Ptyodactylus*-Arten und vor allem der von DE WITTE (1973) beschriebene *Rhinogekko misonnei*, dessen Nasenlöcher auf je einem gut einen Millimeter hohen zylindrischen Anhang sitzen. Man kann sich gut vorstellen, daß diese Tiere sich in den Sand eingraben und trotzdem ohne Schwierigkeiten atmen können.

## 2. Pygopodidae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Flossenfüßer sind zwar mit den Gekkos recht nahe verwandt (aufgrund des Schädelbaues, der Augen und der Kloakalsäckchen) und haben ebenfalls kein Parietalforamen. Sie haben aber im Körperbau und der Lebensweise einen ganz anderen Weg eingeschlagen. Ihr Körper ist schlangenförmig langgestreckt, ihre Extremitäten sind vorn völlig verlorengegangen und hinten stark reduziert, worauf der deutsche Name Bezug nimmt.

Der Pileus ist bei fast allen Gattungen, außer bei *Lialis*, deutlich ausgebildet. Allerdings variiert er bei den einzelnen Gattungen mehr oder weniger stark und läßt sich nur zum Teil mit dem allgemeinen Schema vergleichen (WAITE, 1929). Deshalb sollen kurze Beschreibungen und Abbildungen folgen:

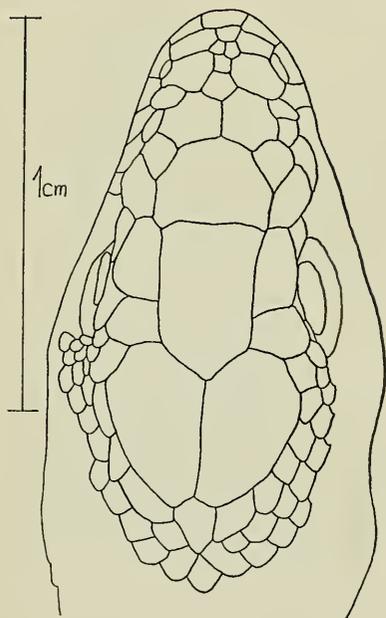


Abb. 4

*Pygopus lepidopodus* (LACEPÈDE), Original

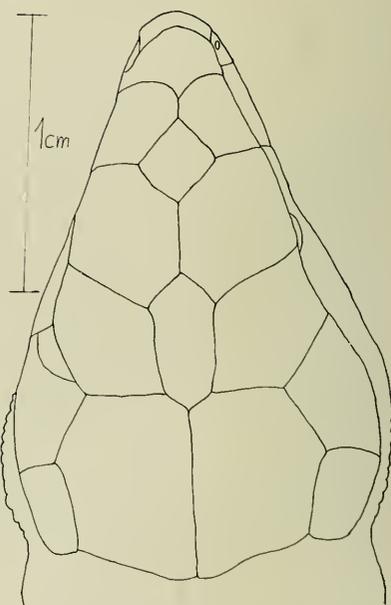


Abb. 6

*Lepidophyma flavimaculatum* DUMÉRIL, Original

Die Gattung *Lialis* (Abb. 3, *L. burtonis*) zeigt die einfachsten Verhältnisse. Von der Schnauze bis zu den Augen bedecken viele kleinere Schilde den Oberkopf. Dabei habe ich selbst bei Exemplaren einer Art (*Lialis burtonis*) starke Unterschiede in der Anordnung festgestellt. Direkt am oberen Augenrand liegen zwei bis drei ganz kleine Supraocularia und weiter nach innen das größte Kopfschild, das wohl noch zu den Supraocularia zu rechnen ist. Hinterkopf und Schläfen sind in die normale Körperbeschuppung einbezogen; die Lorealgegend ist von vielen kleinen bis winzigen Schuppen bedeckt.

Die Gattung *Pygopus* (Abb. 4, *P. lepidopodus*) hat einen Pileus bestehend aus Rostrale, je drei Nasalia, ein oder zwei Paar Frontonasalia (beim Grundschema unpaar), einem großen Praefrontale (beim Grundschema paarig), einem fünfeckigen Frontale, einem Paar großer Parietalia, manchmal an deren Außenseite einem schmalen länglichen Schild, und zwei Supraocularia. Ferner liegen seitlich am Kopf mehrere bis ziemlich viele Schildchen. Die Gattungen *Cryptodelma*, *Delma* und *Pletholax* haben ungefähr den gleichen Pileus.

Nur die beiden Gattungen *Ophidiocephalus* und *Aprasia* mit je einer Art weichen ziemlich von den anderen ab. *Ophidiocephalus* besitzt sehr große Labialia, die direkt an die Oberkopfschilde angrenzen, nämlich paarige Frontonasalia und Praefrontalia, das Frontale, die Parietalia und Supraocularia. *Aprasia* (Abb. 5., *A. pulchella*) weist noch weniger Schilde auf, nämlich beiderseits ein sehr großes Nasale, die in der Mitte aneinanderstoßen, Praefrontalia, Frontale und Supraocularare. Beiden Gattungen gemeinsam ist der verlängerte Oberkiefer mit sehr großem Rostrale und das Fehlen einer Ohröffnung. Beides deutet darauf hin, daß diese Tiere graben, was bei *Aprasia* sicher ist. Für *Ophidiocephalus* sind wir auf Vermutungen angewiesen, da bisher nur ein Exemplar gefunden wurde.



Abb. 5, *Aprasia pulchella* GRAY

### Zusammenfassung

Obwohl die Pygopodidae keine gattungs- und artenreiche Familie sind, zeigen sie ein breites Spektrum in der Ausbildung ihres Pileus. Vom Auftreten kleiner unregelmäßiger Schildchen über einen deutlich ausgebildeten Pileus, der recht variabel ist, bis zu beträchtlichen Reduzierungen der Schildzahl reicht die Variation.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Schon hier bei den Flossenfüßern tritt ein Zusammenhang bei der Ausbildung des Pileus und der Lebensweise der Tiere auf, den man noch häufig beobachten kann: Grabende oder wühlende Formen haben immer die Tendenz, mit wenigen großen Schilden ihren Kopf zu schützen.

Alle oberirdisch lebenden Flossenfüßer weisen keinen Pileus oder einen recht deutlich ausgebildeten Pileus auf. Bei den grabenden *Ophidiocephalus*- und *Aprasia*-Arten ist der Pileus bereits mehr oder weniger reduziert.

### 3. Xantusiidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Nachtechsen haben einen Pileus ausgebildet, der aber kein Occipitale und einige andere Besonderheiten aufweist. So fehlen der Gattung *Lepidophyma* (Abb. 6, *L. flavimaculatum*) die Supraocularia. Das Frontale ist jedoch längs geteilt und reicht bis zum Augenrand; es übernimmt dadurch die Funktion der Supraocularia. Vor diesem Frontale liegt zwischen den Praefrontalia ein kleineres unpaares Schild. Vielleicht könnte man dieses Schild als kleines drittes, nach vorn gelagertes Frontale ansehen, das von den beiden sehr großen Frontalia verdrängt wurde, die hier die Funktion der Supraocularia übernommen haben. Die Parietalia sind sehr groß.

Ein Foramen parietale fehlt allen Nachtechsen. Hautverknöcherungen sind nur auf dem Kopf vorhanden. Bei der Gattung *Xantusia* sind die Supraocularia klein, statt dessen wirken das Frontale und die Frontoparietalia sehr breit. Das Interparietale erscheint ebenso groß wie die zwei bis drei Paar Parietalia.

Die monotypische Gattung *Cricosaura* (Abb. 7, *C. typica*) zeigt wiederum eine andere Schildanordnung. Das Internasale ist paarig, die beiden sehr großen Schilde Frontale und Interparietale bilden eine breite Naht und drängen die Frontoparietalia weit auseinander. Je ein großes Temporale grenzt an das Interparietale, Frontoparietale und ein Parietale. Je vier Supraocularia sind vorhanden, die größten innerhalb der Familie.

### Zusammenfassung

Wenn auch die Kopfbeschilderung der Nachtechsen auf den ersten Blick sehr unterschiedlich aussieht, läßt sich doch Gemeinsames feststellen. Es ist die Besonderheit, ein oder zwei Schilde auf Kosten benachbarter Schilde zu vergrößern. So sind bei *Xantusia* das Frontale und die Frontoparietalia auf Kosten der Supraocularia groß ausgebildet. Bei *Cricosaura* sind es entsprechend Frontale und Interparietale zu ungunsten der Frontoparietalia. *Lepidophyma* schließlich hat sehr große Parietalia im Verhältnis zu den Frontoparietalia und ein großes, längs geteiltes Frontale, das die Supraocularia sogar völlig verdrängt hat.

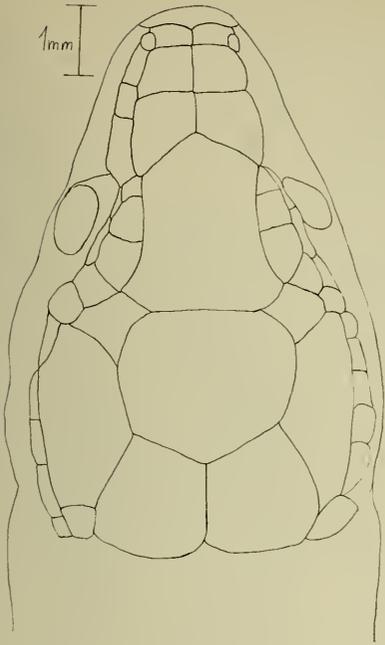


Abb. 7  
*Cricosaura typica* GUNDLACH & PETERS  
Original

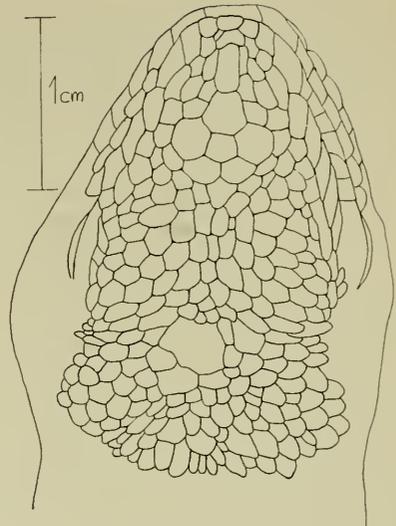


Abb. 8  
*Agama planiceps mwanzae* LOVERIDGE  
Original

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Die Nachtechsen haben verschiedene Lebensräume besiedelt, von Kalkfelsen über Yuccapflanzen bis zum tropischen Regenwald. Es sind nächtlich aktive Tiere, die sich von Insekten ernähren. Aber ein Zusammenhang zwischen ihrer Lebensweise und der Ausbildung des so unterschiedlich veränderten Pileus läßt sich nicht erkennen.

## B. Infraordnung IGUANIA

### 4. Agamidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Im allgemeinen besitzen die Agamen kleine glatte, gekielte oder tuberkelige Schuppen oder Schildchen auf dem Kopf, die nie verknöchert sind. Die Gattungen *Sitana*, *Lyriocephalus*, *Gonocephalus* und *Chelosania* gehören zum Beispiel dazu.

Bei vielen Gattungen treten an verschiedenen Stellen etwas größere Schuppen auf, so ist etwa bei den Gattungen *Agama* (Abb. 8, *A. planiceps mwanzae*) und *Calotes* (Abb. 9, *C. versicolor*) das Schild um das Pinealforamen vergrößert. Andere haben auf Stirn und Hinterkopf größere Schuppen, wie *Rhrynocephalus*. Häufig sind Supraocularia zu erkennen, besonders bei *Calotes*, deren übrige Kopfschuppen sehr klein sind, ferner bei *Aphaniotis*, *Lophocalotes* und einigen *Amphibolurus*-Arten. Andere Arten der Gattung *Amphibolurus* zeigen jedoch eine gegenteilige Merkmals-Ausbildung: Die Schuppen über den Augen sind die klein-

sten. Dies findet sich noch bei den Gattungen *Uromastyx* und *Leiolepis* (Abb. 10, *L. belliana reevesii*).

Bei den wüstenbewohnenden *Uromastyx*-Arten liegen die Nasenlöcher – wie bei den Gekkos – wie winzige Schnorcheln erhöht.

Auch zwischen den Augen und auf der Schnauze treten bei den Gattungen *Aporoscelis* und *Physignathus* größere Schuppen auf.

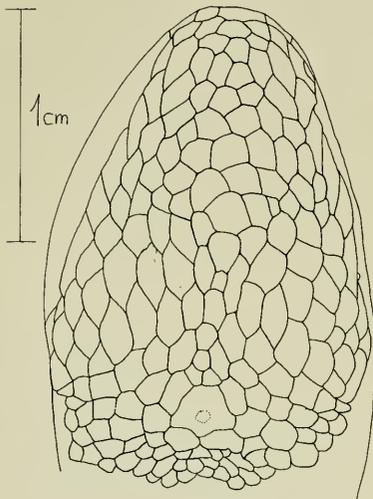


Abb. 9  
*Calotes versicolor* (DAUDIN) Original

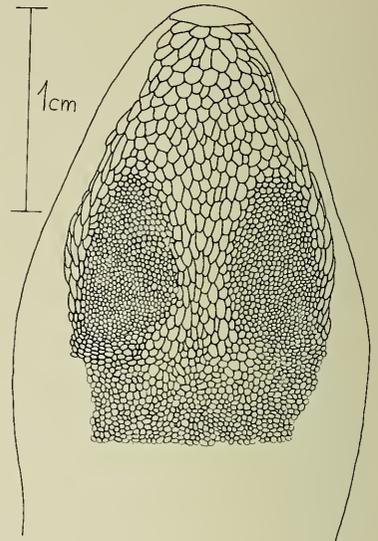


Abb. 10  
*Leiolepis belliana reevesii* (GRAY) Original

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Im System der Reptilien gelten die Agamen unter den Sauria als recht wenig differenziert. Sie sind zwar nicht mehr als urtümlich zu bezeichnen, besitzen aber viele einfache Merkmale, die auf keine hohe Entwicklungsstufe schließen lassen. Sie zeigen größtenteils eine gleichmäßige Beschuppung, keine Ansätze einer Reduzierung von Gliedmaßen und einen wenig spezialisierten Schädel und Körperbau. In der Ausbildung des Pileus stimmen sie gut mit ihrer Stellung im System überein, zumal ihre Lebensweise als oberirdisch lebende Echsen – im Gegensatz zu den Pygopodidae – keine besondere Festigkeit des Kopfes nötig werden läßt.

### 5. Iguanidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Leguane entsprechen in Aussehen und Lebensweise den Agamen. Auch die Kopfschuppen und Schilde gleichen sich bei vielen Gattungen. Aber obwohl die Leguane aufgrund ihres pleurodonten Gebisses für urtümlicher als die Agamen gelten müssen, zeigen sie in der Ausbildung des Pileus eine weit stärkere Differenzierung.

Nur kleine Schuppen ohne vergrößertes Interparietale\* finden sich zum Beispiel bei den Gattungen *Chamaeleolis*, *Corytophanes*, *Basiliscus*, *Ctenosaura* und *Cachryx*.

Weitaus häufiger als bei den Agamen ist das Interparietale vergrößert: wenig bei *Liosaurus*, *Hoplocercus*, *Conolophus* und *Cyclura*, aber deutlich größer bei *Urostrophus*, *Hoplurus* (= *Oplurus*), *Iguana* und anderen Gattungen. Bei *Uta*, *Tropidurus*, *Uraniscodon* (= *Plica*), *Strobilurus* und weiteren Formen findet sich ein großes Interparietale. Die Gattung *Uta* bildet bereits einen Pileus aus (Näheres siehe weiter im Text). Supraocularia sind verhältnismäßig selten anzutreffen. Zwischen kleinen Schuppen zeigen einige *Anolis*-Arten (Abb. 11, *A. concolor*) derartige Überaugenschilde, und sie finden sich außerdem unter anderem bei den Gattungen *Strobilurus*, *Urocentron*, *Tropidurus* und *Stenocercus*, die auch ein großes Interparietale erkennen lassen. Oft liegen zwischen den Augen, begrenzt durch die Supraocularia, zwei oder auch drei Reihen von Schildchen, die sich meist bis zur Schnauze verfolgen lassen. Diese Schilde bilden offenbar den Übergang zu den Schilden der höher entwickelten Echsen, den Praefrontalia, Frontale und Parietalia, sie werden in ihrer Gesamtheit als supraorbitale Bögen bezeichnet. Diese Verhältnisse begegnen uns bei einigen *Anolis*- (BARBOUR & RAMSDEN, 1919; COCHRAN, 1941) und *Crotaphytus*-Arten, den Gattungen *Urostrophus* und

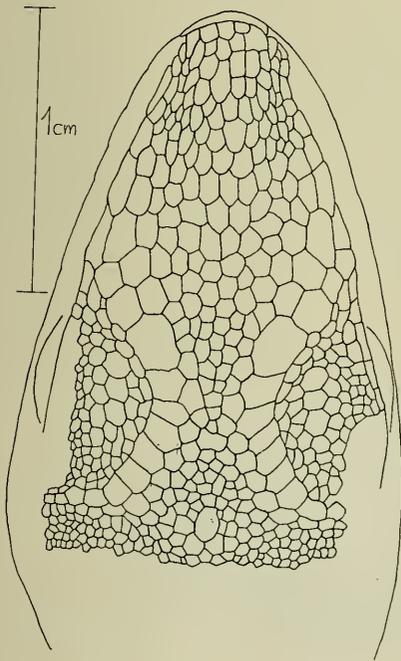


Abb. 11  
*Anolis concolor* COPE Original

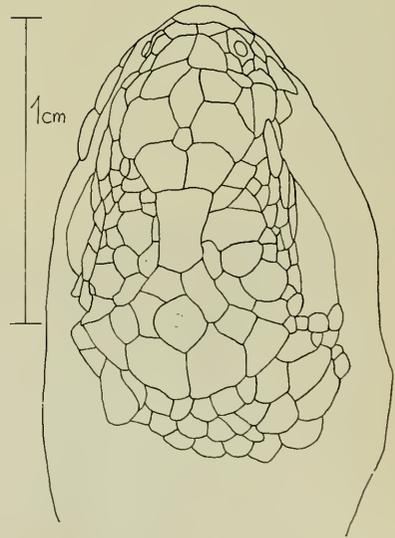


Abb. 13  
*Liolaemus chilensis* (LESSON) Original

\* BOULENGER (1890) bezeichnet dieses Schild bei den Leguanen als Occipitale. Da es aber beim Echsen-Pileus der Lage nach dem Interparietale entspricht, ist diese Bezeichnung konsequenterweise zu wählen, auch wenn noch keine Parietalia vorhanden sind. Zudem haben die Vertreter der Gattung *Liolaemus* ein echtes Occipitale, so daß eine Verwechslung möglich ist.

*Xiphicercus. Crotaphytus collaris collaris* zeigt eine besondere Ausbildung der supraorbitalen Bögen, die sich noch bei anderen Gattungen findet: zwei bis vier Schilde zwischen den Augen sind miteinander verschmolzen und bilden so ein unpaares Frontale, das in diesem Falle quer geteilt ist.

Auch auf der Schnauze treten bei einigen Gattungen größere Schilde auf. Stark höckerig, unregelmäßig angeordnet und deswegen wie große Tuberkelschuppen aussehend, weist sie die Meerechse, *Amblyrhynchus cristatus*, auf.

*Laemanctus* zeigt meist große regelmäßige Schnauzenschilde (Abb. 12, *L. serratus*). Der übrige Kopf ist von kleinen Schuppen bedeckt, die bei den anderen Arten auf dem ganzen Kopf liegen.

Die höchste Entwicklung des Pileus bei den Leguanen zeigen die Gattungen *Sceloporus* (SMITH, 1939), *Liolaemus* (Abb. 13, *L. chilensis*) und *Uta* (mit Untergattungen *Urosaurus* und *Petrosaurus*). Am auffälligsten sind das große Frontale, das bei einzelnen Arten noch aus kleinen Schilden bestehen kann, und das große bis sehr große Interparietale bei *Uta*. Ferner finden sich mehrere Praefrontalia, paarige Frontoparietalia und zwei bis mehrere Parietalia. Meist sind ein bis mehrere Occipitalia deutlich von der Halsbeschuppung zu unterscheiden. Insgesamt zeigen gerade diese Arten mit gut ausgebildeten Pilei so große Unterschiede selbst innerhalb einer Art, daß sich ein grundsätzliches Schema nicht definieren läßt.

### Zusammenfassung

Die Leguane sind das anschaulichste Beispiel innerhalb der Echsen für eine Evolution des Pileus. Jede Entwicklungsstufe läßt sich deutlich an ihnen erkennen. Zwar liegen auf der Schnauze und auch auf dem Hinterkopf noch mehr Schilde, als sie der charakteristische Echsen-Pileus zeigt, aber die Tendenz weist eindeutig auf eine Verminderung in der Anzahl der Schilde hin, das heißt auf Verschmelzen von zwei bis mehreren kleinen Schilden zu einem großen.

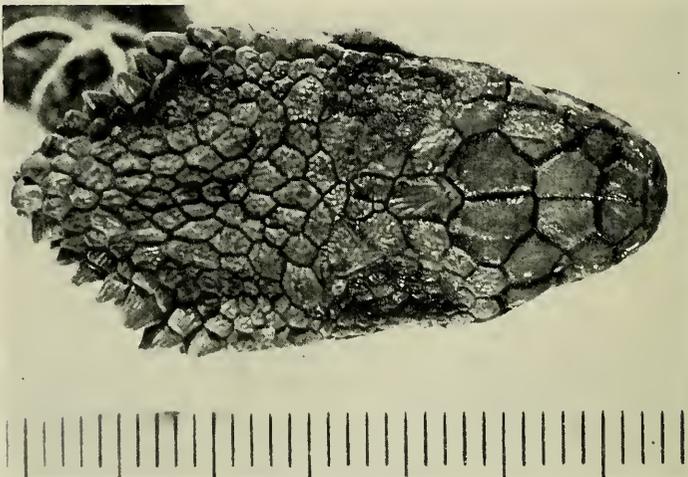


Abb. 12, *Laemanctus serratus* COPE

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Es fällt schwer, einen Zusammenhang zwischen der Lebensweise der Leguane und ihrer Kopfbeschilderung zu sehen, da alle Arten oberirdisch leben, wenn auch die einen sich vorwiegend auf dem Boden aufhalten und die anderen vorwiegend Büsche und Bäume bewohnen. Irgendwelche Zusammenhänge zwischen dem Ausbildungsgrad des Pileus und der Lebensweise lassen sich nicht erkennen. So bevorzugen die Vertreter der Gattungen *Uta* und *Sceloporus* offenes Gelände, während die Tiere der Untergattung *Urosaurus* Büsche und Bäume bewohnen. Trotzdem zeigen alle diese Tiere einen deutlich entwickelten Pileus.

### 6. Chamaeleonidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Alle Vertreter der drei Gattungen *Chamaeleo* (Abb. 14, *Ch. chamaeleon*), *Brookesia* und *Rhampholeon* besitzen keinen Pileus. Der Kopf ist mit Tuberkel- oder Körnerschuppen unterschiedlicher Größe bedeckt. Nur die Labialia liegen, wenn auch als kleine Schilde, in einer Reihe.

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Die Chamaeleons haben keinen Pileus ausgebildet. Als hochspezialisierte Baumbewohner brauchen sie wohl keinen besonderen Schutz ihres Kopfes. Ähnlich wie bei den Gekkos sind die Lippen durch Schildchen etwas geschützt; Chamaeleons sind ja ebenfalls Insektenfresser.

