

- HELLMICH, W., 1936: Über ein merkwürdiges Verhalten eines Salamanders (*Salamandra salamandra almanzoris*). Bl. f. Aquar. Terrark. 47, 103–105.
- KIORTIS, V., et KIORTIS, M., 1960: Fractionnement par électrophorèse sur papier des protéines sériques de trois espèces du genre *Triturus*. Rev. Suisse Zool. 67, 119–127.
- MARTENS, V., 1885: Über Vorkommen und Zeichnungsvarietäten von *Salamandra maculosa*. SB. naturf. Freunde Berlin 1844, 193–195.
- MERTENS, R., 1948: Über zwei Rassen-Namen des Feuersalamanders. Senckenbergiana 28, 187.
- MÜLLER, L., und HELLMICH, W., 1935: Mitteilungen über die Herpetofauna der Iberischen Halbinsel. I. Über *Salamandra salamandra almanzoris* n. ssp. und *Bufo bufo gredosicola* n. ssp., zwei neue Amphibienrassen aus der Sierra de Gredos. Zool. Anz. 112, 49–57.
- MÜLLER, L., und WETTSTEIN, O., 1933: Amphibien und Reptilien vom Libanon. SB. Ak. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 142, 135–144.
- NESTEROFF, P. O., 1916: Trois formes nouvelles d'Amphibiens. Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. Petrograd 21, 1–30.
- SHONTZ, N. N., 1968: Electrophoretic Patterns of Proteins of Salamanders of the Genus *Desmognathus* (Family Plethodontidae). Copeia 1968, 683–692.
- VENZMER, G., 1918: Beiträge zur Kenntnis der Reptilien- und Amphibienfauna des cilicischen Taurus. SB. naturf. Freunde Berlin 1918, 209–251.
- WERNER, F., 1919: Ergebnisse einer mit Unterstützung der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien ausgeführten zool. Forschungsreise von weiland Prof. Dr. Franz Tölg nach Kleinasien (Amanus-Gebirge). I. Reptilien und Amphibien. Arch. Naturg. 85A, 130–141.
- WOLTERSTORFF, W., 1928: Vollmolchgebärende Feuersalamander aus Oviedo. Bl. f. Aquar. Terrark. 39, 132–133.
- 1932: Über eine interessante Form des Feuersalamanders aus Vorderasien, *Salamandra maculosa f. orientalis* Wolt. Bl. f. Aquar. Terrark. 43, 41–43.

Anschriß des Verfassers: Dr. GÜNTER FACHBACH, A-8010 Graz, Universitätsplatz 2, Zoologisches Institut

Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel,  
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

## Über das Stachelepithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung

Von WOLFGANG BÖHME

Mit 17 Abbildungen

Eingegangen am 6. Mai 1971

### I. Einleitung

Ziel dieser Arbeit ist es, das erstmals von LEYDIG (1857, 1872) beschriebene und abgebildete Stachelepithel am Hemipenis der Lacertidae im Hinblick auf die Bedingtheiten seines Auftretens zu untersuchen und zu prüfen, ob es sich als ein taxionomisch brauchbares Merkmal erweist. Kann dies bejaht werden, so verfolgt diese Arbeit im Sinne der „new systematics“ das weitere Ziel, Genitalmerkmalen auch in dieser Tiergruppe zu praktischer Anwendung zu verhelfen und dadurch den bisherigen Kriterien der Eidechsen-systematik ein weiteres an die Seite zu stellen.

Eine derartige Zielsetzung erscheint deshalb berechtigt, weil das System der Lacer-

tidae, das hauptsächlich in dem grundlegenden Werk von BOULENGER (1920/21) Ausdruck und Durchsetzung fand, vielfach auf Merkmalen beruht, die eine starke Beziehung zur Umwelt zeigen und besonders oft zu konvergenter Entwicklung neigen. KLEMMER (1957:5) empfindet daher mit Recht „das Bedürfnis . . ., möglichst vielseitige Grundlagen zu schaffen“, um die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse dieser Tiergruppe besser beurteilen zu können. Seine osteologischen Untersuchungen an europäischen Mauereidechsen waren ein Schritt in diese Richtung. In jüngster Zeit betonte vor allem PETERS (1962b, 1969) die Unzulänglichkeit und Revisionsbedürftigkeit des BOULENGERSCHEN Konzeptes. Durch ihn (1962a, b, 1963, 1964) wurden auch Merkmale der Ökologie und der Fortpflanzungsbiologie in die systematische Diskussion hineingetragen.

Angeregt durch die stichprobenhafte Untersuchung am Hemipenis einiger *Lacerta*-Arten, die sich als Anhang bei KLEMMER (1957) findet, ist die vorliegende Arbeit zustande gekommen.

Eine große Schwierigkeit zur Verwirklichung des gesteckten Zieles lag erwartungsgemäß in der Materialbeschaffung, da eine möglichst große Zahl der ca. 160 rezenten Lacertiden-Arten einbezogen werden sollte. In etwa 400 adulten männlichen Individuen standen mir gut 70 Arten zur Verfügung, von denen ungefähr die Hälfte aus verschiedenen Museen stammt, der übrige Teil aus meiner eigenen Sammlung. Das leihweise zugezogene Material entstammt folgenden Sammlungen: Naturhistorisches Museum, Basel; Museum für Naturkunde, Berlin; Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn; Istituto di Zoologia, Firenze; Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/Main; Naturhistoriska Museet, Göteborg; Universitetets Zoologiske Museum, København; British Museum of Natural History, London; Museum für Kulturgeschichte, Magdeburg; The National Museums of Southern Rhodesia, Umtali; Naturhistorisches Museum, Wien.

Das eigene Material entstammt zum größten Teil drei Sammelreisen, und zwar: Balkan, nordwestl. Türkei (März, April 1967), Spanien, Marokko (Juli, August 1968) und Kleinasien, Griechenland (März, April 1969). Dazu kommen Aufsammlungen kleinerer Exkursionen sowie zahlreiche Eidechsen, die von Freunden und Kollegen beigesteuert wurden.

Herzlichen Dank schulde ich Herrn Dr. F. W. BRAESTRUP und Mitarbeitern (København) für ihre Gastfreundschaft und die Möglichkeit, das dort verwahrte Material an Ort und Stelle untersuchen zu können. Ebenso danke ich für die bereitwillige Übersendung von Leihmaterial den Herren E. N. ARNOLD (London), W. BISCHOFF (Magdeburg), Dr. D. G. BROADLEY (Umtali), Dr. J. EISELT (Wien), Dr. U. F. GRUBER (Bonn), Dr. K. KLEMMER (Frankfurt/Main), Prof. Dr. B. LANZA (Firenze), Dr. J. LEPIKSAAR (Göteborg), Dr. G. PETERS (Berlin) und O. STEMLER (Basel).

Groß ist die Zahl derer, die zum Aufbau meiner eigenen Sammlung beitrugen. An erster Stelle erwähne ich hier die selbstlosen Begleiter meiner Reisen, P. BORKENHAGEN und K. PULS (Kiel) sowie CH. SCHUBERT (Buchholz). Wertvolle Eidechsen überließen mir folgende Damen und Herren: Dr. I. BARAN und Prof. Dr. M. BASOGLU (Izmir), Dr. I. S. DAREWSKIJ (Leningrad), Dr. I. E. FUHN (Bucaresti), G. HEIDEMANN (Kiel), H. HOTZ (Zürich), Dr. J. LEHMANN (Plön), K. MAU (Hamburg), Dr. G. MAUL (Funchal), H. MEIER (Hamburg), Prof. Dr. H. MENDELSSOHN (Tel Aviv), Dr. P. MÜLLER (Saarbrücken), Dr. P. OHM (Kiel), V. F. ORLOWA (Moskwa), C. A. SCHLETTWEIN (Outjo), Dr. N. N. SCHTSCHERBAK (Kiew) und O. STEMLER (Basel).

Besonders dankbar bin ich schließlich den Herren E. N. ARNOLD (London) und W. BISCHOFF (Magdeburg) für die Erlaubnis, einige noch unveröffentlichte Ergebnisse ihrer Untersuchungen bereits verwenden zu dürfen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE, danke ich für seine Anteilnahme und Unterstützung meiner Arbeit sowie für die Beschaffung eines Reisestipendiums für die 69er Türkeireise, das der Deutsche Akademische Austauschdienst gewährte.

KLEMMERS (l. c.:8) Feststellung: „Leider gelang keine befriedigende Präparation der Hemipenes an schon konserviertem Material“, erwies sich als nicht endgültig. Zwar beeinflusste sie mich anfangs, meine Untersuchungen ebenfalls auf frishtotes Material zu beschränken. Um aber die dadurch bedingte Einengung der Artengrundlage zu sprengen, versuchte ich dennoch eine Präparation bereits fixierter Organe, die sich dann als überraschend einfach erwies. Dadurch konnte unter Zuhilfenahme von Museumsmaterial die Artengrundlage ganz entscheidend erweitert und eine Behandlung der Lacertidae insgesamt in diesem Merkmal versucht werden.

Zur Präparation des Stachelepithels am frishtoten Tier wurden die eingezogenen, in der Schwanzwurzel liegenden Hemipenes durch Fingerdruck ausgestülpt. Meist waren dann bereits mit bloßem Auge feine Querwülste, denen die einzelnen Stacheln aufsitzten, zu erkennen. Mit einer Schere wurden nun tangentielle Oberflächenschnitte von verschiedenen Regionen des Organs abgenommen, von jeweils 1 bis 2 mm<sup>2</sup>, und auf einen Objektträger gebracht. Mit Hilfe zweier Präpariernadeln wurden die Epidermisproben anschließend zerzupft (ADAM u. CZIHAK

1964) und unter dem Mikroskop auf das Vorhandensein von Cuticularstacheln geprüft. Die Zupfmethode hat in diesem Fall den besonderen Vorteil, daß die Epidermisproben zwischen den einzelnen Wülsten zu zerreißen pflegen, wodurch eine Stachelreihe ins Freie übersteht und daher besonders gut zu erkennen ist.

Genauso wurden Proben behandelt, die der Häutungshülle oder Exuvie des Hemipenis entstammten. Die Exuvie zeigt die Stacheln in gleicher Deutlichkeit, allerdings in etwas gedrungener Form. Sie kann beim lebenden, häutenden Tier von den Kopulationsorganen abgehoben werden.

Bei konservierten Individuen wurde die Schwanzwurzel durch einen kleinen Längsschnitt aufgetrennt und die Haut vorsichtig seitwärts abgehoben. Der nun sichtbare eingestülpte Hemipenis wurde entnommen. Durch einen Längsschnitt geöffnet, konnten jetzt Proben der eingefalteten, zuinnerst liegenden Epidermis entnommen werden. Auch hier waren die Querwülste oft mit bloßem Auge erkennbar. Die weitere Behandlung entspricht der vom frischtoten Objekt. Eine zunächst für notwendig gehaltene Behandlung bereits fixierter Proben mit Kalilauge erwies sich später als völlig überflüssig. Die gewonnenen Bilder standen denen von frischen Proben nicht nach! Um die angefertigten Zeichnungen dokumentieren zu können, wurden von den meisten untersuchten Arten Dauerpräparate angefertigt. Hierzu wurden die geprüften Epidermisproben in Glyzeringelatine überführt und mit Zaponlack eingedeckelt.

