Gelegegröße und ihre Variabilität bei Geckos (Squamata: Gekkota)

Herbert Rösler

Zusammenfassung

Die Anzahl und Größe der Eier, die ein Weibchen im Verlauf seines Lebens produziert, sind bedeutende Life-history-Parameter der Squamata. Die Gelege von Geckos enthalten artspezifisch ein oder zwei Eier. Anhand einer repräsentativen Serie von Gelegen (n = 2896) wurden Untersuchungen angestellt, welche Stabilität beide Gelegegröße-Typen aufweisen. Die Ergebnisse zeigen, dass bei Geckos die Variabilität von Doppelei-Gelegen (negativ allometrische Korrelation) signifikant größer ist als die von Einzelei-Gelegen (positiv allometrische Korrelation). Von 89 Arten, die fähig sind zwei Eier pro Gelege zu produzieren, beträgt die mittlere Gelegegröße 1,65 Eier und von 22 Arten mit einer auf ein einzelnes Ei reduzierten Gelegegröße im Mittel 1,0002 Eier. Ein Einfluss auf die zeitliche Variation der Populationsdynamik und Demographie infolge verschieden großer Variabilitätsraten der Gelegegrößen ist bei verschiedenen Taxa der Gekkota zu erwarten. Im Verlauf ihres Evolutionsprozesses haben Geckos kleine Gelege mit großen Eiern entwickelt. Körpergewicht und Lebensweise von Weibchen sowie auch geographische, ökologische und saisonale Faktoren korrelieren nicht mit der Variabilität der Gelege. Die niedrige Variabilität der Einzeleigelege der Gekkota resultiert aus der evolutionär adaptiven Größenzunahme der Eier und die synchrone Entwicklung von zwei fertilen Eiern ist an eine Verkleinerung der Eiproportionen gekoppelt. Aus der größeren Variabilität von Doppelei-Gelege sind nur bei wenigen Arten signifikante Veränderungen der Eiproportionen abzuleiten.

Summary

The number and size of eggs on Gekkota (Squamata: Gekkota)

The number and size of eggs that female Squamata produce are important life-history parameters. The clutches of Gekkota are species specific with one or two eggs. On the basis of a representative series of clutches (n = 2896) this study demonstrates the stability of the two different clutch sizes. The variability of double egg clutches (negative allometric correlation) is significantly higher compared to single egg clutches (positive allometric correlation) as this study shows. A mean clutch size of 1,69 eggs was found in 89 species that are known and able to produce two eggs per clutch. Of 22 species with a reduced clutch size of only one egg, a mean clutch size of 1,0002 eggs was determined. The variability of the clutch size of gekkonid taxa is expected to influence seasonal population dynamics and demography. During the evolutionary process, geckos have developed small clutches with enlarged eggs. Body mass and mode of life of females as well as geographic, ecological and seasonal parameters do not correlate with variability of clutch size. The low variability of gekkonid single egg clutches is a result of an evolutionary adaptive enlargement of the eggs, whereas the synchronous development of two fertile eggs is linked to a reduction of egg proportions. Only in a few species with double egg clutches does the higher variability result in a modification of the egg proportion.

Key words: Squamata, Gekkota, clutch size, double egg clutch, single egg clutch, variability

1. Einleitung

Der Fortpflanzungsaufwand der Squamata setzt sich aus den Kosten zusammen, die ein Weibchen für seine Nachkommenschaft im Verlauf einer Reproduktionssaison zur Verfügung stellt. Neben prä- und postenergetischen Aufwendungen (Paarung, Gestation, Eiablage, Fürsorgeverhalten) sind dies vor allem Investitionen, die für die Entwicklung der Eier/Embryonen notwendig sind. Die Investitionskosten oviparer Arten für ein Gelege sind hauptsächlich von der jeweiligen Anzahl der Eier und ihrer Größe (Gewicht) abhängig (Fitch 1985, Kratochvíl & Frynta 2006, Kratochvil & Kubička 2007, Kubička & Kratochvil 2009, Mesquita et al. 2016a).

Die Gelege der Squamata enthalten ein bis über 100 Eier (Fitch 1970, Dunham et al. 1988, Köhler 2004). Dabei ist die Anzahl der Eier eines Geleges häufig nicht stabil, sondern unterliegt aus verschiedenen Gründen mehr oder weniger großen Schwankungen (Kopstein 1938, Fitch 1970, Rand 1982, Henle 1990a, Shine & Greer 1991, Kiefer et al. 2008, Winck & Rocha 2012, Meiri 2019).

Die umfangreichste Untersuchung zur Gelegegröße von Echsen veröffentlichen Meiri et al. (2020). Ihre Arbeit enthält Angaben (Konvolut einer umfangreichen Literaturrecherche) zu Gelegegrößen von 1135 Arten allein zu Geckos (Meiri et al. 2020, Appendix 1). Dabei fällt auf, dass die geckonide Gelegegröße zumeist als fixed und artspezifisch mit zwei Eier bzw. ein Ei angegeben wird. Von lediglich 18 % der verfügbaren Arten teilen die Autoren eine variierende Anzahl der Eier eines Geleges mit. Vergleichend soll nachfolgend die Variabilität der Gelegegrößen von Geckos anhand langjähriger Aufzeichnungen, die überwiegend vom Autor im Verlauf von viereinhalb Jahrzenten zusammengetragen wurden, dargestellt und diskutiert werden.

2. Material und Methoden

Die Ergebnisse zur Variabilität der Gelegegröße von Geckos basiert auf Daten von 111 Arten aus Gattungen (Anzahl in Klammern) der Diplodactylidae (6), Carphodactylidae (2), Pygopodidae (1), Eublepharidae (5), Sphaerodactylidae (6), Phyllodactylidae (6) und Gekkonidae (26). Insgesamt wurden 2896 Gelege ausgewertet. Die Datenerfassung zur Gelegegröße erfolgte für die meisten Taxa zwischen 1975–2020. Von einigen Arten wurden Angaben aus der Literatur übernommen (siehe Supplement).

Anhand der Gelegegröße werden bei Geckos artspezifisch zwei Kategorien unterschieden: Doppelei-Gelege (plesiomorph) und Einzelei-Gelege (apomorph). Die Varianz der Gelegegröße wird summenbasiert als arithmetisches Mittel angegeben.

Die Gelegegröße wird entsprechend folgenden Kriterien beurteilt, die ausführlich in Petzold (1984), Cruz (1994), Köhler (2004) und Rösler (2005) beschrieben sind:

(a) Eianzahl (unberücksichtigt Eier in fortgeschrittener Vitellogenese)
(b) Abstand zwischen den Eiablagen (Legeintervall minimal/maximal und daraus berechnete Mittelwerte)
(c) Trächtigkeit (visuell durch die Bauchhaut)
(d) Oviposition (Charakter Doppelei-Gelege: beide Eier werden in einem erkennbar zusammenhängen Legezyklus abgesetzt)
(e) Eifertilität (Befruchtungsrate im Zusammenhang mit einer von der üblichen artspezifischen Gelegegröße abweichenden Eianzahl, in situ oder visuell über Farbveränderungen der Eier, finaler Schlupf)

Die Produktion von Einzeleiern innerhalb einer Fortpflanzungssaison wird nach einem chronologischen Muster: Beginn, Mitte, Ende der Eiablageperiode eingeschätzt. Der Legerhythmus wird anhand des zeitlichen Abstands (a) zweier aufeinanderfolgenden Eiablagen im Verlauf einer Reproduktionsperiode bestimmt oder (b) bei kleiner Stichprobengröße nicht zeitgebunden als Erstgelege eine Fortpflanzungssaison, wenn keine weiteren Eiablagen erfolgten.

Taxonomie und Phylogenie der in dieser Studie behandelten Arten berücksichtigen die Veröffentlichungen von De Lisle et al. (2013) und Tonini et al. (2016) sowie Angaben aus der reptile database (Uetz et al. 2020).

Für die Auswertung der intra- und interspezifischen Variabilität der Gelegegröße werden biologische Hintergrundinformationen verwendet, die gesondert in einem Supplement erfasst und dort erläutert sind.

Einfache und multivariate Statistiken (Mann-Whitney U-Test, one-way ANOVA, PCA) wurden angewendet, um die nummerischen Daten zu analysieren.

Alle für die nachstehenden Analysen benutzen Basisdaten sind den Anhängen 1 und 2 zu entnehmen.

3. Ergebnisse

3.1. Gelegegröße und Varianz der Stichprobe

Die Auswertung basiert auf dem Mittelewert der Gelegegröße jeder einzelnen Art, die zuvor entsprechend der artspezifisch zu erwartenden Eianzahl pro Gelege einer der beiden nummerischen Größenkategorien zugeordnet wurde: 80 % dem Doppelei-Gelege-Typ und 20 % dem Einzelei-Gelege-Typ (Supplement). Gelege mit einer von der intraspezifischen Gelegegröße abweichenden geringeren Anzahl von Eiern (Doppelei-Gelege 81 %) bzw. größeren Anzahl von Eiern (Einzelei-Gelege 5 %)

fließen in die Analyse ein, sofern sie den fünf charakteristischen Gelegemerkmalen entsprechen (siehe oben). Danach variiert die Eianzahl der Gelege bei 66 % der untersuchten Arten und die mittlere Gelegegröße der Gesamtstichprobe beträgt 1,52 ± 0,36 (n = 111).
Entsprechend dem numerischen Gelege-Typ unterscheiden sich beide Stichproben in der Variabilität signifikant (Mann-Whitney U-Test, $z_{-6,9451}$, $p_{0,0001}$, $p < 0,01$).

3.2. Varianz von Doppelei-Gelegen

Intraspezifisch beträgt die Standardgelegegröße von 89 Arten der Gesamtstichprobe maximal zwei Eier. Von diesen produzierten vier Arten ausschließlich Einzelei-Gelege und 13 Arten komplett Doppelei-Gelege (Supplement). Von letzteren war eine statistisch ausreichend große Datenmenge (Gelegeanzahl n ≥ 7) lediglich von drei Arten vorhanden (*Coleonyx brevis*, *Hemidactylus adensis*, *H. festivus*). Unter Berücksichtigung der invarianten Doppelei-Gelege beträgt die mittlere Gelegegröße 1,65 ± 0,28 (n = 89) und bei Eliminierung aller Einzelei-Gelege 1,68 ± 0,24 (n = 85).
Bei der Beurteilung der Variabilität von Doppelei-Gelegen ist in dieser Studie stets von einer 50 %igen Verkleinerung auszugehen (negative Korrelation). Ungewichtet der Beeinflussung durch eine zu geringe Anzahl von Gelegen (minimal n = 2) wurde eine Variabilität von Doppelei-Gelegen (n = 1815) bei 72 Arten ermittelt. Die Gelegegröße beträgt im Mittel 1,62 ± 0,22 (Maxima 1,94–1,13, siehe Supplement). Eine gewichtete Verkleinerung der Stichprobe auf Arten mit einer Gelegeanzahl n ≥ 5 führte statistisch zu keiner wesentlichen Veränderung des Variabilitätsparameters (Arten n = 62, Gelege n = 1782, Mittel 1,64 ± 0,22, Mann-Whitney U-Test, $z_{-0,56718}$, $p_{0,5706}$).
Bei 67 Arten wurde der Legerhythmus von Einzeleiern (n = 498) überprüft. Erstgelege einer Eiablageperiode enthielten zu 25 % ein einzelnes Ei (relativ hoher Anteil infertiler Eier) und 22 % der zuletzt abgesetzten Gelege ein einzelnes Ei (relativ geringer Anteil infertiler Eier). Der Produktion von Doppelei-Gelegen zwischengeschaltet wurden die meisten Einzeleier nach Beginn der Eiablageperiode und vor ihrem Ende im Mittelabschnitt einer Fortpflanzungssaison abgesetzt (53 %, Anteil fertiler/infertiler Eier ausgeglichen). Nummerisch unterscheidet sich die zyklische Produktion von Einzeleiern signifikant (ANOVA, $F_{3,7519}$, $p_{0,0258}$, Mittelabschnitt zu Saisonende Tukey HSD Test $p < 0,05$).