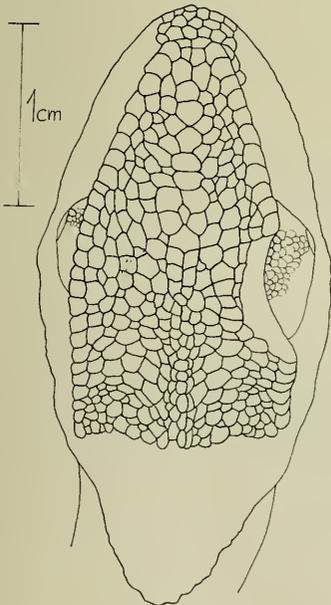


Abb. 14

Chamaeleo chamaeleon (LINNAEUS) Original

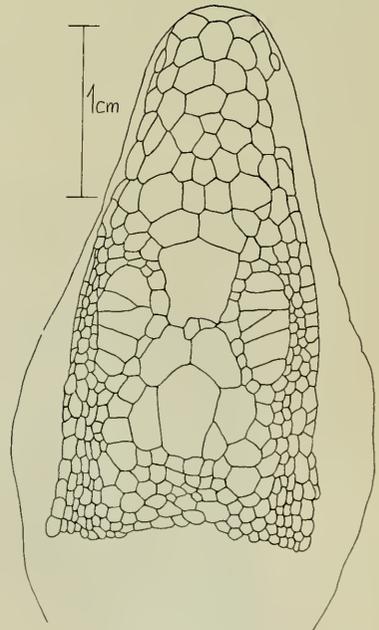


Abb. 15

Callopiastes maculatus GRAVENHORST Original

## C. Infraordnung SCINCOMORPHA

### 7. Teiidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Gemeinsam ist allen Teiiden, daß sie einen mehr oder weniger gut ausgebildeten Pileus besitzen. Die Schilde sind immer – im Gegensatz zu den altweltlichen Lacertidae – ohne kraniale Verknöcherung. Das Foramen parietale fehlt. Die größte Variabilität kommt bei den Hinterkopfschilden und auch bei den Schnauzenschilden vor. So haben viele Arten einen normalen Pileus, allerdings (zum Beispiel *Alopoglossus* und *Arthrosaura*) ohne Occipitalia, mit zwei bis mehreren Occipitalia, wie zum Beispiel *Pantodactylus*, *Prionodactylus* und *Centropyx*, oder mit vier Parietalia, wie es einige *Cnemidophorus*-Arten und *Anadia* zeigen. Vertreter anderer Gattungen, wie zum Beispiel *Tupinambis*, *Teius* und *Neusticurus* haben auf dem Hinterkopf viele kleine unregelmäßige Schildchen. Auch ein sehr unvollständiger Pileus tritt auf. So hat die Gattung *Callopiastes* (Abb. 15, *C. maculatus*) außer vielen Schildchen auf Schnauze und Hinterhaupt nur das Frontale, die Frontoparietalia und das Interparietale ausgebildet. Bei manchen Arten sind selbst diese Schilde noch zahlreich und klein. Auch unter der Gattung *Ameiva* (Abb. 16, *A. edracantha*) gibt es Arten, die nur viele kleine Schilde aufweisen. Andererseits zeigen einige Teiiden aber auch schon die Tendenz, die Anzahl der Schilde zu reduzieren. So sind zum Beispiel bei *Oreosaurus*, *Pholidobolus* und *Proctoporus* das Internasale und die Praefrontalia zu einem Schild verschmolzen. *Gymnophthalmus* fehlen dagegen die Frontoparietalia. Eine besondere Gruppe bilden die wühlenden Teiiden. Sie umfaßt vier Gattungen, die sich alle durch ihre langgestreckte Gestalt, ihre zum Teil sehr stark reduzierten Extremitäten, die fehlenden Ohröffnungen und die verminderte Anzahl der Schilde ihres Pileus auszeichnen. Die geringste Abweichung tritt bei den *Scolecosaurus*-Arten (VANZOLINI, 1961) auf, ihnen fehlen nämlich nur die Frontoparietalia. Dann folgen die *Heterodactylus*-Arten, denen auch noch die Praefrontalia fehlen. Hinter den

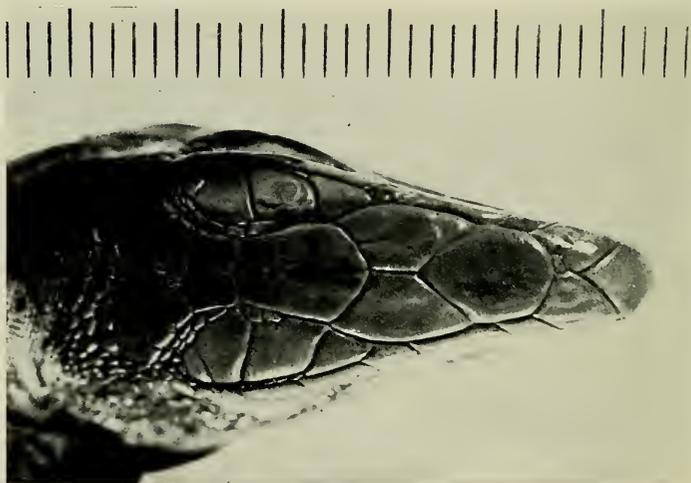


Abb. 16, *Ameiva edracantha* BOCOURT

Parietalia liegen jedoch zwei Paar große Occipitalia. Auch die *Bachia*-Arten (VANZOLINI, 1961) haben nur ein Internasalschild und keine Frontoparietalia ausgebildet; bei vielen Arten ist zudem das Interparietale nicht mehr vorhanden. Die stärkste Reduzierung zeigt *Ophiognomon* (Abb. 17, *O. abendrothii*), (VANZOLINI, 1961). Anstelle der üblicherweise neun Oberkopfschilde finden sich hier nur drei große Schilde, nämlich das Frontale und die Parietalia. Über den Augen liegen je zwei Supraocularia, die Nasalia bilden eine Mediannaht.

### Zusammenfassung

Die Ausbildung des Pileus bei den Teiiden umspannt einen weiten Bogen. Das eine Extrem stellt die Gattung *Callopistes* vor, die nur Frontale, Frontoparietalia und Interparietale als definierte Pileusschilde zeigt. Das andere Extrem ist durch die Gattung *Ophiognomon* mit wenigen großen Schilden vertreten.

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

So wenig die meisten Teiiden in Aussehen und Lebensweise von den bei Echsen üblichen Verhältnissen abweichen, zeigen doch die dem unterirdischen Leben angepaßten Vertreter dieser Familie wiederum deutlich, daß neben den anderen Umbildungen eine Reduzierung der Anzahl ihrer Pileusschilde eine wichtige Rolle spielt.

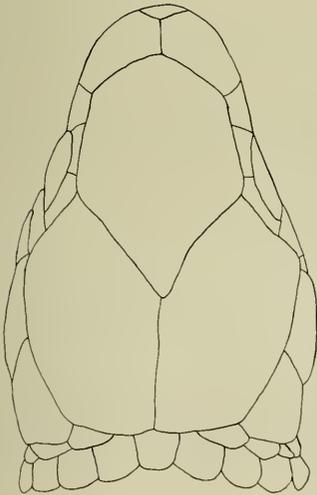


Abb. 17  
*Ophiognomon abendrothii* (PETERS) nach  
VANZOLINI

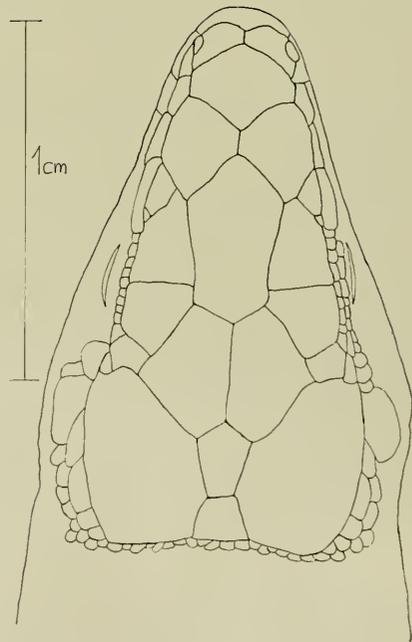


Abb. 18  
*Lacerta muralis* (LAURENTI) Original

## 8. Lacertidae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Wie eingangs dargelegt, bildet der bei Lacertiden üblicherweise ausgebildete Pileus die Grundlage für die hier angestellten vergleichenden Betrachtungen (Abb. 18, *Lacerta muralis*). Von dieser Grundform gibt es innerhalb der Eidechsen-Familie nur sehr wenige Abweichungen. Die häufigste ist das Fehlen des Occipitale, die den Gattungen *Acanthodactylus*, *Aporosaura*, *Eremias* (bei den meisten Arten) und *Cabrita* (nur einer Art) eigen ist. Die Gattung *Holaspis* (Abb. 19, *H. guentheri*) hat keine Frontoparietalia ausgebildet. Es können zwischen den Schilden noch mehr oder weniger kleine Schuppen oder Granularschuppen eingeschoben sein.

Nur wenige Lacertiden zeichnen sich durch besondere Anpassungen aus. Das sind die Arten der Gattungen *Scapteira* und *Aporosaura* (FITZSIMONS, 1943). Ihr Pileus hat zwar keine oder kaum Umbildungen erfahren, aber ihre Kopfform ist unterschiedlich stark dem Leben im Sande angepaßt. Einige Arten der Gattung *Scapteira* haben die übliche stumpfe Schnauzenform, andere bereits eine spitz zulaufende. Besonders deutlich zeigt die monotypische Gattung *Aporosaura* die Umbildung der Kopfform. Die Schnauze ist von oben gesehen breit, von der Seite gesehen spitz, leicht aufgebogen, und der Oberkiefer überragt den Unterkiefer. Der Kopf ist also eine vorzügliche Schaufel.

Die Kopfschilde sind verknöchert.

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Bis auf die wenigen Vertreter der Gattungen *Aporosaura* und *Scapteira*, die sich mit ihrem schaufelförmigen Kopf leicht durch Sand wühlen können und somit ihrem besonderen Lebensraum angepaßt sind, haben die übrigen Lacertidae keine extremen Biotope besiedelt. Sie sind hauptsächlich an den Boden gebunden, halten sich aber auch mit unterschiedlicher Vorliebe auf Steinen, Mauern, Büschen und Bäumen auf.

Zusammenhänge zwischen Pileus und Lebensweise lassen sich nicht erkennen.

## 9. Cordylidae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Zur Familie Cordylidae gehören zwei Unterfamilien, die Gerrhosaurinae und die Cordylinae, die BOULENGER und andere Autoren als eigene Familien ansahen und noch ansehen.

Bei beiden Unterfamilien liegt unter jedem Schild eine Knochenplatte. Das Parietalorgan kann vorhanden sein oder fehlen. Die Beschreibung entspricht weitgehend der des Lacertiden-Pileus. Wenn auch beide Unterfamilien einen recht ähnlichen Pileus besitzen, sollen sie für sich besprochen werden.

#### a) Cordylinae

Bei den Cordylinae (Abb. 20, *Cordylus cataphractus*) stimmt von der Schnauze bis zu den Frontoparietalia der Pileus mit dem der Lacertiden überein. Er weist somit folgende Schilde auf: Frontonasale, Praefrontalia, Frontale, Frontoparietalia und meist vier Supraocularia. Dann folgen, abweichend von den Lacertiden,

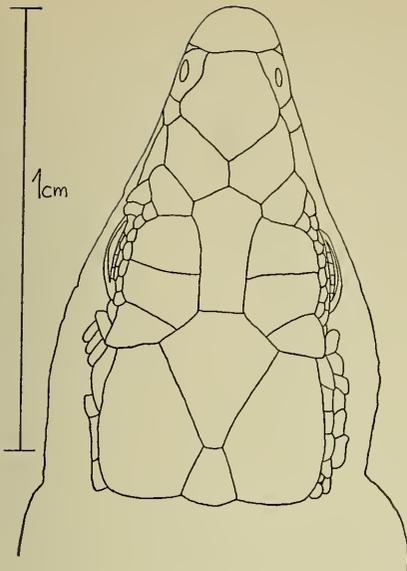


Abb. 19  
Holaspis guentheri (A. SMITH) Original

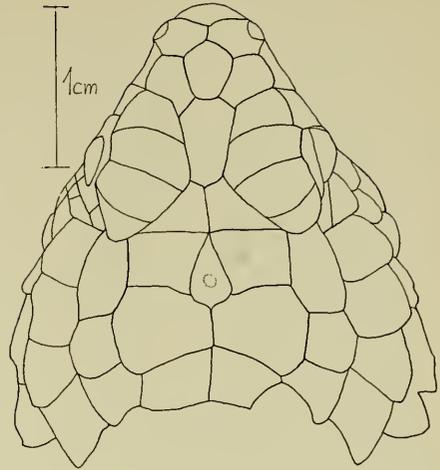


Abb. 20  
Cordylus cataphractus BOIE Original

vier Parietalia, die das Interparietale entweder einschließen oder an die Frontoparietalia angrenzen lassen. Das Occipitale fehlt meist, nur bei einigen Arten der Gattungen *Platysaurus* und *Chamaesaura* ist es vorhanden.

#### b) Gerrhosaurinae

Ganz so einheitlich wie bei den Cordylinae ist der Pileus bei den Gerrhosaurinae nicht ausgebildet. Die Gattung *Gerrhosaurus* besitzt den Lacertiden-Pileus, jedoch ohne das Occipitale, das allen Gerrhosaurinae fehlt. Meines Wissens einmalige Verhältnisse liegen bei der Gattung *Cordylosaurus* (Abb. 21 und 22, *C. subtessellatus*) vor. Abgesehen davon, daß hier das Frontonasale und die Praefrontalia zu einem einzigen großen Praefrontalschild verschmolzen sind, haben die Jungtiere völlig normale Frontoparietalia, Interparietale und Parietalia ausgebildet. In der Wachstumszeit verschwinden diese Nähte, so daß die ausgewachsenen Tiere an Stelle der fünf genannten Schilde ein einziges sehr großes Schild aufweisen. Die Vertreter der Gattung *Tetradactylus* entsprechen in dieser Hinsicht den Jungtieren der *Cordylosaurus*-Arten.

Gemeinsam zeigen die beiden madagassischen Gattungen *Zonosaurus* und *Tracheloptychus* ein nur winziges Interparietale, das manchmal fehlt, und fehlende Frontoparietalia (ANGEL, 1942).

#### Zusammenfassung

Die Cordylidae haben zwar einige Abweichungen vom Lacertiden-Pileus ausgebildet, aber da sowohl Schildvermehrungen (der Parietalia), Fehlen eines Schildes (häufig Occipitale) als auch Schildverschmelzungen im Laufe der Entwicklung zum adulten Tier – bei *Cordylosaurus* – vorkommen, läßt sich eine bestimmte Tendenz nicht feststellen.

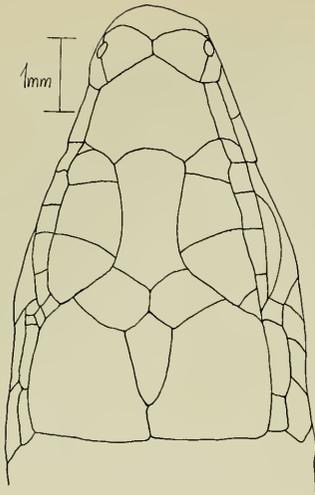


Abb. 21  
*Cordylosaurus subtessellatus* (A. SMITH)  
juv., Original

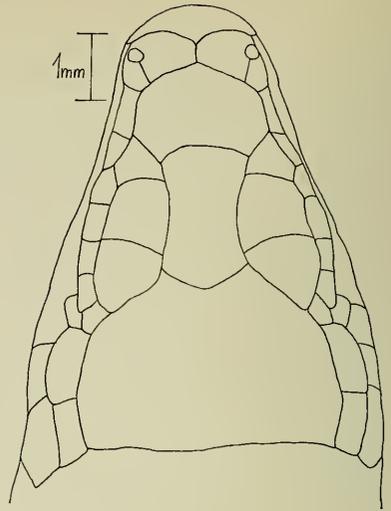


Abb. 22  
*Cordylosaurus subtessellatus* (A. SMITH)  
ad., Original

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Die Cordylidae leben alle oberirdisch, und ein Zusammenhang zwischen der Ausbildung ihres Pileus, der einige Abweichungen vom Grundschema zeigt, und der Lebensweise läßt sich nicht ableiten.

## 10. Scincidae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Alle Skinke besitzen Kopfschilde, unter denen große zusammengesetzte Hautverknöcherungen liegen, wie wir sie auch von den Anguiden und Lacertiden kennen. Der Pileus variiert weit stärker als bei den Lacertiden; so zeigen manche Vertreter dieser Familie einen beinahe vollständig ausgebildeten Pileus, wie *Egernia* (Abb. 23, *E. dorsalis*), *Corucia*, *Macroscincus*, *Brachymeles* oder *Tiliqua*. Es fehlt jedoch allen Skinken außer der Gattung *Corucia* das Occipitale (verfügt nach BOULENGER). Bei *Trachydosaurus* liegt hinter dem Interparietale ein Occipitalschild, das sich allerdings wie die mehreren kleinen Parietalschilde nicht von der Rückenbeschuppung unterscheidet.

Weiterhin können die Frontoparietalia miteinander zu einem Schild verschmolzen sein, wie es einige Arten der Gattungen *Mabuya*, *Lygosoma*, *Ablepharus*, *Tropidophorus* und andere zeigen, oder ganz fehlen, wie bei *Chalcides*, (meist) *Scelotes*, *Herpetoseps*, *Sepsina*, *Acontias* (Abb. 24 und 25, *A. meleagris*), und anderen. Bei den letztgenannten Gattungen fehlen zugleich die Praefrontalia, sowie *Acontias* auch noch die Supranasalia. Nur die Praefrontalia fehlen den Gattungen *Tribolonotus*, *Ophiomorus* (manchmal sind sie klein vorhanden) und *Sepsophis*.

Bei einigen Skinken erscheint der Pileus zu wenigen Schilden reduziert. Das Rostrale wirkt sehr groß und bedeckt in vielen Fällen die ganze Schnauze. Der

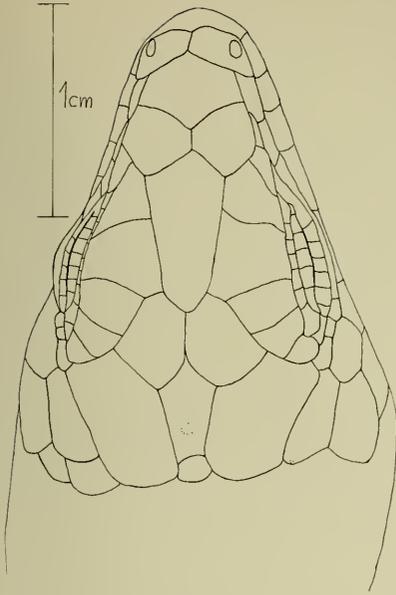


Abb. 23  
Egernia dorsalis (PETERS) Original

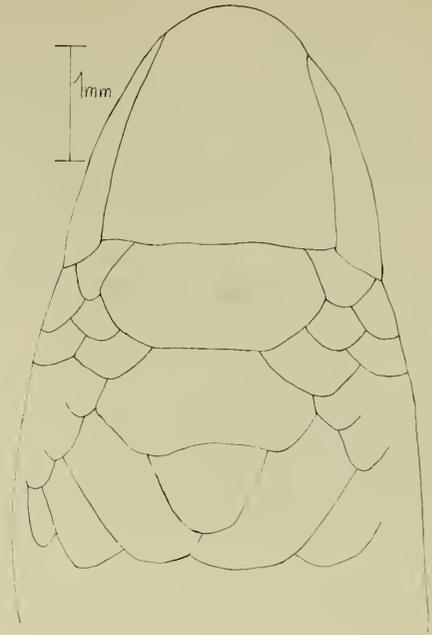


Abb. 26  
Typhlosaurus lineatus BOULENGER Original

Oberkiefer überragt den Unterkiefer. Wie bei *Acontias* liegen dahinter noch die Schilde Frontonasale, Frontale, Interparietale und die Parietalia. Bei *Nessia* und *Ophioscincus* sind auch die Praefrontalia und Frontoparietalia vorhanden. Bei *Isopachys* fehlen die Supranasalia, das Frontonasale und die Praefrontalia.

Die meisten *Typhlosaurus*-Arten (Abb. 26, *T. lineatus*) zeigen die gleichen Schilde, die man auch bei *Acontias* findet, doch können Rückbildungen in der Größe der Schilde vorkommen. So weist *Typhlosaurus vermis* hinter dem riesigen Rostrale nur noch kleine Schilde auf, die kaum mehr von der Rückenbeschuppung unterschieden sind. Bei allen diesen Skinken ist das Auge stark zurückgebildet und teilweise nur noch schwach unter dem Ocularschild wahrzunehmen.

Die wenigen, aber großen Schilde und das übergroße Rostrale deuten darauf hin, daß diese Skinke zu den Wühlern gehören. Das ist auch tatsächlich der Fall. Sie leben im Boden und nur zur Nahrungsaufnahme kommen sie an die Oberfläche, so daß man sie unter Steinen finden kann.

Weitere Besonderheiten, die aber seltener vorkommen, sind zum einen kleine schuppige Supraocularia, wie sie bei den Gattungen *Melanoseps*, *Sepsophis*, *Acontias* und zum Teil bei *Lygosoma* auftreten, dann die Verschmelzung des Interparietale mit den Parietalia (einige *Mabuyas*) oder mit den Frontoparietalia (einige *Ablepharus*-Arten) und schließlich das Auftreten von einem Paar Nuchalia, also Nackenschilden, bei den *Mabuya*- (nur eine Art mit zwei Paar Nuchalia) und *Eumeces*-Arten. Diese Schilde zeigen die Form der Rückenschuppen, sind aber ungefähr doppelt so breit und liegen jeweils den Parietalia an.

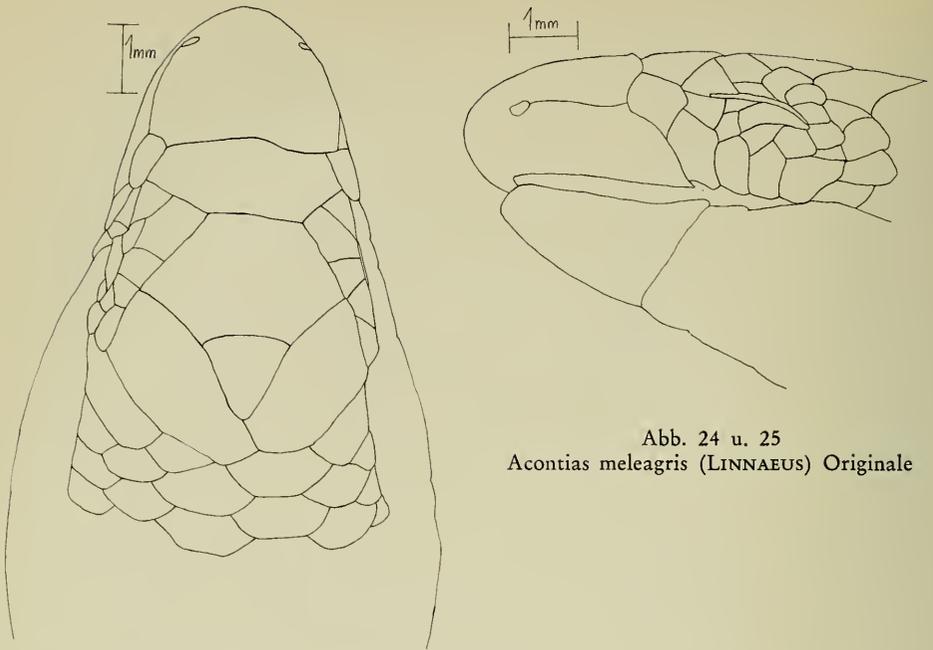


Abb. 24 u. 25  
*Acontias meleagris* (LINNÆUS) Originale

Die Skinke weisen zumeist zwar verhältnismäßig kurze, im übrigen aber voll ausgebildete Gliedmaßen auf. Bei einigen Formen, oft sogar innerhalb ein und derselben Gattung, finden sich alle Übergangsstadien – von einer weiteren Verkürzung angefangen über die Rückbildung einzelner Zehen – bis zum vollständigen Verlust äußerlich sichtbarer Beine. Der Körper ist bei den Tieren mit rückgebildeten Gliedmaßen langgestreckt; besonders ausgeprägt ist dieses Merkmal bei den fußlosen Formen.