## II. Allgemeiner Teil

Die Hemipenes der Squamata sind den Naturforschern schon seit langem bekannt. Allerdings wurde ihre Bedeutung anfangs teilweise mißverstanden (SWAMMERDAM 1752). In späteren Untersuchungen, vor allem von LEYDIG (1857, 1872), UNTERHÖSSL (1902), WÖPKE (1930), BEUCHELT (1936), FURIERI (1962, 1964) und MAJUPURIA (1969) ist der anatomische Bau des Squamaten-Hemipenis gründlich studiert worden. Der paarige Hemipenis stellt eine Ausstülpung der Kloakenwand dar. Am erigierten Organ kann man zwei Abschnitte, nämlich einen Stiel und eine gegabelte Spitze, unterscheiden. Für letztere verwendet LEYDIG (1872) den Ausdruck „Eichel“, was WÖPKE (1930) zurückweist, da er diesen Terminus auf den Säugetierpenis beschränkt wissen möchte. LEYDIG (1857) und auch KLEMMER (1957) geben als Erektionsmodus das Sich-Füllen des Organs mit Lymphe an. Indes führte WÖPKE (l. c.) den Nachweis, daß auch Blutzufuhr an der Erektion der Organe beteiligt ist, was durch BEUCHELT (1936) und MAJUPURIA (1969) bestätigt worden ist. Nach dem letztgenannten Autor geschieht die Ein- und Ausstülpung der Hemipenis hauptsächlich muskulär, wobei jedoch Lymph- und Blutstau die Turgidität der Organe während der Kopula herbeiführen.

Der voll entwickelte Hemipenis geschlechtsreifer Eidechsen weist an seinen distalen Zipfeln, die von einer Ringfalte umgeben sind, zahlreiche quer zur Längsachse des Organs stehende Wülste auf. Sie sind die Träger des Epithels, das von LEYDIG (1872: 144) „stacheliges“ genannt wurde. Die mikroskopisch kleinen Stacheln werden gegen die Basis der Wülste kleiner und verschwinden in den Furchen zwischen den Wülsten ganz. Ebenso fehlen sie im Bereich der Samenrinne. LEYDIG (1857, 1872), der das Stachelepithel von zwei *Lacerta*-Arten erstmalig abbildet, findet, daß jede Epidermiszelle an ihrer freien Seite in einen Fortsatz ausläuft, der abermals besondere Strukturen aufweisen kann. Weiter konstatiert er, daß dieses Stachelepithel stärker als die darunterliegenden Zellen konturiert sei und sich in Kalilauge halte. FURIERI (1962, 1964) befaßt sich sehr eingehend mit diesem „epitelio di rivestimento“. Er bestätigt die einzellige Natur der Stacheln, die er „cellule a pennacchio“ nennt. Die von diesen Zellen gebildete Schicht bezeichnet er als „strato superficiale“ (= stratum corneum n. WÖPKE), da die Verhornung sehr schwach ist und „non si nota un processo di corneificazione comparabile con quello che si verifica nello strato superficiale di tutta l'altra pelle del corpo dell'animale“ (FURIERI 1964:149)! Er zeigt weiter, daß sein stratum superficiale an der einen Seite der Wülste dicker ist als an der anderen, hervorgerufen durch eine Lage

keulenartig verdickter Zellen („cellule clavate“), die sich schließlich zu den Stacheln ausformen. Bereits LEYDIG (1872) war es bekannt, daß auch die Hemipenes der Eidechsen mit gehäutet werden. Das abgestoßene Häutchen, im folgenden als Exuvie bezeichnet, ist weißlich durchscheinend und zeigt die stachelige Oberflächenbeschaffenheit in gleicher Deutlichkeit. Nicht immer wird, wie bei LEYDIG (l. c.:144) beschrieben, die Exuvie durch Hervorstülpen der Hemipenes abgestreift, sondern man findet sie auch bei freilebenden Tieren mitunter zusammengepreßt im Innern der eingezogenen Organe. FURIERI (1964) verwendet hier den Ausdruck „smegma“. Ihm ist auch eine Beschreibung des Häutungsvorganges zu verdanken, die sich folgendermaßen zusammenfassen läßt. Die obersten ein oder zwei Zellschichten beginnen zu degenerieren, während die darunterliegende Schicht, die die obere Grenze des stratum intermedium darstellt, das Aussehen der „keulenförmigen“ Zellen annimmt. Diese formen sich schließlich zu den Stachelzellen aus, um erst anschließend durch Zelldegeneration schwach zu verhornen und nun selbst die neue superfizielle Schicht darzustellen. Trotz

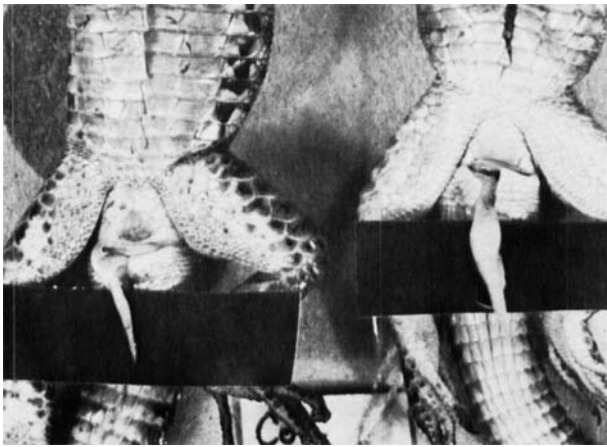


Abb. 1. Eingezogen freigelegte Hemipenes von *L. s. campestris*  
– Links: vierjährig, Oktober – rechts: dreijährig, April

dieser wichtigen Informationen lassen die Untersuchungen FURIERIS (l. c.) noch zwei wichtige Punkte offen, die eine gesonderte histologische Erforschung lohnenswert erscheinen lassen. Es ist dies einmal die Frage, wie die Ausformung solcher Stachelzellen vorzustellen ist, die noch mit besonderen Strukturen wie Krönchen oder Nadeln ausgestattet sind. Zweitens ist es die Deutung von Hohlräumen, die zwischen den Häutungsgenerationen zu erkennen sind (FURIERI l. c., Abb. 18 u. 19).

Unter natürlichen Bedingungen ist das Stachelepithel nur während der Paarungszeit vorhanden. Diese von KLEMMER (1957) vermutete Abhängigkeit ließ sich anhand von Freilandbeobachtungen feststellen. Dazu wurde eine *Lacerta vivipara*-Population aus der Nähe Kiels herangezogen, die ich während der gesamten Aktivitätsperiode kontrollierte. Ein ausgebildetes Stachelepithel war bei geschlechtsreifen Männchen zu finden, nachdem sie die erste Frühjahrshäutung durchgemacht hatten. Gegen Ende Juni wurde das Stachelepithel wieder abgebaut, einschließlich der stacheltragenden Wülste, so daß im Hochsommer wie auch im Herbst nur solche Individuen angetroffen wurden, die sowohl glatte Hemipenis-Oberflächen als auch glatte, unbestachelte Exuvien aufwiesen.

Eine Absicherung dieser aus naheliegenden Gründen nur stichprobenartig durchgeführten Beobachtungen erhielt ich durch eine Serie jugoslawischer *Lacerta sicula campestris*, die ich während der Monate März, April, Juni und Oktober am selben Fundort in großer Zahl sammeln konnte. Hier ergab sich eine deutliche Korrelation zwischen dem Auftreten bestachelten Epithels am Hemipenis, dem Zustand der Epididymis und der Aktivität der Femoralporen, die nach PETERS (1969:453) der Duftmarkierung dienen und damit ebenfalls in Zusammenhang mit dem Sexualverhalten stehen.

Daher kann man schon äußerlich in fast allen Fällen, ausgenommen selbstredend porenlose Arten, am Zustand der Schenkelporen ablesen, ob sich bestacheltes Epithel am Hemipenis findet oder nicht.

Nebenbei sei erwähnt, daß auch der eingezogen freipräparierte Hemipenis das Vorhandensein von Stachelepithel bereits voraussagen läßt. Haben wir nämlich ein in Brunst befindliches Männchen vor uns, finden wir den Hemipenis spindelförmig gestaltet. Im verdickten Mittelteil ist eine feine Längsnaht zu erkennen, die die Zweizipfligkeit des hervorstülpenden Organes andeutet, so wie LEYDIG (1872:146) es beschreibt. Beim nichtbrünstigen Tier dagegen, dessen Hemipenis-Oberfläche die stacheltragenden Wülste nicht besitzt, ist dementsprechend auch das eingezogene Organ in der Mitte nicht geschwollen. Vielmehr verlaufen seine Seitenkonturen fast parallel, um sich erst im Bereich des Musculus retractor penis caudad zu verjüngen. Diese saisonalen Unterschiede des eingezogenen Organs sind auf Abb. 1 dargestellt. Bei einiger Erfahrung lassen sich diese Verhältnisse sogar schon am Schwellungsgrad der Schwanzwurzel ablesen.

An derselben Eidechsenform, *Lacerta sicula campestris*, führte FISCHER (1967, 1968a, b, c, 1970) unter anderer Problemstellung Untersuchungen zur Jahresperiodik des Hypophysen-Gonadensystems durch. In diesen Zyklus lassen sich die Ergebnisse, die ich zur Jahresperiodik des Stachelepithels anführte, gut einfügen. Die mit drei Monaten im Frühjahr angesetzte Phase der Spermiohistogenese fällt mit derjenigen Zeitspanne im Jahresablauf zusammen, während der ich bestacheltes Epithel am Hemipenis vorfand (= Paarungszeit!). Mit dem Einsetzen der Regressionsphase im Hochsommer wird auch das Stachelepithel zurückgebildet, um erst mit dem erneuten Einsetzen spermiohistogenetischer Aktivität im nächsten Frühjahr wieder aufgebaut zu werden.

Während der Regenerationsphase konnte FISCHER (l. c.) eine Refraktärperiode nachweisen, während der die Tiere weder durch vermehrte Wärme- noch durch Lichtreize zu erneuter sexueller Aktivität stimuliert werden konnten. Es interessierte daher, ob die hier erstmals für Reptilien festgestellte Refraktärperiode sich vielleicht durch Hormongaben durchbrechen ließe, speziell im Hinblick auf Veränderungen am Hemipenis. Zu diesem Zweck wurden drei am 16. 8. 1970 gefangene *Lacerta agilis*-Männchen, die beim Fang völlig glatte Hemipenis-Oberflächen aufwiesen, mit einer Testosteron-Lösung (10 mg Testosteron-Propionat in 4 cc Sesamöl gelöst) injiziert, und zwar erhielten die Versuchstiere jeweils 0,1 cc der Lösung in die Leibeshöhle. Nach der nächsten Körperhäutung bildeten sich die epigamischen Färbungsattribute wieder in der für brünstige *Lacerta a. agilis*-Männchen typischen Weise aus. Desgleichen besaßen die Hemipenis-Oberflächen der Organe wieder das Stachelepithel in der für *Lacerta agilis* typischen Ausprägung. Zwei nicht behandelte, als Kontrolltiere fungierende Männchen der gleichen Aufsammlung wiesen keinerlei entsprechende Veränderungen auf.

An kastrierten Tieren untersuchte auch FURIERI (1964) den Jahreszyklus des Hemipenis von *Lacerta sicula*. Auch hier findet er als Charakteristikum für die sexuelle Ruhephase die „fusione dell'epitelio delle solcature apicali in un'unica lamina epiteliale solida“ (l. c.:163). Seinen Versuchstieren implantierte er ungelöste Testosteron-Kristalle subcutan in die Schulterregion. Auch nach dieser Methode zeigten die Tiere anschließend wieder eine Phase sexueller Aktivität. Damit liegen in Ergänzung derartiger Untersuchungen an nordamerikanischen Echsen (GORBMAN 1939, FORBES 1941, ATLAND 1943) auch einige Daten für die Lacertiden vor.