3.3. Varianz von Einzelei-Gelegen

Einzelei-Gelege produzierten 22 Arten der Stichprobe. Von 1030 Gelegen enthielt lediglich ein Gelege zwei Eier. Die Gelegegröße der Arten mit der Standardgröße von einem Ei beträgt im Mittel 1,0002 ± 0,0009 respektive der Anteil an Doppelei-Gelegen 0,1 %. Als einzige Ausnahme enthielt ein Gelege von insgesamt 229 erzeugten Gelegen des Taggeckos *Pristurus flavipunctatus* zwei fertile Eier. Die Eier waren miteinander verklebt und aus ihnen schlüpften die Jungtiere am gleichen Tag (Abb. 1).

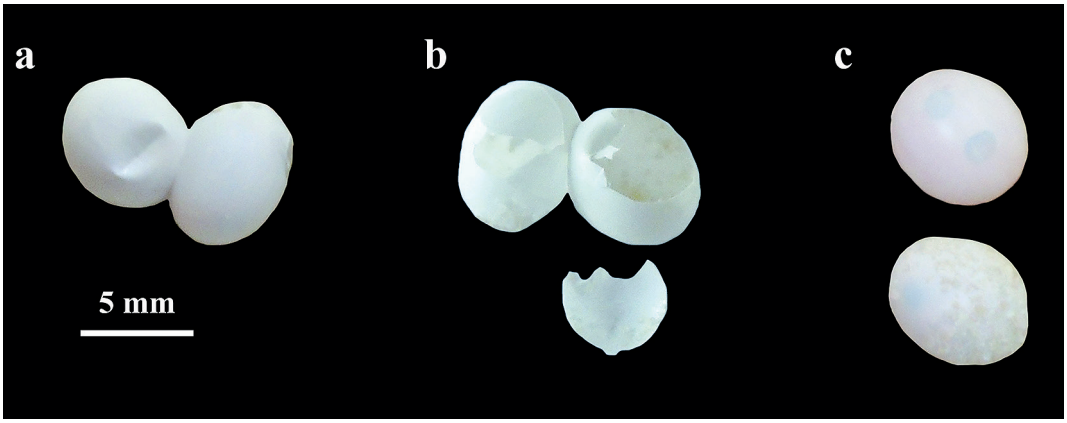

Abb. 1: Gelege von *Pristurus flavipunctatus*. (a) Doppelei-Gelege mit zwei zusammengeklebten Eiern, (b) Eischalen des Doppelei-Geleges nach dem Schlupf der Jungtiere und (c) Eier unterschiedlichen Entwicklungsstadiums aus Einzelei-Gelegen.

3.4. Analyse von Faktoren, die möglicherweise Auswirkungen auf die Gelegegröße haben

Artspezifische Körpergrößen (Kopf-Rumpflängen) und Lebendgewichte der Weibchen sind im Supplement erfasst. Die Variabilität der Gelege war von beiden Parametern nicht nennenswert beeinflusst. Zwischen den Maxima (Einzelei-Gelege *vs.* Doppelei-Gelege) streuen die Werte nur schwach (Diagramm 1). Ähnliche Ergebnisse liefert eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) unter Ausschluss der Arten mit invarianter Gelegegröße. Die Merkmalsvariablen wurden einzeln und in Kombination als 3-dimensionaler Merkmalsvektor untersucht. Die Gewichte jeder Variablen für jede PC sind in Tabelle 1 aufgeführt. PC1 erklärt 93,72 %, PC2 6,28 % und PC3 0,003 % der Varianz. Das Auftragen von PC1 gegen PC2 zeigt den geringen interspezifischen Unterschied in der Variabilität der Gelegegrößen (Diagramm 2). Bei den zwei Ausreißern aus der verwendeten Stichprobe handelt es sich um *Rhacodactylus leachianus* (Diplodactylidae) und *Lialis burtonis* (Pygopodidae) mit Kopf-Rumpflängen > 200 mm. Ihre Variablen betragen PC1 264.82, PC2 48.775, PC3 0.05466 bei *R. leachianus* und PC1 107.53, PC2 -60.691, PC3 -0.12116 bei *L. burtonis*. Bei *R. leachianus* korrespondieren die mit der Größe verbundenen Variablen PC2 (Körpergewicht) und PC3 (Gelegevariablität) mit einer positiven Ladung, umgekehrt bei *L. burtonis* mit einer negativen Ladung der Variablen PC2 und PC3.

Bei der statistischen Auswertung der phylogenetischen Beziehungen zur Variabilität der Gelegegröße ist zu berücksichtigen, dass von einigen Familien sowohl die Anzahl der Arten als auch der Gelege für eine sichere Aussage nicht ausreichend groß genug ist und deshalb lediglich eine vorläufige Diagnose erlaubt. Um die Flossenfüße (Pygopodidae) überhaupt in den statistischen Vergleich der Gelegegröße einbeziehen zu können mussten deshalb zwei weitere Arten (*Pygopus lepidopodus*, *P. nigriceps*) aus der Literatur ausgewählt werden. Die mittlere Gelegegröße von *P. lepidopodus* beträgt 1,50 und von *P. nigriceps* 1,75 (Dell & Chapman 1977, Meiri et al. 2020).

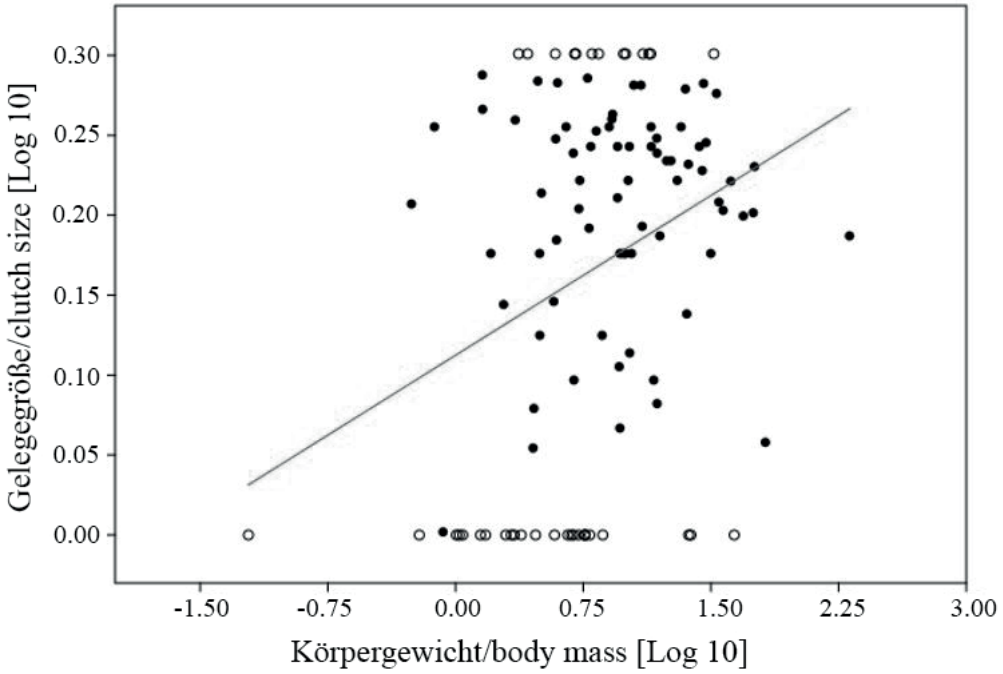

Diagramm 1: Die Beziehung zwischen Gelegegröße (Taxon Mittelwerte, log10 transformiert) und Körpergewicht (Mittelwerte in Gramm, log10 transformiert) der 111 Arten aus dem Datensatz. Die gewöhnliche Regression der kleinsten Quadrate beträgt 0,0666 ± 0,0191 r^2 = 0,1009 (95 % Bootstrap-Konfidenzintervalle). Taxa mit variablen Gelegegrößen sind als schwarzer Punkt, diejenigen mit konstanten Gelegegrößen (ein *vs.* zwei Eier) als Kreise dargestellt.

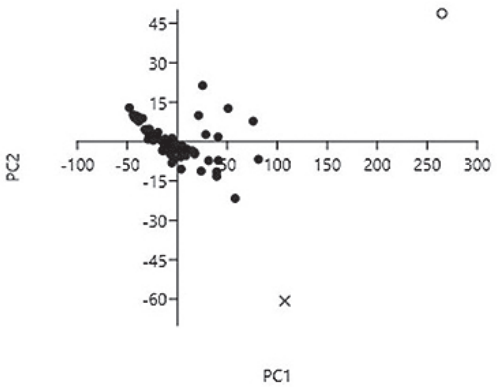

Diagramm 2: Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse (PCA) von zwei morphometrischen Variablen (KRL, Körpergewicht) und einer reproduktionsspezifischen Variablen (variierende Gelegegröße) für Arten (n = 73) der Pygopodomorpha und Gekkonomorpha (weitere Informationen siehe Text). Markierungen: Arten siehe Supplement (●), *R. leachianus* (○) und *L. burtonis* (×).

Interfamiliär unterscheiden sich die Arten in der Variabilität der Gelegegröße nicht (ANOVA, $F_{1,4035}$, $p_{0,2260}$). Bei Arten die Doppelei-Gelege produzieren kam es häufiger zu einer Variabilität der Gelegegröße im Vergleich zu Arten mit Einzelei-Gelegen. Eine Zunahme der Gelegegröße von Einzelei-Gelegen trat bei 5 % gegenüber einer Abnahme der Eianzahl von Doppelei-Gelegen bei 81 % der Arten auf.

Überprüft wurde, ob sich die Arten in der Gelegegröße in Abhängigkeit zu ihren Aktivitätsmustern unterscheiden. Der größte Teil der Arten mit variabler Gelegegröße war nachtaktiv (75 %). Geringer beteiligt waren tagaktive bzw. tag- und nachtaktive Arten mit 11 % bzw. 14 % (siehe Supplement). Die Variation der Gelegegröße nachtaktiver Arten beträgt im Mittel 1,66 ± 0,20 (n = 55), tagaktiver 1,43 ± 0,32 (n = 8) und sowohl tag- als auch nachaktiver 1,54 ± 0,22 (n = 10). Bezogen auf die drei Aktivitätsmuster unterscheidet sich die Variabilität der Gelegegrößen nicht signifikant (ANOVA, $F_{2,6392}$, $p_{0,0792}$). Ein breites artspezifisches ökologisches Spektrum der Mikrohabitate (Kombinationen verschiedener Lebensraumansprüche, siehe Supplement) wurde für den statistischen Vergleich nicht berücksichtigt. Entsprechend den klassischen Hauptkategorien enthält die Stichprobe 21 % Bodenbewohner, 60 % Baumbewohner und 19 % Felsbewohner. Die Gelegegröße beträgt im Mittel bei terricolen Arten 1,67 ± 0,18 (n = 15), arboricolen 1,63 ± 0,24 (n = 44) und rupicolen 1,50 ± 0,21 (n = 14). Der vorzugsweise besiedelte Lebensraum der Arten hat keinen Einfluss auf die Variabilität der Gelegegröße. Die Paarungen der drei Lebensraumtypen unterscheiden sich nicht signifikant (ANOVA, $F_{2,2548}$, $p_{0,1125}$).

Für die Verbreitung der untersuchten Arten wurde die gekkonogeographische Gliederung der Erde von Rösler (2017) verwendet (siehe Supplement). Danach verteilen sich die verfügbaren Arten auf die Australis (16 %), Äthiopis (42 %), Orientalis (30 %), Paläarktis (8 %) und Neotropis (3 %). Für die Neotropis wurden externe Daten zur Variabilität der Gelegegröße von *Gymnodactylus geckoides amarali* (1,65 ± 0,48; n = 32) und *Phyllodactylus reissii* (1,70 ± 0,47; n = unbekannt) verwendet (Colli et al. 2003, Goldberg 2007). Von Geckoarten aus der nearktischen Region konnten keine verlässlichen Daten zur Variabilität von Gelegegrößen gefunden werden. Die Variabilität der Gelegegröße beträgt bei Arten aus der Australis im Mittel 1,69 ± 0,20 (n = 12), Äthiopis 1,56 ± 0,24 (n = 31), Orientalis 1,68 ± 0,21 (n = 22), Paläarktis 1,55 ± 0,23 (n = 6) und Neotropis 1,69 ± 0,03 (n = 3). In der Variabilität der Gelegegröße unterscheiden sich die Arten der verschiedenen geographischen Regionen nicht signifikant (ANOVA, $F_{1,5797}$, $p_{0,1895}$).