#### Zusammenfassung

Die Mehrzahl der Skinke hat einen recht einheitlichen Pileus, der nur wenige Abweichungen vom Lacertiden-Pileus zeigt. Einzelne Schilde können verwachsen sein oder fehlen. Einige Gattungen weisen dagegen eine stark reduzierte Anzahl der Schilde auf, wobei das Rostrale immer einen großen Teil der Schnauze oder diese gar völlig überdeckt.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Bis auf den Riesenskink *Corucia zebrata*, der auf den Salomoneninseln vorkommt, und die Gattungen *Dasia* und *Emoia* leben alle anderen Skinke am Erdboden. Einige Skinke halten sich im Erdboden auf und wühlen entweder oberflächlich im Sand oder in festerer Erde, hauptsächlich in den Tropen. Die Ausbildung der Gliedmaßen läßt nur bedingt Schlüsse auf den bevorzugten Lebensraum zu. Alle Wühler haben ihre Gliedmaßen zurückgebildet aber viele fußlose Arten leben ebenso wie ihre Gattungs- oder Familiengenossen, die normal entwickelte oder weniger stark zurückgebildete Beine erkennen lassen.

Die im Sand grabenden Skinke zeigen eine unterschiedliche Körperform. Wir finden die bei Echsen übliche Gestalt, wie bei *Chalcides ocellatus*, aber auch be-

sonders kräftige und gedrungen wirkende Arten, wie der zu recht Sandfisch genannte *Scincus scincus*, oder schlangenförmige Wühler, wie die *Ophiomorus*-Arten. Dagegen ist die Ausbildung des Pileus bei dieser Gruppe weit einheitlicher und unterscheidet sich nicht von den Verhältnissen bei den meisten am Boden lebenden Skinken. Erst die eigentlichen Wühlskinke erfahren stärkere Veränderungen ihres Pileus, dabei ist das extrem groß entwickelte Rostrale ein auffallendes Kennzeichen für die unterirdische Lebensweise. Entsprechend der Größe des Rostrale sind die übrigen Kopfschilde in ihrer Anzahl stark reduziert oder fehlen fast völlig, wie es *Typhlosaurus vermis* zeigt.

Wieder einmal sind Reduzierung der Schildzahl und wühlende Lebensweise eindeutig miteinander verbunden, so daß sich auch hier der Zusammenhang zwischen Pileus und Lebensweise bestätigt.

Auffallend ist auch, daß Tiere, die im Sand leben, nur unbedeutende oder keine Veränderungen ihres Pileus erfahren haben (siehe auch Lacertidae). Dies erklärt sich leicht daraus, daß lockerer Sand dem Körper keinen größeren Widerstand bietet, der eine besondere Verfestigung des Kopfes nötig erscheinen läßt. Andere Anpassungen des Kopfes, wie erhöhte Nasenlöcher oder eine schaufelförmige Schnauze, finden sich dagegen häufiger.

## 11. Feyliniidae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Familie Feyliniidae umfaßt nur eine Gattung, *Feylinia*. ROMER (1956) und SAINT-GIRONS (1971) in BELLAIRS (1969) erkennen diese Gruppe nicht als eine eigene Familie an, sondern ordnen sie den Scincidae zu. Dagegen hält PROPACH (1968) den Rang einer Familie für gerechtfertigt.

Hautverknöcherungen sind wie bei den Skinken vorhanden. Der Pileus setzt sich aus nur wenigen Schilden zusammen, nämlich dem großen Rostrale, den Supranasalia, je einem Supraoculare und den drei unpaaren Schilden Praefrontale, Frontale und Interparietale.

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Nach den Angaben von PROPACH hält sich *Feylinia* unter Baumstümpfen und in der obersten lockeren Erdschicht auf, wühlt also, so daß sich diese Lebensweise deutlich in der Ausbildung des Pileus widerspiegelt.

## 12. Dibamidae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Familie der Dibamidae umfaßt nur die eine Gattung, *Dibamus* (Abb. 27, *D. novae-guineae*) (ROOIJ, 1915), deren Vertreter den indo-australischen Raum bewohnen. Es sind kleine, wurmförmige Reptilien, deren Augen nur noch rudimentär ausgebildet sind und unter einem Ocularschild verborgen liegen. Der Pileus weist nur wenige große Schilde auf; entweder finden sich auf der Schnauze nur drei Schilde, nämlich je ein Labiale und ein sehr großes Rostrale, das fast bis zu den Augen reicht, oder es sind selbst diese drei Schilde zu einem einzigen Schild miteinander verschmolzen. Dahinter liegen das recht kleine Frontale und noch ein unpaares Schild, das man als Interparietale ansprechen könnte.

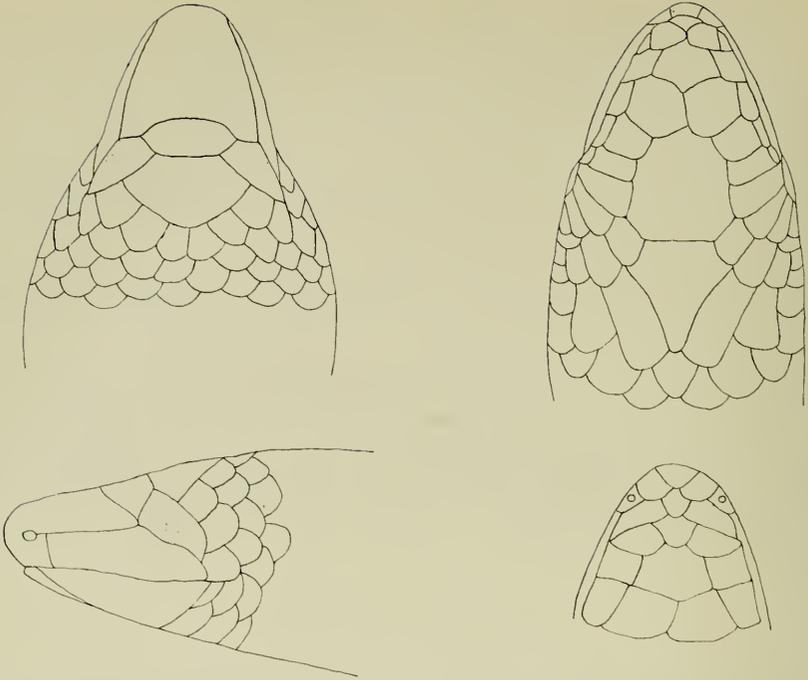


Abb. 27  
*Dibamus novae-guineae* GRAY nach  
 BOULENGER

Abb. 28  
*Anguis fragilis* LINNAEUS nach WERMUTH

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Auch bei dieser Familie, die möglicherweise mit den Skinken verwandt ist, bestehen Zusammenhänge zwischen der Ausbildung des Pileus und der Lebensweise. Die Tiere leben im Boden und können sich mit ihrer schaufelförmigen Schnauze vortrefflich voranbohren.

### D. Infraordnung ANGUINOMORPHA

#### 13. Anguidae

##### Gegebenheiten und Tendenzen

Alle Anguiden haben einen Pileus mit einem Occipitale, das den Skinken fehlt. Vom Lacertiden-Pileus unterscheiden sich die Anzahl der Schnauzenschilde sowie Form und Lage des Interparietalschildes. Es finden sich mehr kleinere Schnauzenschilde. Das Interparietale ist fast immer mehr oder weniger dreieckig; es stößt mit der Breitseite unmittelbar an das Frontale, indem es somit die Fronto-parietalia trennt, und schiebt sich mit der Spitze zwischen die Parietalia, die oft kaum größer als das Interparietale ausgebildet sind. Stets sind Hautverknöcherungen vorhanden, die in ihrer Größe und Anordnung den darüber gelegenen Hornschilden und -schuppen entsprechen.

Die namensgebende, wenn auch in ihrer Gestalt und Lebensweise am stärksten spezialisierte Gattung *Anguis* (Abb. 28, *A. fragilis*) (SCHREIBER, 1912) ist ge-

kennzeichnet durch ein sehr großes Frontale, ein fast ebenso großes Interparietale, das die kleinen Frontoparietalia weit voneinander trennt, und schmale, schräg liegende Parietalia, die das Occipitale seitlich begrenzen. Die Supraocularia sind ziemlich klein und unregelmäßig; sie liegen mit den Praefrontalia in einer Reihe. Dies wird besonders deutlich, wenn die Praefrontalia nicht, wie das am häufigsten der Fall ist, in der Mitte zusammenstoßen, sondern durch die Querverbindung zwischen dem Frontonasale und dem Frontale getrennt sind, wie das nach WERMUTH (1950) für die Blindschleichen in Kleinasien und auf dem Pelopones die Regel ist. Die Lorealregion ist ganz mit kleinen Schilden bedeckt, und außer den Supranasalia liegen auf der Schnauze noch ein unpaares und ein paariges Schildchen, die zu den Supranasalia zählen. Mit nur geringen Unterschieden, vor allem einem unpaaren Praefrontale bei einigen Arten, zeigen die Gattungen *Ophisaurus* und *Sauresia* den gleichen Pileus, dabei hat *Sauresia* immer ein unpaares Praefrontale ausgebildet (COCHRAN, 1942).

Der Pileus der Gattungen *Diploglossus* (Abb. 29, *D. costatus*) und *Ophiodes* gleicht weitgehend dem der Lacertiden, doch ist das Frontonasale paarig ausgebildet; die Praefrontalia wirken recht groß und können unpaar entwickelt sein. Bei *Ophiodes* müssen paarige Praefrontalia geradezu als abnormal gelten. Die Lorealregion ist nur mit einer Reihe von Schilden bedeckt, und die Anordnung der Schilde auf dem Hinterkopf hinter den Frontoparietalia ist ebenso ausgebildet, wie das hier für *Anguis* beschrieben ist.

*Gerrhonotus* (Abb. 30, *G. deppii*) weist zum Teil leicht geschindelte Schilde auf, und die Rückenschuppen erscheinen manchmal ebenso groß wie die Kopf-

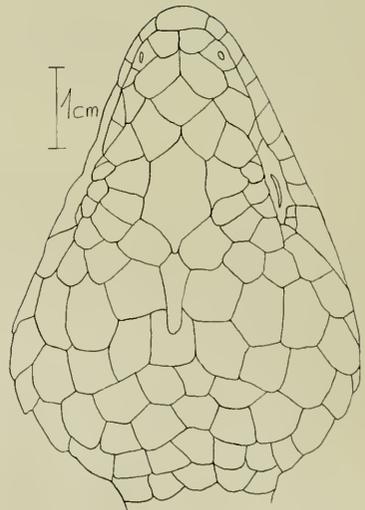
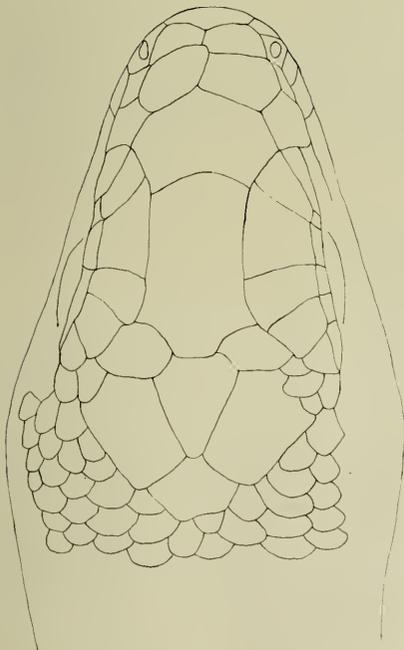


Abb. 29

*Diploglossus costatus* (COPE) nach COCHRAN

Abb. 30

*Gerrhonotus deppii* WIEGMANN Original

schilde, so daß eine Abgrenzung zwischen Kopf- und Rumpfschuppen nicht bei allen Arten möglich ist. Das Frontonasale ist auch hier geteilt, die Praefrontalia sind paarig, und zwischen diesen Schilden oder direkt an das Frontale grenzend kann sich noch ein unpaares Schild befinden. Der Lage entsprechend lassen sich hinter dem Frontale Frontoparietalia, Interparietale und vier Parietalia definieren, aber wie schon erwähnt, sind sie bei manchen Arten in der Größe nicht von den übrigen Körperschuppen unterschieden.

### Zusammenfassung

Die Zahl der Schilde stimmt weitgehend mit der des Lacertiden-Pileus überein, allerdings weicht die Anordnung der Schilde vom Schema ab. Es kommen sowohl Verschmelzungen einzelner Schilde vor, wie bei *Sauresia* mit nur einem Praefrontale, als auch eine Vermehrung der Schilde, wie bei *Gerrhonotus*, wo vier Parietalia ausgebildet sind. Eine bestimmte Ausbildungstendenz läßt sich hierbei nicht erkennen.

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Alle Anguinen leben oberirdisch und vorwiegend an den Boden gebunden. Nur die Vertreter der Gattung *Gerrhonotus* klettern auch auf Büsche und Bäume, und eine Art, *G. multicaudatus*, hat sogar einen Greifschwanz ausgebildet. Gegenätzlich dazu wühlen *Ophisaurus* und *Anguis* zuweilen im weichen, feuchten Boden; besonders *Anguis* übernachtet gerne in selbstgegrabenen Erdhöhlen. Häufiger finden sich Blind- und Glasschleichen unter Baumstümpfen und zwischen Bodenlaub.

Ein Zusammenhang zwischen dieser Lebensweise und der Ausbildung des Pileus läßt sich insofern erkennen, als eine solche Lebensweise keine besonderen Anpassungen des Pileus erfordert. Durch die Hautverknöcherungen ist der Schädel auch bei *Anguis* und *Ophisaurus* so geschützt, daß der feuchte Grund, in dem die Tiere wühlen, kaum Verletzungen verursachen kann.

## 14. Anniellidae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Diese Familie ist nur durch eine Gattung *Anniella* (Abb. 31, *A. pulchra*) (SMITH, 1946), mit einer Art vertreten, der BELLAIRS (1969) nur den Rang einer Unterfamilie innerhalb der Anguinae zugewiesen hat. Es sind kleine fußlose Tiere, die unterirdisch leben. Der Pileus ist zu wenigen Schilden reduziert. Hinter dem großen Rostrale liegen breite paarige Praefrontalia, die seitlich an das zweite Labiale anstoßen. Das Frontale ist groß und recht kurz, es reicht nur bis zur Mitte über die Augen, die unter einem Schild liegen. Es reicht mit seiner Breite bis zu den Augen, erst anschließend liegt je ein kleines Supraoculare. Hinter dem Frontale liegt ein beinahe ebenso großes Schild, über dessen Bezeichnung sich die verschiedenen Autoren nicht einig sind. Wahrscheinlich ist es durch Verschmelzung von Frontoparietalia, Parietalia und Interparietale entstanden, doch fehlt ein Foramen parietale, das als Bezugspunkt dienen könnte. Daher sei es hier ganz allgemein als Parietalschild bezeichnet. Hinter diesem Parietalschild lassen sich keine weiteren Schilde mehr von der Rückenbeschuppung unterscheiden.

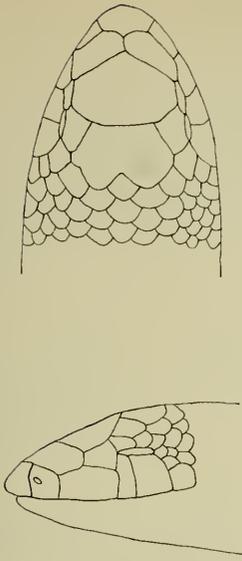


Abb. 31

*Anniella pulchra* GRAY nach SMITH

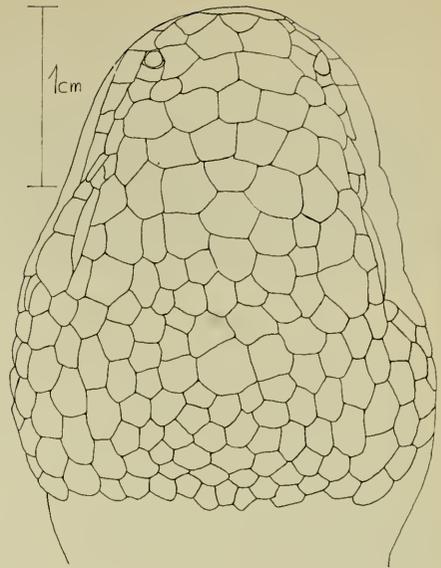


Abb. 32

*Heloderma horridum* (WIEGMANN) Original

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Bei *Anniella* läßt sich deutlich eine Anpassung an die grabende Lebensweise feststellen. Nicht nur der stumpfe Kopf mit dem vorspringenden Oberkiefer, den kleinen Augen, der fehlenden Ohröffnung und die gleichmäßige Beschuppung rund um den Körper sind charakteristische Merkmale für wühlende Echsen, auch der besonders stark reduzierte Pileus ist auffallend bei den Tieren zu finden, die unterirdisch leben.

## 15. Xenosauridae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Familie Xenosauridae umfaßt zwei Gattungen, nämlich *Xenosaurus* im mittleren Amerika und *Shinisaurus* im östlichen Asien. Beide Gattungen sind jeweils einer eigenen Unterfamilie zugeordnet (Xenosaurinae und Shinisaurinae).

*Xenosaurus* zeigt ähnliche Verhältnisse wie die Leguane mit mittelmäßig ausgebildetem Pileus, nämlich kleine, rauhe und warzige Schuppen, die zwischen den Augenhöhlen in drei Reihen angeordnet sind, größere Supraocularia und ein etwas vergrößertes Interparietale. *Shinisaurus* ist ebenfalls nur mit einer Art vertreten und stimmt in der Kopfbeschuppung gut mit *Xenosaurus* überein. Nur scheinen hier die Supraocularia stärker differenziert zu sein, denn je drei große Schilde dieser Art liegen hintereinander, begrenzt von kleinen Schuppen. Deutlich sind die supraorbitalen Bögen ausgebildet, wie wir sie von den Leguanen her kennen, obwohl keine engeren verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Leguanen und Xenosauriden bestehen. Die supraorbitalen Bögen sind durch eine Reihe von Schuppen getrennt. Die Schuppen auf der Schnauze und auf dem Hinterhaupt

sind rau oder mehr oder weniger gekielt. Die Labialia sind sehr klein und in zwei übereinanderliegenden Reihen angeordnet.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Über die Lebensweise ist nur von *Shinisaurus* Näheres bekannt. Er hält sich an Flußufern auf und stürzt sich bei Gefahr ins Wasser. Er ernährt sich von Kaulquappen, Fröschen, kleinen Fischen und anderen im Wasser lebenden Tieren und Larven. Diese Lebensweise ist mit keiner auffälligen Ausbildung des Pileus verknüpft, so daß sich keine Regel ableiten läßt.

### 16. Lanthanotidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Diese Familie umfaßt nur eine Gattung mit einer Art, die bisher nur sehr selten gefunden wurde. Über ihre Lebensweise liegen nur wenige Angaben von gefangen gehaltenen Exemplaren vor.

*Lanthanotus* hat überhaupt keinen Pileus ausgebildet. Kleinste granuläre Schuppen bedecken die Schnauze, nicht einmal Labialia, Rostrale und Nasalia sind differenziert. Die übrigen Kopfschuppen sind etwas größer; nur auf den Schläfen sind ungefähr drei Reihen ziemlich großer Schuppen ausgebildet.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Es ist nicht einfach, einen Zusammenhang zwischen Lebensweise und Kopfbeschuppung zu erkennen. Die Exemplare, die bisher gesammelt wurden, fand man in etwa 15 cm Tiefe, eingegraben in schweren Lehm an den Ufern der Insel Borneo.

In Gefangenschaft liegen die Tiere mitunter tagelang fast regungslos im flachen Wasser ihres Beckens. Weitere Beobachtungen an gefangenen Tieren zeigten, daß *Lanthanotus* nächtlich aktiv ist, gern und ausgiebig schwimmt – er bewegt sich dabei wie eine Schlange durch Krümmungen des Rückgrats – und sich nicht mit seinen kleinen, aber normal gestalteten Beinen eingräbt, sondern vor allem mit dem Kopf. Dies widerspricht nun völlig der Regel, daß grabende Tiere nur wenige Schilde besitzen! Leider konnten bisher gar keine Beobachtungen an frei lebenden Tieren gemacht werden. Vielleicht benützt *Lanthanotus* bereits von anderen Tieren gegrabene Gänge und vermag sich nur in lockeren Boden einzuwühlen.

Auch die natürliche Nahrung der Tiere ist unbekannt. Über die Nahrung in Gefangenschaft liegen verschiedene Berichte vor. Einige Exemplare haben nur Eier von Seewasserschildkröten aufgeschleckt, wobei das Tier kaum den Mund aufmachte (HARRISON, 1961), andere nahmen bei MERTENS Schollenfleisch. Nach mündlicher Mitteilung frißt das dort gepflegte Tier jetzt Regenwürmer. Die erste Beobachtung läßt durchaus verstehen, weshalb *Lanthanotus* keine Lippenschilde braucht, falls er auch in der Natur nur Eigelb und Eiweiß schleckt. Es ergibt sich jedoch die Frage, wie das Tier die Eier öffnet, die zudem weit größer als sein Kopf sind.

Es liegen bisher zu wenig eindeutige Aussagen über die Lebensweise von *Lanthanotus* vor, als daß sich auf Grund solcher Spekulationen Schlüsse ziehen ließen. Nur soviel scheint festzustehen: In fast allen morphologischen und ethologischen Merkmalen weicht *Lanthanotus* vom üblichen Schema einer Echse ab!

## 17. Helodermatidae

## Gegebenheiten und Tendenzen

Auch die Krustenechsen bilden eine Familie mit nur einer einzigen Gattung und zwei Arten. Das Foramen parietale fehlt diesen Tieren. *Heloderma* (Abb. 32, *H. horridum*) besitzt keinen Pileus; große, verknöcherte, konvexe Tuberkelschuppen bedecken den Kopf. Zwar liegen über dem ziemlich großen Rostrale paarige Schilde, doch sind sie in der Größe nicht von den folgenden Tuberkelschuppen unterschieden, die – rückwärts zumindest bis zu den Augen – eine Symmetrie erkennen lassen.

Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Ein Zusammenhang zwischen Lebensweise und Kopfbeschuppung läßt sich nicht feststellen.

## 18. Varanidae

## Gegebenheiten und Tendenzen

Die Varane sind sowohl in Aussehen als auch Kopfbeschuppung recht einheitlich. Varane besitzen keinen Pileus. Kleine vieleckige, nebeneinander liegende Schuppen bedecken den ganzen Kopf. Die Labialia sind sehr klein und unterscheiden sich nicht von den übrigen Schuppen. Auffälligerweise liegen über den Labialia noch zwei bis manchmal drei (bei *Varanus salvator*) Reihen von Schuppen. Diese zwei bis drei Schuppenreihen entsprechen in ihrer Ausdehnung den Labialia des Lacertiden-Pileus, die man leicht von den Schuppenreihen über den Lippen der Varane ableiten könnte. Etwas Ähnliches trifft auch für die Boidae zu. Die Schuppen zwischen den Augen sind immer mehr oder weniger größer. Das Parietalforamen liegt in einem Schildchen, das sich entweder nicht oder nur gering von den übrigen Schuppen unterscheidet, wie bei *V. indicus* (Abb. 33), *V. bengalensis*, *V. exanthematicus* und anderen Arten, oder deutlich größer ist, wie vor allem bei *V. nuchalis* und *V. salvator*. Eine Unterart von *V. salvator*, *V. s. cumingi*, zeigt etwas abweichende Verhältnisse. Hier ist nämlich das Interparietale von einem Kranz verhältnismäßig großer Schilde umgeben (TAYLOR, 1922). Die zuletzt genannten Varane, aber auch andere Arten, wie *V. indicus*, haben recht große, stark mediat verbreiterte Supraocularia. Andere Varane, wie etwa *V. bengalensis*, *V. exanthematicus* und *V. niloticus*, weisen dagegen keine von den übrigen Kopfschuppen abweichenden Supraocularschuppen auf; dazu gehören die meisten Arten der Varane. Nur bei wenigen Arten, wie bei *V. dumerilii*, sind die mittleren Supraocularia etwas vergrößert.