Für diese Beobachtungen zur sexuellen Jahresperiodik gelten allerdings einige selbstverständlich erscheinende Einschränkungen. Die genannten Befunde beziehen sich ja auf Arten, die gemäßigten Klimagebieten entstammen. Es ist daher wahrscheinlich, daß tropische Formen, die an keine solch festen Jahreszeiten gebunden sind, sich auch hier anders verhalten. Einen Hinweis hierfür liefern die Arbeiten von LICHT (1967a, b).

Daß die hier an den genannten *Lacerta*-Arten aufgezeigten Befunde jedenfalls auch für andere Arten gemäßiger Regionen gelten dürften, erweisen die Ergebnisse, die DANIELJAN (1965) an *Lacerta saxicola* und WANG BAY-CHAUR (1966) an der Lacertide *Takydromus septentrionalis* erarbeitet haben.

Bei der Untersuchung der bereits erwähnten *Lacerta sicula*-Population ergab sich,

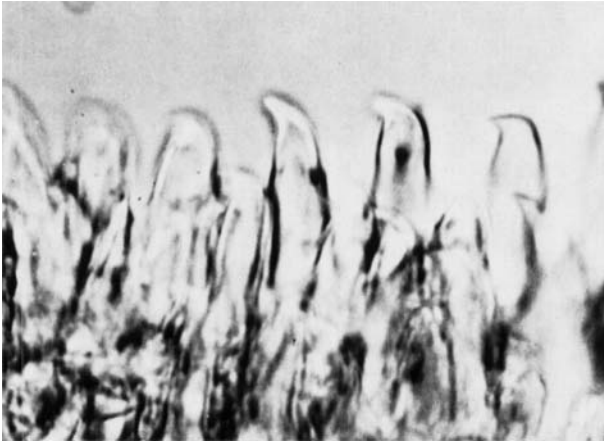


Abb. 2. Stachel epithel von *Eremias namaquensis* (UM/14899)

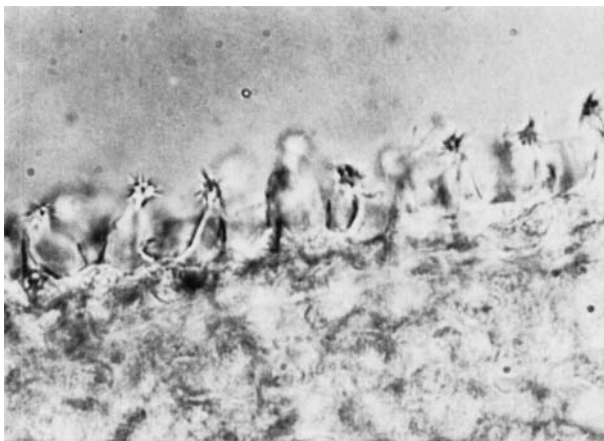


Abb. 3. Stachel epithel von *Cabrita leschenaultii* (8070 BER)

daß adulte Männchen aus dem Monat März, die kurz nach Beendigung der Winterruhe gesammelt worden waren, sämtlich ein Oberflächenepithel am Hemipenis aufwiesen, das aus dichtgedrängt stehenden, relativ kleinen, stumpfen Fortsätzen bestand. Es handelte sich hier ganz offenbar um im Aufbau begriffenes Epithel. Die Zellen entsprachen den für den Aufbau des Stachel epithels verantwortlichen „keulenförmigen Zellen“ sensu FURIERI (1964 :fig. 16 u. a.). Ebenfalls adulte Männchen derselben Population, im April gefangen, wiesen dann sämtlich die typische, ausdifferenzierte, hier kurz als Haken epithel bezeichnete Hemipenis-Oberfläche auf. Anders ist das Bild, das wir von jungen, soeben geschlechtsreifen Männchen erhalten. Hier bilden sich zuerst kleine, stumpfe Fortsätze, die aber relativ locker und vereinzelt stehen. Erst bei der nächsthöheren Altersgruppe begegnet uns wieder das

ausdifferenzierte Haken epithel. Die Altersbestimmung der Eidechsen erfolgte nach der Methode von PETERS (1963).

Es ist daher festzuhalten, daß diese jahreszeitliche Veränderung lediglich verschiedene Ausbildungsstufen zum Inhalt hat, ebenso wie wir es bei männlichen Geschlechtsmerkmalen anderer Tiergruppen finden, z. B. die Geweihe der Cervidae oder die Käämme aquatiler Salamandridae. Obwohl auch bei diesen Beispielen, die sich noch vermehren ließen, auch eine jahreszeitliche Veränderung enthalten ist, würde niemand ihre taxonomische Verwendbarkeit in Abrede stellen. Genau dasselbe gilt für das Stachel epithel der Lacertidae, wenn man homogenes Untersuchungsmaterial zugrunde legt. Vergleicht man also ausdifferenzierte Cuticularstacheln adulter Männchen gleicher

sexueller Kondition, derselben Region des Kopulationsorganes entnommen, so bemerkt man eine erstaunliche innerartliche Konstanz dieses Merkmals innerhalb einer Art und sogar zwischen nah verwandten Arten, die praktisch das Fehlen jeglicher innerartlicher Variabilität im geläufigen Sinne bedeutet! Diese Konstanz, die sich schon bei KLEMMERS (1957) Stichproben andeutet, gab Anlaß zu der Vermutung, hier ein brauchbares taxonomisches Merkmal vor sich zu haben.

Im ausdifferenzierten Stadium finden wir unter den Lacertiden zwei Grundtypen des Stachelepithels. Im *ersten* Fall handelt es sich dabei um einfach ausgezogene, kegelförmige Zellfortsätze. Als Abwandlungen dieses Typs kommen Stacheln vor, deren Spitzen leicht seitlich umgebogen sind (Abb. 2). Im extremen Fall können sie sogar widerhakenförmig gegen die Basis des Stachels abgeknickt sein. Dieser Typ des einseitigen Stachels ist unter den verschiedenen Gattungen und anderweitigen Arten-gruppierungen der bei weitem häufigere. Im *zweiten* Fall finden wir den Stachel nicht spitz ausgezogen, sondern mit einer mehrzackigen, kronenartigen Bildung abgeschlossen (Abb. 3). Auch hier gibt es Abwandlungen, die die Größe des Stachels sowie der Krone betreffen. Auch bei Arten, die diese als Kronenepithel zu bezeichnende Hemipenisoberfläche besitzen, werden die Stacheln als stumpfe, kleine Fortsätze angelegt, wie ich an *Lacerta vivipara* und *L. laevis* beobachten konnte.

### III. Allgemeine Schlußfolgerungen

Um den allgemeinen Teil der Arbeit zu beschließen, soll versucht werden, die bislang dargelegten Tatsachen und Überlegungen im Hinblick auf die Natur des Stachelepithels zu deuten. Dafür bieten sich zwei grundsätzliche Denkmöglichkeiten an: 1. könnte es sich um eine Struktur handeln, die die allgemeine Gestaltungspotenz des Reptilienintegumentes ausgedrückt und, wegen ihrer geschützten Lage, sich nur hier erhalten oder ausgebildet hat. Es wäre also zu prüfen, ob sich am peripheren (HENNIG) Körperintegument verwandte Strukturen nachweisen ließen. Die Lage am Kopulationsorgan wäre dann von untergeordneter Bedeutung. 2. könnte es sich um eine Bildung sui generis handeln, die nicht mit der übrigen Körperbedeckung direkt in Verbindung zu bringen ist.

Zu 1.: Das Stachelepithel tritt nur periodisch auf. Außerdem macht die Einzelligkeit seiner Strukturelemente eine Ableitung von Reptilienschuppen, die als vielzellige Strukturelemente die Abgrenzung des Körpers zur Außenwelt bilden, unmöglich! Zu 2.: Wegen des Auftretens der Struktur nur zur Fortpflanzungszeit und wegen der einzelligen Natur der Stacheln und ihrer ganz geringfügigen Verhornung können wir auf eine Bildung sui generis schließen.

### IV. Systematischer Teil

#### A. Die Systematische Situation

Hemipenismerkmale, allerdings anderen morphologischen Wertes, spielen bei der systematisch-phylogenetischen Einteilung der Reptilien eine nicht unwesentliche Rolle. So basiert ja die Großeinteilung der Klasse in cyclo- und plagiotreme Reptilien auf einem solchen Kriterium. Besonders in der Schlangensystematik spielt die Genitalmorphologie eine große Rolle (Literaturübersicht bei DOWLING and SAVAGE 1960). Bei den Lacertilia benutzte CAMP (1923) unter anderem auch Hemipenismerkmale, um

die Großgruppen Ascalabota und Autarchoglossa zu charakterisieren. Die systematische Gliederung der Lacertidae, wie sie sich heute darstellt, ist folgende: Von den ca. 160 Arten werden zwei Drittel allein von zwei Großgattungen (*Lacerta* und *Eremias*) erfaßt, während das restliche Drittel auf weitere zwanzig genera verteilt wird. Die Kategorien subfamilia und tribus werden bisher noch nicht ausgenutzt.

Wie aus dem Abschnitt über jahreszeitliche Veränderung hervorgeht, vermag das Hemipenis-Epithel aufgrund seiner innerartlichen Konstanz zu Streitfragen auf subspezifischem Niveau nichts auszusagen. Es hat seine Bedeutung nur dann, wenn Kategorien oberhalb der Art zueinander in Beziehung gesetzt werden sollen. In diesem Bereich ist jedoch noch sehr vieles unklar. Verglichen mit den Nachbarfamilien, vor allem den Scincidae und Teiidae, bilden die Lacertidae eine relativ einförmige Gruppe. Die Spezialisierungen, die sie in Anpassung an extreme Lebensräume erwarten, verblissen gegenüber denen ihrer Familiennachbarn und kehren zudem nicht nur bei diesen, sondern bei den meisten Echsenfamilien wieder. Dennoch verdanken sie oftmals weitverbreiteten Adaptivmerkmalen (z. B. transparente Augenlider, extrem gekielte Schuppen, Fransensäume an den Zehen, Kopfkonstruktion bei Wühlern, Stützschilder bei Kletterern) ihre Aufspaltung in eine beträchtliche Zahl eigener Gattungen, während andererseits durch Zusammenfassung von Merkmalsträgern solcher Kriterien auch unnatürliche Sammelgattungen entstehen konnten (z. B. *Scapteira* sensu BOULENGER). Um hier zu einer Beurteilung zu gelangen, ist es nötig, neben dem Stachel-epithel auch die bisher verwendeten Merkmale einer Betrachtung zu unterziehen.