Arten mit variabler Gelegegröße waren zu 40 % ausschließlich auf Inseln und 60 % auf dem Festland verbreitet (siehe Supplement). Die Variabilität beider geographischen Gelegegrößen-Gruppen unterschied sich nur schwach: endemische Arten von Inseln im Mittel 1,62 ± 0,23 (n = 29) und Festland 1,61 ± 0,23 (n = 44). Ein Mann-Whitney U-Test ergab keinen signifikanten Unterschied ($z_{-0,35543}$, $p_{0,72227}$).

Geprüft wurde auch, ob die Gelegevariabilität mit klimatischen Bedingungen korreliert ist. Dafür wurden die Arten großklimatischer Räume kombiniert mit ihrer Vegetationsbedeckung zugeordnet (detaillierte Angaben zu klimatisch/vegetativen Subzonen siehe Troll & Paffen 1964). Artspezifische lokalklimatische Verhältnisse (z. B. Tages-, Monats- und Jahresmittel von Temperatur und Niederschlagsmengen) wurden nicht ermittelt. Klimageographisch (nördl. bzw. südl. Breitengrad, siehe Supplement) sind zwei gleichstarke sowie zwei gleichschwache Gruppen unterscheidbar. Tropisch und subtropisch sind jeweils rund 45 % der Arten verbreitet, während in den Kühlgemäßigten Zonen und Kaltgemäßigten borealen Zonen nur jeweils rund

5 % der Arten vorkommen. Die Variabilität der Gelegegröße beträgt bei Arten aus den Tropen im Mittel 1,60 ±0,23 (n=33) und Subtropen 1,63±0,24 (n=32) sowie bei Arten der Kühlgemäßigten Zone 1,69±0,22 (n=4) und Kaltgemäßigten borealen Zone 1,50±0,18 (n=4). Eine klimageographische Beeinflussung der Variabilität von Gelegegrößen ist nicht erkennbar (ANOVA, $F_{0,5590}$, $p_{0,6439}$).

Tabelle 1: Orthogonale Score-Gewichte der morphologischen und reproduktionsspezifischen Daten der PCA für 73 Arten mit variierender Gelegegröße (Arten siehe Supplement).

Variable	PC 1	PC 2	PC 3
KRL	0.82845	-0.56006	-0.0023273
Körpergewicht	0.56006	0.82844	0.0030563
Gelegegröße	0.00021633	-0.0038354	0.99999

4. Diskussion

4.1. Hauptschlussfolgerungen

In Squamata-Gelegen variiert die Eianzahl zwischen 7–96 % (Tabelle 2). Quantitativ erhöht sich Variabilität mit steigender Anzahl der Eier eines Geleges, qualitativ ausgeglichene Werte sind von Gelegen mit wenigen Eiern zu erwarten. Einige Evolutionslinien der Echsen entwickelten eine konstant maximale Gelegegröße, die allgemein als invariabel (fixed) bezeichnet wird. Zu ihnen gehören die monophyletischen Gekkota und Dibamia (Underwood 1954, Kluge 1967, Greer 1985, Vitt & Caldwell 2014). Von diesen variiert die Eianzahl hauptsächlich in den Doppelei-Gelegen der Gekkota.

Anhand eines groß angelegten taxonomischen Ansatzes (n=1123, einschließlich lebendgebärender Arten) ermittelt Meiri (2019) eine durchschnittliche Gelege-/Wurfgröße von 1,77±0,39 Eiern/Jungtieren für Geckos (einschließlich Gelegegröße >2). Bei der hier verwendeten wesentlich geringeren Stichprobengröße und auch beeinflusst durch potenziell mehr Einzelei-Gelege erzeugende Arten liegt der Wert deutlich darunter (1,52 ±0,36; n=111).

Zwei Aspekte der reproduktiven Leistungsfähigkeit von Weibchen der Geckos verdienen besondere Aufmerksamkeit. Dabei reicht es nicht aus, die absolute Anzahl der Eier eines Geleges zu erfassen, sondern gleichsam auch die Eimaße mitzuteilen und die Befruchtungsrate festzustellen.

(1) Trotz der qualitativen und quantitativen Diskrepanz der Stichproben scheint es, dass die als Life-history-Merkmal verwendet Standardanzahl von zwei Eiern pro Gelege bei Geckos nicht zwingend die wirkliche saisonale Produktionsleistung von Weibchen widerspiegelt. Das arithmetische Mittel aus minimaler und maximaler Gelegegröße (normalerweise 1,5 bei Geckos) zu erzeugen kann nur, wie die Streuung von 1,13–1,94 der Variabilität von 86 % der Arten aus der hier verwendeten Doppelei-Gelege-Stichprobe zeigt, als Notbehelf dienen, um die natürliche Variabilität auszudrücken. Ferner ist davon auszugehen, dass bei den vorliegenden Arten mit einer stetigen Produktion von Doppelei-Gelegen (19 %), die Gelegegröße mit Verlängerung des Untersuchungszeitraumes und Verwendung von mehr Weibchen ebenfalls variieren dürfte. Es ist wahrscheinlich, dass dies auch für Arten aus allen Familien der Gekkota zutrifft, für die in der Regel zwei Eier pro Gelege anzunehmen sind. Häufigkeit und Ausmaß (81 % bzw. 1,68±0,24, diese Studie) der Variabilität gekkonider Doppelei-Gelege ist bei der Verwendung statistisch ausreichend großer Mengen von Gelegen höher zu veranschlagen als aus den statistischen Übersichten von Scharf et al. (2014), Mesquita et al. (2016b) und Meiri et al. (2020) hervorgeht. Die Häufigkeit der erfassten Variabilität von Doppelei-Gelegen ist zu groß, als das von einem Zufallseffekt ausgegangen wird. Demensprechend sind variable Gelegegrößen bei Geckos nicht seltener zu erwarten als bei anderen Squamata, deren Gelege größere Eizahlen aufweisen. Die als invariant bezeichnete Gelegegröße von Geckos ist so zu interpretieren, als damit die synchrone Entwicklung von maximal zwei fertilen Eiern, jeweils ein Ei im linken und rechten Eileiter, gemeint ist, nicht aber im Sinn einer universell konstanten Anzahl (konträr Einzelei-Gelege). Die höhere Variabilität von Doppelei-Gelegen dürfte sich da-

mit auf die zeitliche Variation der Populationsdynamik und Demographie auswirken.

(2) Es ist hervorzuheben, dass die statistische Häufigkeit der Variabilität bei den geckoniden Einzelei-Gelegen gegenüber der von Doppelei-Gelegen deutlich geringer ist. Insofern ist die Variabilität der Gelegegröße (charakterisiert nach den oben genannten Kriterien) in einem viel stärker gewichtetem Ausmaß als invariant für intraspezifisch Einzeleier produzierende Geckos einzuschätzen. Damit sind kaum erhebliche Auswirkungen auf die Populationsdynamik und Demographie zu erwarten.

Phylogenetisch ist die durchgängig geringere Variabilität von Einzelei-Gelegen ein Merkmal von Arten oder kompletten Gattungen der Sphaerodactylidae, Phyllodactylidae und Gekkonidae (vgl. Kluge 1987). Von den plesiomorphen Diplodactylidae, Carphodactylidae und Eublepharidae sind keine Taxa mit einer auf ein Ei reduzierten Gelegegröße bekannt (Rösler unveröffentlicht). Das dürfte vermutlich ebenfalls komplett für die Pygopodidae zutreffen. *Delma borea*, *D. labialis* und *D. tincta*, von allen drei sind nur Einzelei-Gelege nachgewiesen (Smith 1976, Greer 1989, Macdonald et al. 2013), bedürfen noch weiterer Untersuchungen zur Gelegegröße.

Tabelle 2: Beispiele für die Variabilität von Gelegegrößen (partim Wurfgrößen) in Familien der Squamata (Sauria s.str.), umgerechnet nach Angaben von: 1 = Al-Sadoon et al. (2014), 2 = Andrade et al. (2006), 3 = Bauer & Sadlier (2000), 4 = Branch (1998), 5 = Caputo et al. (2000), 6 = Colli & Zamboni (1999), 7 = Corry et al. (2010), 8 = Gaulke (2011), 9 = Greer (1985), 10 = Hecnar & Hecnar (2019), 11 = Hediger (1935), 12 = Köhler (2004), 13 = Meiri et al. (2020), 14 = Okada et al. (1990), 15 = Ramirez-Bautista et al. (2008), 16 = Swan (2008), 17 = Villamar-Duque et al. (2019), 18 = Vitt & Caldwell (2014), 19 = Ziegler et al. (2008), 20 = eigene Befunde, 21 = pers. Mitt. 13.02.2019 A. Fläschendräger. Phylogenie nach Pyron et al. (2013) und Tonini et al. (2016), Scincomorpha partim Hedges (2014). Symbole: * variabel.

Taxon	Variabilität der Gelegegröße (%)	Referenz
Dibamia		
Dibamidae	0	9
Gekkota		
Carphodactylidae	50	20
Diplodactylidae	50	20
Eublepharidae	50	20
Gekkonidae	50	20
Phyllodactylidae	50	20
Pygopodidae	50	20
Sphaerodactylidae	50	20
Scincomorpha s.l.		
Acontidae	50-86	4
Alopoglossidae	0	13
Ateuchosauridae	60	14
Cordylidae	33-83	4
Egerniidae	29-86	16
Eugongylidae	17-86	3, 12, 16
Gerrhosauridae	33-67	4
Lygosomidae	50-67	5, 8, 12, 14
Mabuyidae	9-78	12
Ristellidae	*	13
Scincidae	20-95	10, 12
Sphenomorphidae	25-72	12, 16
Xantusiidae	25-86	15
Lacertoidea		
Amphisbaenidae	25-80	1, 2, 6
Bipedidae	50-75	2
Blanidae	71	2
Cadeidae	*	13
Gymnophthalmidae	50-75	12, 13
Lacertidae	9-90	12
Rhineuridae	0	12
Teiidae	25-89	12
Trogonophidae	50-60	6, 11, 12
Anguimorpha		
Anguidae	56-94	12, 17
Diploglossidae	17-80	7
Helodermatidae	67-75	12
Lanthanotidae	67	18
Varanidae	33-96	12, 16
Shinisauridae	29	19
Iguania		
Agamidae	7-96	12, 16
Chamaeleonidae	22-83	12
Corytophanidae	57-89	12
Crotaphytidae	33-85	12
Dactyloidae	0	20
Hoplocercidae	29-50	12
Iguanidae	22-91	12
Leiocephalidae	50-55	12
Leiosauridae	29	12
Liolaemidae	13-75	12
Opluridae	60	12
Phrynosomatidae	11-88	12
Polychrotidae	44-84	12
Tropiduridae	17-88	12

4.2. Ursachen für die Variabilität der Gelegegröße

Die Variabilität der Gelegegröße bei Geckos ist komplex und nicht leicht zu erklären, weil vielleicht andere, nicht überprüfte Faktoren zusätzlich als Auslöser infrage kommen. So ist vorstellbar, dass eine auf Spermaspeicherung beruhende Insemination der Eier beispielsweise zur Reduzierung der Eianzahl beitragen könnte, wenn die Verfügbarkeit vitaler Spermien abnimmt. Ferner sind an der Variabilität von Gelegegrößen der Squamata altersspezifische Gründe beteiligt: (a) junge Weibchen (1. Reproduktionsperiode) produzieren vermutlich weniger und ältere (ab 2. oder spätere Reproduktionsperioden) mehr Eier sowie (b) eine verminderte Reproduktionsleistung im Verlauf des Alterungsprozesses (Tinkle et al. 1970, Nettmann & Rykena 1985, Dunham & Miles 1985, Hielen 1991, Du & Shine 2005, Galdino & Van Sluys 2011). Beide Parameter blieben unberücksichtigt.

Mögliche Korrelationen zwischen der Variabilität von Gelegen und Körpergewicht, Lebensweise sowie geographischen, ökologischen und saisonalen Faktoren, wie sie in der Entwicklung von Reproduktionsstrategien bei anderen Squamata häufig auftreten (Tinkle et al. 1970, Rand 1982, James & Shine 1988, Kiefer et al. 2008, Meiri et al. 2020), konnten in dieser Studie für Geckos nicht nachgewiesen werden.