Einmalige Verhältnisse liegen bei einem Exemplar des *V. prasinus kordensis* (Abb. 34) vor, das ein Frontale aufweist und dessen übrige Kopfschuppen recht groß, wenn auch unregelmäßig ausgebildet sind. Die Nominatrasse zeigt häufig zwei kleinere, hintereinander liegende Frontalia (MERTENS, 1942).

Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Varane besiedeln unterschiedliche Lebensräume. Reine Baumbewohner, wie *V. gilleni* und *V. dumerilii*, und Wüstenbewohner, die in selbstgegrabenen Erdhöhlen hausen, wie *V. griseus*, finden sich ebenso wie Arten, die sich gerne in der Nähe von Wasser aufhalten und ausgezeichnet schwimmen, wie *V. salvator* und

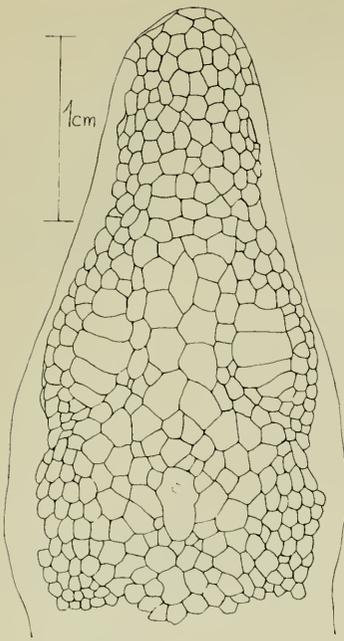


Abb. 33  
*Varanus indicus* (DAUDIN) Original

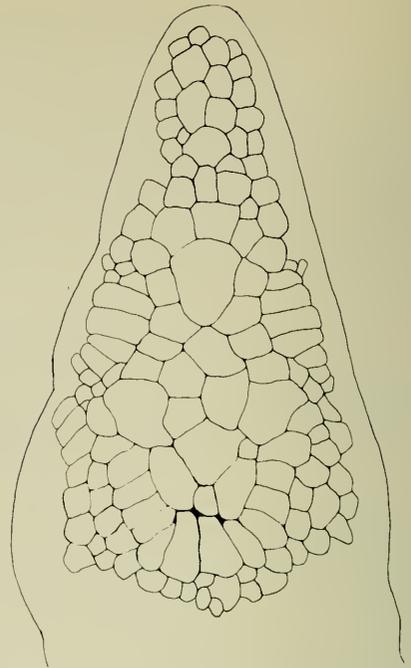


Abb. 34  
*Varanus prasinus kordensis* (A. B. MEYER)  
 nach MERTENS

*V. niloticus*. Dennoch ist ein Zusammenhang zwischen ihrer Lebensweise und der Ausbildung des Pileus nicht erkennbar.

Man könnte vermuten, daß es für die Varane nicht so wichtig war, große Lippenschilde auszubilden – wie für die Gekkos –, da sie wie die Schlangen ihre Beute nicht zerbeißen, sondern im Ganzen schlucken, wenn auch zum Beispiel *V. komodoensis* sich nicht scheut, von Kadavern große Stücke abzubeißen.

Ob die Ausbildung der Kopfschilde als primär oder sekundär anzusehen ist und über die Varane als mögliche Vorfahren der Schlangen wird in der Zusammenfassung diskutiert.

## E. Infraordnung AMPHISBAENIA

### 19. Amphisbaenidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Amphisbaenidae sind hochspezialisierte Wühler, deren Pileus wenige bis äußerst wenige, große Schilde aufweist. Allerdings sind die Zahl und Anordnung der Schilde sehr verschieden und selbst innerhalb der Art variabel (GANS, 1960, 1966, 1971), so daß hier nur einige Schemata angegeben werden sollen.

Die Terminologie der Schilde ist nicht einheitlich, da zum einen die Lage der Schilde und ihre Abmessungen innerhalb der Familie stark schwanken und zum anderen die Schilde der Amphisbaenen denen der übrigen Echsen nicht homolog sind (GANS & ALEXANDER, 1962). LOVERIDGE (1941) bezweifelt sogar, daß die

Schilde innerhalb der Amphisbaenen als homolog anzusehen sind. Die hier verwendete Terminologie folgt weitgehend GANS & ALEXANDER (1962).

Die Vertreter der Gattung *Blanus* (Abb. 35, *B. trauchi aporus*) zeigen ein nicht vergrößertes Rostrale und vier Labialia, in deren erstem das Nasenloch liegt, ein kleines Oculare, in dem das Auge wie bei allen Amphisbaenen kaum zu erkennen ist, ein großes Frontale und dahinter über die ganze Kopfbreite drei Reihen von Schilden, die alle nahezu quadratisch gestaltet sind und so wie regelmäßige Pflastersteine aussehen.

Bei fast allen Arten der Gattung *Amphisbaena*, deren Kopfform noch rundlich erscheint, zieht sich vom Rostrale her eine Mediannaht über den ganzen Kopf. Alle Schilde – bis auf das Rostrale – sind somit paarig vorhanden. Immer finden sich drei Paar Schilde: große Nasalia, Praefrontalia und Frontalia. Teilweise lassen sich noch kleinere Parietalia bestimmen, aber häufig ist die ganze Parietalregion recht unregelmäßig beschuppt. Die Labialia grenzen direkt an die Oberkopfschilde.

Eine abweichende Kopfform besitzt die Gattung *Anops* mit einem seitlich zusammengedrückten Kopf, der wie ein Keil mit vertikal gestellter Schneide wirkt. Das riesige Rostrale reicht weit auf den Oberkopf, dahinter liegen noch drei Paar Schilde, die man als Frontalia, Parietalia und Occipitalia bezeichnen könnte. Das Auge ist im dritten Labiale zu erkennen; darüber liegt ein Temporal schild.

Dagegen ist bei Vertretern der Gattung *Monopeltis* (Abb. 36, *M. capensis gazei*) der Kopf breit und endet abgeflacht mit einer kantigen Schnauze, die also einen Keil mit horizontal gerichteter Schneide darstellt. Bei dieser Gattung ist die Reduktion in der Anzahl der Pileusschilde äußerst weit fortgeschritten. Im

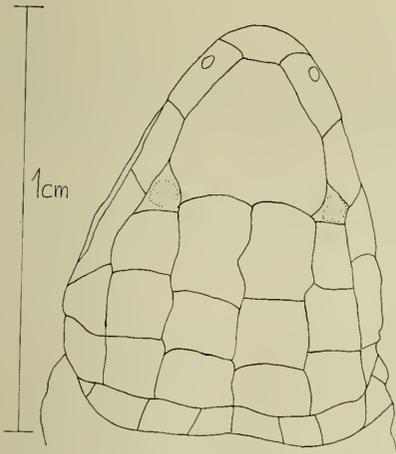


Abb. 35

*Blanus trauchi aporus* WERNER Original

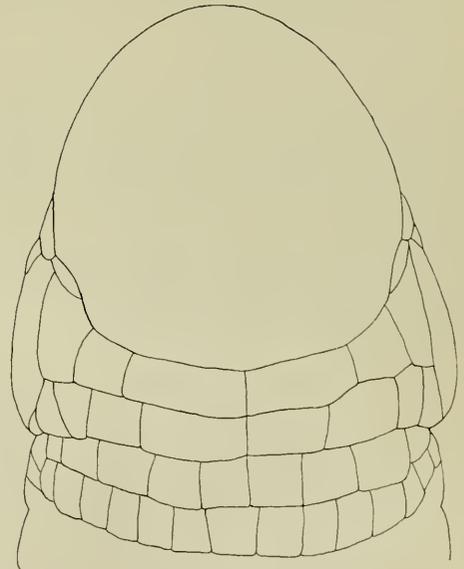


Abb. 36

*Monopeltis capensis gazei* FITZSIMONS  
 nach FITZSIMONS

Extremfall bedeckt ein einziges riesiges Schild den ganzen Kopf. Dahinter liegen ein bis zwei Paar kleinere Schilde, die man als Parietalia ansprechen kann, und ein bis zwei Temporalia. Andere Arten besitzen ein mediat geteiltes Rostrale, dessen Naht von Ocularschild zu Ocularschild reicht und mitunter nur unvollständig ist.

Ebenfalls nur zwei große Kopfschilde zeigt *Leposternon scutigerum*. Die anderen *Leposternon*-Arten weisen mehr Schilde auf, die aber stark variieren, wie bereits oben festgestellt. Außer dem Rostrale findet sich immer ein unpaares Schild, das Frontale; es grenzt entweder unmittelbar an das Rostrale oder wird durch die Praefrontalia von ihm getrennt. Dahinter liegen noch ein bis zwei Paar Parietalia.

Die Gattungen der Unterfamilie Trogonophinae unterscheiden sich von den Amphisbaeninae durch ihre akrodonte Bezeichnung. Der Pileus der Gattung *Trogonophis* besteht aus dem großen Rostrale sowie den Nasalia, den paarigen Frontalia und den Parietalia (Postfrontalia). Zwischen die Parietalia schiebt sich manchmal noch ein kleines unpaares Schild, das in seiner Gestalt und Größe stark variiert. Das Auge scheint durch ein Ocularschild, das von fünf kleinen Schilden umgeben ist.

Bei *Pachycalamus* weist der Pileus noch weniger Schilde auf. Die Nasalia sind klein und liegen seitlich, so daß die Frontalia an das Rostrale grenzen. Das Parietale (Postfrontale) ist unpaar ausgebildet. Die Ocularia grenzen an die Frontalia.

Ganz ähnlich erscheint der Pileus von *Diplometopon*. Eine unvollständige Teilungsnahat des Parietale (Postfrontale) und ein Schildchen, das die Lage des Rostrale im Lacertiden-Pileus einnimmt, unterscheiden ihn vom *Pachycalamus*-Pileus.

Bei *Agamodon* schließlich bedeckt hinter dem Rostrale nur ein großes unpaares Frontalschild den gesamten Oberkopf.

### Zusammenfassung

Alle Amphisbaenen weisen einen Pileus auf, der ihrer unterirdischen Lebensweise angepaßt ist. Die Anzahl der Schilde ist beträchtlich reduziert, und es fällt eine andere Symmetrie als bei den sonstigen Echsen auf. Das Frontale (Praefrontale) ist häufig paarig und wie die anderen folgenden Schilde ist es ungefähr quadratisch.

Von der Größe des Rostrale hängt die Anzahl der übrigen Kopfschilde ab. Es kann die gewöhnliche Größe zeigen wie bei *Blanus* oder nahezu den ganzen Kopf bedecken wie bei *Monopeltis*.

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Die Amphisbaenen bieten ein eindrucksvolles Beispiel für die Anpassung an eine unterirdische Lebensweise. Sie bohren die Gänge in einen mitunter recht festen Untergrund mit Hilfe ihrer vertikal oder horizontal meißelförmig abgeflachten Schnauze. Selbstverständlich hat nicht nur der Pileus diese Anpassung erfahren, doch zeigt er so deutlich wie in keiner anderen Familie eine erstaunlich funktionsgebundene Reduktion, insbesondere in der Gattung *Monopeltis*.

SERPENTES

F. Infraordnung SCOLECOPHIDIA

20. Typhlopidae

Gegebenheiten und Tendenzen

Die Typhlopiden sind kleine, wurmähnliche Schlangen mit wühlender Lebensweise. Dementsprechend ist der Kopf umgestaltet. Die Augen sind bei allen Formen reduziert und unter einem Ocularschild verborgen. Der Kopf ist breit und abgestumpft, der Oberkiefer überragt den Unterkiefer.

Der Pileus weicht völlig von dem der anderen Schlangen ab. Typisch ist das mächtige Rostrale, es reicht weit auf den Kopf, oft bis zu den Augen; es bedeckt aber nicht die ganze Breite des Kopfes. Seitlich stoßen die Nasalia, und – je nach Gattung und Art unterschiedlich – die Praefrontalia, Praeocularia und Ocularia an das Rostrale. Die übrigen Kopfschilde sind recht klein und teilweise von der Körperbeschuppung nicht oder nur wenig unterschieden, so daß mir die übliche Benennung dieser Schilde mit den Namen des Colubriden-Pileus überarbeitenswert erscheint.

Bei den *Helminthophis*-Arten trennt das Rostrale mitunter die Praefrontalia. Dann folgt ein kurzes, breites Frontale und dahinter ein kleineres Schild, das als Parietalschild angesprochen werden kann. Zwei große Nasalia, ein bis zwei Praeocularia und zum Teil ein Suboculare vervollständigen den *Helminthophis*-Pileus.

Die Vertreter der Gattung *Typhlops* (Abb. 37, *T. punctatus*) zeigen nur ein Praefrontale, statt dessen reicht das große, manchmal geteilte Nasale bis zum Rostrale oder schließt es sogar ein, wie bei *T. beddomii*. Ein Praeocularschild ist

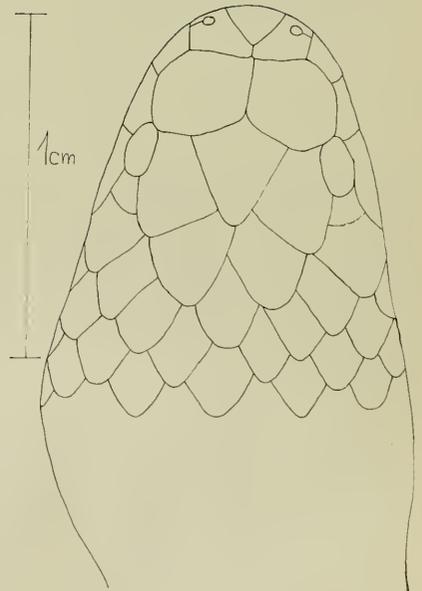
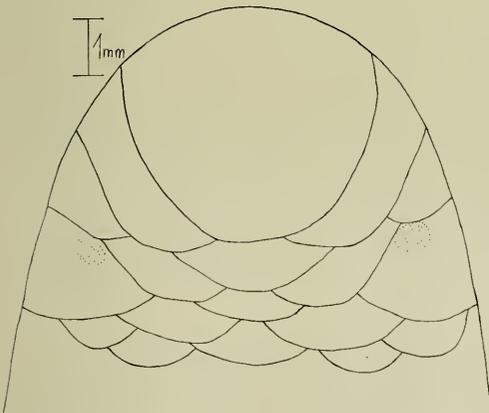


Abb. 37

*Typhlops punctatus* (LEACH) Original

Abb. 38

*Cylandrophis rufus* (LAURENTI) Original

vorhanden. Die anderen Schilde auf dem Oberkopf sind zum Teil völlig der übrigen Körperbeschuppung angeglichen, zum Teil etwas größer.

Die Gattung *Typhlophis*, deren einzige Art erst einmal gefunden wurde, weicht mit den kleinen Schuppen stark von den anderen Vertretern der Familie ab. Zwar ist die Kopfform mit dem überstehenden Oberkiefer gleich, und das Rostrale reicht auf die Oberseite des Kopfes, aber weitergehende Anpassungen fehlen.

### Zusammenfassung

Die Typhlopiden zeigen einen Pileus, der eine stark reduzierte Anzahl von Schilden aufweist. Das größte Schild ist das Rostrale, das weit auf die Oberseite des Kopfes reicht, aber verhältnismäßig schmal ist, so daß daneben die Nasalia häufig genauso lang wie das Rostrale sind. Auch die seitlichen Schilde sind recht hoch und schmal, so daß für die restlichen Kopfschilde in der Mitte nur wenig Platz bleibt. So wird die runde, hochgewölbte Schnauze durch die Anordnung der Schilde in ihrer Form betont.

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Bis auf die Gattung *Typhlophis* zeigen alle Typhlopiden wiederum sehr deutlich die Anpassung an die wühlende Lebensweise. Der vorderste Teil des Kopfes, der beim Wühlen am meisten beansprucht wird, ist durch die Anordnung der wenigen Schilde vortrefflich verstärkt (TAYLOR, 1922).

## 21. Leptotyphlopidae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Betrachtet man den Kopf der Leptotyphlopiden von der Seite, sieht er dem der Typhlopiden täuschend ähnlich. Er unterscheidet sich nur durch die Nasalia, die hier unmittelbar an die Lippen grenzen. Bei der Gattung *Leptotyphlops* reicht auch das Oculare, unter dem das Auge verborgen liegt, bis zu den Lippen. Die beiden Ocularia sind bei fast allen Arten, außer bei *L. humilis* und *L. septemstriata*, durch drei Schilde getrennt, nämlich das Frontale und je ein Supraoculare. Wenn die Supraocularia auch nicht unbedingt ihrer Form nach den üblichen Überaugenschilden entsprechen, halte ich diese Bezeichnung — zumindest vorläufig — für sinnvoll. Da der Kopf der Leptotyphlopiden und der Typhlopiden mitsamt den Schilden so stark umgebildet ist, fällt es schwer, die Namen der üblichen Schilde auf sie anzuwenden. Die weiteren zwei Schuppenreihen ähneln bereits so stark den Schuppen des Rumpfes, daß eine eigene Benennung nicht gerechtfertigt ist.

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Für die Leptotyphlopiden gilt das für die Typhlopiden gesagte: vor allem der Schnauzenabschnitt des Kopfes ist ganz der wühlenden Fortbewegung angepaßt.

## G. Infraordnung HENOPHIDIA

### 22. Aniliidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Diese Familie umfaßt recht urtümliche, wühlende Schlangen, die viele Merkmale mit den Boiden gemeinsam haben, wie Reste des Beckengürtels. Die Arten bewohnen zwei weit voneinander getrennte Verbreitungsgebiete, nämlich das tropische Südamerika (*Anilius*) sowie Südostasien und den indo-australischen Raum.

Der Kopf ist stumpf und nicht vom Rumpf abgesetzt. Die Augen sind klein aber funktionstüchtig. Seitliche Kopfschilde fehlen. Bei der Gattung *Anilius* fehlen die Internasalia, die beiden Nasalia bilden auf der Oberseite eine kurze Naht miteinander. Die Praefrontalia sind groß, das Frontale wirkt verhältnismäßig klein, und das Auge liegt in einem Ocularschild, das mit einer Ecke an das Frontale stößt. Supraocularia fehlen. Hinter den Augen und dem Frontale liegen 5 ungefähr gleich große Schilde, die ich als Parietalia bezeichne.

Der Pileus der beiden anderen Gattungen, *Anomalochilus* und *Cylindrophis* (Abb. 38, *C. rufus*), weicht nicht so sehr vom typischen Schlangen-Pileus ab. Auch ihnen fehlen die Internasalia, doch entspricht ihr Pileus im übrigen dem der Colubriden. Er wirkt verändert durch die besondere Kopfform. Der Kopf ist nämlich nicht vom Rumpf abgesetzt, recht flach und so breit, daß die Augen völlig von oben zu sehen sind. Der Oberkiefer überragt etwas den Unterkiefer.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Die besondere Kopfform und die Tendenz, die Anzahl der Schilde zu reduzieren, lassen darauf schließen, daß die Aniliidae stark an den Boden gebundene Schlangen sind. Sie halten sich tatsächlich viel unter Baumstümpfen und in der obersten Erdschicht auf und vermögen sich durch weichen Boden zu wühlen.

### 23. Uropeltidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Auch die Schildschwänze oder Uropeltidae sind aufgrund ihrer Schädelknochen und einiger morphologischer Merkmale recht urtümliche, wühlende Schlangen, die selten mehr als 50 cm Länge erreichen. Von den Gattungen ist *Platyplectrurus* am wenigsten spezialisiert. Das Auge ist nicht sehr groß, aber funktionstüchtig, und außer den fehlenden Internasalia entspricht die Kopfbeschilderung dem Colubriden-Pileus. Es finden sich keine Lorealschildchen. Die Schnauze ist etwas höher und spitzer als bei den Colubriden. Bei allen anderen Gattungen liegt das kleine Auge im Ocularschild, das sich jeweils durch Zusammenwachsen des Supra- und Postoculares herausgebildet hat (SMITH, 1943). Internasalia sind nie vorhanden. Bis auf die Gattung *Plectrurus* (Abb. 39, *P. perroteti*), die je ein Supraoculare aufweist, zeigen die anderen Gattungen, abgesehen vom fehlenden Supraoculare, die gleichen Schilde wie *Platyplectrurus*. Nur die Anordnung dieser Schilde variiert, bedingt durch die Kopfform. Die Gattung *Pseudoplectrurus* und manche *Uropeltis*-Arten (Abb. 40, *U. ellioti*) zeigen eine normal gestaltete Schnauze. Die anderen *Uropeltis*-Arten und die Gattung *Rhinophis* haben eine spitze, hohe Schnauze. Das Rostrale ist entsprechend groß und kann so weit nach hinten reichen, daß die Praefrontalia noch teilweise getrennt sind.



Abb. 39, *Plectrurus perroteti* DUMÉRIL & BIBRON

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Darüber, daß die Uropeltiden wühlende Schlangen sind, besteht kein Zweifel. Nur über ihre Lebensgewohnheiten ist wenig bekannt. Man findet sie unter Steinen oder in der Erde. Sie wühlen vortrefflich im weichen Boden dank ihrer starken Nackenmuskulatur. Spezielle Angaben darüber, ob vor allem *Platyplectrurus* und andere weniger stark spezialisierte Formen nicht so ausgeprägt unterirdisch leben wie insbesondere *Rhinophis* fanden sich nicht. Die Anzahl der Schilde ist zwar nur wenig vermindert, aber der Pileus läßt doch deutliche Anpassungen, verstärkt durch die besondere Kopfform, an eine unterirdische Lebensweise erkennen.

### 24. Xenopeltidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Familie Xenopeltidae ist nur durch eine Gattung mit einer Art vertreten, *Xenopeltis unicolor* (Abb. 41). Diese ist ebenfalls eine urtümliche Schlange, da ihr Zwischenkiefer noch bezahnt ist und die anderen Zähne klein und zahlreich erscheinen. Sie ist aber bedeutend weniger stark spezialisiert als die Vertreter der beiden vorgehenden Familien, Aniliidae und Uropeltidae, was sich auch in der Ausbildung des Pileus äußert.

*Xenopeltis* hat bis zu den Augen den typischen Pileus der Colubriden, bestehend aus Rostrale, Nasalia, Internasalia, Praefrontalia, Frontale und Loreale, das beiderseits bis zu den recht kleinen und von oben gut sichtbaren Augen reicht. Das Supraoculare auf jeder Seite ist sehr klein. Abweichend vom Colubriden-Pileus liegt hinter dem Frontale ein großes Interparietale, das von je zwei Parietalia umgeben wird.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

*Xenopeltis unicolor* ist eine nächtlich aktive Schlange, die sich tagsüber im Boden versteckt hält und nachts vor allem am Boden ihre Nahrung sucht und nur

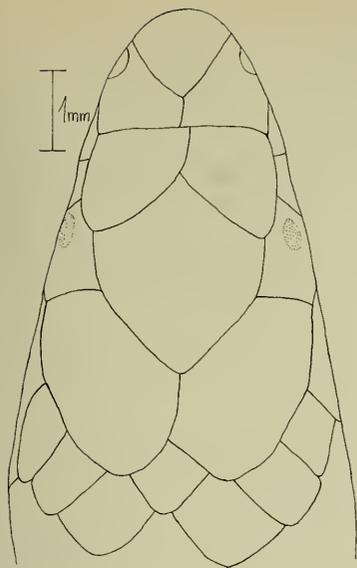


Abb. 40  
Uropeltis ellioti (GRAY) Original

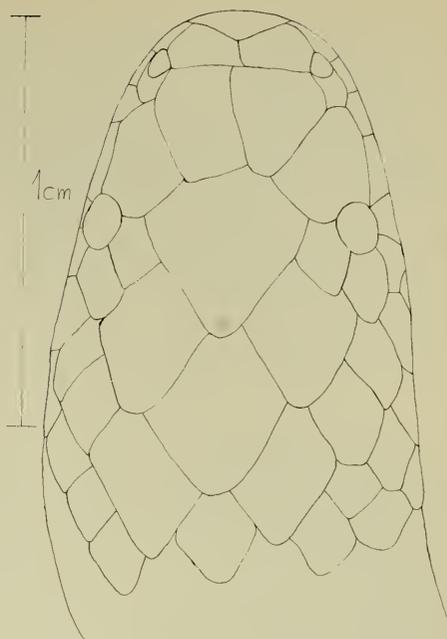


Abb. 41  
Xenopeltis unicolor REINWARDT Original

in der obersten lockeren Erdschicht zu finden ist. Sie gräbt sich bei Behelligung nicht in den Boden ein (SAINT-GIRONS, 1971). Entsprechend verwundert es nicht, daß *Xenopeltis* fast gar nicht an eine grabende Lebensweise angepaßt ist und auch keinen zu wenigen Schilden reduzierten Pileus zeigt.