### 1. Wert der bisherigen Merkmale

a. *Zeichnung und Färbung.* Das Zeichnungsmuster und die Färbung können oft wichtige Hinweise auf verwandtschaftliche Beziehungen liefern, wobei man jedoch die starke ökologische Beeinflussbarkeit dieses Merkmalskomplexes berücksichtigen muß. Außerdem wird sein Wert durch das Auftreten verschiedener von der Norm abweichender Mutanten geschmälert, die nach den MENDELSchen Regeln vererbt werden (DRZEWICKI 1926; KRAMER 1941). Seit EIMER (1881) herrscht, von wenigen Ausnahmen abgesehen (v. MÉHELY 1907:86), Einmütigkeit darüber, daß eine Zeichnung, die sich aus Längsbändern und -linien zusammensetzt, das ursprüngliche Zeichnungsmuster der Lacertidae darstellt. Es kann durch Auflösung und Reduktion seiner Elemente in Fleckenstreifen, Ozellenreihen und ähnliches vielfältig abgewandelt werden. Der plesiomorphe Charakter eines längsgestreiften Zeichnungstyps kann aber auch an der ontogenetischen Musterentwicklung vieler Arten verfolgt werden (z. B. *Nucras*, *Lacerta* s. str., *Acanthodactylus* u. a.). Weiterhin werden allgemein bräunliche Farbtöne lebhafteren Färbungen gegenüber als ursprünglich angesehen. Aufschluß über Verwandtschaftsbeziehungen liefern auch die bei manchen Arten vorkommenden epigamischen Farbattribute besonders der männlichen Tiere einiger Arten sowie auffällig gefärbte Partien der hinteren Körperabschnitte anderer.

b. *Pholidose.* Beschuppungsmerkmale nehmen in der Reptiliensystematik einen hervorragenden Platz ein. Im Unterschied zum vorigen Merkmalskomplex unterliegen sie keinen ontogenetischen Veränderungen. Außerdem stellen die Schuppen und Schilder der Körperbedeckung meß- und zählbare Kriterien dar. Trotzdem wird auch die Beschuppung durch Selektionseinflüsse mannigfaltig abgewandelt, was besonders für Scnderkonstruktionen gilt, von denen ich bereits einige Beispiele erwähnt habe. BOULENGER (1920) war der Auffassung, daß geringe Schuppenzahlen gegenüber höheren Werten als ursprünglich gelten müßten. Dem wurde bereits von v. MÉHELY (1907, 1909, 1910) mit Nachdruck widersprochen. Auch heute wird diese These, wieder mit wenigen Ausnahmen (RADOVANOVIC 1959), allgemein verworfen. Hohe Schuppenzahlen gelten



als plesiomorph, desgleichen die Vollständigkeit der Pileusbeschilderung sowie das Fehlen adaptiver Sonderbildungen (Beispiele s. oben).

c. *Schädel*. Seit LEYDIG (1872), SIEBENROCK (1894) und v. MÉHELY (1907, 1909, 1910) waren die Schädelmerkmale der Lacertidae etwas in Vergessenheit geraten. Erst durch KLEMMER (1957) wurden sie wieder zur Klärung systematischer Fragen herangezogen. Einige dieser Merkmale erfahren jedoch durch große alters- und geschlechtsgebundene Variabilität eine große Einschränkung (z. B. Vermehrung der Zahnzahlen, Verstärkung und Vergrößerung der Crusta calcarea, Verbreiterung der Processus parietales usw.), so daß den nicht graduell, sondern den sich alternativ verhaltenden Schädelmerkmalen der größere Wert zukommt. Als ursprünglich gelten der Besitz von Pterygoidebezahnung, eine starke Ossifikation des Schädels und das Vorhandensein paariger Knochenelemente. Zu den in der Eidechsen-systematik auch verwendeten Schädel- bzw. Kopfproportionen ist nachzutragen, daß einmal die Übergänge zwischen flach- und hochschädelligen Arten fließend sind (KLEMMER 1957), zum anderen hier dieselben Gesetze und Regeln gelten, die O. SCHUSTER (1950) für die Körperproportionen der Poikilothermen allgemein aufgezeigt hat. Die Beispiele für eine direkte Umweltabhängigkeit derartiger Proportionsverhältnisse sind sowohl im inner- als auch im zwischenartlichen Bereich zu bekannt und zu zahlreich, um sie hier anführen zu müssen. Eine Einschränkung erfährt die vergleichende Betrachtung von Schädelmerkmalen allerdings dadurch, daß von vielen Arten nur einzelne, von den meisten sogar gar keine Schädel bisher untersucht wurden. Diesem Mißstand wird auch in nächster Zeit aus reinen Materialgründen nicht leicht abzuhelfen sein.

d. *Übrige Merkmale*. In neuerer Zeit unternahm PETERS (1962b, 1963, 1964) den Versuch, auch bionomische Daten in den Dienst der Taxonomie der Lacertidae zu stellen. Diese Daten, die das Sammeln großer Serien pro Art voraussetzen, liegen bisher nur von wenigen Arten vor, lassen aber dennoch bereits jetzt Eigenheiten von Wachstums- und Fortpflanzungsmodi erkennen, die geeignet sind, Gruppendiagnosen zu stützen. Für phylogenetische Schlußfolgerungen sind die bisherigen Ergebnisse noch zu lückenhaft. Ähnliches gilt für die Verwendung ökologischer Charakteristika.

Schließlich sei noch kurz auf die Kreuzbarkeit mehr oder weniger nah verwandter Arten eingegangen. Sie gilt häufig dort als letzte Instanz systematischer Fragen, wo mit morphologischen Kriterien nicht mehr auszukommen ist. Aber allein vermag auch Kreuzbarkeit systematische Folgerungen nicht zu untermauern. Hier liegen einige Daten für die Lacertidae vor, die nicht zuletzt auch der Beschäftigung von Terrarianern mit diesen Tieren zu verdanken sind. Wengleich die Zucht von Reptilien überhaupt, vor allem wegen der künstlichen Zeitigung der Eier und der meist sehr schwierigen Aufzucht der Jungen, auch heute noch nicht als einfach bezeichnet werden kann, so sind hier dennoch, auch bei den Halsbandeidechsen, schon bemerkenswerte Erfolge, sogar über mehrere Generationen hinweg, erzielt worden (z. B. HIMSTEDT 1965). Besonders die von BISCHOFF (1969 und unveröff.) angestellten Kreuzungsexperimente, die auch züchterisch sehr bemerkenswert sind, liefern Daten, bei denen die Schwierigkeiten zwischenartlicher Kreuzungen sichtbar werden, die, wie ich später am konkreten Fall erläutern darf, sich nicht mit Haltungsproblemen in Zusammenhang bringen lassen.

## 2. Wert des Stachelepithels

Bevor man eine Wertung dieses Merkmals vornimmt, stellt sich die Frage nach der Funktion. WÖPKE (1930) spricht dem Stachelepithel von *Lacerta agilis* eine Reiz- und Klammerfunktion zu. KLEMMER (1957) deutet die Stacheln am Hemipenis der Lacerten als „offenbar zur besseren Verankerung des Organs in der weiblichen Kloake“ dienend. Ob eine, wie WÖPKE (l. c.) annimmt, Reizvermehrung durch das Stachelepithel während der Kopulation eintritt, wie wir es angesichts der Penisbewaffnung vieler

Säugetiere annehmen können, ist schwer zu entscheiden. Einmal sind feinste Nerven-auffaserungen auch mit histologisch komplizierten Methoden nicht ganz leicht nachzuweisen (ADAM und CZIHAK 1964), zum anderen ist zu bedenken, daß kopulierende Eidechsenpaare während der oft Minuten dauernden Kopula (MORTENSEN 1887; KITZLER 1940; BIRKENMEIER 1951; DAREWSKIJ 1967; MAJUPURIA 1969 u. a.) völlig unbeweglich daliegen und keinerlei Friktionsbewegungen ausführen. Die leichter erkennbare Funktion wäre tatsächlich die der Verklammerung. Zumal sich innerhalb der Squamata eine Tendenz andeutet, daß, je stärker bei einer Form die Extremitäten reduziert sind, desto auffälliger die Bestachelung am Hemipenis ist. Beobachtet man den Ablauf der Kopula bei Paaren beinloser Squamaten und bei solchen, die entwickelte Gliedmaßen besitzen, so wird ganz augenfällig, daß beinlose Formen einer stärkeren kopulativen Verankerung bedürfen.

Um aber den Verhältnissen bei den Lacertiden gerecht zu werden, muß man daran erinnern, daß auch den Schenkelporen männlicher Eidechsen eine Klammerfunktion zugeschrieben wurde. PETERS (1969) stellt in diesem Zusammenhang fest, daß die Femoralporen der Eidechsen im Dienste der Duftmarkierung stehen, und weist mit Recht darauf hin, daß die Annahme einer zusätzlichen Haltefunktion gar nicht notwendig sei, da durch den überaus festen Flankenbiß des Männchens – der Kieferabdruck bleibt bis zur nächsten Häutung beim Weibchen sichtbar! – und die Haltung seines Hinterbeines an sich schon genügend Halt geboten wird. Derselbe Gedanke scheint mir für die funktionelle Beurteilung des Stachelepithels der Lacertiden belangreich zu sein. In dieser relativ einheitlichen Familie mit einem, soweit bekannt, auch einheitlichen Kopulationsverhalten kann der Verklammerung durch die mikroskopisch kleinen Stacheln keine allzu große Bedeutung beigemessen werden.

Aus den eben dargelegten Gedanken ergibt sich also, daß dem Stachelepithel der Lacertiden, wenn überhaupt, höchstens eine untergeordnete funktionelle Bedeutung zukommt.

In den unterschiedlichen Genitalstrukturen vieler wirbelloser Tiergruppen glaubte man mechanische Bastardierungssperren sehen zu müssen, ein Umstand, der unter dem Schlagwort „Schlüssel-Schloß-Prinzip“ bekannt wurde. In neuerer Zeit stellte sich jedoch heraus, daß nicht die unterschiedlichen Genitalstrukturen der tatsächlich isolierende Faktor sind, sondern daß hier andere Faktoren wirken, die einen Bastardierungsversuch gar nicht erst zustande kommen lassen („pre mating mechanisms“, MAYR 1963). Eine Übersicht über den heutigen Stand des Problems, angewandt auf wirbellose Tiere, gibt KRAUS (1968). Wollen wir diese Erkenntnisse auf die Wirbeltiergruppe der Lacertidae übertragen, so muß als erstes die wesentliche Einschränkung zugegeben werden, daß bisher nur der „Schlüssel“, nicht aber das „Schloß“ untersucht wurde.

Die Lacertidae liefern Hinweise dafür, daß die Annahme einer zumindest potentiellen Bastardierungssperre durch die Ausformung des Stachelepithels am Hemipenis nicht völlig auszuschließen ist. Wir kennen nämlich eine Reihe von Fällen gelungener Bastardierung in Gefangenschaft, einige sogar aus freier Wildbahn (MERTENS 1950, 1956, 1964; DAREWSKIJ u. KULIKOWA 1961; BISCHOFF 1969), wobei auffällt, daß die Männchen der Elternarten dieser Hybriden sich stets durch einen übereinstimmenden Typ der Stachelzellen am Hemipenis auszeichnen. Diese Bastardierungen finden sämtlich zwischen Arten statt, die heute in Taxa vom Niveau eines subgenus vereinigt werden, also wahrscheinlich untereinander näher verwandt sind. Interessanterweise stimmen auch die Elternarten des einzigen Artbastards, der heute teilweise als Untergattungsbastard aufgefaßt wird, nämlich *Lacerta (Archaeolacerta) saxiola* und *Lacerta (Zootoca) derjugini*, im Bild ihrer Stachelepithelia überein.