Eine Kombination invariabler Gelegegrößen (Einzelei-Gelege *vs.* Doppelei-Gelege) ist infragenerisch von *Cnemaspis*, *Gymnodactylus*, *Gehyra*, *Haemodracon*, *Hemidactylus*, *Homonota*, *Mediodactylus*, *Nactus*, *Saurodactylus*, *Phyllodactylus* und *Tarentola* bekannt (Dixon & Huey 1970, Nettmann & Rykena 1985, Werner 1989, Henle 1990b, Schleich et al. 1996, Ibargüengoytía & Casalins 2007, Grismer et al. 2014, Vasconcelos & Carranza 2014, Souza-Oliveira et al. 2017, Meiri et al. 2020) bekannt. Einzelei-Gelege produzieren von den *Nactus*-Arten die Taxa *serpensinsula* und *sphaerodactylodes* (Meiri et al. 2020). *Nactus pelagicus* wurde entsprechend dem generischen Nachweis verschiedener Gelegegrößen dem Doppelei-Gelege-Artenkomplex zugeordnet, obwohl das Weibchen (parthenogenetisch) aus Neukaledonien durchweg Einzelei-Gelege (n=6) produzierte. Weibchen von Fiji (Typusfundort) legen ein oder zwei Eier pro Gelege (Zug 1991, 2020). Reproduktionsspezifische Merkmale vieler der zahlreichen *Nactus pelagicus*-Populationen im pazifischen Raum einschließlich Neuguinea sind weitgehend unbekannt.

Die Fertilitätsrate von Einzeleiern war gegenüber Eiern aus Doppelei-Gelegen niedriger. Von Einzeleiern (n = 473) waren 58 % und von Eiern (n=2228) aus Doppelei-Gelegen 74 % befruchtet. Lediglich von zwei Arten ($n \geq 5$) waren alle Einzeleier infertil (*Oedura monilis*, *Ptyodactylus hasselquistii*). Eier aus alternativ produzierten Einzelei-Gelegen unterscheiden sich nur geringfügig in ihren Größenparametern (Eilänge, Eibreite) von Eiern aus Doppeleigelegen (siehe unten). Sie waren im Mittel nicht größer als Eier aus vorher oder später produzierten Doppelei-Gelegen des gleichen Weibchens (vgl. Weiser et al. 2012). Sowohl die erhebliche Menge von Einzeleiern als auch ihre nachgewiesene prozentual hohe Befruchtungsrate macht eine gestörte Vitellogenese als alleinigen Faktor für die Reduzierung der Eianzahl in den Gelegen von Geckos unwahrscheinlich.

Geckos betreiben im Vergleich zu anderen Squamata einen hohen Fortpflanzungsaufwand (Christian & Bedford 1993). Physisch wird ein trächtiges Weibchen durch die Entwicklung von einem Ei anstelle von zwei Eiern weniger beansprucht. Die Reduzierung wirkt sich, unabhängig von einer möglichen Vergrößerung des Eigewichts, stets kostensenkend auf den Fortpflanzungsaufwand aus (berechnet als RCM, relative clutch mass). Gegenüber Doppelei-Gelegen reduzieren sich die Kosten (RCM) für Einzelei-Gelege um 40–86 % (52 ± 9; n = 28). Die Entlastung durch die Entwicklung von Einzeleiern führt zu einer Verbesserung der motorischen Leistungsfähigkeit der Weibchen, wodurch sich das Prädationsrisiko verringert sowie Nahrungssuche bzw. Beutefang erleichtert werden. Dies führt in der Regel zu einer Absenkung der Mortalitätsrate bei trächtigen Weibchen (Nettmann & Rykena 1985, Fitch 1985, Henle 1990a & 1991, Galdino & Van Sluys 2011).

Nach Meiri (2019) produzieren Weibchen der quadrupeden Geckos durchschnittlich 4,2 Gelege pro Fortpflanzugssaison. Durchschnittlich 1,2 Gelege entwickeln die gliedmaßenreduzierten Pygopodidae. In Gefangenschaft gehaltene Geckos neigen zu einer deutlich höheren Reproduktionsleistung (Nettmann & Rykena 1985, Rösler et al. 2017).

Die Produktion von Einzeleiern im Kontext mit Doppelei-Gelegen weist als zeitlichen Höhepunkt den Mittelabschnitt einer Fortpflanzungssaison aus. Für diesen

sowie insbesondere für die zum Saisonende einer Legeperiode produzierten Einzeleier sind der Ressourcenverbrauch (Abbau der Fettreserven) und ein Erschöpfungszustand der Weibchen als Ursachen für die Gelegeverkleinerung anzunehmen (Henle 1987, Hielen 1993, Kubička & Kratochvil 2009, Nieva et al. 2013). Der erhöhte Prozentsatz unbefruchteter Eier zum Saisonbeginn gegenüber den beiden anderen Reproduktionsabschnitten kann mit einem hormonell nicht harmonisierenden Status der Geschlechter zusammenhängen (Vitellogenese ohne Insemination durch Paarung oder Spermaspeicherung), unter Umständen gefördert durch ein unzureichendes Licht- und Temperaturregime.

Die nachweislich geringe Variabilität von Einzelei-Gelegen bei Geckos ist in der Regel mit einer Vergrößerung der Eier verbunden (Kratochvil & Kubička 2007), wie sie bei zahlreichen Arten infolge einer frühzeitigen evolutionären Reduzierung ihrer Gelegegrößen festzustellen ist. Begründet wird die Dezimierung der Eianzahl von Gelegen (mit oder ohne damit verbundener relativer Größenzunahme der Nachkommen) durch verschiedene Life-history-Parameter. Korrelationen von negativ allometrischen Gelegegrößen mit Lebensweise (arboricole oder fossoriale Arten), Ressourcennutzung (optimaleres Beuteschema für größere Jungtiere), intraspezifischer Konkurrenz (robustere Jungtiere wettbewerbsfähiger bei fehlender Nischentrennung) und Prädationsdruck (geringere Mortalität größerer Nachkommen) werden dafür angenommen (Tinkle et al. 1970, Andrews & Rand 1974, Nettmann & Rykena 1985, Henle 1988 und dort zitierte Referenzen, James & Shine 1988, Shine et al. 1998, Ashton 2005, Kratochvil & Kubička 2007 und dort zitierte Referenzen). Naheliegend ist ferner eine Korrelation zwischen der auf ein Ei fixierten Gelegegröße und spezieller anatomischer Spezifikationen bei Weibchen anzunehmen. So reduzierten *Asaccus*-Arten den linken Eileiter wahrscheinlich infolge der Gelegeverkleinerung (Carranza et al. 2016).

Die Entwicklung von Einzelei-Gelegen erfolgte innerhalb der Geckos konvergent. Als Grundgröße sind Einzelei-Gelege intrafamiliär mit der Produktion ausschließlich hartschaliger (vollkalzifizierter) Eier korreliert. Ihre Variabilität ist nicht davon beeinflusst, ob im Verlauf des Evolutionsprozesses die Eiparameter (respektive RCM) vergrößert wurden oder entsprechend der Größe eines einzelnen Eies aus einem Doppelei-Gelege der Ahnenform unverändert blieben. Letzteres verdeutlichen die neuweltlichen *Aristelliger*- und *Thecadactylus*-Arten (Vitt & Zani 1997, diese Studie). Die Entwicklungskosten (RCM) von *Aristelliger lar* für ein Einzelei-Gelege sind niedriger als bei einem einzelnen Ei vom proportional vergleichbar großen *Haemodracon riebeckii*. Beide Arten sind scansoriale Baumbewohner, letztere aber mit einer breiteren ökologischen Toleranz (Schwartz & Henderson 1991, Tamar et al. 2019). *Aristelliger* modifizierte die Gelegegröße während sie bei *Haemodracon* unverändert blieb, vergleichbar mit den Abwandlungen von Eizahlen in Gelegen der Dactyloidae und Polychrotidae (Kratochvil & Kubička 2007).

4.3. Abschätzung und Beurteilung atypischer Gelegegrößen

Zum Testen der Hypothese, dass Geckos unter Berücksichtigung einer optimalen Befruchtungsrate maximal Doppelei-Gelege produzieren können, wurden eigene Befunde zu größeren Eizahlen ausgewertet und zusätzlich eine Literaturrecherche durchgeführt.

Eier aus Gelegen mit drei Eiern von *Hemitheconyx caudicinctus, Eublepharis macularius* und *Phelsuma grandis* waren infertil (Rösler 1997, 2005 und eigene Befunde). Zu Gelegen von *Uroplatus henkeli* (4 Eier) und *Phelsuma klemmeri* (3 Eier) fehlen genaue Angaben zur Eigröße, Fertilität und Inkubationszeit der Eier (Henkel & Schmidt 1991, Hofmann 2010). Von beiden Arten wird angenommen, dass es sich um Fehlentwicklungen handelt.

Bei den meisten recherchierten Angaben zur Ablage von mehr als zwei Eiern pro Gelege handelt es sich um Fehleinschätzungen, die zumeist auf ein Zusammenlegen von mehreren Eiern eines einzelnen Weibchens oder einer Gruppe von Weibchen beruhen (Domergue 1899, 1901, Krehenberg 1915, Deraniyagala 1932, Hewitt 1935, Bons 1959). Banzien 1965, Minton 1966, Hoddenbach & Lannom 1967, Brodský 1969, Schleich & Kästle 2002, Wickramasinghe & Somaweera 2002). Es gibt zahlreiche weitere Hinweise zu einer größeren Anzahl von Eiern in Gelegen von Geckos (Meiri et al. 2012 Scharf et al. 2014, Mesquita et al. 2016b, Meiri 2019, 2020). Inwieweit es sich bei den angegebenen Veränderungen der Gelegegrößen um eine positiv allometrische Vergrößerung von Doppelei-Gelege (>2)

bzw. Einzelei-Gelegen (>1) entsprechend den Kriterien für eine natürliche Variabilität handelt (siehe oben), konnte nicht überprüft werden.

Zu Fehldeutungen der Gelegegröße von Doppelei-Gelegen können ferner Wachstumsgeschwindigkeit und Größe ovarialer Follikel trächtiger Weibchen beitragen. Zwischen dotterreichen Eifollikeln und uterinen Eiern ist äußerlich optisch schwer zu unterscheiden (Meiri 2019). Abschätzungen der Gelegegröße anhand von hellen durch die Bauchhaut schimmernden Eiflecken sind ohne begleitende Röntgendiagnostik gelegentlich unsicher. Anzeichen für eine Parallelentwicklung von Follikeln und Eiern können relativ große Legeabstände zwischen den einzelnen Eiablagen sein (Lipp 2002, Ibargüengoytía & Casalins 2007, Mojibi & Hojati 2014). Weniger Literaturangaben liegen über eine Zunahme der Gelegegröße von geckoniden Einzelei-Gelegen vor. Arnold (1993) fand in situ bei *Pristurus carteri*, *P. crucifer* und *P. saada* Eier in beiden Eileitern (Stadium unbekannt). In einem von vier sezierten Weibchen von *Sphaerodactylus molei* fand Beebe (1944) zwei gleichgroße uterine Eier und nach Campbell (1998) können die Gelege von *Sphaerodactylus glaucus* und *S. millepunctatus* ebenfalls zwei Eier enthalten. In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, dass sich aus der Anzahl vorhandener Eifollikel nicht sicher die Gelegestärke prognostizieren lässt (Cruz 1994, Hojati et al. 2013, Meiri et al. 2014, 2020 und dort zitierte Referenzen).

Ausgehend von der Theorie, dass Weibchen der Squamata intraspezifisch das gesamte verfügbare Bauchvolumen für die Eientwicklung immer vollständig ausnutzen (Shine 1992, Du & Shine 2005), müssten sich die Eiparameter (Größe, Gewicht) bei der Entwicklung einer über die fixierte Gelegegröße hinausgehenden Eianzahl zwangsläufig verkleinern. Der Befund des einzigen hier angeführten Falls von *P. flavipunctatus* bestätigt dies. Das Eivolumen beider Eier war um 24 % bzw. 8 % kleiner als der artspezifische Mittelewert von Eiern der Einzelei-Gelege.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass es für keine geckonide Art belastbare Nachweise einer Produktion von mehr als zwei fertilen Eiern gibt. Die geringe Variabilität von Einzelei-Gelegen ist kongruent zu der nicht möglichen Vergrößerung von Doppelei-Gelegen zu verstehen. In beiden Fällen ist sie durch die evolutionär-adaptive Größenzunahme der Eier zu begründen. Für die Evolution von invarianten Einzelei-Gelegen könnte eine im Verlauf der Speziation zunehmende negativ allometrisch Variabilität von Gelegegrößen die Vorstufe der phylogenetisch später fixierten geringen Eianzahl gewesen sein.