## 25. Acrochordidae

### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Familie der Acrochordidae oder Warzenschlangen umfaßt eine Gattung mit zwei Arten. Es sind stark an das Wasser gebundene Schlangen, die nicht einmal mehr zur Eiablage an Land kommen, sondern voll entwickelte Junge zur Welt bringen. Beiden Vertretern der Gattung *Acrochordus* (Abb. 42, *A. granulatus*) fehlt ein Pileus. Die Schuppen auf dem Kopf sind winzig und liegen nebeneinander. Auch die Schuppen über den Augen und die Lippenschildchen sind nicht vergrößert.

Es taucht nun wiederum die Frage auf, ob diese Art der Beschilderung für die Acrochordidae ursprünglich oder sekundär ist. In der Literatur fanden sich keine Angaben darüber. Einerseits weisen die Warzenschlangen so viele urtümliche Merkmale der Henophidia auf, daß sie in diese Unterordnung gestellt werden. Andererseits zeigen sie aber auch bereits einige Merkmale der folgenden Caenophidia, zu denen sie lange als Unterfamilie der Colubridae gezählt wurden.

Da die beiden Arten so isoliert stehen mit ihrem Bauplan und ihrer Beschilderung, läßt sich die Frage nur schwer beantworten. An entsprechender Stelle soll im Zusammenhang noch einmal darauf eingegangen werden.

## Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen der Beschilderung des Kopfes und der Lebensweise ist kaum abzuleiten. Die Lebensweise als Wasserbewohner findet am deutlichsten ihren Ausdruck in den leicht erhöht oberseits des Kopfes liegenden Nasenlöchern. Es ist verständlich, daß keine Reduktion eines Pileus zu wenigen Schilden auftritt, da der Kopf im Wasser nur einen relativ geringen Widerstand findet. Andere im Wasser lebende Schlangen, wie die Hydrophiidae, haben einen Pileus, der nicht allzusehr vom Colubriden-Pileus abweicht. Deshalb dürfte es wohl für Wasserbewohner kein besonderes Schema einer Kopfbeschilderung geben.

## 26. Boidae

## Gegebenheiten und Tendenzen

Die Boiden gelten als urtümliche Schlangen, weil sie alle, bis auf die beiden Gattungen *Casarea* und *Bolyeria*, noch Reste des Beckengürtels aufweisen.

In keiner anderen Familie der Schlangen lassen sich sämtliche Übergänge in der Ausbildung des Pileus so vollständig erkennen wie bei den Boiden. Daß die Entwicklung noch keineswegs abgeschlossen ist, zeigt die Tatsache, daß H. C. E. ZACHARIAS (1897) keine zwei Exemplare einer Art fand, die eine gleiche Kopfbeschilderung gehabt hätten.

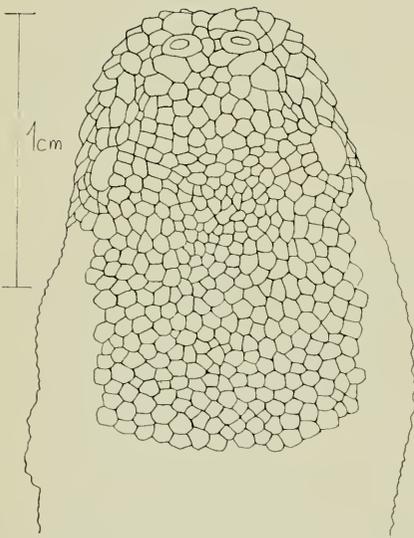


Abb. 42

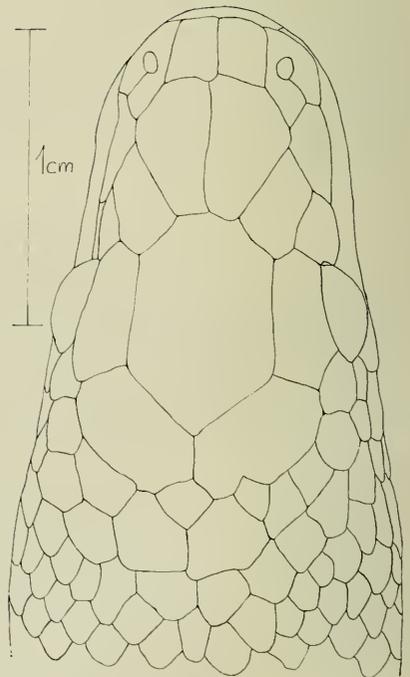
*Acrochordus granulatus* (SCHNEIDER) Original

Abb. 43

*Liasis olivaceus* GRAY Original

Über die Entwicklungsrichtung der Kopfbeschilderung findet man bei den Autoren nur wenige Angaben. Am ausführlichsten geht ZACHARIAS darauf ein. Er hält den Pileus mit wenigen Schilden für fortgeschritten. MERTENS (1942) und VOGEL (1968) dagegen halten die Ausbildung vieler kleiner Schilde, die sich aus den Pileusschilden rückgebildet haben, entwicklungsgeschichtlich für jünger. Da sich die stammesgeschichtliche Entwicklung innerhalb der Boidae nicht einheitlich verfolgen läßt, ist die Tendenz bei der Ausbildung der Pileusschilde nicht eindeutig.

Die Abhandlung der Gattungen folgt hier der Auffassung von ZACHARIAS.

Die fünf Unterfamilien sollen getrennt aufgeführt werden, und zwar ungefähr in ihrer Entwicklungsrichtung. Die Systematik folgt der Tierreichliste 79 (Lieferung von STIMSON), ergänzt durch die Abspaltung der Unterfamilie Erycinae nach SAINT-GIRONS (1971).

#### a) Pythoninae

Die Gattung *Chondropython* zeigt die einfachste Beschuppung. Außer den großen Labialia und dem Rostrale fallen noch die großen Nasalia auf. Zwischen ihnen liegen drei bis fünf Internasalia. Der übrige Kopf ist mit kleinen granulären Schuppen bedeckt.

Bei den *Python*-Arten ist die Entwicklung eines Pileus recht unterschiedlich weit verlaufen. Entweder liegen nur auf der Schnauze größere Schilde, wie bei *P. spilotes* mit zwei Nasalia, zwei Internasalia und zwei größeren Praefrontalia neben vielen kleinen Schilden, oder die Zahl der Praefrontalia und Frontalia ist etwas vermindert (8–17 bei *P. regius* gegenüber 18–22 bei *P. spilotes*; für die Frontalia 3–10 gegenüber 4–16). Bei den anderen *Python*-Arten verringert sich die Anzahl der Schilde immer mehr; dementsprechend werden die Schilde natürlich größer. Auch die Supraocularia und Parietalia zeichnen sich ab. Die geringste Schildzahl weist *P. timorensis* auf mit zwei Nasalia, zwei Internasalia, vier Praefrontalia, einem Frontale, einem Supraoculare und vier Parietalia.

Bei der Gattung *Liasis* (Abb. 43, *L. olivaceus*) entsprechen die Schilde denen des Colubriden-Pileus: zwei Internasalia, zwei oder vier Praefrontalia, ein (selten zwei) Frontale, ein Supraoculare, zwei Parietalia. Die Parietalia sind allerdings nur bei *L. papuanus* derart stark reduziert; ihre Anzahl schwankt im allgemeinen zwischen 6–37 Parietalia, wobei die beiden Schilde, die unmittelbar an das Frontale stoßen, immer größer als die übrigen ausgebildet sind. *L. childreni* zeigt 3–9 Lorealia, die übrigen Arten je zwei.

*Aspidites* hat vier Praefrontalia und sechs Parietalia ausgebildet; im übrigen entspricht der Pileus dem der Colubriden.

*Calabaria* besitzt ebenfalls zwei Paar Praefrontalia, die sehr breit und in zwei Reihen angeordnet sind; ferner fallen zwei bis drei Supraocularia und viele (9–14) Parietalia auf.

Außer 6 Parietalia zeigt die Gattung *Bothrochilus* keine Abweichung vom Colubriden-Pileus.

#### b) Boinae

Auch bei den Boinen kommen sehr viele Übergangsstadien vor; wieder sei hier bei der Besprechung mit der einfachsten Beschilderung angefangen. Diese zeigt unbestritten die Gattung *Boa* (Abb. 44, *B. constrictor imperator*). Der Kopf

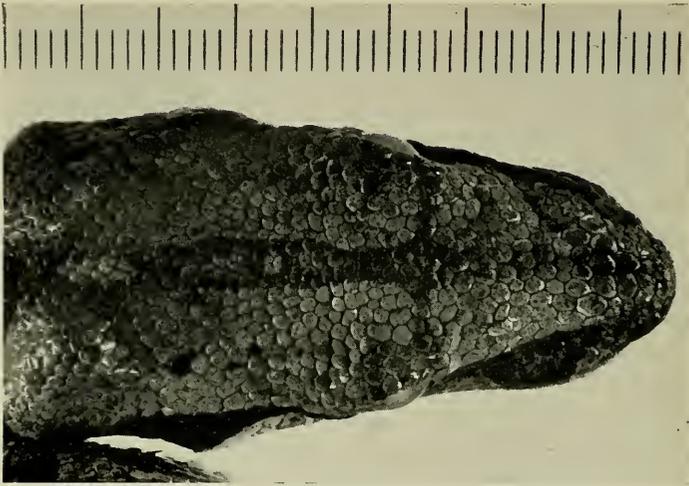


Abb. 44, *Boa constrictor imperator* DAUDIN

ist von zahlreichen kleinen Schuppen bedeckt. Lediglich das Rostrale, die Labialia und Nasalia sind größer ausgebildet. Die Labialia treten in zwei oder gar drei übereinander angeordneten Reihen auf. Von den beiden auf Madagaskar vorkommenden *Acrantophis*-Arten zeigt *A. dumerili* ähnliche Verhältnisse wie die *Boa*-Arten. Nur sind hier die seitlichen Kopfschilde deutlich größer ausgebildet als die Oberkopfschildchen. Bei *A. madagascariensis* bedecken bereits größere Schilde die Schnauze bis zu den Frontalia. Nur die Parietalregion ist noch völlig undifferenziert.

Als einziger Gattung und Art der Boiden liegen bei *Trachyboa gularis* an der Stelle, die sonst das Rostrale einnimmt, vier Schildchen. Im übrigen ist die Kopfbeschilderung keineswegs primitiv. Hinter den beiden Internasalia sind 6 der 13 Praefrontalia in drei Reihen angeordnet, und mit 14 Frontalia und 35 Parietalia weist *Trachyboa* beträchtlich weniger undifferenzierte Schilde auf als *Boa*.

Die Vertreter der Gattung *Candoia* haben zwar nicht mehr so viele Schuppen wie die Angehörigen der Gattung *Boa*, aber die Schuppen sind noch ziemlich klein, und eine regelmäßige Anordnung fehlt.

Besonders auf dem vorderen Teil des Kopfes liegen bei den *Corallus*-Arten große Schilde. Die Nasalia gehören dazu, die zum Teil mit den Internasalia verwachsen sind, ebenso die vorderen Praefrontalia und oft die zweite oder die dritte Reihe der Labialia. Die Anzahl der Praefrontalia ist stärker reduziert als die der Frontalia, und nur die Parietalregion ist nicht differenziert.

Wiederum recht unterschiedlich ist die Ausbildung bei den *Epicrates*-Arten. Die Schildzahl ist bedeutend vermindert, eine regelmäßige Anordnung der Schilde läßt sich aber nur bei zwei oder drei Arten erkennen. *E. fordii* und *E. inornatus* haben bereits nur ein Frontale; *E. inornatus* hat mit 6 Praefrontalia, einem Supraoculare und 6 Parietalia einen Pileus, der dem der Colubriden am ähnlichsten ist. Bei ihm wie auch bei fast allen anderen Arten sind Nasalia und Internasalia miteinander verwachsen.

Einander ähnlich sind die Pilei der beiden *Eunectes*-Arten, deren Schildzahl mit fünf bis sieben Praefrontalia, fünf Frontalia, einem Supraoculare, einem und

zwei Praeocularia und einem Loreale, aber noch undifferenzierten Parietalia recht gering ist.

Verhältnismäßig einfach ist die Beschilderung bei *Lichanura*. Die Internasalia sind mit den Nasalia verwachsen, dahinter liegen 6 Praefrontalia. Frontalia und Parietalia sind nicht ausgebildet.

Bei der Gattung *Charina* sind Nasalia und Internasalia ebenfalls miteinander verschmolzen, es folgen vier Praefrontalia, ein Frontale und 13 Parietalia, davon ist das vorderste recht groß.

Der Pileus der *Tropidophis*-Arten unterscheidet sich nur wenig vom Colubriden-Pileus. Es fällt auf, daß die vorderen beiden der vier Praefrontalia mit den Lorealia verwachsen sind und deswegen bis zu den Lippenschilden reichen. Bei allen Arten sind zwei, maximal ungefähr 10, Parietalia groß ausgebildet (bei *T. semicincta* nur zwei Parietalia).

Die beiden *Ungaliophis*-Arten zeichnen sich durch große Schilde aus, nämlich ein großes unpaares Praefrontale, ein Frontale, ein Paar Supraocularia und ein unpaares Parietale.

#### c) *Loxoceminae*

Die Gattung *Loxocemus* weist als Besonderheit beiderseits die Vereinigung des Praefrontalschildes mit jeweils dem Lorealschild auf. Von den 12 Parietalia sind drei besonders groß ausgebildet. Das Frontale ist das größte Schild, die jeweils zwei Supraocularia fallen als kleine Schilde auf.

#### d) *Erycinae*

Die Vertreter aus der Gattung *Eryx* zeigen ein recht großes Rostrale, Nasalia und Internasalia sind ziemlich unterschiedlich ausgebildet. Häufig sind diese Schilde in irgendeiner Form miteinander verwachsen. Auch diese Gattung zeigt eine beträchtliche Spanne zwischen einem urtümlichen und einem stark differenzierten Pileus. Die Arten *Eryx thebaicus*, *E. conicus* und *E. jaculus* weisen fast ausschließlich kleine unregelmäßige Schilde auf, während *Eryx muelleri* als Extrem 6 Praefrontalia, vier Frontalia und 14 Parietalia besitzt.

#### e) *Bolyerinae*

Die Kopfbeschilderung der beiden Gattungen *Bolieria* und *Casarea* ist fast gleich. Beide haben zwei Nasalia, zwei Internasalia, zwei Praefrontalia, ein Supraoculare, vier bis fünf Frontalia und 15 bzw. 26 Parietalia ausgebildet.

### Zusammenfassung

Die Boiden zeigen sämtliche Differenzierungen eines Pileus von gleichförmigen, zahlreichen Schildchen bis zum Colubriden-Pileus. Dabei ist eine mittelmäßige Entwicklung, also große Schilde auf der Schnauze bis zum Frontale, am häufigsten.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Besonders auffällig ist der Zusammenhang zwischen Ausbildung des Pileus und Lebensweise nicht. Fast alle Arten bewegen sich am Boden, im Wasser, auf Felsen oder auf Bäumen mit unterschiedlicher Vorliebe für den einen oder anderen Lebensraum. Als stark spezialisierte Baumbewohner mit Greifschwanz fallen *Chondropython viridis* und *Corallus caninus* auf, die in der Kopfbeschilderung

nicht übereinstimmen. Mit seiner sehr hohen Schuppenzahl fällt *Chondropython viridis* auf, während *Corallus caninus* größere Schilde, vor allem auf der Schnauze, aufweist.

Einige Arten leben hauptsächlich im Boden und verlassen nur nachts zur Nahrungssuche das Erdreich. Allerdings legen die Tiere im allgemeinen keine Gänge oder Höhlen selbst an, obwohl sie in der Lage sind, in lockerer Erde zu wühlen. Dazu gehören die *Eryx*-Arten, *Calabaria* und *Charina*. Kennzeichnend für alle ist der breite Kopf, der nicht vom Rumpf abgesetzt ist. Die Beschilderung läßt nur geringe Anpassung an diese Lebensweise erkennen. Das Rostrale ist etwas breiter als bei den anderen Arten. Keineswegs kann man aufgrund der Schilde darauf schließen, eine wühlende Form vor sich zu haben.

## H. Infraordnung CAENOPHIDIA

### 27. Colubridae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Die meisten Gattungen und Arten dieser Familie besitzen den Pileus, der im Teil II angegeben ist. Die Schilde seien noch einmal wiederholt: ein Rostrale, ein Paar Internasalia, ein Paar Praefrontalia, ein Frontale, je ein Supraoculare, ein Paar Parietalia. Die seitlichen Kopfschilde variieren mehr oder weniger, es können – außer den Labialia und mindestens einem Paar Nasalia, die immer vorhanden sind – weitere Nasalia, Lorealia, Prae- und Postocularia sowie Temporalia vorhanden sein.

Die Familie Colubridae ist in Unterfamilien aufgeteilt. Der besseren Übersichtlichkeit halber sollen jeweils die Unterfamilien besprochen werden, obwohl sie sich nicht immer an Hand des Pileus unterscheiden lassen.

#### a) Colubrinae

Die Colubrinen haben alle möglichen Lebensräume besiedelt. Es gibt bodenbewohnende Arten, die auch auf Büschen und Bäumen umherkriechen und sogar das Wasser nicht scheuen. Dazu gehören zum Beispiel die verschiedenen Nattern der Gattung *Coluber*. Unsere einheimische Ringelnatter, *Natrix natrix*, ist in ihrer Lebensweise stärker an das Wasser gebunden. Weiter gibt es die eigentlichen Baumnattern mit ihrem schlanken Körper, zu denen zum Beispiel die Vertreter der Gattungen *Abaetulla*, *Leptophis* und *Chrysopelea* gehören. Es gibt Colubrinen, die in der Bodenstreu leben und sich durch lockeren Humus wühlen, wie die *Carphophis*- (WRIGHT & WRIGHT, 1957) und *Lycodon*-Arten. Sogar wühlende Arten und solche, die sich fast nur im Wasser aufhalten, kommen vor. Zu den ersten zählen *Prosymna* und *Scaphiophis*, zu den letzteren *Helicops* und *Opisthotropis*. Bis auf die wühlenden Arten zeigen fast alle Colubrinen den typischen Schlangen-Pileus (Abb. 45, *Dispholidus typus*). Abgesehen von den variablen, seitlichen Kopfschilden treten einzelne Verwachsungen auf. Nur ein einziges Internasale besitzen die Gattungen *Helicops*, *Hydraethiops*, *Haldea*, *Brachyorrhus* (teilweise zeigen die Tiere paarige Internasalia), *Haplocercus*, *Aspidura*, *Dimades*, *Hydrops* und *Farancia*. Nur ein einziges, unpaares Praefrontale findet sich bei *Tretanorhinus*, *Opisthotropis* (teilweise), *Chersodromus*, *Trimetopon*, *Hydromorphus*, *Arrhyton* (teilweise) und *Elapomorphus* (teilweise).

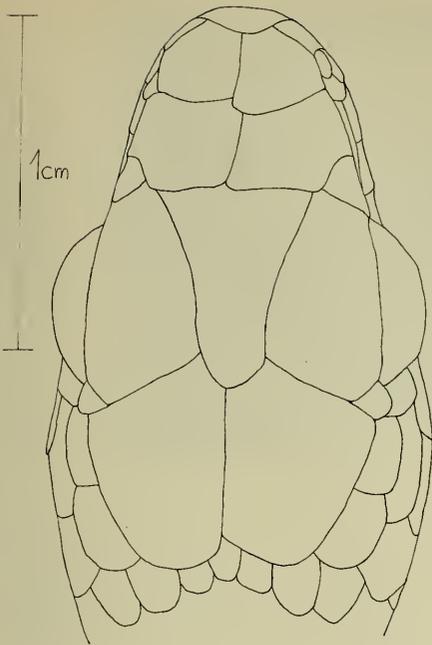


Abb. 45  
 Dispholidus typus (A. SMITH) Original

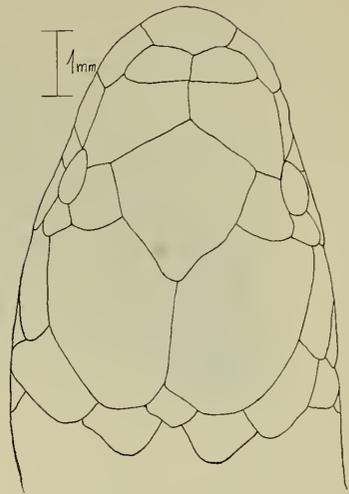


Abb. 46  
 Carphophis amoenus (SAY) Original

Bei diesen Schlangen finden sich nur vereinzelte Angaben über die Lebensweise. *Tretanorhinus* und *Opisthotropis* leben vorwiegend im Wasser; *Farancia* ist an sehr feuchte Gebiete gebunden. *Haldea* und *Arrhyton* wühlen in lockeren Erdschichten. Stärkere Verminderungen in der Anzahl der Kopfschilde zeigen einige Gattungen wühlender Colubriden. Bei *Sympholis* sind die Internasalia mit den Praefrontalia verwachsen. Bei *Geophis* sind die Supraocularia und Internasalia klein oder sie fehlen ganz. *Carphophis* (Abb. 46, *C. amoenus*) hat sehr kleine Supraocularia, die Internasalia sind vorhanden oder fehlen (bei einer Art). Auch die Gattung *Stilosoma* umfaßt Arten mit oder ohne Internasalia. Den *Macrocalamus*-, *Apostolepis*-, *Elapomoius*-, *Amblyodipsas*- und *Calamaria*-Arten fehlen die Internasalia. Die Gattung *Typhlogeophis* fällt dadurch auf, daß die Augen völlig unter dem Ocularschild verborgen liegen, das auch die Lage der Supraocularia einnimmt.

Einige Gattungen wühlen mit Hilfe ihres großen vorspringenden Rostrales leicht durch Sand. Es sind dies unter anderem die Gattungen *Rhamphiophis*, *Chilomeniscus*, *Lytorhynchus*, *Phyllorhynchus*, *Lystrophis* und *Heterodon*. Ihr Pileus ist sonst nicht oder nur selten verändert; so besitzt eine *Lytorhynchus*-Art ein einziges Praefrontale.