Mit der Anführung dieser Tatsachen ist allerdings die Existenz primär wirksamer mechanischer Bastardierungssperren keineswegs bewiesen. Es spricht im Gegenteil manches dafür, daß auch hier die Folgerungen gewisse Gültigkeit besitzen, die KRAUS

(1968) für dieses Problem bei Wirbellosen gezogen hat. Die auch für die Lacertidae aufgezeigte große intraspezifische Konstanz des hier interessierenden Merkmals erklärt sich 1. aus der geschützten Lage der Hemipenes, die sie im Gegensatz zu den peripheren Merkmalen vor Umwelteinflüssen weitgehend schützen und zugleich selektionswertig neutralisieren, ebenso wie dies STEFFAN (1961) für die von ihm untersuchte Käfergruppe der Dryopoidea angibt. Da aber die Mutationstätigkeit der diese Strukturen steuernden Gene bei gleichzeitigem Fehlen eines Selektionsdruckes eine überaus große Variabilität hervorrufen müßte, muß 2. angenommen werden (STEFFAN l. c.; KRAUS l. c.), daß die in Rede stehenden Strukturen hoch polygen bedingt sind. Derselbe Fall liegt nach KOSWIG (1959:218) bei den zu „Gonopoden“ umgestalteten Afterflossen mancher Fische (Xiphophorini) vor, womit auch ein Beispiel aus dem Wirbeltierbereich gegeben ist. Damit aber dennoch eine Verschiedenartigkeit von Genitalstrukturen überhaupt entstehen kann, wird 3. unterstellt, daß die betroffenen Gene aufgrund einer pleiotropen Wirkungsweise noch andere, aber der Selektion unterliegende Merkmale steuern. Diese Gedanken, die vorläufig noch spekulativ bleiben müssen, erfolgten in Anlehnung an die Ausführungen zu diesem Problem bei KOSWIG (1959) und STEFFAN (1961:159).

Aus diesen Ausführungen geht hervor, daß das Stachelepithel, wenn überhaupt, höchstens eine untergeordnete funktionelle Bedeutung besitzt. Zur taxionomischen Beurteilung des Merkmals ist dies aber nicht entscheidend. Denn ein Stachelepithel kommt ja allen Arten der Familie zu. Ausschlaggebend ist also die verschiedene Ausbildung dieses Epithels bei den verschiedenen Arten. Selbst wenn eine direkte funktionelle Beziehung eines Stachelepithels nicht völlig auszuschließen wäre, hätten die verschiedenen Ausbildungstypen, also ein Haken- oder ein Kronenepithel, immer noch nichts mit der Funktion zu tun (vgl. MEUNIER 1965).

Damit ist sehr wahrscheinlich gemacht, daß das in dieser Arbeit untersuchte Merkmal ein konstantes, selektionswertig neutrales und funktionsloses Merkmal ist. Sein taxionomischer Wert ist deshalb den in den vorigen Abschnitten besprochenen Merkmalen und bisherigen Kriterien der Taxionomie dieser Familie zumindest ebenbürtig, womöglich sogar überlegen. Ob es auch für phylogenetische Fragestellungen dienlich sein kann, soll im folgenden betrachtet werden.

Da zur Lösung dieser Frage paläontologische Hinweise naturgemäß ausfallen, stehen zur phyletischen Beurteilung der verschiedenen Stacheltypen folgende Hauptpostulate zur Verfügung. Nach HENNIG (1950) ist ein Merkmal ursprünglich (plesiomorph), wenn es in einer Verwandtschaftsgruppe weit verbreitet ist. Dies trifft für den einspitzigen Stacheltyp zu. Wie noch im einzelnen zu zeigen sein wird, finden wir einfach ausgezogene Stacheln bei der Mehrzahl der Gattungen und anderweitiger Artengruppierungen innerhalb der Lacertidae. Ein mehrspitziger Stachel wird daher als abgeleitet angesehen.

Hier erhebt sich die Frage, ob es auch Übergänge zwischen den verschiedenen Haupttypen des Stachelepithels gibt, wie aus der Ableitung des einen aus dem anderen Typ logischerweise gefolgert werden müßte. Solche Übergänge gibt es tatsächlich! Bei zwei *Eremias*-Arten finden wir Stachelzellen, die an ihrer konvexen Seite eine Zähnelung aufweisen und veranschaulichen, wie man sich die Umbildung vom Hakenepithel zu einem Kronenepithel vorstellen kann (Abb. s. unter *Eremias*). Da auch innerhalb der Großgattung *Lacerta* kronenepitheltragende Arten gefunden werden, ergibt sich hieraus die Existenz paralleler Trends in der Ausformung des Stachelepithels. Der Wert des Merkmals bleibt aber dennoch erhalten, weil man einmal die bei *Lacerta* vorkommenden Kronen sofort qualitativ von denen bei *Eremias* unterscheiden kann, zum anderen, weil durch die Einbeziehung anderer Merkmale ausgeschlossen ist, daß ein Kronenepithel beliebig oft entstanden sein kann. Zur Kausalität dieser Trends, die sich heute noch im Mittelpunkt lebhafter Diskussion befinden, auch an den Genitalorganen

wirbelloser Tiere (vgl. z. B. STAMMER 1959; STEFFAN 1961; KRAUS 1968), mag hier der Hinweis genügen, daß es sich auch bei den Eidechsen sekundär (durch genetische Kopplung) um genitalmorphologische orthevolutive Formenreihen im Sinne STEFFANS (l. c.:259) handeln könnte. Die *Eremias-Acanthodactylus*-Arten könnten bei genauerer allgemeiner Kenntnis einmal Hinweise dafür liefern, daß es sich bei ihnen um primär ökologische Spezialisationsreihen handelt. Es ergibt sich also, daß aus den Untersuchungen am Stachelepithel der Eidechsen neben taxionomischen auch phylogenetische Schlußfolgerungen gezogen werden können. Dabei ist nochmals zu betonen, daß derartige Schlüsse nur dann möglich sind, wenn die in Beziehung zu setzenden Arten sich durch verschiedene Stacheltypen voneinander unterscheiden. Dies ist nur bei höheren Taxa (oberhalb der Art) der Fall.

Um ein zusammenfassendes Urteil über das hier besprochene und in der Lacertiden-Systematik einzuführende Merkmal zu erhalten, soll es an den von MAYR (1969) aufgestellten Postulaten für „Characters with High Weight“ gemessen werden: a. Durch ihre polygene Bedingtheit sind die Stachelstrukturen der Lacertidae als *komplizierte* Bildungen aufzufassen. b. Eidechsen, die sich durch den *gemeinsamen Besitz* des als *abgeleitet* aufgefaßten Kronenepithels auszeichnen, gelten als zusammengehörig (Regel der Synapomorphie, HENNIG 1950). Dabei ist nochmals darauf zu verweisen, daß die parallelen Typen des Kronenepithels qualitativ zu unterscheiden sind! c. Die Bedingung der *Konstanz* ist beim Hemipenis-Epithel gut erfüllt. d. Die Bedingung der *Ausschließlichkeit* ist bei den Artengruppen der Großgattung *Lacerta* gut erfüllt. Wenn in bestehenden, d. h. herkömmlichen Gattungen verschiedene Typen des Stachelepithels vorkommen, so muß an der natürlichen Einheitlichkeit der Gattungen, nicht aber an dem Wert des Merkmals gezweifelt werden! e. Wie bereits ausführlich diskutiert, ist der systematische Wert des Stachelepithels auch hinsichtlich des *DARWIN-Prinzips* hoch zu veranschlagen. Seine womögliche Überlegenheit gegenüber den meisten bisher verwendeten Merkmalen basiert auf diesem Prinzip, da gezeigt wurde, wieviele Gattungskriterien der bisherigen Lacertidensystematik „ad hoc specialisations“ (MAYR 1969:221) sind. f. Das Zutreffen der *ökologischen Neutralität* auf das Stachelepithel wurde bereits diskutiert. g. Die Gültigkeit des Satzes über *korrelierte Merkmale* wird sich bei der Diskussion der einzelnen Artengruppen herausstellen. Jedoch betont MAYR (l. c.), daß die korrelierten Merkmale ebenfalls die obigen Thesen erfüllen sollen, also nicht funktionell, ökologisch usw. determiniert sein dürfen.

Damit ist noch deutlicher gemacht, daß das Stachelepithel am Hemipenis der Lacertidae ein umweltunabhängiges, selektionswertig neutrales und konstantes Merkmal ist, das sich außerdem durch praktische Funktionslosigkeit zumindest seiner speziellen Formen auszeichnet. Es erfüllt hiermit alle Anforderungen, die heute an ein systematisch relevantes Merkmal gestellt werden!

## B. Die Artengruppen

Da eine völlige Artenvollständigkeit nicht erreicht werden konnte, muß die hier gewählte Anordnung der einzelnen Artengruppen nach praktischen, nicht systematischen Gesichtspunkten erfolgen. Der „Einstieg“ in die Betrachtung dieser Gruppen soll über die Sammelgattung *Lacerta* versucht werden, da sie einerseits durch das vorhandene Material am besten repräsentiert ist, zum anderen die anfangs skizzierte Problematik gut erkennen läßt. Ein Vorgehen nach dem Konzept von BOULENGER (1920/21) ist aus Materialgründen nicht zweckmäßig. Die Artengruppen sollen jeweils nach folgendem Schema behandelt werden: a. Die bisherigen systematischen Ansichten über die Abgrenzung der Gruppe und ihre Begründung. b. Das Verhältnis des Befundes am Stachelepithel zu diesen Anschauungen. c. Schlußfolgerungen aufgrund des Stachelepithels *und*

der bisherigen Merkmale. Versuch einer Gruppendiagnose. Da die letzteren in der Mehrzahl sind und sich zudem nicht so platzsparend graphisch darstellen lassen, muß in Kauf genommen werden, daß bei der Diskussion der systematischen Beziehungen die bisher in der Literatur benutzten Merkmale den breiteren Raum einnehmen, was natürlich nicht unbedingt eine breitere Bedeutung einschließen muß.