5. Fazit

Gelegegrößen sind ein bedeutender Bestandteil der Life-history-Evolution der Gekkota. Das zusammengetragene und analysierte Datenmaterial zu diesem Merkmalskomplex entstammt überwiegend aus einer zum Teil mehrjährigen Gefangenschaftshaltung der Arten. Die zukünftige Aufgabe sollte darin bestehen, die Häufigkeit variierender Gelegegrößen in natürlichen Populationen von Geckos festzustellen, um die Hypothese einer großen intraspezifischen Variabilität von Doppelei-Gelegen und umgekehrt geringen intraspezifischen Variabilität von Einzelei-Gelegen bei Geckos abzusichern.

Dank

Für die Durchsicht des Manuskripts und eine sich daran anschließende anregende Diskussion zum Komplex Fortpflanzungsbiologie der Geckos danke ich Konrad Kürbis und Ulrich Scheidt (beide Naturkundemuseum Erfurt). Herrn Axel Fläschendräger (Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Botanischer Garten) danke ich für Auskünfte zur Gelegegröße und Ablagerhythmus von Anolis-Arten.

Literatur

Al-Sadoon, M. K.; S. A. Kandeal & H. A. Rodiny (2014): Reproductive characteristics of the worm lizard, *Diplometopon zarudnyi*, in relation to months of the year in Riyadh region of Saudi Arabia. – Comptes Rendus Biologies **337**: 229–234.

Andrade, D. V.; L. B. Nascimento & A. S. Abe (2006): Habits hidden underground: a review on the reproduction of the Amphisbaenia with notes on four neotropical species. – Amphibia-Reptilia **27** (1): 207–217.

Andrews, R. & A. S. Rand (1974): Reproductive effort in anoline lizards. – Ecology **55**: 1317–1327.

Arnold, E. N. (1993): Histological changes and behaviour of semaphore geckos (*Pristurus*, Gekkonidae) and their relatives. – Journal of Zoology **229** (3): 353–384.

Ashton, K. G. (2005): Life history of a fossorial lizard, *Neoseps reynoldsi*. – Journal of Herpetology **39**: 389–395.

Banzien, J. (1965): Eine geglückte Zucht von *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès). - Zoologische Garten, N.F. **31** (5): 265–266.

Beebe, W. (1944): Field notes on the lizards of Kartabo, British Guiana, and Caripato, Venezuela. Part I. Gekkonidae. – Zoologica **29**: 145–160.

Branch, B. (1998): Field guide to snakes and other reptiles of southern Africa. – Third edition, Cape Town, Struik Publishers Pty Ltd, 399 pp.

Brodský, O. (1969): Breeding the great house gecko *Gekko gecko* at Prague zoo. – International Zoo Yearbook **9**: 37–39.

Bons, J. (1959): Les lacertiliens du sud ouest marocain. – Travaux de l'Institut Scientifique, Chérifiel, Serie Zoologie **18**: 1–130.

Campbell, J. A. (1998): Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán, and Belize. – Norman (University of Oklahoma Press), i–xix, 1–380 pp.

Caputo, V.; F. M. Guarino & F. Angelini (2000): Body elongation and placentome evolution in the scincid lizard genus *Chalcides* (Squamata, Scincidae). – Italian Journal of Zoology **67** (4): 385–391.

Carranza, S.; M. Simó-Riudalbas, S. Jayasinghe, T. Wilms & J. Els (2016): Microendemicity in the northern Hajar Mountains of Oman and the United Arab Emirates with the description of two new species of geckos of the genus *Asaccus* (Squamata: Phyllodactylidae). – PeerJ 2016: 1–36. DOI10.7717/peerj.2371.

Christian, K. & G. Bedford (1993): High reproductive expenditure per progeny in geckos relative to other lizards. – Journal of Herpetology **27** (3): 351–354.

Colli, G. R. & D. S. Zamboni (1999): Ecology of the worm-lizard *Amphisbaena alba* in the Cerrado of Central Brazil. – Copeia 1999 (3): 733–742.

Colli, G. R.; D. M. Mesquita, P. V. V. Rodrigues & K. Kitayama (2003): Ecology of the gecko *Gymnodactylus geckoides amarali* in a Neotropical savanna. – Journal of Herpetology **37** (4): 694–706.

Corry, E.; L. Martin, M. N. Morton, G. M. Hilton, R. P. Young, & G. Garcia (2010): A species action plan for the Montserrat galliwasp *Diploglossus montisserrati*. – Technical Report, Department of Environment, Montserrat, 99 pp.

Cruz, B. F. (1994): Actividad reproductiva de *Homonota horrida* (Sauria: Gekkonidae) del Chaco Occidental en Argentina. – Cuadernos de Herpetologia **8** (1): 119–125.

De Lisle, H. F.; R. A. Nazarow, L. R. G. Raw & J. Garthwohl (2013): Gekkota. Catalogue of recent species. – Winnipeg, 387 pp.

Dell, J. & A. Chapman (1977): Reptiles and frogs of Cockleshell Gully Reserve. – Records of the Western Australian Museum, Supplement **4**: 75–87.

Deraniyagala, P. E. P. (1932): The Gekkonidae of Ceylon. – Spolia Zeylanica **16**: 291–310.

Dixon, R. & R. B. Huey (1970): Systematics of the lizards of the gekkonid genus *Phyllodactylus* of mainland South America. – Natural History Museum of Los Angeles County Science Series **192**: 1–78.

Domergue, F. (1899): Essai sur la Faune erpetologique de l'Oranie. – Bulletin de la Société de géographie et d'archéologie d'Oran **19**: 501–532.

– (1901): Essai sur la faune erpétologique de l'Oranie: avec des tableaux analytiques et des notions pour la détermination de tous les reptiles & batraciens du Maroc, de l'Algérie et de la Tunisie. – Oran (Imprimerie Typographique el Lithographique L. Fouque), i–xxvii, 1–404.

Du, W.; X. Ji & R. Shine (2005): Does body volume constrain reproductive output in lizards? – Biology Letters **1**: 98–100.

Dunham, A. E. & D. B. Miles (1985): Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. – American Naturalist **126** (2): 231–257.

Dunham, A. H.; D. B. Miles & D. N. Reznick (1988): Life history in squamate reptiles. Pp. 441–522. – In: C. Gans & R. B. Huey (eds.): Biology of Reptilia. Volume **16**, Ecology B, Defense and life history. New York, Alan R. Liss, Inc..

Fitch, H. S. (1970): Reproductive cycles of lizards and snakes. – University of Kansus Museum of Natural History, Miscellaneous Publication **52**: 1–247.

– (1985): Variation in clutch and litter size in New World reptiles. – University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications **76**: 1–76.

Galdino, C. A. B. & M. Van Sluys (2011): Clutch size in the small-sized lizard *Eurolophosaurus nanuzae* (Tropiduridae): does it vary along the geographic distribution of the species? – Iheringia, Série Zoologia **101** (1–2): 61–64.

Gaulke, M. (2011): The Herpetofauna of Panay Island, Philippines. – Frankfurt am Main, Edition Chimaira, 390 pp.

Goldberg, S. R. (2007): Notes on reproduction of Peters' leaf-toed gecko, *Phyllodactylus reissii* (Squamata, Gekkonidae), from Peru. – Phyllomedusa **6** (2): 147–150.

Greer, A. E. (1985): The relationships of the lizard genus *Anelytropsis* and *Dibamus*. – Journal of Herpetology **19** (1): 116–156.

– (1989): The biology & evolution of Australian lizards. – Hong Kong, Surrey Beatty & Sons PTY Lim.), 264 pp.

Grismer, L. L.; P. L. Wood, S. Anuar, A. Riyanto, N. Ahmad, M. A. Muin, M. Sumontra, J. L. Grismer, C. K. Onn, E. S. H. Quah & O. S. A. Pauwels (2014): Systematics and natural history of southeast Asian rock geckos (genus *Cnemaspis* Strauch, 1887) with description of eight new species from Malaysia, Thailand, and Indonesia. – Zootaxa **3880**: 1–147.

Hecnar, S. J. & D. R. Hecnar (2019): Clutch size in *Plestiodon fasciatus* near its northern range boundary and variation across the species range. – Herpetological Review **50** (4): 712–717.

Hedges, S. B. (2014): The high-level classification of skinks (Reptilia, Squamata, Scincomorpha). – Zootaxa **3765** (4): 317–338.

Hediger, H. (1935): Herpetologische Beobachtungen in Marokko. II. – Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft Basel **48**: 1–49.

Henkel, F. W. & W. Schmidt (1991): Geckos. Biologie, Haltung und Zucht. – Stuttgart (Ulmer Verlag), 224 S.

Henle, K. (1987): Population ecology and life history of lizards in a arid environment. Pp. 187–190. – In: J. J. Van Gelder, H. Strijbosch, P. J. M. Bergers (eds.): Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, Nijmegen.

– (1988): Population ecology and life history of a lizard community in arid Australia. – PhD Thesis, Canberra, Australian National University, 197 pp, A1–6.

– (1990a): Life history – Evolution bei Echsen. pp. 183–198. – In: B. Streit (ed.): Evolutionsprozesse im Tierreich. Basel, Birkenhäuser.

– (1990b): Population ecology and life history of the arboreal gecko *Gehyra variegata* in arid Australia. – Herpetological Monographs **4**: 30–60.

– (1991): Life history patterns in lizards of the arid and semiarid zone of Australia. – Oecologia **88**: 347–358.

Hewitt, J. (1935): Some new forms of batrachians and reptiles from South Africa. – Records of the Albany Museum **4**: 283–337.

Hielen, B. (1991): Untersuchung zur temperaturabhängigen Geschlechtsbestimmung und Fortpflanzungsbiologie bei Geckos der Gattungen *Tarentola* und *Cyrtopodion*. – MSc Universität Bremen, 110 pp.

– (1993): Unterschiedliche Fortpflanzungsstrategien bei Geckos der Gattung *Tarentola* Gray, 1825. – Salamandra **28** (3/4): 179–194.

Hoddenbach, G. A. & J. R. Lannom (1967): Notes on the natural history of the mexican gecko *Phyllodactylus tuberculosus*. – Herpetologica **23** (4): 293–296.

Hofmann, T. (2010): Ein Dreiergelege bei *Phelsuma klemmeri*. – Der TagGecko **70**: 12.

Hojati, V.; K. Parivar, E. Rastegar-Pouyani & A. Shiravi (2013): The oogenic cycle of the Caspian bent-toed gecko, *Cyrtopodion caspium* (Squamata: Gekkonidae) in Iran. – Acta Herpetologica **8** (1): 1–8.

Ibargüengoytía, N. R. & L. M. Casalins (2007): Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. – Journal of Herpetology **41** (1): 72–80.

James, C. & R. Shine (1988): Life-history strategies of Australian lizards: a comparison between the tropics and the temperate zone. – Oecologia **75**:307–316.

Kiefer, M. C., M. van Sluys & C. F. D. Rocha (2008): Clutch and egg size of the tropical lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) along its geographic range in costal eastern Brazil. – Canadian Journal of Zoology **86**: 1376–1388.

Kluge, A. G. (1967): Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. – Bulletin of the American Museum of Natural History **135**: 1–59.

– (1987): Cladistic relationships in the Gekkonoidea (Squamata, Sauria). – Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan **173**: 1–54.

Köhler, G. (2004): Inkubation von Reptilieneiern. – 2. erweiterte Auflage, Offenbach (Herpeton), 254 S.

Kopstein, F. (1938): Ein Beitrag zur Eierkunde und zur Fortpflanzung der Malaiischen Reptilien. – Raffles Bulletin of Zoology, Singapore **14**: 81–167.

Kratochvíl, L. & D. Frynta (2006): Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. – Biological Journal of the Linnean Society **88**: 527–532.

Kratochvil, L. & L. S. Kubička (2007): Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. – Functional Ecology **21**: 171–177.

Krehenberg, M. (1915): *Gecko verticillatus* und andere Geckonen in Ostasien. – Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde **26**: 357–360.

Kubička, L. & L. Kratochvil (2009): First grow, then breed and finally get fat: hierarchical allocation to life-history traits in a lizard with invariant clutch size. – Functional Ecology **23**: 595–601.

Lipp, H. (2002): Taxonomie, Haltung und Zucht der Unterarten von *Phelsuma lineata*. – Draco **3** (11): 51–57.

Macdonald, S. L.; A. C. Borsboom, R. Best & C. J. Hoskin (2013): Significant range extensions for *Delma labialis* and a review of its biology. – Australian Zoologist **36** (4): 470–477.