Durch mehr oder weniger festes Erdreich wühlen sich die Vertreter einiger Gattungen, die außer einem gemeinsamen vorspringenden, manchmal aufgebogenen Rostrale unterschiedliche Umbildungen des Pileus erfahren haben. Die üblichen Kopfschilde zeigt *Scaphiophis*, es sind sogar die Parietalia in vier oder mehr Schilde geteilt. *Prosymna* (Abb. 47, *P. meleagris*) zeigt abweichend nur je ein

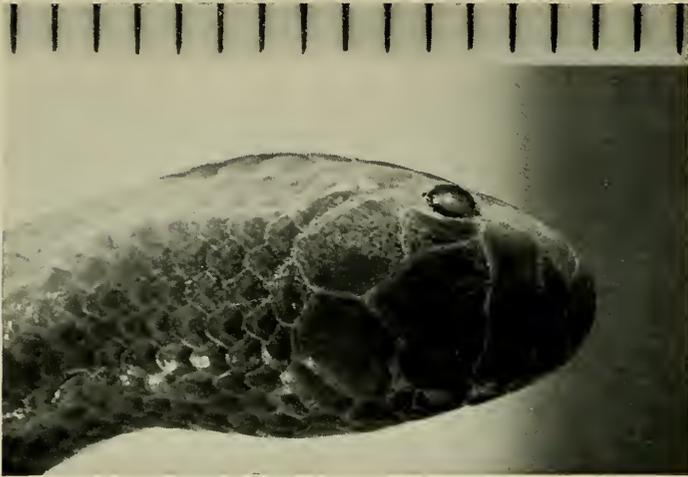


Abb. 47, *Prosymna meleagris* (REINHARDT)

unpaares Internasale und Praefrontale. Bei *Ficimia* sind die Internasalia sehr klein oder fehlen. *Xenocalamus* fehlen die Praefrontalia, und die Supraocularia sind sehr klein. Statt dessen ist das Frontale mächtig und das weitaus größte Schild des Kopfes.

Diese Beispiele sollen die mannigfaltigen Änderungen, die sich aufgrund der besonderen Lebensweise herausgebildet haben, aufzeigen. Eine Ausnahme stellen wenige Gattungen dar, die mehr Schilde besitzen, als für den Colubriden-Pileus typisch ist. *Lystrophis* hat teilweise ein überzähliges unpaares Schild zwischen den Praefrontalia. Bei *Heterodon* sind die Internasalia durch ein oder mehrere zusätzliche Schildchen getrennt, zum Teil auch die Praefrontalia. Beide Gattungen sind, wie ihre aufgebogene Schnauze erkennen läßt, gut dem Leben im Sand angepaßt. Bei zwei *Coluber*-Arten (*C. catenifer* und *C. melanoleucus*) sind die Parietalia in zwei oder mehr Paar aufgelöst. Ebenso sind bei *Pythonodipsas* die Parietalia in kleine Schilde aufgelöst. Eine *Simotes*-Art besitzt vier Internasalia. Erwähnt sei auch nochmals die Gattung *Scaphiophis* mit vier und mehr Parietalia.

### Zusammenfassung

Die Mehrzahl der Colubriden weist den typischen Schlangen-Pileus mit den neun großen Schilden und dem Rostrale auf. Einige Gattungen zeigen Verwachsungen von Schilden, vor allem der Schnauzenschilde. Wenige Gattungen fallen durch überzählige oder aufgesplitterte Schilde auf.

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Den vielen Colubriden-Gattungen, die den typischen Colubriden-Pileus haben und auch in ihrer Lebensweise nicht besonders auffallen, stehen einige Gattungen gegenüber, die ihrem Lebensraum mehr oder weniger stark angepaßt sind. Hierzu gehören einerseits die Tiere, die mit ihrer spitzen aufgeworfenen Schnauze — aber ohne Schildreduzierungen — sich vorzüglich durch den Sand wühlen können, der ihnen ja nur geringen Widerstand entgegensetzt.

Zum anderen verringerten manche Gattungen die Anzahl ihrer Schilde auf der Schnauze, wobei auch meist der Oberkiefer den Unterkiefer etwas überragt, so daß die Voraussetzungen für eine stark bodengebundene Lebensweise geschaffen sind. Genauere Angaben über die Lebensgewohnheit fehlen meistens, doch wo sie gegeben sind, lauten sie fast immer „kleinere, bodenbewohnende Schlangen, die unter Laub, Steinen, Humus etc. gefunden werden“.

Stärker ans Wühlen angepaßt sind die Gattungen, die ein großes, meist breites, schaufelförmiges Rostrale besitzen und zudem teilweise die genannten Schildreduzierungen aufweisen. In diese Gruppe gehören eben auch die Colubriden, die sich durch festes Erdreich wühlen können, wie *Prosymna* und *Scaphiophis*.

#### b) Dasypeltinae

##### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Dasypeltinae mit den beiden Gattungen *Dasypeltis* und *Elachistodon*, den Eierschlangen, zeigen den Colubriden-Pileus.

##### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Die Eierschlangen finden ihre Nahrung, bevorzugt Vogeleier, auf Bäumen und Sträuchern. Eine besondere Kopfbeschilderung ist nicht ausgebildet.

#### c) Homalopsinae

##### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Homalopsinen oder Wassertrugnattern haben einen Pileus, der fast immer Abweichungen vom Colubriden-Pileus zeigt. Häufig ist nur ein Internasale zu finden, das zwischen die beiden Nasalia geschoben ist, so bei *Myron*, *Gerarda*, *Fordonia*, *Cantoria*, *Bitia*, *Enhydris* und *Homalopsis*, allerdings bei den beiden zuletzt genannten Gattungen nicht bei allen Arten. Andererseits besteht die Tendenz, einzelne Schilde aufzulösen, so bei *Homalopsis* das Frontale, bei *Cerberus* (Abb. 48, *C. rhynchops*) die Parietalia und manchmal auch das Frontale, und bei *Bitia* die Parietalia. Bei *Erpeton* sind die typischen Pileusschilde zwar vorhanden, aber weitgehend durch kleine Schilde voneinander getrennt.

##### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Als ausschließlich im Wasser lebende Schlangen brauchen die Homalopsinae keinen besonderen Schutz ihres Kopfes und ihrer Schnauze. Die geringe Größe der Internasalia oder auch das Vorhandensein eines einzigen Internasalschildes lassen sich leicht dadurch erklären, daß die Nasenlöcher auf der Kopfoberseite liegen und damit auch die Nasalia zum Teil den Platz der Internasalia einnehmen. Es haben im Gegenteil manche Gattungen ihre großen Schilde wieder in kleine aufgelöst oder besitzen zusätzliche kleinere Schilde.

#### d) Dipsadinae

##### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Dipsadinae ernähren sich fast ausschließlich von Schnecken, was ihnen den deutschen Namen Schneckennattern eingetragen hat. Hinsichtlich ihrer Kopfbeschilderung fallen diese Schlangen nicht auf, sie haben alle den Colubriden-Pileus ausgebildet.

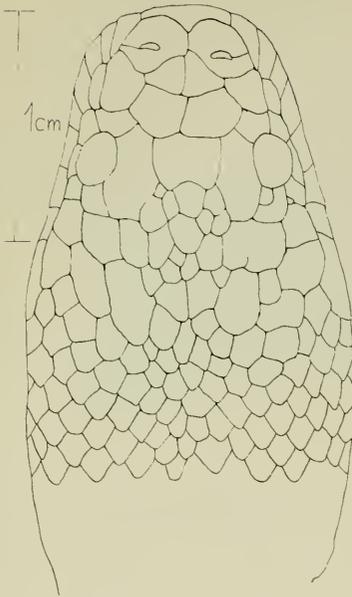


Abb. 48  
Cerberus rhynchops (SCHNEIDER) Original

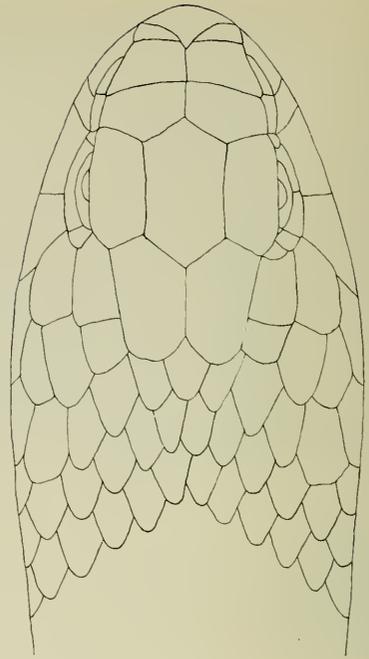


Abb. 50  
Causus rhombeatus (LICHTENSTEIN), nach  
FITZSIMONS

### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Die Dipsadinae sind baumbewohnende, nächtliche aktive Colubriden. Ihr Kopf ist keinen besonderen Belastungen ausgesetzt, so daß es nicht verwundert, wenn diese Schlangen die typische Beschilderung der Colubriden zeigen.

### e) Xenoderminae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Gattungen dieser Unterfamilie zeichnen sich durch eine breite Variation in der Ausbildung ihres Pileus aus. Die Schilde des Colubriden-Pileus sind für die Gattungen *Achalinus* (STEJNEGER, 1907) und *Fimbrios* charakteristisch. Allerdings fallen die Supraocularia durch ihre geringe Größe auf. Dies gilt auch für die übrigen Gattungen. *Stoliczkaia* zeigt ebenfalls große Schilde, nur das Frontale ist abweichend vom Grundschema paarig ausgebildet. Die großen Schilde können bei *Stoliczkaia* durch kleine eingeschobene Schildchen mehr oder weniger vollständig getrennt sein. Dies ist die Regel bei der Gattung *Nothopsis*, die sonst die typischen Schilde aufweist.

Diese kleinen überzähligen Schildchen deuten wohl auf eine beginnende sekundäre Auflösung des Pileus, die bei der Gattung *Xenodermus* dann weit fort-

geschritten ist. Es sind nämlich nur noch die Internasalia und Praefrontalia erhalten geblieben. Die übrigen Kopfschilde sind in kleinste gekielte Schildchen aufgelöst.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Näheres über die Lebensweise ist nur von den beiden Gattungen *Xenodermus* und *Achalinus* bekannt. *Xenodermus* lebt hauptsächlich am Rande von Sümpfen und Reisfeldern in der lockeren, feuchten Erde als Wühler. *Achalinus* hält sich meist unter Baumstümpfen und in den lockeren, oberen Bodenschichten auf. Nimmt man an, daß die anderen Gattungen einen ähnlichen Lebensraum bewohnen, dann verwundert es, daß die Xenoderminae deutlich die Tendenz zeigen, ihre großen Schilde in kleine aufzuteilen, da ihre wühlende Lebensweise eine solche Entwicklung nicht einleuchten läßt.

Eine Erklärung ließe sich vielleicht anhand des Materials geben, durch das die Xenoderminae wühlen. Es ist – soweit bekannt – sehr feuchter, weicher Boden, der beim Wühlen nur geringen Widerstand bietet. Damit läßt sich zwar kein eindeutiger Zusammenhang zwischen Lebensweise und Ausbildung des Pileus erkennen, aber die Feststellung, daß diese Kopfbeschilderung nach den bisherigen Zusammenhängen mit der Lebensweise nicht widersinnig erscheint.

Weitere Erklärungen wird erst eine Untersuchung der genauen Lebensgewohnheiten aller Xenoderminae möglich machen.

### 28. Elapidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Auch fast alle Elapiden haben einen typischen Pileus. Als einzige Gattungen besitzen *Rhinoplocephalus* und *Ultrocalamus* nicht alle Schilde, die Internasalia nämlich fehlen jeweils.

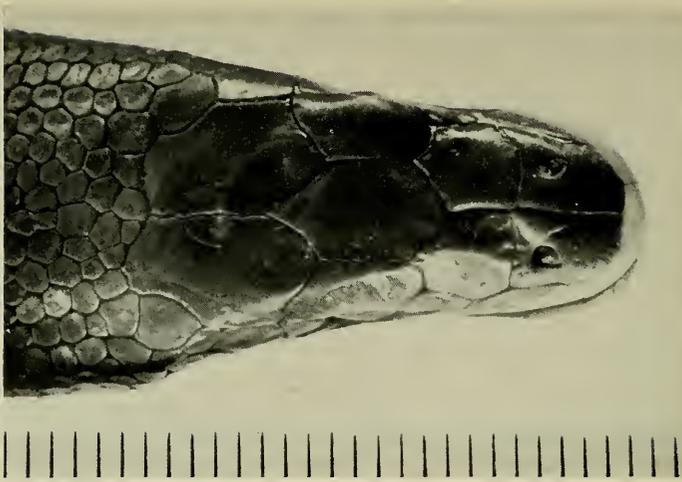
#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Nur wenige Elapiden zeigen eine wühlende Lebensweise. Dazu gehören einige Gattungen, deren Vertreter außer einem großen, manchmal vorstehenden Rostrale keine veränderten Schilde aufweisen. Erwähnt seien *Aspidelaps*, *Brachyuropis*, *Rhynchoelaps*, *Melwardia*, *Narophis* und *Vermicella*. Allerdings wühlen diese Elapiden nur im lockeren Boden und herabgefallenen Laub oder im Sand, so daß der Kopf nicht übermäßig beansprucht ist. Auch die Wasserkobra, *Boulengerina* (DE WITTE, 1962), die sich vornehmlich in Flüssen aufhält und sich in Uferhöhlen verborgen hält, besitzt keinen von der typischen Ausbildung abweichenden Pileus.

### 29. Hydrophiidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Die Hydrophiidae zeigen fast alle einen Pileus, der dem der Colubriden entspricht. Allerdings fehlen allen Gattungen außer *Thalassophis* und *Laticauda* die Internasalia (Abb. 49, *Pelamis platurus*). Bei *Thalassophis* bedecken mehrere Schildchen die Rostralregion. Bei der Gattung *Acalyptophis* sind das Frontale und die Parietalia in Schuppen aufgelöst. Zwei Arten der Gattung *Aipysurus*, *A. laevis* und *A. duboisii*, fallen durch fortschreitende Auflösung ihrer Schilde in kleine Schildchen auf. Bei *A. laevis* sind die Kopfschilde in unterschiedlichem Maße ge-

Abb. 49, *Pelamis platurus* (LINNAEUS)

teilt und häufig sehr unregelmäßig. *A. duboisii* bedecken nur noch kleine unregelmäßige Schildchen den Kopf. Auch bei einer der beiden *Lapemis*-Arten, *L. curtus*, sind die Parietalia in kleine Schildchen zerfallen.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Die Hydrophiidae leben ausschließlich im Wasser; bis auf die Gattung *Laticauda*, möglicherweise auch die übrigen Vertreter der Unterfamilie Laticaudinae, die zur Eiablage an Land kommt, verlassen sie das Wasser nie und bringen lebende Junge zur Welt. Ihr Pileus hat insofern eine Anpassung an die Lebensweise erfahren, als die Nasenlöcher auf der Kopfoberseite liegen. Entsprechend sind die Nasalia oben gelegen, größer als bei den Colubridae, und verdrängen in fast allen Gattungen die Internasalia (siehe auch Homalopsinae). Die wohl sekundäre Aufteilung der großen Kopfschilde, die bei den Hydrophiidae unterschiedlich weit fortgeschritten ist, läßt sich nur ungenügend verstehen.

### 30. Viperidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Nur wenige Vipern haben noch den typischen Colubriden-Pileus ausgebildet. Einmal ist es die Gattung *Causus* (Abb. 50, *C. rhombeatus*) (FITZSIMONS, 1962) mit vorspringendem Rostrale und im Verhältnis kleinen Parietalia. Zum anderen gehören die Gattung *Azemiops* dazu, die wie eine Colubride aussieht, und schließlich die Gattung *Atractaspis* mit vorspringendem Rostrale, kleinen Augen und Supraocularia, aber großem Frontale und großen Labialia. Ein Occipital-schild unterscheidet sich gut von den Rückenschuppen.

Deutlich zeigt die Gattung *Vipera* die verschiedensten Rückbildungsstufen des Pileus zu zahlreichen kleinen Schuppen. *Vipera berus*, die einheimische Kreuzotter, besitzt noch die meisten Schilde, wenn auch bei ihr eine beginnende Auflösung der Schilde festzustellen ist. Im typischen Fall sind das Frontale, je ein Supraoculare und die Parietalia wie beim Colubriden-Pileus vorhanden. Dagegen

sind die Internasal- und Praefrontalschilde immer vermehrt. Zusätzlich schiebt sich zwischen Frontale und Supraoculare beiderseits eine Reihe kleiner Schildchen. In seltenen Fällen erreicht *Vipera aspis* (Abb. 51) eine ähnliche Differenzierung, die in der typischen Ausbildung außer den Supraocularia, von denen jedes in sehr seltenen Fällen in drei oder vier Schildchen aufgeteilt sein kann (M. PHISALIX, nach 1924), keinerlei größere Schilde aufweist. Dazwischen treten allerlei Übergangsformen auf, am häufigsten ist nur das Frontalschild erhalten geblieben (M. PHISALIX, 1924; GASC & GOURMAIN, 1968).

Zu den Arten mit relativ großen Schilden gehört auch *V. ursinii*. Die anderen *Vipera*-Arten und die Vertreter der restlichen Gattungen, wie *Cerastes*, *Bitis*, *Atheris* und *Echis*, zeichnen sich durch kleine Schuppen auf dem Kopf aus, wobei sogar die Supraocularia meist in mehrere Reihen kleiner Schildchen aufgelöst sind.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Als einzige Gattung vertritt *Atractaspis* eine recht spezialisierte Lebensweise als Wühler in lockerem und festerem Erdreich. Der Pileus hat allerdings kaum Veränderungen erfahren. Es sind alle Schilde des Colubriden-Pileus vorhanden, nur die Proportionen sind teilweise etwas verschoben. Das Supraoculare über jedem Auge ist sehr klein, das Frontale dagegen besonders groß ausgebildet. Die Augen sind klein, und der Oberkiefer überragt etwas den Unterkiefer. Zwar deuten die Kopfform und Augen auf eine Lebensweise als Wühler hin, aber die eigentliche Ausbildung des Pileus läßt dies nur bedingt vermuten, so daß ein eindeutiger Zusammenhang zwischen Lebensweise und Differenzierung des Pileus offenbar nicht besteht.

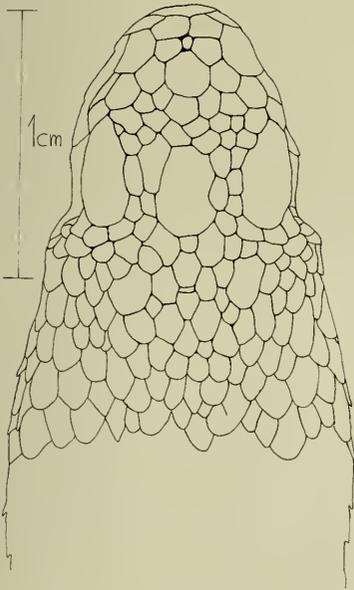


Abb. 51  
*Vipera aspis* (LINNAEUS) Original

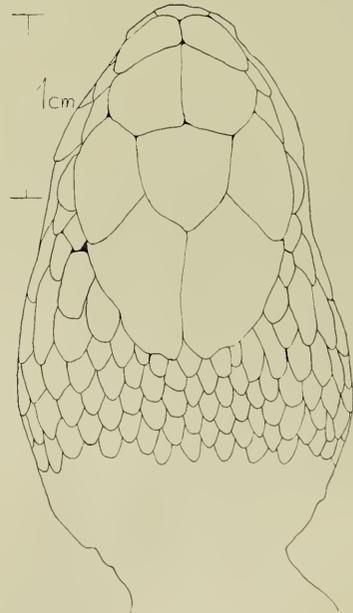


Abb. 52  
*Agkistrodon halys blomhoffii* (BOIE) Original

Die beiden anderen Gattungen mit wohlentwickelten Schilden, *Causus* und *Azemiops*, leben am Boden, sind aber keine Wühler. Die übrigen Vipern mit ihrem sekundär in kleine Schilde aufgelösten Pileus sind teils Bodenbewohner, wie *Vipera* oder *Bitis*, teils Sandbewohner, wie *Echis* und *Cerastes*, teils arbikole Arten, wie *Atheris*, so daß sich hier kein Zusammenhang zwischen Lebensweise und Ausbildung des Pileus erkennen läßt.

Auf die Frage, warum viele Vipern ihren Pileus sekundär wieder zu gleichförmigen Schildchen zurückgebildet haben, gibt es bis heute noch keine eindeutige Antwort. Ein Hauptargument ist die größere Beweglichkeit der Haut, so daß die Tiere das Maul noch weiter aufreißen können (H. MARX & G. B. RABB, 1970). Näher soll auf diese Frage im nächsten Kapitel eingegangen werden.

### 31. Crotalidae

#### Gegebenheiten und Tendenzen

Auch bei den Crotaliden gibt es einige wenige Arten mit einem Pileus, der dem der Colubriden ähnelt, und andere, bei denen der Pileus in zahlreiche kleine Schilde aufgelöst ist.

Die Gattungen *Agkistrodon* (Abb. 52, *A. halys blomhoffii*) und *Sistrurus* vertreten die Arten mit einem Colubriden-Pileus. Nur bei zwei Arten, *A. hypnale* und *A. nepa*, sind die Internasalia und Praefrontalia in mehrere kleine Schilde aufgelöst.

Den Arten der Gattung *Crotalus* ist gemeinsam, daß die Supraocularia typisch ausgebildet sind und anstelle von Frontale und Parietalia kleine Schilde oder nur Schuppen den Kopf bedecken. Die Schnauzenschilde sind sehr unterschiedlich entwickelt. Von mehreren kleinen Schildchen bis zur typischen Ausbildung – paarige Internasalia und Praefrontalia – gibt es alle erdenklichen Über-

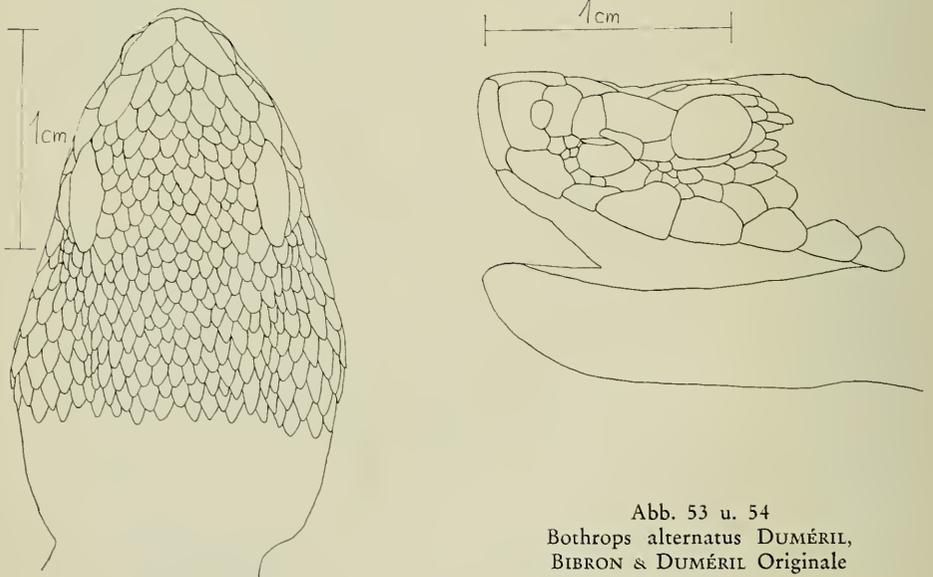


Abb. 53 u. 54  
*Bothrops alternatus* DUMÉRIL,  
BIBRON & DUMÉRIL Originale

Taf. 1: Übersicht über die Kopfbeschilderung der einzelnen Familien

	1	2	3	4	5	6	7
Gekkonidae	×						
Pygopodidae	×		×			×	
Xantusiidae			×		×		
Agamidae	×	×					
Iguanidae	×	×	×				
Chamaeleonidae	×						
Teiidae		×	×	×	×	×	
Lacertidae				×	×		
Cordylidae					×		
Scincidae				×	×	×	
Feyliniidae						×	
Dibamidae						×	
Anguidae			×		×		
Anniellidae						×	
Xenosauridae		×					
Lanthanotidae	×						
Helodermatidae	×						
Varanidae	×	×					
Amphisbaenidae							×
Typhlopidae							×
Leptotyphlopidae							×
Aniliidae					×		
Uropeltidae					×		
Xenopeltidae					×		
Acrochordidae	×						
Boidae	×	×	×	×			
Colubridae		×		×	×	×	
Elapidae				×	×		
Hydrophiidae		×		×	×		
Viperidae	×	×		×	×		
Crotalidae	×	×		×	×		

Bedeutung der Zahlen: 1 = nur kleine Schuppen  
 2 = kleine Schuppen + ein bis mehrere Schilde  
 3 = nur Schilde, kleinere und/oder größere, aber nicht in der typischen Ausbildung  
 4 = Lacertiden- bzw. Colubriden-Pileus  
 5 = nur wenig von 4 abweichend  
 6 = wenige große Schilde  
 7 = gänzlich abweichende Anordnung von Schilden

gänge. Die Gattungen *Lachesis*, *Bothrops* (Abb. 53 und 54, *B. alternatus*) und *Trimeresurus* haben fast immer keinen Pileus mehr. Die Schuppen oder kleinen unregelmäßigen Schilde sind glatt oder gekielt. Nur das Supraoculare ist jeweils erhalten geblieben. Durch die besondere Schnauzenform – „Stupsnase“ – ist das Rostrale recht groß. Auch die Nasalia sind groß, allerdings manchmal geteilt. Nur bei manchen Exemplaren, zum Beispiel der Art *Bothrops godmanni*, sind Frontale, kleine Parietalia und größere Schnauzenschilde erhalten geblieben.