### 1. *Lacerta*

#### *Lacerta* s. str.

a. Die Gruppe der Smaragdeidechsen wurde als »section« (BOULENGER) oder später subgenus von vielen Herpetologen als die ursprünglichste innerhalb der Gattung aufgefaßt (BÉDRAGA 1886; BOULENGER 1916, 1920; CYRÉN 1924). Sie enthielt in der damaligen Definition Formen, die heute durch die Arten *Lacerta agilis*, *viridis*, *trilineata*, *strigata*, *schreiberi*, *lepida*, *parva* und *princeps* repräsentiert werden. Über die artliche Selbständigkeit einiger Formen (*L. viridis*, *trilineata* und *strigata*) bestanden noch in jüngerer Zeit Meinungsverschiedenheiten, die erst durch PETERS (1962a) ausgeräumt werden konnten. Dieser Autor charakterisierte die Gruppe als »Grüne Eidechsen« und zeigte, daß die Arten *L. lepida*, *parva* und *princeps* nicht durch gleichrangige Beziehungen an die fünf anderen Glieder der Gruppe gebunden sind (PETERS l. c.). Für *L. lepida* weist er (1961) nach, daß diese Art durch eine Vielzahl von Übereinstimmungen mit den Kanareneidechsen des subgenus *Gallotia* verbunden ist, weshalb er diese Arten den Kanareneidechsen der Gruppe *Gallotia* zuordnet. Im Falle der Zwergidechse, *L. parva*, kommt derselbe Autor aufgrund einer genauen Analyse ihrer Zeichnung, Färbung, Pholidose, Cranio- und Fortpflanzungsbiologie zu dem Ergebnis, daß diese Art gemeinsam mit der ihr nächstverwandten *L. fraasii* sich in keine der heute bestehenden subgenera von *Lacerta* einordnen läßt. Ihre Verwandtschaftsbeziehungen weisen vielmehr aus der Gattung heraus zu anderen genera der Familie (PETERS 1962b). *L. princeps* schließlich, deren Nichtzugehörigkeit zu den »Grünen Eidechsen« von PETERS (l. c.:460) vermutet wurde, gelangte erst durch die neuen Aufsammlungen, Beschreibungen und Farbabbildungen zu der näheren Kenntnis der Herpetologen, die EISELT (1968, 1969) beibrachte. Bei dieser Gelegenheit und basierend auf dem neuen Material dieser vorher in den Sammlungen überaus seltenen Art vollzog er allerdings wieder ihren engen Anschluß an das subgenus *Lacerta* s. str.

b. An diesem Beispiel soll nun erprobt werden, wie weit sich das Stachelepithel am Hemipenis eignet, zu diesen taxonomischen Fragen Stellung zu nehmen. Die graphische Darstellung (Abb. 4) der Stachelzellentypen der erwähnten Arten zeigt, daß die fünf im subgenus *Lacerta* sensu PETERS verbliebenen Arten sich durch folgende Gemeinsamkeiten ihres Epithelaufbaus auszeichnen: Auf der obersten Spitze der Hemipeniszipfel finden sich kurze, stumpfe Fortsätze, die an ihrem oberen Rande eine feine Zähnelung zeigen. Sie gehen laterad in größere, schlanke, einfach ausgezogene Zellen über, die man als flaschenförmig bezeichnen kann. Diese regionale Verschiedenheit der Stacheln, die an *L. agilis* schon WÖPKE (1930:303) aufgefallen war, erwies sich als typisch für die fünf Arten der »Grünen Eidechsen« und fand sich bei keiner der übrigen untersuchten Gattungen bzw. Arten wieder. Nebenbei ist zu erwähnen, daß die eigenartig geschwollenen Fortsätze, die LEYDIG (1857) für *L. agilis* abbildet, durch die Behandlung der Epidermisproben mit Kalilauge entstehen. Anders ist das Bild, das die drei übrigen, früher zu diesem subgenus gestellten Arten *L. lepida*, *princeps* und *parva* zeigen. Bei der ins subgenus *Gallotia* überstellten Perl-

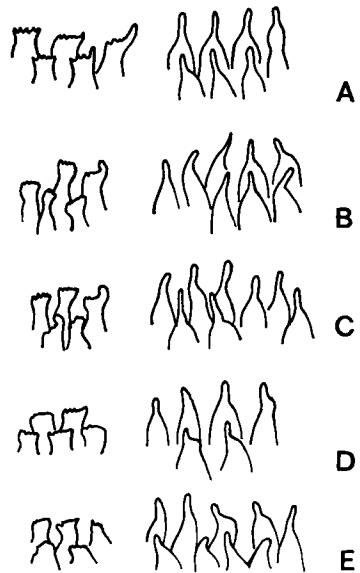


Abb. 4. Stachelepithel der *Lacerta* s. str.-Arten sensu PETERS. A: *L. agilis*; B: *L. trilineata media*; C: *L. viridis meridionalis*; D: *L. strigata*; E: *L. schreiberi*

eidechse finden wir auf der ganzen Hemipenisoberfläche, soweit sie von der Ringfalte frei ist, eine dem Stacheltyp nach einheitliche Bestachelung, was übrigens auch für alle übrigen Arten der Familie, ausgenommen die Smaragdeidechsen, gilt! Die Zellfortsätze von *L. lepida* sind einfach und spitz ausgezogen, meist „vogelschnabelartig“ seitlich umgebogen. Sie stimmen in der Form mit denen der anderen zwei von mir untersuchten *Gallotia*-Arten, nämlich *L. galloti* und *atlantica*, überein. Auch *L. princeps*, deren beide geographische Unterarten ich untersucht habe, besitzt ein Stachelepithel, das dem für die *Gallotia*-Gruppe typischen entspricht. Das Bild, das sich bei *L. parva* ergibt, ist völlig abweichend von den bisher beobachteten Typen und wird im Zusammenhang mit anderen genera diskutiert werden müssen.

c. Diese Befunde stützen die Richtigkeit der Auffassung von PETERS (l. c.), daß die Gruppe der Smaragdeidechsen durch die Arten *L. agilis*, *trilineata*, *viridis*, *strigata* und *schreiberi* gebildet wird. Man kann mit KRAUS (1968) sagen, daß sich hier in einer identischen Struktur an den Genitalia der einheitliche Genbestand eines Taxons widerspiegelt. Die Artengruppe *Lacerta* s. str. ist auch durch mehrere bisher verwendete Merkmale einheitlich zu charakterisieren (PETERS 1961), es fehlen lebensraumbezogene Sonderbildungen. Biologisch zeichnen sich die fünf Arten durch eine relativ hohe Reproduktivität aus, während sie sich zoogeographisch als kaukasisch-ostmediterrane kennzeichnen lassen. Etwas abweichend in mancher Hinsicht verhält sich nur die noch unzureichend bekannte *L. schreiberi*.

Ein weiteres bedeutsames Argument für die natürliche Einheitlichkeit der Gruppe ist auch die Kreuzbarkeit der Arten untereinander. Bisher gelangen folgende Kreuzungen (die Vaterart steht jeweils an erster Stelle): *L. v. viridis* X *L. schreiberi* Groos, zit. n. MERTENS 1956; *L. trilineata israelica* X *L. v. viridis* Mendelsohn in litt; *L. strigata* X *L. a. agilis* Bischoff 1969; *L. strigata* X *L. vir. meridionalis* Bischoff (1969). Die Bastarde der beiden letztgenannten Artengruppen zeigen sexuelles Verhalten; in der F<sub>2</sub>-Generation ist begrenzte Lebensfähigkeit der Nachkommen vorhanden. Da diese sich durch eine Reihe körperlicher Mißbildungen auszeichnen, die den von DAREWSKIJ (1966) beobachteten Verunstaltungen bei Hybriden zwischen ein- und zweigeschlechtigen Formen der *L. saxicola*-Gruppe entsprechen, kann die begrenzte Lebensfähigkeit der Smaragdeidechsen-Bastarde nicht durch generelle Haltungs- und Züchtungsschwierigkeiten erklärt werden (BISCHOFF in litt. 20. 1. 1971).

An dem Beispiel dieser Artengruppe, die als bestuntersuchte innerhalb der Familie gelten kann, wird also deutlich, daß das Stachelepithel in seiner speziellen Ausformung auch die letzte der MAYRSchen (1969) Thesen erfüllt, nämlich das Korreliertsein eines guten Merkmals mit anderen. Wenn nun in weniger gut untersuchten Gruppen sich Diskrepanzen auftun zwischen der Abgrenzung bisheriger Artengruppen und dem speziellen Bild des Hemipenis-Epithels, so darf dies nicht als Versagen des genannten Merkmals gewertet werden!

### *Gallotia*

a. Die Gruppe der Kanareneidechsen umfaßte in ihrem alten Umfang die Endemiten der Kanarischen Inseln, nämlich *L. galloti*, *simonyi* und *atlantica*. Während die letztere Art auf die Ostgruppe (Lanzarote, Fuerteventura) beschränkt ist, verteilen sich die beiden ersteren auf die Westinseln, mit jeweils einer Form pro Insel, deren Artberechtigung allerdings noch nicht endgültig geklärt ist. Wie schon erwähnt, wurde durch PETERS (1961) die nordafrikanisch-iberische *L. lepida* diesem subgenus zugeordnet. Dies geschah aufgrund einer genauen Analyse von Beschuppungs- und Färbungsmerkmalen sowie biologischen Besonderheiten. Dabei kam PETERS (l. c.) zu der Auffassung, daß nicht *L. lepida* als kontinentaler Vertreter der Kanareneidechsen am meisten aus der Gruppe herausfällt, sondern die ostkanarische *L. atlantica*.

b. Wie schon erwähnt, sind die Kanareneidechsen (*L. simonyi* konnte noch nicht untersucht werden) in ihrem Stachelepithel gut gegen die Smaragdeidechsen abzugrenzen.

Die Bestachelung von *L. galloti* und *L. atlantica* besteht aus durchgehend einfach ausgezogenen Zellfortsätzen, die leicht seitlich umgebogen sind. Das im Prinzip gleiche Bild zeigt *L. lepida* (Abb. 5). Bemerkenswert hieran ist weniger die Übereinstimmung der Stachelform mit den kanarischen Arten, denn ähnlich geformte Stacheln besitzen auch viele andere Lacertiden. Der Wert des Merkmals liegt in diesem Fall darin, daß das Stachelepithel der Perleidechse sich tiefgreifend von dem der *Lacerta* s. str.-Arten unterscheidet, denen die Art früher zugeordnet wurde. Es sei betont, daß die Ähnlichkeit ihrer Cuticularstacheln mit denen der kanarischen Eidechsen zwar nicht zu der Annahme enger Verwandtschaft zwingt, daß die aber immerhin der Annahme einer solchen nahen Verwandtschaft nicht entgegensteht! Ich bin also der Ansicht, daß das Stachelepithel von *L. lepida* die Auffassung von PETERS (1961), daß diese Art nicht den Smaragdeidechsen, sondern den Kanareneidechsen zuzuordnen sei, durchaus stützt.

c. Die *Gallotia*-Arten einschließlich *L. lepida* lassen sich nicht so einheitlich charakterisieren wie die *Lacerta* s. str.-Arten. Dennoch gibt es eine Reihe von Gemeinsamkeiten. In der Färbung herrschen düstere Töne vor. Auffallend sind der Besitz lateraler, meist blau oder grünlich gefärbter Ozellenreihen. Adulte Männchen besitzen helle blasse Kopfseiten, denen aber gerade im Kontrast zu der dunklen Gesamtfärbung ein starker Signalwert zukommt. Die Zeichnung besteht aus quergestellten Elementen. In der Beschuppung sind vor allem die hohen Schuppenzahlen bemerkenswert, die nur bei *L. atlantica* reduziert sind. Biologisch zeichnen sich die großen bis sehr großen

Arten durch eine geringe Fortpflanzungsrate aus (KREFFT 1950; BISCHOFF in litt.). Diese Zusammenstellung gemeinsamer Merkmale gilt in ihrer Gesamtheit nur für die Arten *L. galloti* und *simonyi*. Wie schon angedeutet, weicht *L. atlantica* durch geringe Körpergröße und geringe Schuppenzahlen ab, während *L. lepida* durch ihre aufgehellte Färbung, die Reduktion der Rückenzeichnung bei gleichzeitiger Vergrößerung der lateralen Ozellenreihen sowie durch ihre kontinentale Verbreitung die Einheitlichkeit der Gruppe sprengt. PETERS (l. c.) wertet *Gallotia* als sehr alte Lacertengruppe, was sich wegen des gemeinsamen Besitzes des ursprünglicheren Stacheltyps unterstreichen läßt.