Meiri, S. (2019): What geckos are – an ecological-biogeographic perspective. – Israel Journal of Ecology & Evolution **2019**: 1–11. http://dx.doi.org/10.1163/22244662–20191075.

Meiri, S., J. H. Brown & R. M. Sibly (2012): The ecology of lizard reproductive output. – Global Ecology and Biogeography **21** (5): 592–602.

Meiri, S.; A. Feldman & L. Kratochvil (2014): Squamate hatchling size and the evolutionary causes of negative offspring size allometry. – Journal of Evolutionary Biology **28** (2): 1–9.

Meiri; S.; L. Avila, A. M. Bauer, D. G. Chapple, I. Das; T. M. Doan, P. Doughty, R. Ellis, L. Grismer, F. Kraus, M. Morando, P. Oliver, D. Pincheira-Donoso, M. A. Ribeiro-Junior, G. Shea, O. Torres-Carvajal, A. Slavenko & U. Roll (2020): The global diversity and distribution of lizard clutch sizes. – Global Ecology and Biogeography, **2020**: 1-16. https://doi.org/10.1111/geb.13124.

Mesquita, D. O.; R. G. Faria., G. R. Colli, L. J. Vitt & E. R. Pianka (2016a): Lizard life-history strategies. – Austral Ecology **41**: 1–5.

Mesquita, D. O.; G. C. Costa, G. R. Colli, T. B. Costa, D. B. Shepard, L. J. Vitt & E. R. Pianka (2016b): Life-history patterns of lizards of the World. – American Naturalist **187**: 689–705.

Minton, S. A. (1966): A contribution to the herpetology of West Pakistan. – Bulletin of the American Museum of Natural History **134** (2): 29–184.

Mojibi, F. & V. Hojati (2014): The female reproductive cycle of the Bedriaga plate-tailed gecko, *Teratoscincus bedriagai* (Sauria: Gekkonidae) in Iran. – International Journal of Zoology **2014**: 1–6. ID 782641.

Nettmann, H. K. & S. Rykena (1985): Verhaltens- und fortpflanzungsbiologische Notizen über kanarische und nordafrikanische *Tarentola*-Arten. – Bonner Zoologische Beiträge **36** (3/4): 287–305.

Nieva, R. A.; G. M. Blanco, J. C. Acosta & M. Olmedo (2013): Reproducción y dimorfismo sexual en una población de *Homonota fasciata* (Squamata: Phyllodactylidae) del monte de San Juan, Argentina. – Revista Mexicana de Biodiversidad **84**: 1266–1272.

Okada, S.; H. Ota, H. Miyaguni & J. Kato (1990): Clutch and litter size of seven species in lygosomin skinks from East Asia. – Japanese Journal of Herpetology **13** (4): 148.

Petzold, H.-G. (1984): Aufgaben und Probleme bei der Erforschung der Lebensäußerungen der Niederen Amnioten. – Milu **5** (4/5): 485–786.

Pyron, R. A.; F. T. Burbrink & J. J. Wiens (2013): A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. – BioMed Central Evolutionary Biology **13**: 1–93. DOI: 10.1186/1471–2148–13–93.

Ramírez-Bautista, A., L. J. Vitt, A. Ramírez-Hernández, F. Mendoza Quijano & G. R. Smith (2008): Reproduction and sexual dimorphism of *Lepidophyma sylvaticum* (Squamata: Xantusiidae), a tropical night lizard from Tlanchinol, Hidalgo, Mexico. – Amphibia-Reptilia **29** (1): 207–216.

Rand, A. S. (1982: Clutch and egg size in Brazilian lizards. – Herpetologica **38**: 171–178.

Rösler, H. (1995): Geckos der Welt – Alle Gattungen. – Leipzig, Urania Verlag, 256 S.

- (1997): Fortpflanzungsdaten von zwei eublepharinen und drei diplodactylinen Geckoarten (Sauria: Gekkonoidea). – Jahrbuch für den Terrarianer **4**: 21–38.

- (2005): Vermehrung von Geckos. – Offenbach, Herpeton Verlag Elke Köhler, 270 S.

- (2017): Gecko-Chorologie (Squamata: Gekkota). – Gekkota, Supplement **4**: 1–160.

Rösler, H.; W. Wranik & H. Kaiser (2017): Sperm retention in *Pristurus flavipunctatus* Rüppell, 1835 (Squamata: Sphaerodactylidae), with a brief review of sperm storage in geckos. – Herpetology Notes **10**: 537–545.

Scharf, I.; A. Feldman, M. Novosolov, D. Pincheira-Donoso, I. Das, M. Böhm, P. Uetz, O. Torres-Carvajal, A. M. Bauer, U. Roll & S. Meiri (2014): Late bloomers and baby boomers: ecological drivers of longevity in squamates and the tuatara. – Global Ecology and Biogeography **24** (4): 396–405. doi:10.1111/geb.12244.

Schleich, H. H. & W. Kästle (2002): Amphibians and reptiles of Nepal. – Koenigstein; Koeltz Scientific Books, i–x, 1–1201.

Schleich, H.,;W. Kästle & K. Kabisch (1996): Amphibians and reptiles of North Africa. – Koenigstein Koeltz Scientific Publishers), 630 pp.

Schwartz, A. & R. W. Henderson (1991): Amphibians and reptiles of the West Indies. Descriptions, distributions, and natural history. – Gainsville, University of Florida Press, i–xvi, 1–720.

Shin, R. (1992): Relative clutch mass and body sharpe in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? – Evolution **46** (3): 828–833.

Shine, R. & A. E Greer (1991): Why are clutch sizes more variable in some species than in others? – Evolution **45** (7): 1696–1706.

Shine, R.; S. Keogh, P. Doughty, & H. Giragossyan (1998): Costs of reproduction and the evolution of sexual dimorphism in a 'flying lizard' *Draco melanopogon* (Agamidae). – Journal of Zoology **244**: 203–213.

Mith, L. A. (1976): The reptiles of Barrow island. – Western Australian Naturalist **13** (6): 125–136.

Souza-Oliveira, A. F. de; F. de Medeiros Magalhães & A. A. Garda (2017): Reproduction, diet and sexual dimorphism of *Gymnodactylus geckoides* Spix, 1825 (Sauria: Squamata) from a Restinga area in northeastern Brazil. – Journal of Natural History **51** (39–40): 2355-2372.

Swan, M. (2008): Keeping and breeding Australian lizards. – Lilydale, Mike Swan Herp. Books, 615 pp.

Tamar, K.; M. Simó-Riudalbas, J. Garcia-Porta, X. Santos, G. Llorente, R. Vasconcelos & S. Carranza (2019): An integrative

study of island diversification: Insights from the endemic *Haemodracon* geckos of the Socotra Archipelago. – Molecular Phylogenetics and Evolution **133**: 166–175.

Tinkle, D. W.; H. W. Wilbur & S. G. Tilley (1970): Evolutionary strategies in lizard reproduction. – Evolution **24**: 55–74.

Tonini, J. F. R.; K. H. Beard, R. B. Ferreira, W. Jetz & R. A. Pyron (2016): Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. – Biological Conservation **204**, Part A: 23–31. http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.039.

Troll, C. & K. H. Paffen (1964): Karte der Jahreszeiten-Klimate der Erde. – Erdkunde **18**: 5–28.

Uetz, P.; P. Freed & P. & Hošek, J. (2020): The Reptile Database, http://www.reptile-database.org, accessed, letzter Zugriff 09.08.2020.

Underwood, G. (1954): On the classification and evolution of geckos. – Proceedings of the Zoological Society of London **124**: 469–492.

Vasconcelos, R. & S. Carranza (2014): Systematics and biogeography of *Hemidactylus homoeolepis* Blandford, 1881 (Squamata: Gekkonidae), with description of a new species from Africa. – Zootaxa **3835** (4): 501–527.

Vitt, L. J. & J. P. Caldwell (2014): Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles. – San Diego (Academic Press), 776 pp.

Vitt, L. J. & P. A. Zani (1997): Ecology of the nocturnal lizard *Thecadactylus rapicauda* (Sauria: Gekkonidae) in the Amazon region. – Herpetologica **53** (2): 165–179.

Wall, M. & R. Shine (2013): Ecology and behaviour of Burton's legless lizard (*Lialis burtonis*, Pygopodidae) in tropical Australia. – Asian Herpetological Research **4** (1): 9–21.

Weiser, H.; Z. Starostova, L. Kubička & L. Kratochvil (2012): Overlap of female reproductive cycles explains shortened interclutch interval in a lizard with invariant clutch size (Squamata: Gekkonidae: *Paroedura picta*). – Physiological and Biochemical Zoology **85** (5): 491–498.

Werner, Y. L. (1989): Egg size and egg shape in near-eastern gekkonid lizards. – Israel Journal of Zoology **35**: 199–213.

Wickramasinghe, M. & R. Somaweera (2002): Distribution and current status of the endemic geckos of Sri Lanka. – Gekko **3** (1): 2–13.

Winck, G. R & C. F. D. Rocha (2012): Reproductive trends of Brazilian lizards (Reptilia, Squamata): the relationship between clutch size and body size in females. – North Western Journal of Zoology **8** (1): 57–62.

Ziegler, T.; L. K. Quyet, V. N. Thanh, R. Hendrix & W. Böhme (2008): A comparative study of crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus* Ahl, 1930) from Vietnam and China. – Raffles Bulletin of Zoology **56** (1): 181–187.

Zug, G. R. (1991): The lizards of Fiji: natural history and systematics. – Bishop Museum Bulletins in Zoology **2**: x–xii, 1–136.

– (2020): Diversity in Pacific slender-toed geckos, *Nactus pelagicus* complex (Reptilia: Squamata), of New Guinea and adjacent islands. – Smithsonian Contributions to Zoology, **651**: 1–92.

Anschrift des Autors:

Herbert Rösler
Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden
Museum für Tierkunde
Königsbrücker Landstr. 159
D–01109 Dresden

und

Ferdinand-Freiligrath-Str. 51
D–06502 Thale a.H.
E-mail: herbertroesler@aol.com

Anhang 1

Die nach Familien geordneten Arten (**Species**) mit den zugeordneten und für die Analyse verwendeten Daten für die mittlere Kopf-Rumpf-Länge (**mean female SVL**) und Gewicht (**mean female weight**) sowie die Anzahl untersuchter Weibchen (**female number**). Angegeben wird die Form der Reproduktion (**mode of reproduction**), die artspezifische maximale (**species maximum clutch/litter size**) und mittlere Gelege-/Wurfgröße (**mean clutch/litter size**), die Standardabweichung (**standard deviation**) und die Anzahl untersuchter Gelege/Würfe (**clutch/litter number**) je Art.
Größe und Gewicht: Alle Messungen wurden an in Gefangenschaft lebenden Weibchen durchgeführt. Angaben zur Körpergröße und Körpergewicht sind Mittelwerte.
Gelege: Nummerische Werte resultieren aus Gefangenschaftaufzeichnungen des Autors oder den zitierten Quellen.