#### Ausbildung des Pileus im Zusammenhang mit der Lebensweise

Ein Zusammenhang zwischen Lebensweise und Pileusbildung läßt sich wie bei den Vipern nur schwer sehen.

### VI. Vergleich zwischen den Familien

Im Teil V wurden jeweils die Familien abgehandelt. Hier folgen nun Zusammenfassung und Vergleich der Familien miteinander, wobei stammesgeschichtliche Aspekte, verwandtschaftliche Beziehungen, Entstehung der Schlangen und Fragen im Zusammenhang mit der Kinetik behandelt werden.

#### Unterordnung S A U R I A

##### A. Infraordnung GEKKOTA

Familie G e k k o n i d a e

Familie P y g o p o d i d a e

Familie X a n t u s i i d a e

Diese drei Familien zeigen gemeinsam verschiedene anatomische Merkmale, die eine Verwandtschaft sicher belegen, wie die Ausbildung der Augen, der Zunge, der Wirbel sowie der Schädelbau. Allerdings ähneln die Xantusiidae in verschiedenen Merkmalen den Scincomorpha, besonders in einigen Punkten des Schädelbaus. Deshalb ist die Zuordnung der Xantusiidae zu den Gekkota noch nicht sicher.

Andererseits sind zumindest bei einer Xantusiiden-Art jene Kalksäckchen in der Schwanzwurzel hinter der Analspalte nachgewiesen, die sonst nur von den Geckos und Flossenfüßern bekannt sind.

Die Beschuppung der drei Familien ist recht unterschiedlich. Die Gekkonidae weisen gar keinen Pileus auf; die Pygopodidae zeigen verschiedene Entwicklungsstufen, der Pileus fehlt entweder, oder er ist deutlich ausgebildet, oder die Anzahl der Schilde ist stark vermindert; und die Xantusiidae besitzen einen vom Lacertiden-Pileus abweichenden Pileus.

Betrachtet man zusätzlich die Körpergestalt der drei Familien, so läßt sich sagen, daß äußerlich die Verwandtschaft nicht zu erkennen ist. Doch besteht auch hier die Tendenz, den Kopf mit großen Schilden zu bedecken.

##### B. Infraordnung IGUANIA

Familie A g a m i d a e

Familie I g u a n i d a e

Familie C h a m a e l e o n i d a e

Aufgrund anatomischer Merkmale sind die drei Familien nahe miteinander verwandt, so daß ihre Zusammenfassung zu einer Infraordnung als sicher anzusehen ist.

In ihren Grundzügen ist die Beschuppung dieser drei Familien gleich: kein Pileus, statt dessen kleinere bis größere meist nebeneinander liegende Schuppen. Bis auf die Chamaeleons, die keine weitergehende Differenzierung zeigen, bieten sich bei den anderen Familien Ansätze zu einem Pileus. Nicht weit fortgeschritten sind in dieser Hinsicht die Agamidae; sie zeigen lediglich eine größere Interparietalschuppe, größere Supraocularschuppen und eine gewisse Regelmäßigkeit der Schnauzenbeschuppung.

Weit stärker und vielfältiger ist die Differenzierung bei den Iguanidae. Es finden sich nämlich alle Übergänge bis hin zu einer Beschilderung, die dem Lacertiden-Pileus recht nahe kommt; allerdings sind hauptsächlich auf der Schnauze noch zahlreiche kleine Schilde zu finden.

So ähnlich sich die Agamen und Leguane in ihrer Gestalt und ihren verschiedenen Lebensweisen sehen, so stark unterscheiden sie sich in der Entwicklung des Pileus.

### C. Infraordnung SCINCOMORPHA

- Familie Teiidae
- Familie Lacertidae
- Familie Cordylidae
- Familie Scincidae
- Familie Feyliniidae
- Familie Dibamidae

Die Beschilderung dieser Familien ist verhältnismäßig einheitlich. Alle haben einen Pileus, der zum Teil familiengebundene Abweichungen zeigt, wie zum Beispiel der gemeinsame Besitz von vier Parietalia bei den Cordylinae. Insgesamt betrachtet, finden sich bei den Teiiden die meisten Schilde, aber auch die größte Variabilität innerhalb der Infraordnung; man denke an *Callopistes* einerseits und *Ophiognomon* andererseits. Bei *Ophiognomon*, einigen Skinken und den Familien Feyliniidae und Dibamidae sind die durch die Lebensweise bedingten Reduzierungen der Anzahl der Schilde auffällig.

### D. Infraordnung ANGUINOMORPHA

- |              |                        |
|--------------|------------------------|
| Superfamilie | Familie Anguidae       |
| Diploglossa  | Familie Anniellidae    |
|              | Familie Xenosauridae   |
|              | Familie Lanthanotidae  |
| Superfamilie | Familie Helodermatidae |
| Platynota    | Familie Varanidae      |

Von diesen Familien zeigen die Anguidae am deutlichsten die Ausbildung eines Pileus, der sich vom Lacertiden-Pileus durch Form und Lage der Schilde, sowie häufig durch die Anzahl der Schilde unterscheidet. Die starke Reduzierung des Pileus zu wenigen großen Schilden bei den Anniellidae ist mit der wühlenden Lebensweise zu erklären.

Die Xenosauridae erinnern an viele Leguane, da bei ihnen im wesentlichen nur die supraorbitalen Bögen ausgebildet sind. Zwischen ihnen liegt eine Längs-

reihe von Schuppen, und das Interparietale erscheint vergrößert. Die übrigen Kopfschuppen sind unregelmäßig. Die Vertreter der restlichen drei Familien lassen einen Pileus nahezu völlig vermissen. Nur bei Varanen treten teilweise breite Supraocularia und ein vergrößertes Interparietale auf. Relativ groß sind die halbrunden nebeneinander liegenden Schuppen der Helodermatidae.

Die Frage, ob die kleinen Schuppen bei den Platynota als primär oder als sekundär anzusehen sind, beantwortet MERTENS (1942) für die Varane. Aufgrund der Tatsache, daß die Varane eine hochentwickelte Echsengruppe darstellen und stammesgeschichtlich alte Merkmale häufig zusammen mit größeren Supraocularia bei den einzelnen Arten auftreten, hält er die zahlreichen Schildchen der Varane für sekundär. Auch die Tatsache, daß MERTENS ein Exemplar eines *V. prasinus kordensis* mit einem differenzierten Frontale fand, spricht für die sekundäre Natur der kleinen Schildchen, da *V. prasinus* zu den alten Varanen zählt.

Natürlich läßt sich aus den gegebenen Elementen auch gegensätzlich schlußfolgern, nämlich daß sich der Pileus bei den Varanen herausdifferenziert, und die Entwicklung noch am Anfang steht. Da sich die Varanidae schon sehr früh von den anderen Echsen abspalteten, wäre es durchaus denkbar, daß diese Echsen noch keinen Pileus besaßen, und die Varanidae zwar in vielen anderen morphologischen Merkmalen große Fortschritte erreicht hätten, aber mit der Herausbildung großer Schilde nicht hervortreten.

Zu Vergleichen der Differenzierung des Pileus zwischen den einzelnen Gattungen oder Familien können nur rezente Vertreter herangezogen werden, da bei Fossilien Hautabdrücke des Kopfes nicht erhalten geblieben sind. Deshalb sind stammesgeschichtliche Betrachtungen, die auch fossiles Material berücksichtigen, hauptsächlich auf osteologische Untersuchungen beschränkt. Die dabei gewonnenen Ergebnisse lassen sich nur mit Vorbehalt auf die Ausbildungstendenz des Pileus übertragen, denn nicht jedes Merkmal ist derselben Entwicklung unterworfen.

Wendet man diese Methode einmal zu stammesgeschichtlichen Vergleichen der Pileusdifferenzierung innerhalb der Anguinomorpha an und zieht den Stammbaum von MCDOWELL und BOGERT (1954) heran, so liegt die Entwicklungsrichtung in einer sekundären Auflösung des Pileus in kleine unregelmäßige Schilde. In der Superfamilie Diploglossa ist die Familie Anguidae durch einen Pileus ausgezeichnet, der in manchen Gattungen, wie *Anguis* und *Ophisaurus*, die Tendenz zeigt, auf der Schnauze vermehrt Schildchen aufzuweisen.

Die Xenosauridae sind von den Gerrhonotinae abzuleiten, so daß ihre unregelmäßige Beschilderung als sekundär angesehen werden muß. Die großen Supraocularia sind die bedeutendsten Reste des Pileus. Auch die relativ großen Schuppen des übrigen Kopfes, die zwischen den Augen in drei Reihen liegen, lassen eine frühere Differenzierung in große Schilde erkennen. So ist die Ähnlichkeit mit den Leguanen rein äußerlich und auf verschiedenen Wegen entstanden.

Die andere Superfamilie Platynota zeigt nur noch andeutungsweise einen Pileus. Während bei *Heloderma* die tuberkeligen Schuppen gleichmäßig relativ groß erscheinen, sind bei den Varanen die Reste eines Pileus deutlicher erhalten geblieben. *Lanthanotus* schließlich als jüngstes Glied des Stammbaums weist nur mehr winzige nebeneinander liegende Schuppen auf, wobei auch die Lippenschilde nicht größer als die übrigen Schuppen sind.

Gemeinsam sind den Xenosauridae, Lanthanotidae und Varanidae sehr kleine Labialia, über denen noch ein bis zwei Reihen ebenso kleiner Schuppen liegen, die regelmäßig angeordnet sind.

Diese Besonderheit zeigen auch einige Boidae, wie zum Beispiel die Vertreter der Gattung *Boa*, und die Warzenschlange *Acrochordus*. Damit ist bereits das umstrittene Thema der Entstehung der Schlangen angeschnitten. Eine Theorie besagt, daß die Platynota, insbesondere die Varane, unter anderem auf Grund des Schädelbaus, des gestreckten Körpers, der Unfähigkeit, den Schwanz abzuwerfen und wieder zu regenerieren, und der Eigenart, verhältnismäßig große Beutetiere ganz hinabzuwürgen, recht nahe mit den Schlangen verwandt sind. Wahrscheinlich stammen die Schlangen von Vorfahren dieser Überfamilie Platynota ab.

Die andere Theorie, die sogenannte „Wühler-Theorie“, die WALLS (1942) aufstellte, basiert auf dem grundsätzlich unterschiedlichen Bau des Echsen- und Schlangenauges.

Doch zunächst zurück zur Platynota-Theorie. Natürlich soll hier nur im Zusammenhang mit der Ausbildung des Pileus darauf eingegangen werden. Die meisten Gemeinsamkeiten lassen sich – wie oben bereits angedeutet – mit den Boidae finden. Das ist nicht verwunderlich, denn die Boidae zeigen ja noch einige Echsenmerkmale, darunter Reste des Beckengürtels als bekanntestes.

Außer der besonderen Ausbildung der Labialia zeigen Varane, Boas und *Acrochordus* gemeinsam zahlreiche undifferenzierte Schildchen auf dem Kopf. Nur die Ausprägung großer Supraocularia ist den Varanen vorbehalten. Die Beschilderung des Kopfes ist bei den vielen anderen Boidengattungen unterschiedlich weit entwickelt, wobei alle Stufen bis zum Colubriden-Pileus vertreten sind.

Geht man davon aus, daß einerseits die Vorfahren der Platynota einen Pileus besaßen, der sich von dem der Lacertiden nicht oder nur wenig unterschied, und daß andererseits die Schlangen sich von diesen Vorfahren ableiten sollen, darf man wohl annehmen, daß die Ausbildung großer Schilde als primärer Zustand für die Schlangen gilt. Folglich ist jede Differenzierung in kleine Schilde als sekundär zu betrachten. Die kleinen Supralabialia der Platynota einerseits und der Boas und von *Acrochordus* andererseits wären also als eine Parallelentwicklung der beiden Gruppen zu werten, die nicht mehr auf eine unmittelbare gemeinsame Abstammung schließen ließe. Die rezenten Vertreter der Platynota und Schlangen zeigen zwar in einigen Gattungen eine ähnliche Differenzierung des Pileus, ohne daß daraus eine Abstammung der Schlangen von den Platynota ersichtlich würde.

Nimmt man dagegen an, daß die kleinen Schuppen der Varane primärer Natur sind und sich die Schlangen aus diesen Platynota ohne Pileus entwickelt haben, so deuten die kleinen Labialia der Varane und Boas wohl auf eine Verwandtschaft der beiden Familien hin. Da *Acrochordus* eine starke Anpassung an das Leben im Wasser erfahren hat, ist seine Kopfbeschilderung insgesamt als sekundär aufzufassen.

## E. Infraordnung AMPHISBAENIA

### Familie Amphisbaenidae

Mit ihrer starken Spezialisierung stehen die Amphisbaenen recht isoliert im System. Keine andere Reptiliengruppe ist so stark an eine unterirdische Lebensweise angepaßt, wobei sie sich selbst durch festes Erdreich bohren können. Das Rostrale ist fast durchweg groß und bedeckt einen beträchtlichen Teil des Kopfes.

Je nach der Ausdehnung des Rostrale sind entweder kaum mehr weitere Schilde vorhanden oder mehrere, die häufig paarweise nahezu quadratisch hintereinander liegen. Dabei variiert die Ausbildung bei den einzelnen Arten beträchtlich.

Der Schädel der Amphisbaenen ist akinetisch, was sich durch die extreme Umgestaltung zu Wühlern leicht erklären läßt (GANS, 1960). Das Fehlen der Kinetik ermöglichte die Ausbildung der extrem großen Schilde, da andernfalls die Haut eine gewisse Beweglichkeit aufweisen muß. Die Nähte zwischen den Schilden ermöglichen dem Lacertiden-Pileus noch diese Beweglichkeit.

Der Pileus unterstützt die Spezialisierung des Schädels und schützt den Kopf zusätzlich beim Bohren.

## Unterordnung SERPENTES

### F. Infraordnung SCOLECOPHIDIA

Familie Typhlopidae

Familie Leptotyphlopidae

Obwohl die beiden Familien wahrscheinlich eine getrennte Abstammung besitzen (UNDERWOOD, 1967; SAINT-GIRONS, 1971), ist ihr äußeres Erscheinungsbild fast gleich. Das gilt auch für den Pileus.

Die Typhlopidae und Leptotyphlopidae stellen die beiden am stärksten als Wühler spezialisierten Schlangenfamilien dar. Sie können sich aber im Gegensatz zu den Amphisbaenen nur durch lockeren Boden wühlen. Der Pileus hat eine von allen anderen Wühlern abweichende Veränderung erfahren. Die Schilde sind nämlich von der Seite gesehen relativ hoch. Das Rostrale reicht weit auf den Oberkopf und wird von den seitlichen Schilden berührt. Hinter dem Rostrale liegen nur mehr wenige kleine Schilde, die teilweise nicht von der Rumpfbeschuppung unterschieden sind.

Die Typhlopidae zeigen einerseits recht urtümliche Merkmale, wie Reste des Hinterbeinskeletts, andererseits ist ihre Spezialisierung so ausgeprägt, daß die Stellung im System noch nicht restlos geklärt ist. Die Ausbildung des Pileus unterstreicht die Besonderheit der Familien, so daß die Scolecophidia anhand des Pileus sofort als solche erkannt werden. Die beiden Familien unterscheiden sich durch die Nasalia, die bei den Leptotyphlopiden unmittelbar an die Lippen grenzen.

### G. Infraordnung HENOPHIDIA

Familie Aniliidae

Familie Uropeltidae

Familie Xenopeltidae

Familie Acrochordidae

Familie Boidae

Diese Infraordnung umfaßt ebenfalls recht urtümliche Schlangen, die allerdings bedeutend weniger spezialisiert sind als die Scolecophidia. Lebensraum und Differenzierung der Kopfschilde sind recht unterschiedlich.

Als gemäßigte Wühler sind die Vertreter der Familien Aniliidae, Uropeltidae und Xenopeltidae anzusprechen, die sich in der Ausbildung des Pileus vom Colubriden-Pileus durch Verschmelzen oder Fehlen einzelner Schilde unterscheiden. Ihr Pileus weist also weniger Schilde auf, als es für die Schlangen typisch ist.

Als ausschließliche Wasserbewohner haben die Acrochordidae wohl den extremsten Lebensraum unter den Henophidia besiedelt. Der Kopf ist von winzigen, unregelmäßig angeordneten Körnerschuppen bedeckt. Nur die Schuppenreihen über den Lippen sind regelmäßig.

Ein Vergleich mit den anderen im Wasser lebenden Schlangen ergibt, daß es für diese Lebensweise keine einheitliche Ausbildung der Kopfschilde gibt. Die Hydrophiidae zeigen bis auf zwei Arten den Colubriden-Pileus. Diese beiden Arten zeichnen sich durch unregelmäßige und kleine Schilde aus. Es handelt sich dabei um eine sekundäre Auflösung des Pileus, da sich die Hydrophiidae zweifellos aus landbewohnenden Giftnattern mit großen Schilden entwickelt haben. Bei den Colubriden, die sich vorwiegend im Wasser aufhalten, läßt sich dagegen die Tendenz feststellen, die Anzahl der Schnauzenschilde zu reduzieren. Dies zeigen auch die Homalopsinae, bei denen zusätzlich die Parietalia oder auch das Frontale zur Aufsplitterung in kleine Schilde neigen.

Wenn auch die Acrochordidae in vielen morphologischen Merkmalen urtümlich sind, ist ihre Anpassung an das Leben im Wasser hoch entwickelt. Warum der Pileus dieser Entwicklung so extrem unterworfen wurde, ist wohl eines der Rätsel der Phylogenie. Die Acrochordidae haben trotz ihrer relativen Primitivität die Tendenz anderer im Wasser lebender Schlangen vollendet, nämlich die großen Schilde wieder aufzusplittern.

Die Boidae fallen durch die breite Variation ihrer Kopfbeschilderung auf, die von völlig undifferenzierten kleinen Schilden bis beinahe zum typischen Colubriden-Pileus reicht. Dabei haben die Boiden unterschiedliche Lebensräume besiedelt, ohne daß eine strenge Parallelität zwischen der Differenzierung der Schilde und der Lebensweise besteht.

Nicht nur, daß alle Übergänge vom Colubriden-Pileus bis zu kleinen undifferenzierten Schildchen vorkommen, auch innerartlich ist eine breite Variation zu beobachten. Das deutet darauf hin, daß die Ausbildung des Pileus sehr stark im Fließen ist und mitten in einer Entwicklung steht. Vergleicht man die Boiden aufgrund mehrerer primitiver und fortschrittlicher Merkmale miteinander, so gelangt man zu abweichenden, sogar zu gegensätzlichen Tendenzen in der Entwicklung. Das macht phylogenetische Betrachtungen der Boiden so schwierig. Auch die Differenzierung des Pileus ist davon nicht ausgenommen. Deshalb verwundert es nicht, wenn in der Literatur die zahlreichen kleinen Schilde einmal für primär und ein anderes Mal für sekundär gehalten werden.

Wie bereits bei den Anguinomorpha im Zusammenhang mit der Beschilderung der Lippen erwähnt, läßt sich aufgrund der Platynota-Theorie für die Differenzierung der Schilde in beide Entwicklungsrichtungen argumentieren. Hält man die großen Schilde für den urtümlichen Zustand, so stehen dem zunächst die verschiedenen Merkmale der Boiden entgegen, die an die Echsen erinnern. Doch begegnen uns vielfach in einer Familie urtümliche und fortschrittliche Merkmale nebeneinander, so daß zum Beispiel das Vorhandensein der Hinterbeinreste einer fortgeschrittenen Entwicklung des Pileus zu unregelmäßigen Schildchen nicht grundsätzlich widerspricht.

Die Diskussion um stammesgeschichtliche Betrachtungen der Boiden in allen Merkmalen, auch der Differenzierung der Kopfschilde, wird wohl nicht aufhören und vielleicht einleuchtende Beweise für die eine oder andere Auffassung erbringen.

## H. Infraordnung CAENOPHIDIA

Familie Colubridae

Familie Elapidae

Familie Hydrophiidae

Familie Viperidae

Familie Crotalidae

Den Caenophidia schließlich gehören die höherentwickelten Schlangen an.

Die Mehrzahl der Colubridae zeigt den typischen Schlangen-Pileus mit den neun großen Schilden und dem Rostrale. Doch treten auch hier Abweichungen in zweierlei Richtungen auf. Zum einen sind weniger Schilde vorhanden, was bei wühlenden und im Wasser lebenden Colubriden häufig vorkommt; zum anderen treten mehr Schilde auf, wie bei einigen Colubriden ohne besondere Lebensweise – zum Beispiel am Boden – und vielen Vertretern der Unterfamilie Homalopsinae.

Sehr einheitlich stellt sich die Familie Elapidae mit dem Colubriden-Pileus dar. Nur die Gattungen *Urocalamus* und *Rhinoplocephalus* bilden mit fehlenden Internasalia eine Ausnahme.

Die Hydrophiidae variieren wiederum stärker. In Anpassung an die rein aquatile Lebensweise liegen die Nasenlöcher mit den Nasalia auf der Kopfoberseite, und die Nasenschilde haben die Internasalia in den meisten Fällen verdrängt. Aber es findet sich auch eine teilweise Aufsplitterung der Schilde, besonders des Frontale und der Parietalia.

Die Viperidae und Crotalidae zeigen deutlich die Übergänge in der Ausbildung des Pileus vom typischen Fall bei den Schlangen bis zu zahlreichen kleinen Schilden ohne jede Differenzierung.

Deutlich, wenn auch selten, weist *Vipera aspis* eine Differenzierung auf, die bei gleichermaßen klein bleibenden Internasal- und Praefrontalschildchen noch ein großes Frontale und große Parietalia zeigen kann (PHISALIX, 1924). Da diese Schilde, vor allem die Parietalia, sowohl als letzte differenziert als auch zuerst wieder aufgelöst werden, halte ich diese besonderen Variationen bei *V. aspis* für einen eindeutigen Beweis der sekundären Natur der kleinen Schilde. Denn eine Art, die nicht irgendwann einen vollständigen Pileus entwickelt hat, wird nie ausschließlich die hinteren Kopfschilde groß ausgebildet aufweisen.

Geht man davon aus, daß die häufigste Ausbildung im Zusammenhang mit einer geringen Spezialisierung als Grundzustand zu betrachten ist, besteht kein Zweifel, daß alle Abweichungen in der Anzahl der Schilde von der Zahl neun bei den Caenophidia sekundärer Natur sind. Es leuchtet ein, daß Reduzierungen der Anzahl der Schilde mit einer besonderen Lebensweise verknüpft sind. Nur der Grund für die vollständige Auflösung aller Schilde in unregelmäßige Schuppen bei den Vipern und Grubenottern ist nicht leicht zu finden. Welchen Vorteil kann es einer Gruppe bringen, die Schritte einer allmählichen Entwicklung zur Ausbildung großer Schilde wieder rückwärts zu gehen?