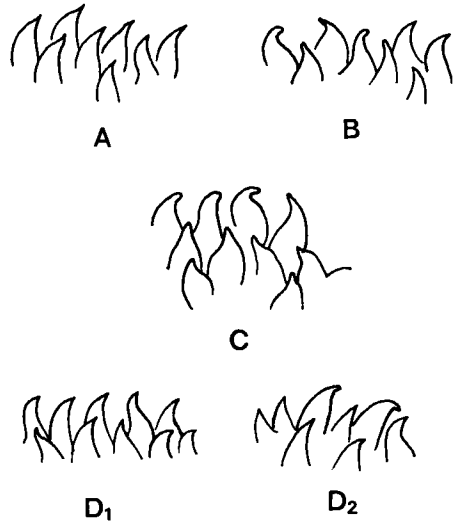


Abb. 5. Stachelepithel der *Gallotia*-Arten und der *L. princeps*. A: *L. g. galloti*; B: *L. atlantica*; C: *L. l. lepida*; D<sub>1</sub>: *L. p. princeps*; D<sub>2</sub>: *L. p. kurdistanica*

### *Lacerta* (inc. sed.) *princeps*

a. Abgesehen von früheren Versuchen, die Zagros-Eidechse, *L. princeps*, mit anderen Lacertiden in Verbindung zu bringen (Literaturübersicht bei EISELT 1968), vermutete FEJÉRVÁRY (1936) bereits enge Beziehungen zu *Gallotia*, vor allem aufgrund auffallender Ähnlichkeiten von Zeichnung und Färbung. Anhand neuen Materials dieser sehr seltenen Eidechse schließt EISELT (1968, 1969) sie erneut eng an die *Lacerta* s. str.-Arten an. Dabei glaubt er (1968:429, 430), alle Besonderheiten dieser Eidechse wie die vergrößerten Rückenschuppen, die bräunlichen Farböne der adulti, die Ozellenreihen der Körperseiten usw. graduell von den Verhältnissen der Smaragdeidechengruppe ableiten zu können. Er äußert schließlich die Ansicht, daß es sich um eine parallel zu *L. viridis* entstandene Form handele.

b. Das Stachelepithel von *L. princeps* (Abb. 5) unterscheidet sich von dem der *Lacerta* s. str.-Gruppe in derselben Weise wie dasjenige von *L. lepida*. Es gilt hier daher auch die Schlußfolgerung, daß dieser Befund einem Anschluß der Zagroseidechse an die Smaragdeidechsen entgegensteht. Da dies bei der von FEJÉRVÁRY (l. c.) vermuteten Verwandtschaftsbeziehung von *princeps* nicht der Fall ist, sollen noch einmal die übrigen Merkmale dieser Art im Hinblick auf Übereinstimmung mit den *Gallotia*-Arten besprochen werden.

c. Die aus Querelementen bestehende Zeichnung sowie der Besitz auffallender lateraler Ozellenreihen sind Eigentümlichkeiten, die zwar bei *Gallotia*, nicht aber bei *L. s. str.* vorkommen. Des weiteren ist die schwarze Kopffärbung alter *L. p. kurdistanica*-♂♂, die durch ein alkoholunlösliches Melanochrom hervorgerufen wird, eine Erscheinung, die sich zwar bei alten ♂♂ von *L. galloti*, *simonyi* und *atlantica* wiederholt, nicht aber bei irgendeiner der „Grünen Eidechsen“. Schließlich weist auch die unter den Lacertiden nicht seltene Tendenz zur Vergrößerung der Rückenschuppen eher in die Richtung der Kanareneidechsen, wo wir in *L. atlantica* einen dementsprechenden Vertreter haben, wiederum im Gegensatz zu den *Lacerta* s. str.-Arten.

Die nach EISELT (1969:215) abgeleitete Nominatform der Zagros-Eidechse, *L. p. princeps*, läßt gegenüber der ursprünglicheren *L. p. kurdistanica* Differenzen erkennen (Aufhellung der Grundfarbe einschließlich des Kopfes, Reduktion der Dorsalzeichnung, Vergrößerung der Ozellen), die jener entspricht, die *L. lepida* von den konservativeren *Gallotia*-Arten *galloti* und *simonyi* trennt. Die abermalige Vergrößerung der Rückenschuppen, durch die sich *princeps* ebenfalls vor *kurdistanica* auszeichnet, entspricht dagegen der Tendenz, durch die sich *L. atlantica* von den beiden westkanarischen Arten gesondert hat. Angesichts dieser Affinitäten halte ich einen Anschluß von *L. princeps* an das subgenus *Gallotia* für gerechtfertigt. Das dadurch disjunkte Verbreitungsbild der Gruppe braucht nicht als störend angesehen zu werden, da entsprechende Verbreitungsbilder nicht nur aus der Herpetologie zahlreich bekannt sind (*Pelodytes*, *Blanus*, *Desmana* u. v. a. m.).

Ungeachtet der Möglichkeit, die beiden oben behandelten Arten jeweils zu charakterisieren und sogar Arten *incertae sedis* einzuordnen, dürfen einige Merkmale, die beiden subgenera gemeinsam sind, nicht übergangen werden. Dies betrifft vor allem den Besitz besonderer epigamischer Kopf- und Halsfärbungen, die zwar in verschiedener Weise, aber immerhin überhaupt bei beiden Gruppen vorkommen. Erwähnt sei noch der Schädel, da EISELT (1968:450) auf die craniologische Übereinstimmung zwischen *L. princeps* und den Smaragdeidechsen hinweist. Indessen stellte PETERS (1961:278) bereits fest, daß osteologische Kriterien (SIEBENROCK 1891) zur Charakterisierung beider Gruppen nicht bestehen. Dabei ist hervorzuheben, daß sich beide Untergattungen durch den Besitz einer markanten Pterygoidbezaahnung auszeichnen.

### *Podarcis*

Das subgenus *Podarcis* wird zusammen mit dem folgenden subgenus *Archaeolacerta* unter der deutschen Bezeichnung „Mauereidechsen“ vereinigt. Es ist dies die formenreichste und nach Ansicht vieler Herpetologen die systematisch schwierigste Gruppe innerhalb der Gattung *Lacerta* (v. MÉHÉLY 1907; CYREN 1941; KLEMMER 1957 u. a.). Verwirrung hatte vornehmlich BOULENGERS (zsfssd. 1920) auf BEDRIAGA (1886) fußende Praxis erzeugt, die Mauereidechsen auf nur wenige Arten mit dafür um so mehr „varieties“ zu verteilen, die sich vor allem um den Sammelbegriff „*Lacerta muralis*“ scharten. Diese Formen gehören nach heutiger Auffassung teils verschiedenen subgenera an. Der entscheidende Fortschritt in der Aufhellung der systematischen Struktur der Mauereidechsen gelang v. MÉHÉLY (1907, 1909, 1910), als er unter ihnen zwei morphologisch, ökologisch und ethologisch verschiedene Gruppen als Neo- und *Archaeolacerta* unterschied. Während die letzteren von MERTENS (1921) mit *L. bedriagae* als *species typica* zur Untergattung *Archaeolacerta* erhoben wurden, versteht man heute unter den *Neolacertae* v. MÉHÉLYS die Arten des subgenus *Podarcis*.

a. Bei dieser Gruppe war eine exakte artliche Abgrenzung der verschiedenen Formen eben-



falls das Ergebnis langwieriger Untersuchungen (KLEMMER 1957:30, 31), die auch heute noch nicht als abgeschlossen gelten können. Das heutige systematische Konzept der europäischen *Podarcis*-Formen ist in der Liste von MERTENS und WERMUTH (1960) niedergelegt. Über die Abgrenzung der Gruppe, vor allem gegenüber den Archaeolacerten, herrschte dagegen schon länger Einmütigkeit, vor allem aufgrund osteologischer Kriterien (v. MÉHÉLY 1907, 1909; KLEMMER 1957). Diese betreffen vor allem die Schädelproportion, seinen Verknöcherungsgrad und den Besitz oder das Fehlen von Pterygoidzähnen. Die extreme Schläfenverknöcherung, die KLEMMER (l. c.) an einem (!) senilen männlichen Schädel von *L. peloponnesiaca* vorfand, bewegten ihn dazu, diese Art aus der *Podarcis*-Gruppe herauszunehmen und ihre subgenerische Stellung offenzulassen. Dazu zeigte BUCHHOLZ (1960), wie stark dieses Merkmal bei der Peloponnes-Eidechse variiert.

b. Für *Podarcis* liegen bereits durch KLEMMER (l. c.) Angaben über das Stachelepithel einiger Arten vor, wobei er schreibt (l. c.:29): „Soweit man schon jetzt verallgemeinern darf, sind einspitzige Zellfortsätze mit hakenartig zur Penisbasis eingekrümmter Spitze charakteristisch für die *Podarcis*-Arten.“ Die von mir untersuchten weiteren Vertreter dieser Gruppe bestätigen seine Annahme ganz. Aus Abb. 6 geht hervor, daß allen Arten dieses schon im allgemeinen Teil als Hakenepithel bezeichnete Bild gemeinsam ist. Diese Übereinstimmung ist um so eindrucksvoller, als es sehr schwierig ist, die *Podarcis*-Arten nach den bisherigen Merkmalen einheitlich zu charakterisieren. Das Stachel-epithel von *L. peloponnesiaca* weicht tatsächlich von dem für *Podarcis* typischen ab (Abb. 6). Die einzelnen Zellfortsätze sind gestreckter und ihre abgelenkte Spitze ist stumpfer ausgezogen. Vergleichbare Unterschiede lassen sich aber auch bei anderen Gruppen, z. B. bei *Takydromus*, aufzeigen, so daß ich eine subgenerische Sonderstellung der Art sowohl aufgrund ihrer Schädelmerkmale wie auch aufgrund ihres Stachelepithels nicht für genügend begründet halte, zumal es sich im letzteren Punkt um Abwandlungen eines symplesiomorphen Charakters handelt.

c. Ich erwähnte bereits die Schwierigkeiten, die sich ergeben, wenn man die *Podarcis*-Arten nach Zeichnungs-, Färbungs- und Pholidosemerkmalen einheitlich charakterisieren will, besonders in Abgrenzung gegenüber den Archaeo-