species	mean female SVL (mm)	mean female weight (g	female number	mode of reproduction	species maximum clutch/litter size	species maximum clutch/litter size	standard deviation	clutch/litter number
Diplodactylidae								
Bavayia cyclura	54,7	3,81	1	oviparous	2	1,00	0,00	2
Bavayia montana	71,0	8,28	2	oviparous	2	1,82	0,39	39
Eurydactylodes agricolae	60,0	6,70	1	oviparous	2	1,79	0,42	19
Naultinus grayi	72,0	12,62	1	viviparous	2	2,00	0,00	1
Oedura castelnaui	73,0	15,25	1	oviparous	2	1,21	0,41	24
Oedura monilis	92,0	22,37	1	oviparous	2	1,90	0,30	101

species	mean female SVL (mm)	mean female weight (g	female number	mode of reproduction	species maximum clutch/litter size	species maximum clutch/litter size	standard deviation	clutch/litter number
Rhacodactylus auriculatus	113,0	55,95	1	oviparous	2	1,59	0,50	22
Rhacodactylus leachianus	270,0	205,78	1	oviparous	2	1,54	0,52	13
Strophurus intermedius	68,0	6,22	1	oviparous	2	1,75	0,46	8
Strophurus s. spinigerus	56,0	4,46	1	oviparous	2	1,80	0,41	15
Strophurus williamsi	67,5	5,96	1	oviparous	2	1,93	0,26	29
Carphodactylidae								
Saltuarius cornutus	138,0	31,50	1	oviparous	2	1,50	0,71	2
Underwoodisaurus milii	94,5	23,28	2	oviparous	2	1,71	0,46	34
Pygopodidae								
Lialis burtonis	201,0	27,00	6	oviparous	2	1,75	0,5	4
Eublepharidae								
Aeluroscalabotes felinus	104,0	21,08	2	oviparous	2	1,80	0,41	20
Coleonyx brevis	59,0	2,65	1	oviparous	2	2,00	0,00	8
Coleonyx e. elegans	78,0	7,25	1	oviparous	2	1,33	0,58	3
Coleonyx variegatus	72,0	6,33	1	oviparous	2	2,00	0,00	2
Eublepharis macularius	117,0	29,58	1	oviparous	2	1,76	0,44	25
Goniurosaurus araneus	116,0	34,07	2	oviparous	2	1,89	0,32	27
Goniurosaurus luii	118,0	28,08	1	oviparous	2	1,69	0,47	42
Hemitheconyx caudicinctus	108,0	28,57	1	oviparous	2	1,92	0,29	12
Sphaerodactylidae								
Aristelliger georgeensis	76,0	23,38	1	oviparous	1	1,00	0,00	9
Aristelliger lar	112,8	43,32	1	oviparous	1	1,00	0,00	13
Gonatodes fuscus	36,5	1,97	1	oviparous	1	1,00	0,00	12
Pristurus carteri	44,0	4,56	1	oviparous	1	1,00	0,00	91
Pristurus insignoides	50,0	4,78	1	oviparous	1	1,00	0,00	1
Pristurus flavipunctatus	31,0	0,84	4	oviparous	1	1,004	0,07	229
Pristurus obsti	34,1	1,05	5	oviparous	1	1,00	0,00	153
Pristurus cf. rupestris	27,0	0,06	1	oviparous	1	1,00	0,00	38
Pristurus samahensis	34,5	1,01	1	oviparous	1	1,00	0,00	1
Pristurus sokotranus	34,8	1,10	2	oviparous	1	1,00	0,00	64
Quedenfeldtia trachyblephara	41,0	2,95	1	oviparous	1	1,00	0,00	7
Sphaerodactylus ruibali	30,5	0,61	2	oviparous	1	1,00	0,00	22
Sphaerodactylus t. torrei	37,0	1,50	3	oviparous	1	1,00	0,00	75
Teratoscincus scincus	85,0	15,83	1	oviparous	2	1,54	0,52	13
Phyllodactylidae								
Asaccus caudivolvulus	68,5	5,72	2	oviparous	1	1,00	0,00	79
Asaccus montanus	38,0	1,40	2	oviparous	1	1,00	0,00	59
Haemodracon riebeckii	110,7	41,30	5	oviparous	2	1,66	0,47	346

species	mean female SVL (mm)	mean female weight (g	female number	mode of reproduction	species maximum clutch/litter size	species maximum clutch/litter size	standard deviation	clutch/litter number
Haemodracon trachyrhinus	41,0	2,43	3	oviparous	1	1,00	0,00	128
Homonota horrida	58,0	5,28	1	oviparous	1	1,00	0,00	8
Phyllopezus przewalskii	82,8	18,39	2	oviparous	2	1,71	0,46	21
Ptyodactylus h. hasselquistii	73,0	9,23	1	oviparous	2	1,17	0,41	6
Tarentola angustimentalis	67,3	11,13	4	oviparous	2	1,91	0,29	34
Tarentola a. annularis	87,0	48,93	1	oviparous	2	1,58	0,51	3
Tarentola b. boettgeri	59,0	5,77	1	oviparous	1	1,00	0,00	7
Tarentola boettgeri hierrensis	63,3	7,98	3	oviparous	2	1,80	0,41	20
Tarentola darwini	48,0	5,76	1	oviparous	1	1,00	0,00	9
Tarentola delalandii	75,7	12,48	3	oviparous	2	1,56	0,51	25
Tarentola deserti	82,0	24,08	1	oviparous	1	1,00	0,00	5
Tarentola gomerana	60,0	7,32	1	oviparous	1	1,00	0,00	5
Tarentola m. mauritanica	77,0	12,26	1	oviparous	2	1,91	0,29	34
Tarentola n. neglecta	54,5	6,14	1	oviparous	1	1,00	0,00	15
Tarentola nicolauensis	60,0	9,13	3	oviparous	2	1,27	0,45	51
Tarentola rudis	74,0	14,58	1	oviparous	2	1,25	0,50	4
Gekkonidae								
Afroedura transvaalica	65,5	8,93	2	oviparous	2	1,63	0,52	8
Calodactylodes aureus	78,8	9,64	2	oviparous	2	1,50	0,52	16
Chondrodactylus a. angulifer	87,3	20,02	1	oviparous	2	1,67	0,58	3
Chondrodactylus bibroni	75,7	10,31	1	oviparous	2	1,67	0,49	12
Chondrodactylus laevigatus	69,0	9,98	1	oviparous	2	2,00	0,00	2
Crossobamon e. eversmanni	55,0	5,36	1	oviparous	2	1,67	0,50	9
Cyrtodactylus brevipalmatus	88,0	17,34	1	oviparous	2	1,71	0,45	7
Cyrtodactylus peguensis	68,0	8,35	1	oviparous	2	1,83	0,41	6
Cyrtopodion kachhense	39,0	2,21	1	oviparous	2	1,00	0,00	1
Dravidogecko anamallensis	52,5	3,87	2	oviparous	2	1,77	0,44	13
Ebenavia inunguis	37,3	0,55	2	oviparous	2	1,61	0,50	18
Gehyra australis	65,3	6,92	1	oviparous	2	2,00	0,00	1
Gekko ernstkelleri	80,9	15,18	4	oviparous	2	1,77	0,42	48
Gekko gigante	95,0	22,80	1	oviparous	2	1,38	0,52	8
Gekko lionotum	78,5	14,09	1	oviparous	2	1,75	0,44	20
Gekko mindorensis	75,5	9,22	2	oviparous	2	1,50	0,52	14
Gekko monarchus	84,0	14,05	1	oviparous	2	1,80	0,42	10
Gekko palmatus	75,5	10,53	1	oviparous	2	1,30	0,48	10
Gekko petricolus	72,0	9,98	1	oviparous	2	1,50	0,58	4
Gekko siamensis	136,5	66,00	1	oviparous	2	1,14	0,38	7
Hemidactylus adensis	40,5	2,34	1	oviparous	2	2,00	0,00	12

species	mean female SVL (mm)	mean female weight (g	female number	mode of reproduction	species maximum clutch/litter size	species maximum clutch/litter size	standard deviation	clutch/litter number
Hemidactylus angulatus	50,0	3,19	1	oviparous	2	1,64	0,50	11
Hemidactylus dracaenacolus	69,0	9,70	1	oviparous	2	2,00	0,00	1
Hemidactylus festivus	63,0	5,08	1	oviparous	2	2,00	0,00	7
Hemidactylus forbesii	90,0	14,00	1	oviparous	2	2,00	0,00	1
Hemidactylus imbricatus	54,0	5,00	1	oviparous	2	2,00	0,00	1
Hemidactylus leschenaultii	74,0	13,63	1	oviparous	2	2,00	0,00	2
Hemidactylus prashadi	100,0	35,20	1	oviparous	2	1,62	0,51	13
Hemidactylus s. squamulatus	53,0	3,11	1	oviparous	2	1,50	0,55	6
Homopholis fasciata	69,5	10,80	1	oviparous	2	1,50	0,55	6
Lepidodactylus lugubris	38,7	2,24	1	oviparous	2	1,82	0,40	11
Lepidodactylus planicaudus	40,0	1,44	1	oviparous	2	1,85	0,37	25
Luperosaurus corfieldi	87,0	10,48	1	oviparous	2	1,75	0,46	8
Lygodactylus picturatus	38,6	1,61	1	oviparous	2	1,50	0,71	2
Matoatoa brevipes	35,5	0,75	1	oviparous	2	1,80	0,45	5
Mediodactylus orientalis fitzingeri	41,8	1,91	4	oviparous	2	1,39	0,50	33
Mediodactylus r. russowii	44,0	2,12	1	oviparous	2	1,00	0,00	2
Nactus pelagicus	57,7	4,93	1	oviparous	2	1,00	0,00	6
Pachydactylus affinis	44,2	4,91	3	oviparous	2	1,73	0,44	90
Paroedura ibityensis	52,0	5,29	1	oviparous	2	1,60	0,55	5
Paroedura masobe	97,0	32,88	1	oviparous	2	2,00	0,00	2
Paroedura picta	77,0	15,24	1	oviparous	2	1,73	0,45	30
Phelsuma dorsivittata	48,7	2,88	1	oviparous	2	1,20	0,45	5
Phelsuma grandis	90,0	37,22	1	oviparous	2	1,60	0,53	32
Phelsuma inexpectata	55,5	3,12	1	oviparous	2	1,33	0,52	6
Phelsuma q. quadriocellata	49,0	3,04	1	oviparous	2	1,92	0,28	13
Phelsuma rosaglaris	56,5	3,85	1	oviparous	2	2,00	0,00	1
Phelsuma v. v-nigra	40,0	2,85	1	oviparous	2	1,13	0,35	15
Pseudogekko brevipes	53,3	1,43	3	oviparous	2	1,94	0,24	133
Pseudogekko smaragdinus	57,8	3,97	3	oviparous	2	1,92	0,28	98
Pseudoceramodactylus khobarensis	53,0	3,77	1	oviparous	2	1,40	0,55	5
Tenuidactylus c. caspius	57,0	6,08	3	oviparous	2	1,56	0,51	18
Tenuidactylus fedtschenkoi	53,5	4,95	1	oviparous	2	1,25	0,50	4
Trachydactylus spatalurus	51,0	3,91	1	oviparous	2	1,53	0,51	17
Uroplatus lineatus	149,0	56,93	1	oviparous	2	1,70	0,48	10
Uroplatus phantasticus	65,5	8,94	1	oviparous	2	1,75	0,50	4

Anhang 2:
Die nach Familien geordneten Arten (**Species**) mit den zugeordneten und für die Analyse verwendeten Daten für die Aktivität (**Activity**), Lebensweise (**Habitat**) und Verbreitung (**Realm**). Eine Einordnung findet auch in Hinblick auf Inselendemismus (**Insular Endemic**) statt. Der Breitengrad der Herkunft der Individuen (**Latitude**) sowie die besiedelte Klimazone (**Climate**) werden aufgeführt. Zusätzlich wird die Quelle der Angaben zu den Reproduktionsdaten gelistet (**Source**).
Aktivität/Lebensweise: Empirisch, ergänzt durch Angaben aus zitierten Quellen bzw. Meiri et al. (2020).
Verbreitung: Berücksichtigt werden nur die Großregionen, einschließlich der in ihnen eingeschlossenen Subregionen und Provinzen. Arten aus Übergansgebieten sind einer Großregion zugeordnet (nach Rösler 2017).
Breitengrade: Entsprechend Fundort, wenn bekannt. Angaben zu Arten ohne Herkunftsnachweis aus Meiri et al. (2020).
Klima: Nach Troll & Paffen (1964), regionale Temperaturen und Niederschläge, kombiniert mit Pflanzengesellschaften (siehe dort).