In der Literatur findet sich der Hinweis auf die erhöhte Dehnbarkeit der Haut, die die große Bißweite der Vipern unterstützt (MARX und RABB, 1970). In gewissem Umfang mag dies eine Rolle spielen. Allerdings bin ich der Meinung, daß der Ausbildungsgrad des Pileus bei Schlangen ohne eine wühlende Lebensweise von untergeordneter Bedeutung ist. Dies stützt sich auf zweierlei Beobachtungen. Die Schädelmechanik der Schlangen unterscheidet sich grundlegend von der bei den Echsen. Die Echsen zeigen eine Beweglichkeit des Schädeldaches, die

häufig durch drei Gelenke oder gegeneinander etwas bewegliche Knochen gegeben ist, nämlich zwischen Processus basiptyergoideus und Pterygoid, zwischen Processus paroccipitalis, Parietale und Supratemporale, sowie zwischen Supraoccipitalfortsatz und Parietale. Diesen Zustand bezeichnet man als metakinetisch. Mesokinese ist durch ein Gelenk zwischen Frontale und Parietale definiert und kommt häufig bei grabenden Formen vor. Alle diese vier Gelenke besitzt *Varanus*, dessen Schädel amphikinetisch bezeichnet wird. Bei den Echsen ist also das Schädeldach nicht starr.

Bei den Schlangen findet sich ein Zustand, der als prokinetisch bezeichnet wird. Das Schädeldach ist nur in der Fazialregion beweglich, nämlich zwischen den Nasalia und dem Frontale. Die große Bißweite wird hauptsächlich durch die weitgehende Loslösung des Oberkiefers von dem Schädelteil erreicht, der das Gehirn umschließt. Zudem ist die Verbindung zwischen den einzelnen Knochen weit lockerer. Das eigentliche Kiefergelenk ist durch die verlängerten Knochen Supratemporale und Quadratum weit nach hinten verschoben.

Das Schädeldach ist also erstens starr bis auf das Gelenk zwischen Nasalia und Frontale, das ungefähr am vorderen Augenrand liegt und der Naht zwischen den Schilden Praefrontalia und Frontale entspricht.

Zweitens ist der hintere Teil des Kopfes so stark verlängert, ohne daß hier größere Schilde liegen, so daß die Beweglichkeit der Haut in diesem Bereich von der Ausbildung großer Schilde unabhängig ist. Die Parietalia liegen ja unmittelbar hinter den Augen und bilden nicht die hintere Begrenzung des Kopfes, wo aufgrund des langgestreckten Kiefers die Gelenkung bereits von den kleinen Körperschuppen bedeckt ist. Besonders deutlich zeigen die Vipern und Crotaliden diese Verlängerung des Hinterkopfes, was bei der Abbildung 52 deutlich zu sehen ist.

Die Kinetik der Varane dagegen läßt ihre gleichmäßige Kopfbeschuppung sinnvoller und verständlicher erscheinen als bei den Schlangen, da das Schädeldach durch die vier Gelenke beweglicher ist. Deshalb scheint mir der Gesichtspunkt einer größeren Beweglichkeit der Haut durch kleine Schuppen bei den Varanen wichtiger zu sein als bei den Vipern und Crotaliden.

Hier möchte ich nochmals auf die „Wühler-Theorie“ der Entstehung der Schlangen eingehen. WALLS geht davon aus, daß das Schlangenaugen anders gebaut ist als das Echsenauge. Dieses Phänomen bliebe unerklärlich, wenn sich die Schlangen von Echsen ableiten, die unter normalen Verhältnissen gelebt haben. Nach seiner Theorie sind die Vorfahren der Schlangen unter wühlenden Echsen mit reduzierten Augen zu finden, wobei die meisten Schlangen wieder zu einem Leben über der Erde zurückgekehrt sind und das Auge aus den Rudimenten neu gebildet haben. Verschiedene anatomische Merkmale, die Schlangen und wühlende Echsen gemeinsam zeigen, wie zum Beispiel der Verlust der Schläfenbrücken, unterstützen diese Theorie. Für die Entwicklungsgeschichte bedeutet dies, daß die wühlenden Schlangen der Infraordnung Henophidia nicht wieder zu einem oberirdischen Leben zurückgefunden haben und als urtümliche Schlangen die gleiche Stellung im System einnehmen wie nach der Platynota-Theorie.

Für die Ausbildung des Pileus ergeben sich folgende Konsequenzen: Da eine wühlende Lebensweise nahezu immer mit der Ausbildung von wenigen großen Schilden verbunden ist, müßte eine verminderte Anzahl von Pileusschilden den urtümlichen Zustand darstellen, der sich im Laufe der Entwicklung zu den am

häufigsten vorkommenden neun Schilden erhöht. Viele unregelmäßige Schilde bilden den Abschluß in dieser Entwicklungsreihe, die damit genau entgegengesetzt zu der der meisten Echsen verlief.

Diese Auslegung der WALLS'schen Theorie stimmt mit der Ansicht von MERTENS insofern überein, als beide – direkt oder indirekt – die Ausbildung großer Schilde für den urtümlichen Zustand bei Schlangen halten.

Nun liegt es nahe, die Platynota- und die WALLS'sche Theorie miteinander in Verbindung zu bringen. Es wäre denkbar, daß die Platynota irgendwann wühlende Vertreter hervorgebracht haben, sei es über Tiere, die einen wohl differenzierten Pileus aufwiesen und diesen zu wenigen großen Schilden reduzierten oder – ähnlich wie bei den Pygopodidae – über Arten, die als Seitenzweig alle Entwicklungsstufen von undifferenzierten Schilden bis zu wenigen großen Schilden durchliefen, und daß diese wühlenden Platynota die Vorläufer der Schlangen darstellten.

Wie bereits erörtert, sind die Boidae am schwierigsten in ihrer Entwicklung einzuordnen. Für die übrigen Schlangenfamilien ergibt sich eine geradlinige Ausbildungstendenz, die auch erklärt, warum das Grundschema des Schlangen-Pileus aus weniger Schilden als das der Echsen besteht.

Alle diese Möglichkeiten der Entstehung der Schlangen sollten nur unter dem Gesichtspunkt der Pileus-Differenzierung diskutiert werden. Weitere vergleichende Untersuchungen aller Merkmale sind vonnöten, um diese Fragen erschöpfend zu beantworten.

## VII. Systematik und Pileus

### 1. Bedeutung des Pileus für die Klein-Systematik

Bei den Echsen spielen die Differenzierung und Ausbildung des Pileus eine bedeutende Rolle. Für das Erkennen einer Art sind häufig Zahl und Anordnung der Schilde mitbestimmend oder gar entscheidend. Länge und Breite der Schilde in Beziehung zueinander oder zu bestimmten Kopfmaßen, wie Länge der Schnauze oder Breite zwischen den Augen, sind weitere wichtige Kriterien, die Arten voneinander unterscheiden.

Man darf aber nicht übersehen, daß das Bild des Pileus innerartlich mehr oder weniger schwanken kann (VOIPIO, 1969). Bei *Lacerta vivipara* (WERMUTH, 1955; VOIPIO, 1968) oder *Anguis fragilis* (WERMUTH, 1950) etwa bilden die Praefrontalia eine kurze Naht miteinander, sie können sich auch nur in einem Punkt berühren oder durch die Naht zwischen Frontonasale und Frontale voneinander getrennt sein. Mitunter sind diese Variationen wertvoll für eine subspezifische Gliederung, wie gerade zum Beispiel bei *Anguis fragilis* und *Anolis ricordii* (WILLIAMS, 1962). Besonders auffällig ist die unterschiedliche Ausbildung bei den Arten, deren Pileus noch in der Entwicklung steht wie etwa bei *Pygopus lepidopodus* oder *Liolaemus*-Arten

Bei Schlangen sind vor allem die Anordnung sowie Längen- und Breitenrelationen der Schilde wichtige Artmerkmale. Noch häufiger variiert allerdings die Ausbildung der seitlichen Kopfschilde, die ja nicht zum Pileus rechnen. Da sie aber zur Arterkennung herangezogen werden, seien sie erwähnt. Innerartliche Variation zeigt sich oft bei den Schnauzenschilden. Die paarigen Internasalia oder

Praefrontalia sind bei manchen Arten häufig – jeweils das eine oder andere Schild – unpaar ausgebildet. Bedeutend komplizierter sind die Verhältnisse bei den Boiden und Vipern, die viele Arten mit einer beträchtlich unterschiedlich entwickelten Kopfbeschilderung aufweisen.

Deutlich zeigt ein Bestimmungsschlüssel die Bedeutung der Ausbildung des Pileus für die Klein-Systematik.

## 2. Bedeutung des Pileus für die größeren systematischen Zusammenhänge

Es gilt als sicher, daß der Pileus durch Verwachsen der ursprünglich zahlreichen kleinen Schildchen zu großen regelmäßigen Schilden entstanden ist, da er vielen Familien fehlt, die in anderen Merkmalen als primitiv anzusehen sind, und sich in einigen Familien die Herausbildung verfolgen läßt. Da die Schlangen allgemein auf einer höheren Entwicklungsstufe stehen als die Echsen, darf man sich durch die sekundäre Auflösung des Pileus bei den Vipern und Crotaliden von den grundsätzlichen Verhältnissen nicht abbringen lassen.

Der Ausbildungsgrad des Pileus gestattet also unter Berücksichtigung seiner Entstehung eine Aussage über den Entwicklungsstand einer Familie. Dabei sollte man nicht übersehen, daß der Pileus auch durch äußere Einflüsse, wie eine bestimmte Nahrung oder eine besondere Lebensweise, Umbildungen und Anpassungen erfahren hat, so daß der Pileus kein Schlüssel-Merkmal darstellt, das eine überragende Rolle in der Systematik spielt. Dennoch ist der Pileus in seinen verschiedenen Ausbildungsformen ein so charakteristisches Merkmal der Squamata, das es uns in sehr vielen Fällen gestattet, ohne nähere Bestimmung ein Tier seiner Familie oder gar seiner Gattung zuzuordnen. Natürlich wird eine Bestimmung durch die Kopf- und Körperform erleichtert, aber die Art der Kopfbeschilderung allein gibt bereits Auskunft über eine Familienzugehörigkeit.

Wie wir in der Zusammenfassung der Familien gesehen haben, unterstützt die Ausbildung des Pileus im großen und ganzen die Auffassung von den Zusammenhängen und verwandtschaftlichen Beziehungen unter den Echsen und Schlangen, die von MCDOWELL & BOGERT und – für die Schlangen – von UNDERWOOD (1967) vertreten werden.

Bei den Echsen läßt sich in den Infraordnungen Gekkota, Iguania und Scincomorpha die Entwicklungstendenz zur Differenzierung regelmäßiger Schilde aus kleinen nebeneinander liegenden Schuppen deutlich verfolgen. Die Amphisbaenia stehen zu isoliert, als daß man sie zu vergleichenden Betrachtungen heranziehen könnte. Ähnliches gilt für die Infraordnung Scolecophidia der Schlangen. Bei den Anguinomorpha fällt es schwer, die Zusammenhänge zwischen der Differenzierung des Pileus und den systematischen sowie den stammesgeschichtlichen Beziehungen zu erkennen, da die Infraordnung verhältnismäßig gattungs- und artenarm ist, und es nicht eindeutig geklärt werden kann, ob zum Beispiel die zahlreichen Schildchen der Varane ein urtümliches Merkmal darstellen, das sich trotz der fortgeschrittenen Entwicklung der Varane bis heute erhalten hat, oder ein sekundäres, das durch Auflösung großer Schilde entstanden ist. Ein ähnliches Problem bieten die Boidae unter den Henophidia, die im übrigen vornehmlich durch ihre besonderen Lebensweisen bedingte Ausbildungen des Pileus zeigen. Die Caenophidia bieten wiederum ein Beispiel für eine geradlinige Entwicklung zur Aufspaltung der großen Pileusschilde in undifferenzierte Schildchen.

Rein äußerlich knüpfen somit die höchstentwickelten Schlangen wieder bei den primitivsten Echsen an. Es ist auffällig, daß gerade diese beiden Extreme am sichersten in ihrer Entwicklungstendenz zu deuten sind.

### Zusammenfassung

Ausgehend von den beiden Grundschemata der Pilei für Echsen und Schlangen erfolgt die Abhandlung der Familien der Squamata, die die jeweiligen Verhältnisse und Tendenzen aufzeigt. Vergleiche zwischen den Familien sowie zwischen den zusammenfassenden Infraordnungen und mit Lebensweise und Kinetik ergeben folgende Aussagen:

1. Der Pileus ist aus vielen nebeneinander liegenden Schuppen durch Verwachsungen zu großen regelmäßigen Schilden entstanden, wobei verschiedene Ausbildungszentren, die über den Sinnesorganen liegen, zu beobachten sind.
2. Diese Entwicklung läßt sich sowohl innerhalb einer Familie als auch im größeren systematischen Zusammenhang erkennen.
3. Die Grundschemata stellen die am häufigsten vorkommenden Ausbildungen dar, die keine entwicklungsgeschichtliche Aussagekraft besitzen.
4. Bei den Viperidae und Crotalidae, möglicherweise auch bei den Boidae und Anguinomorpha, sind die undifferenzierten Schildchen sekundär entstanden. Ein Grund für diese Auflösung der großen Schilde ist vielleicht in der Unterstützung der großen Bißweite und der Kinetik zu finden.
5. Die Lebensweise steht in engem Zusammenhang mit der Differenzierung des Pileus. Bei wühlenden Formen – von wenigen Ausnahmen abgesehen – finden sich immer weniger Schilde als im typischen Fall. Das ist leicht verständlich, denn in der Erde ist der Kopf als vorderster Körperteil besonders belastet, so daß eine Verfestigung des Kopfes durch wenige große Schilde nötig ist.

Die Formen, die in lockerem Sand wühlen, zeigen keine Reduzierungen der Anzahl der Schilde. Bei Arten, die hauptsächlich im Wasser leben, ist sogar die Tendenz festzustellen, zumindest auf dem hinteren Teil des Kopfes, die Parietalia und auch das Frontale in kleine Schilde aufzulösen oder nicht zu differenzieren. Lockerer Sand und Wasser bieten dem Kopf keinen so starken Widerstand, als daß eine besondere Anpassung des Pileus erfolgt wäre.

6. Die Kinetik als bestimmender Faktor für eine Differenzierung des Pileus ist nur ungenügend erforscht und würde eine genaue Kenntnis über die Lage der Schilde zu den Schädelknochen erfordern, die leider nicht gewonnen werden konnte. Folgendes zeichnet sich ab:

Nur ein akinetischer Schädel kann von sehr großen Schilden bedeckt sein, da andernfalls die Beweglichkeit des Schädels zumindest an den entsprechenden Gelenkstellen durch Haut, also durch Schildernähte, gegeben sein muß. In diesem Sinne läßt sich die Beschuppung der Varane verstehen. Ob die Größe der Schilde zwischen den Grenzen unregelmäßige Schuppen und übliche Größe der Kopfschilde eine Bedeutung hat, ist mir nicht bekannt.

7. Die Ausbildung des Pileus ist ein deutliches äußeres Kennzeichen, das die Zuordnung eines Tieres zu einer Familie oder Gattung erlaubt.

## Literaturverzeichnis

- ANGEL, F. (1942): Les Lezards de Madagascar. — Mem. Acad. malgache, Tananarive, 36: 1—193; Taf. 1—22.
- BARBOUR, T. & C. T. RAMSDEN (1919): The Herpetology of Cuba. — Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Cambridge (Massachusetts), 47 (2): 69—213; Taf. 1—15.
- BEDRIAGA, J. v. (1907): Wissenschaftliche Resultate der von PRZEWALSKI nach Central-Asien unternommenen Reisen. Zool. Theil, 3 (Abth. 1, Amphibien und Reptilien), Lieferung 2, St. Petersburg.
- BELLAIRS, A. (1969): The Life of Reptiles, 1. — London.
- BOULENGER, G. A. (1885—1887): Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History), 1 (1885), 2 (1885), 3 (1887). — London.
- (1890): The Fauna of British India. Reptilia and Batrachia. — London.
- (1893—1896): Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History), 1 (1893), 2 (1894), 3 (1896). — London.
- COCHRAN, D. M. (1941): The herpetology of Hispaniola. — Bull. U. S. nation. Mus., Washington, 177: I—VII, 1—398; fig. 1—120.
- FITZSIMONS, V. F. (1943): The Lizards of South Africa. — Transvaal Mus. Mem., Johannesburg, 1: I—XV, 1—528; Taf. 1—24.
- (1962): Snakes of Southern Africa. — Johannesburg.
- GANS, C. (1960): Studies on the Amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 1. A taxonomic revision of the Trogonophinae, and a functional interpretation of the Amphisbaenid adaptive pattern. — Bull. amer. Mus. nat. Hist., New York, 119 (3): 129—204; fig. 1—32, Taf. 45.
- GANS, C. & A. A. ALEXANDER (1962): Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 2. On the amphisbaenids of the Antilles. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Cambridge (Massachusetts), 128: 65—158.
- GANS, C. (1966): Studies on the Amphisbaenids. 3. The small species from southern South America commonly identified as *Amphisbaena darwini*. — Bull. amer. Mus. nat. Hist., New York, 134 (3): 185—260; fig. 1—45, Taf. 37—45.
- (1971): Studies on the Amphisbaenids. 4. A Review of the Amphisbaenid Genus *Leposteron*. — Bull. amer. Mus. nat. Hist., New York, 144 (6): 381—464; fig. 1—55.
- GASC, J.-P. & J. GOURMAIN (1968): Les motifs dominants dans la disposition des plaques céphaliques chez *Vipera aspis*. — Bull. Mus. nation. Hist. nat., Paris, 40 (1): 102—107; fig. 1—24.
- GEORGES, K. E. (1902): Kleines Lateinisch-Deutsches Handwörterbuch. — Hannover und Leipzig.
- HARRISSON, B. (1961): *Lanthanotus borneensis* — Habits and Observations. — Sarawak Mus. J., 10 (17—18): 286—292.
- LOVERIDGE, A. (1941): Revision of the African lizards of the family Amphisbaenidae. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Cambridge (Massachusetts), 87 (5): 353—451.
- MADERSON, P. F. A. (1965): The embryonic development of the squamate integument. — Acta zool., Stockholm, 46: 275—295.
- MARX, H. & G. B. RABB (1970): Character analysis: an empirical approach applied to advanced snakes. — J. Zool., London, 161: 525—548.
- MCDOWELL, S. B. & C. M. BOGERT (1954): The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguinomorph lizards. — Bull. amer. Mus. Nat. Hist., New York, 105 (1): 1—142; Taf. 1—16.
- MERTENS, R. (1942): Die Familie der Warane (Varanidae). — Abh. senckenberg. naturf. Ges., Frankfurt am Main, 462: 1—116; Taf. 1—20; 465: 117—234; Taf. 21—34; 466: 235—391.
- PETERS, J. A. (1964): Dictionary of Herpetology. — New York and London.
- PHISALIX, M. (1924): Variations observées dans le revêtement écailleux de la tête chez la vipère aspic; comparaison avec la vipère berus et la couleuvre vipérine. — Bull. Mus. nation. Hist. nat., Paris, 30: 263—268; fig. 1—9.
- (nach 1924): Segmentation des plaques susoculaires chez la vipère aspic. — Bull. Mus. nation. Hist. nat., Paris, 31: 421—422; 1 fig.
- PROPACH, M. (1968): Untersuchungen zur Osteologie des Schädels von *Feylinia currori* Gray (1845) und ihre systematische Eingliederung innerhalb der Sauria. — Inaug.-Diss., München.

- ROMER, A. S. (1956): Osteology of the Reptiles. — Chicago.
- ROOIJ, N. DE (1915—1917): The Reptiles of the Indo-Australian Archipelago. 1 (1915), 2 (1917). — Leiden.
- SAINT-GIRONS, H. (1971): Katalog der heute lebenden Reptilien. — Lausanne. In BELLAIRS & al.: Die Amphibien und die Reptilien. — Die Enzyklopädie der Natur, 10, 11. — Lausanne.
- SCHREIBER, E. (1912): Herpetologica Europaea. — Jena.
- SMITH, H. M. (1939): The Mexican and Central American Lizards of the Genus *Sceloporus*. — Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist., Chicago, 26: 9 — 377.
- (1946): Handbook of Lizards. Lizards of the United States and of Canada. — New York.
- SMITH, M. A. (1943): The Fauna of British India, Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia, 3 (Serpentes). — London.
- SOKOLOWSKY, A. (1899): Über die äussere Bedeckung bei Lacertilien. — Zürich.
- STEINDACHNER, F. (1877): Über zwei neue Eidechsen-Arten aus Süd-Amerika und Borneo. — Denkschr. k. Acad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl., Abth. 1, 38: 93—96; Taf. 1, 2.
- STEJNEGER, L. (1907): Herpetology of Japan and adjacent Territory. — Bull. U. S. nation. Mus., Washington, 58: I—XX, 1—577.
- TAYLOR, E. H. (1922): The Lizards of the Philippine Islands. — Manila.
- (1922): The Snakes of the Philippine Islands. — Manila.
- UNDERWOOD, G. (1967): A contribution to the classification of snakes. — Publ. Trust. hist. Mus. (nat. Hist.), London, 653: I—X, 1—179.
- VANZOLINI, P. E. (1961): Redescricao de *Scolecocaurus trinitatis* (Sauria, Teiidae). — Pap. avuls. Depart. Zool., Sao Paulo, 14 (20): 183—185; fig 1 + 2.
- (1961): *Bachia*: Espécies Brasileiras e Conceito Genérico (Sauria, Teiidae). — Pap. avuls. Depart. Zool., Sao Paulo, 14 (22): 193—209; fig. 1—15.
- (1961): On *Ophiognomon trisanale* and *abendrothii* (Sauria, Teiidae). — Pap. avuls. Depart. Zool., Sao Paulo, 14 (27): 249—254; fig 1—3.
- VOGEL, Z. (1968): Riesenschlangen aus aller Welt (2. Aufl.). — Die neue Brehm-Bücherei, Wittenberg, 402.
- VOIPIO, P. (1968): Variation of the head-shield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq. — Ann. zool. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo, Helsinki, 5: 315—323; fig. 1, 2.
- (1969): Variation of the post-frontal pileus in *Lacerta vivipara* Jacq. — Ann. Zool. fenn. Vanamo, Helsinki, 6: 209—213; 1 fig., 1 Tab.
- WAITE, E. R. (1929): The Reptiles and Amphibians of South Australia. — Adelaide.
- WALLS, G. L. (1942): The vertebrate eye and its adaptive radiation. — Cranbrook Inst. of Science, Michigan, 19.
- WERMUTH, H. (1950): Variationsstatistische Untersuchungen der Rassen- und Geschlechtsmerkmale bei der Blindschleiche (*Anguis fragilis* Linné). — Dtsch. zool. Z., Berlin, 1 (2): 81—121.
- (1955): Biometrische Studien an *Lacerta vivipara* Jacquin. — Abh. Ber. Naturk. Vorgesch., Magdeburg, 9 (6): 221—235.
- WILLIAMS, E. E. (1962): Notes on Hispaniolan herpetology. 6. The giant anoles. — Breviora, Mus. comp. Zool., Cambridge (Massachusetts), 155: 1—15.
- WITTE, G. F. DE (1962): Genera des Serpents du Congo et du Ruanda-Urundi. — Tervuren, Mus. Royal Afr. Centrale, Belgique Anns., (8<sup>o</sup>) Sciences zool., 104: 1—203.
- (1973): Description d'un Gekkonidae nouveau de l'Iran. — Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Brüssel, 49 (1): 1—6; fig 1—3.
- WRIGHT, A. H. & A. A. WRIGHT (1957): Handbook of Snakes of the United States and Canada. — New York.
- ZACHARIAS, H. C. E. (1897): Die Phylogense der Kopfschilder bei den Boiden. — Zool. Jahrb., Syst., Jena, 10: 56—90; Taf. 7—10.

Anschrift der Verfasserin:

Ursel Friederich, Staatl. Museum für Naturkunde, Zweigstelle, Arsenalplatz 3, 7140 Ludwigsburg

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [307\\_A](#)

Autor(en)/Author(s): Friedrich Ursel

Artikel/Article: [Der Pileus der Squamata. 1-64](#)