Species	Activity	Habitat	Realm	Insular Endemic	Latitude	Climate	Source
Diplodactylidae							
Bavayia cyclura	nocturnal	arboreal	Australia	yes	-22.13	Tropical Zone	present work
Bavayia montana	nocturnal	arboreal	Australia	yes	-21.18	Tropical Zone	present work
Eurydactylodes agricolae	diurnal	arboreal	Australia	yes	-20.50	Tropical Zone	present work
Naultinus grayi	nocturnal	arboreal	Australia	yes	-41.15	Cool-temperate Zone	present work
Oedura castelnaui	nocturnal	arboreal/saxicolous	Australia	no	-17.51	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Oedura monilis	nocturnal	arboreal/saxicolous	Australia	no	-29.72	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Rhacodactylus auriculatus	nocturnal	arboreal/terrestrial	Australia	yes	-22.12	Tropical Zone	present work
Rhacodactylus leachianus	nocturnal	arboreal	Australia	yes	-22.58	Tropical Zone	present work
Strophurus intermedius	nocturnal	arboreal/terrestrial	Australia	no	-30.37	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Strophurus s. spinigerus	nocturnal	arboreal/terrestrial	Australia	no	-29.89	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Strophurus williamsi	nocturnal	arboreal/saxicolous	Australia	no	-27.16	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Carphodactylidae							
Saltuarius cornutus	nocturnal	arboreal/saxicolous	Australia	no	-17.53	Tropical Zone	present work
Underwoodisaurus milii	nocturnal	terrestrial	Australia	no	-30.82	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Pygopodidae							
Lialis burtonis	cathemeral	terrestrial	Australia	no	-24.85	Warm-temperate Sub-tropical Zone	Wall & Shine (2013)
Eublepharidae							
Aeluroscalabotes felinus	nocturnal	arboreal	Oriental	no	4.46	Tropical Zone	present work
Coleonyx brevis	nocturnal	terrestrial	Nearctic	no	30.94	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Coleonyx e. elegans	nocturnal	terrestrial	Neotropic	no	17.47	Tropical Zone	present work
Coleonyx variegatus	nocturnal	terrestrial	Nearctic	no	28.93	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Eublepharis macularius	nocturnal	terrestrial	Oriental	no	28.68	Cool-temperate Zone	present work
Goniurosaurus araneus	nocturnal	terrestrial	Oriental	no	22.55	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Goniurosaurus luii	nocturnal	terrestrial	Oriental	no	21.94	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Hemitheconyx caudicinctus	nocturnal	terrestrial	Afrotropic	no	10.73	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work

Species	Activity	Habitat	Realm	Insular Endemic	Latitude	Climate	Source
Sphaerodactylidae							
Aristelliger georgeensis	nocturnal	arboreal/terrestrial	Neotropic	yes	16.54	Tropical Zone	present work
Aristelliger lar	nocturnal	arboreal	Neotropic	yes	18.21	Tropical Zone	present work
Gonatodes fuscus	diurnal	arboreal/saxicolous	Neotropic	yes	21.98	Tropical Zone	present work
Pristurus carteri	diurnal	terrestrial	Afrotropic	no	16.99	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Pristurus insignoides	diurnal	saxicolous	Afrotropic	yes	12.32	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Pristurus flavipunctatus	diurnal	arboreal/saxicolous/ terrestrial	Afrotropic	no	14.80	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Pristurus obsti	diurnal	arboreal	Afrotropic	yes	12.68	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Pristurus cf. rupestris	diurnal	saxicolous	Afrotropic	no	12.75	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Pristurus samahensis	diurnal	saxicolous	Afrotropic	yes	12.18	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Pristurus sokotranus	diurnal	arboreal/saxicolous/ terrestrial	Afrotropic	yes	12.65	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Quedenfeldtia trachyblephara	diurnal	saxicolous	Afrotropic	no	31.05	Cool-temperate Zone	present work
Sphaerodactylus ruibali	diurnal	terrestrial	Neotropic	yes	19.90	Tropical Zone	present work
Sphaerodactylus t. torrei	diurnal	arboreal/terrestrial	Neotropic	yes	19.90	Tropical Zone	present work
Teratoscincus scincus	nocturnal	terrestrial	Palearctic	no	37.76	Cold-temperate Boreal Zone	present work
Phyllodactylidae							
Asaccus caudivolvulus	cathemeral	saxicolous	Afrotropic	no	26.02	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Asaccus montanus	cathemeral	saxicolous	Afrotropic	no	23.07	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Haemodracon riebeckii	cathemeral	arboreal/saxicolous/ terrestrial	Afrotropic	yes	12.19	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Haemodracon trachyrhinus	nocturnal	arboreal/terrestrial	Afrotropic	yes	12.65	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Homonota horrida	nocturnal	terrestrial	Neotropic	no	-22.30	Cold-temperate Boreal Zone	present work
Phyllopezus przewalskii	nocturnal	arboreal/saxicolous/ terrestrial	Neotropic	no	-22.30	Cool-temperate Zone	present work
Ptyodactylus h. hasselquistii	cathemeral	saxicolous	Afrotropic	no	26.75	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Tarentola angustimentalis	nocturnal	terrestrial	Afrotropic	yes	29.26	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Tarentola a. annularis	nocturnal	saxicolous	Afrotropic	no	25.68	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Tarentola b. boettgeri	nocturnal	saxicolous	Afrotropic	yes	27.96	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Tarentola boettgeri hierrensis	nocturnal	saxicolous	Afrotropic	yes	27.74	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Tarentola darwini	nocturnal	saxicolous/terrestrial	Afrotropic	yes	15.08	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Tarentola delalandii	cathemeral	saxicolous/terrestrial	Afrotropic	yes	28.39	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work

Species	Activity	Habitat	Realm	Insular Endemic	Latitude	Climate	Source
Tarentola deserti	nocturnal	saxicolous/terrestrial	Afrotropic	no	32.82	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Tarentola gomerana	nocturnal	terrestrial/saxicolous	Afrotropic	yes	28.11	Warm-temperate Sub-tropical Zone	Hielen (1991)
Tarentola m. mauritanica	nocturnal	arboreal/saxicolous/ terrestrial	Palearctic	no	39.89	Cool-temperate Zone	Hielen (1991)
Tarentola n. neglecta	nocturnal	arboreal/terrestrial	Afrotropic	no	33.36	Warm-temperate Sub-tropical Zone	Hielen (1991)
Tarentola nicolauensis	nocturnal	saxicolous/terrestrial	Afrotropic	yes	16.61	Warm-temperate Sub-tropical Zone	Hielen (1991)
Tarentola rudis	nocturnal	saxicolous/terrestrial	Afrotropic	yes	15.36	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Gekkonidae							
Afroedura transvaalica	nocturnal	saxicolous	Afrotropic	no	-19.66	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Calodactylodes aureus	cathemeral	saxicolous	Oriental	no	16.85	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Chondrodactylus a. angulifer	nocturnal	terrestrial	Afrotropic	no	-23.25	Warm-temperate Sub-tropical Zone	Hielen (1991)
Chondrodactylus bibroni	nocturnal	arboreal/saxicolous	Afrotropic	no	-26.02	Warm-temperate Sub-tropical Zone	Hielen (1991)
Chondrodactylus laevigatus	cathemeral	arboreal/saxicolous	Afrotropic	no	-21.32	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Crossobamon e. eversmanni	nocturnal	terrestrial	Palearctic	no	37.98	Cold-temperate Boreal Zone	present work
Cyrtodactylus brevipalmatus	nocturnal	arboreal	Oriental	no	12.24	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Cyrtodactylus peguensis	nocturnal	arboreal/terrestrial	Oriental	no	17.32	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Cyrtopodion kachhense	nocturnal	saxicolous/terrestrial	Palearctic	no	24.93	Cold-temperate Boreal Zone	present work
Dravidogecko anamallensis	nocturnal	saxicolous	Oriental	no	10.24	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Ebenavia inunguis	nocturnal	arboreal	Afrotropic	yes	-14.14	Tropical Zone	present work
Gehyra australis	nocturnal	arboreal/saxicolous	Australia	no	-16.18	Tropical Zone	present work
Gekko ernstkelleri	nocturnal	arboreal/saxicolous	Oriental	yes	11.77	Tropical Zone	present work
Gekko gigante	nocturnal	arboreal/saxicolous	Oriental	yes	11.59	Tropical Zone	present work
Gekko lionotum	nocturnal	arboreal	Oriental	no	15.78	Tropical Zone	present work
Gekko mindorensis	nocturnal	arboreal/saxicolous	Oriental	yes	10.72	Tropical Zone	present work
Gekko monarchus	nocturnal	arboreal/saxicolous	Oriental	no	0.32	Tropical Zone	present work
Gekko palmatus	nocturnal	arboreal/saxicolous	Oriental	no	21.48	Tropical Zone	present work
Gekko petricolus	nocturnal	arboreal/saxicolous	Oriental	no	14.80	Tropical Zone	present work
Gekko siamensis	nocturnal	arboreal/saxicolous	Oriental	no	14.22	Tropical Zone	present work
Hemidactylus adensis	nocturnal	saxicolous/terrestrial	Afrotropic	no	12.90	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Hemidactylus angulatus	nocturnal	arboreal/saxicolous	Afrotropic	no	16.09	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Hemidactylus dracaenacolus	nocturnal	arboreal	Afrotropic	yes	12.50	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Hemidactylus festivus	nocturnal	saxicolous	Afrotropic	no	17.13	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work

Species	Activity	Habitat	Realm	Insular Endemic	Latitude	Climate	Source
Hemidactylus forbesii	nocturnal	saxicolous/terrestrial	Afrotropic	yes	12.18	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Hemidactylus imbricatus	nocturnal	terrestrial	Oriental	no	25.12	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Hemidactylus leschenaultii	nocturnal	arboreal	Oriental	no	12.62	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Hemidactylus prashadi	nocturnal	arboreal	Oriental	no	14.82	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Hemidactylus s. squamulatus	nocturnal	terrestrial	Afrotropic	no	2.03	Tropical Zone	present work
Homopholis fasciata	nocturnal	arboreal	Afrotropic	no	0.53	Tropical Zone	present work
Lepidodactylus lugubris	nocturnal	arboreal/saxicolous	Oriental	no	12.59	Tropical Zone	present work
Lepidodactylus planicaudus	nocturnal	arboreal	Oriental	yes	11.71	Tropical Zone	present work
Luperosaurus corfieldi	nocturnal	arboreal	Oriental	yes	10.01	Tropical Zone	present work
Lygodactylus picturatus	diurnal	arboreal	Afrotropic	no	2.45	Tropical Zone	present work
Matoatoa brevipes	nocturnal	arboreal	Afrotropic	yes	-21.98	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Mediodactylus orientalis fitzingeri	cathemeral	saxicolous	Palearctic	yes	35.19	Cool-temperate Zone	present work
Mediodactylus r. russowii	nocturnal	arboreal/saxicolous	Palearctic	no	40.26	Cold-temperate Boreal Zone	present work
Nactus pelagicus	nocturnal	arboreal/saxicolous	Oriental	yes	-22.17	Tropical Zone	present work
Pachydactylus affinis	nocturnal	saxicolous/terrestrial	Afrotropic	no	-24.63	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Paroedura ibityensis	cathemeral	saxicolous	Afrotropic	yes	-20.12	Tropical Zone	present work
Paroedura masobe	nocturnal	arboreal	Afrotropic	yes	-17.75	Tropical Zone	present work
Paroedura picta	nocturnal	terrestrial	Afrotropic	yes	-22.21	Tropical Zone	present work
Phelsuma dorsivittata	diurnal	arboreal	Afrotropic	yes	-12.35	Tropical Zone	present work
Phelsuma grandis	diurnal	arboreal	Afrotropic	yes	-14.02	Tropical Zone	present work
Phelsuma inexpectata	diurnal	arboreal	Afrotropic	yes	-21.16	Tropical Zone	present work
Phelsuma q. quadriocellata	diurnal	arboreal	Afrotropic	yes	-18.96	Tropical Zone	present work
Phelsuma rosaglaris	diurnal	arboreal	Afrotropic	yes	-20.29	Tropical Zone	present work
Phelsuma v. v-nigra	diurnal	arboreal	Afrotropic	yes	-12.06	Tropical Zone	present work
Pseudogekko brevipes	nocturnal	arboreal	Oriental	yes	10.01	Tropical Zone	present work
Pseudogekko smaragdinus	nocturnal	arboreal	Oriental	yes	14.85	Tropical Zone	present work
Pseudoceramodactylus khobarensis	nocturnal	terrestrial	Afrotropic	no	21.85	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Tenuidactylus c. caspius	cathemeral	saxicolous	Palearctic	no	37.98	Cold-temperate Boreal Zone	present work
Tenuidactylus fedtschenkoi	nocturnal	saxicolous	Palearctic	no	38.53	Cold-temperate Boreal Zone	present work
Trachydactylus spatalurus	nocturnal	terrestrial	Afrotropic	no	17.65	Warm-temperate Sub-tropical Zone	present work
Uroplatus lineatus	nocturnal	arboreal	Afrotropic	yes	-16.46	Tropical Zone	present work
Uroplatus phantasticus	nocturnal	arboreal	Afrotropic	yes	-19.75	Tropical Zone	present work

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt (in Folge VERNATE)

Jahr/Year: 2020

Band/Volume: 39

Autor(en)/Author(s): Rösler Herbert

Artikel/Article: Gelegegröße und ihre Variabilität bei Geckos (Squamata: Gekkota) 113-132