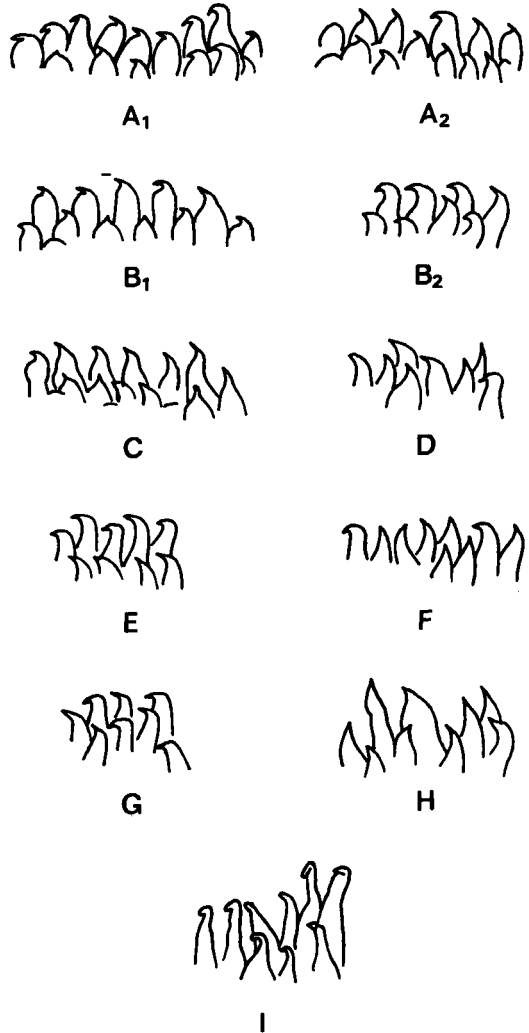


Abb. 6. Stachelepithel der *Podarcis*-Arten: A1: *L. m. muralis*; A2: *L. m. nigriventris*; B1: *L. s. sicula*; B2: *L. s. campestris*; C: *L. hispanica bocagei*; D: *L. t. taurica*; E: *L. d. dugesii*; F: *L. melisellensis traguriana*; G: *L. erhardii riveti*; H: *L. jacksoni*; I: *L. peloponnesiaca*

lacerten. Die bei den ersteren verbreitete Längsstreifung, der Besitz von blaugefärbten Achselzellen und Marginalschuppen sind in der Tat ebenso wie beispielsweise gleichmäßig sich verjüngende Schwanzwirtel Merkmale, die sich bei beiden Gruppen der Mauereidechsen finden. Das Hauptaugenmerk der Systematiker verlagerte sich daher auf Schädelmerkmale. Diese Kriterien erwiesen sich jedoch in den meisten Fällen ebenfalls als ungeeignet, eine Gruppendiagnose zu stützen. Die gleitenden Übergänge von hoch- zu flachschädelligen Arten veranlaßten KLEMMER (l. c.:24), die vor allem von v. MÉHELY benutzten Ausdrücke pyramido-, platy- und oxycephal zu verwerfen, deren Bedingtheit sich letzterer jedoch bereits bewußt war (v. MÉHELY 1907). KLEMMER (l. c.:31) mißt nun dem Verknöcherungsgrad der Brauenplatte (Lamina superciliaris) den größten Wert zur Diagnose bei. Dabei übergeht er aber die Befunde, die CYRÉN (1928) über die Variabilität dieses Merkmals bei *Podarcis* und *Archaeolacerta* mitgeteilt hat. Abgesehen von der neuen Möglichkeit, die *Podarcis*-Formen anhand ihrer identischen Hemipenisbestachelung zu charakterisieren und auch Zuordnungen unsicherer Arten hiernach vorzunehmen, ist eine weitere Möglichkeit zur Gruppendiagnose durch die Ökologie dieser Formen gegeben. Sämtliche Arten sind nämlich ökologisch unspezialisiert und besitzen daher einen großen Formenreichtum, der sie in ihrem mediterranen Verbreitungszentrum nicht nur als die dominierende Eidechsen-, sondern sogar Reptiliengruppe erscheinen läßt. Die Kreuzungsmöglichkeiten zwischen einigen Arten dieses subgenus sind bei MERTENS (1950, 1956, 1964) zusammengestellt. Unsicher sind die Stellungen der außereuropäischen Arten *L. chlorogaster*, *jacksoni* und *jayakari*. Während letztere ein in den Sammlungen extrem seltenes Tier ist und von mir noch nicht untersucht werden konnte, zeigte die ostafrikanische *L. jacksoni* ein Stachelepithel, wie es für *Podarcis* typisch ist. Obgleich ihr Schädel einige Abweichungen zeigt (DEGEN 1911), kann ihre Zugehörigkeit zu *Podarcis* aufgrund des Stachelepithels nicht bezweifelt werden. Die wegen ihrer verknöcherten Lamina superciliaris als hierher gehörig betrachtete *L. chlorogaster* (v. MÉHELY 1907; KLEMMER 1957; PETERS 1969) wurde bereits von BOULENGER (1920: 295) mit den (heutigen *Archaeolacerta*-)Formen *saxicola* und *caucasica* in Verbindung gebracht. Desgleichen betrachten LANTZ et CYRÉN (1947) und DAREWSKIJ (1967) sie als *Archaeolacerta*. Schließlich bleibt noch *L. laevis* zu erwähnen, die von PETERS (1969) als vermutliche *Podarcis*-Art angeführt wird, von MERTENS (1952) dagegen als *Archaeolacerta*. Die beiden letztgenannten Arten werden wegen ihres Stachelepithels bei der folgenden Artengruppe besprochen werden.

### *Archaeolacerta*

a. Die Arten dieser Gruppe wurden von BOULENGER (zsfssd. 1920) als polyphyletisch entstandene Derivate der jeweils mit ihnen sympatrischen *Podarcis*-Formen aufgefaßt. Sie wurden dabei als »varieties« der Sammelart *L. muralis* geführt. Im Gegensatz hierzu stand die Auffassung v. MÉHELYS (1907, 1909, 1910), der sie aufgrund einheitlicher morphologischer, ökologischer und ethologischer Merkmale als monophyletische Gruppe verstand. Die Richtigkeit seiner Auffassung, zumindest für die von ihm untersuchten Formen (mit Ausnahme von *L. graeca*), geht unter anderem schon aus dem unvermischten Nebeneinandervorkommen der in Frage stehenden Arten hervor, soweit sie überhaupt synökologisch leben. KLEMMER (1957), der in Ergänzung der MÉHELYSchen Untersuchungen auch die südwesteuropäischen Vertreter behandelt, ist der Meinung, daß die monophyletische Herkunft der *Archaeolacerta* zwar nicht als gesichert angesehen werden kann, das subgenus aber aus Gründen der Zweckmäßigkeit beibehalten werden sollte (l. c.:30). Die äußerst polymorphe *L. saxicola*-Gruppe wurde neuerdings von DAREWSKIJ (1966, 1967); DAREWSKIJ und KULIKOWA (1961) einer gründlichen Revision unterzogen, wobei mehrere Formen, so auch die von ihm entdeckten parthenogenetischen Populationen, in den Rang eigener Arten erhoben wurden.

b. Die an den von mir untersuchten *Archaeolacerta*-Arten gewonnenen Befunde waren überraschend. Durch die Arbeit von KLEMMER (1957) war bereits das Stachelepithel von *L. oxycephala* bekannt. Die Zellfortsätze schließen hier mit einer charakte-

ristischen mehrzackigen Krone ab. Das gleiche Bild bieten nur mit Ausnahme von *L. graeca* alle Arten, auf die v. MÉHELY seine Archaeolacertae gründete. Dies sind *L. horvathi*, *mosorensis*, *danfordi* und *saxicola*. Ebenfalls dies typische Kronenepithel nennen *L. laevis* und *chlorogaster* ihr eigen, die schon, wie erwähnt, mit diesem subgenus in Verbindung gebracht worden sind. Widersprüchlich sind die Daten bisher noch über die iberische *L. monticola*, die den westlichsten Vorposten der Gruppe darstellt. Während bei der subspecies *L. m. cantabrica* von mir Kronenepithel gefunden wurde, ebenso wie dies auch bei der zentralspanischen Form *L. m. cyréni* der Fall (ARNOLD unveröff.) ist, besaßen vier Männchen aus den Pyrenäen das für *Podarcis* typische Hakenepithel. Diese Tiere wichen jedoch auch in anderen Merkmalen ab, wie eine genaue Prüfung

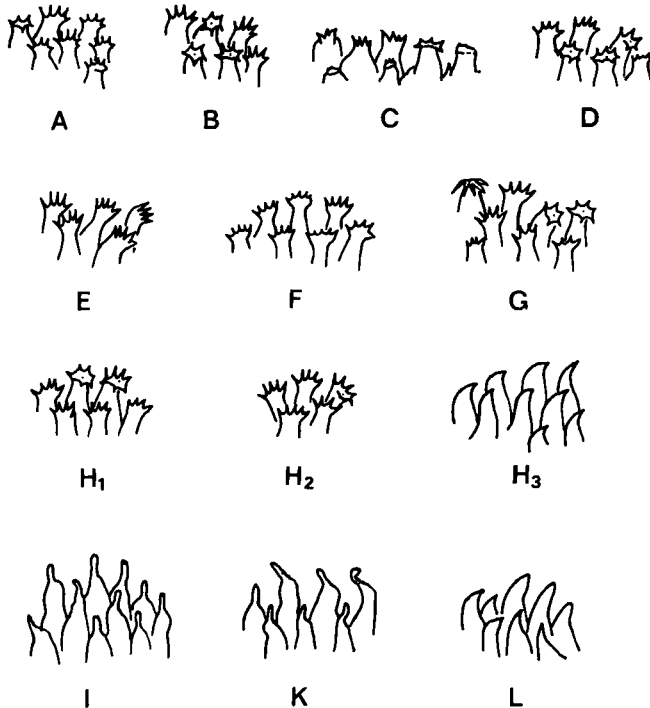


Abb. 7. Stachelepithel von *Archaeolacerta*. A: *L. saxicola* ssp.; B: *L. d. danfordi*; C: *L. oxycephala*; D: *L. horvathi*; E: *L. mosorensis*; F: *L. laevis*; G: *L. chlorogaster*; H<sub>1</sub>: *L. monticola cantabrica*; H<sub>2</sub>: *L. m. cyréni*; H<sub>3</sub>: *L. ?monticola* ssp.; I: *L. b. bedriagae*; K: *L. hispanica vaucheri*; L: *L. graeca*

der Tiere ergab, so daß hier das Bild des Stachelepithels den Anlaß gab, die Tiere trotz großer habitueller Ähnlichkeit mit *L. monticola* nicht zu dieser Art zu stellen! Ebenfalls ein *Podarcis*-typisches Hakenepithel stellte ich bei *L. graeca* fest. Unter diesen Umständen der intrasubgenerischen Uneinheitlichkeit der Hemipenisbestachelung war die Untersuchung der von MERTENS (1921) zur species typica erhobenen *L. bedriagae* von besonderem Interesse. Bei dieser Art fand sich ein Epithel, das keinem der beiden Mauereidechengruppen eigenen entsprach. Die Fortsätze sind hier einfach ausgezogen und schließen mit einer stumpfen, kaum umgebogenen Spitze ab. Ein gleiches Bild fand sich bei *L. hispanica vaucheri*, einer Form also, die nach heutiger Auffassung mit *L. bocagei* (deren Stachelepithel s. Abb. 6) konspezifisch sein soll (KLEMMER 1959).

c. Die Schwierigkeiten, die schon für eine Gruppencharakteristik der *Podarcis*-Arten sich erhoben, haben umgekehrt auch Bedeutung für den Versuch, die Archaeolacerten

einheitlich zu kennzeichnen. Die Verhältnisse komplizieren sich aber bei dieser Gruppe noch dadurch, daß wir hier nach dem Stachelepithel drei verschiedene Gruppen vor uns haben. Wegen der eindrucksvollen Übereinstimmung der kronenepitheltragenden Arten kann eine natürliche Einheitlichkeit dieser Formen von diesem Merkmal aus nicht in Zweifel gezogen werden. Für die europäischen Vertreter dieser Gruppe, also für *L. horvathi*, *mosorensis*, *oxycephala* und *monticola*, gilt, daß sie alle Gebirgsrelikte darstellen. In Anpassung an den Lebensraum des Hochgebirges sind auch starke habituelle Ähnlichkeiten zustande gekommen, die sich vor allem in der relativen Flachschädeligkeit und der schwachen Ossifikation des Schädels ausdrücken. DAREWSKIJ (1967) erwähnt in diesem Zusammenhang auch die gerrhosauriden *Platysaurus*-Arten, die sich in ähnlichen Habitaten zu ähnlicher Körperform entwickelt haben. Die äußerliche habituelle Ähnlichkeit der ebenfalls gebirgsbewohnenden, aber hakenepitheltragenden *L. graeca* kann daher als Konvergenz gedeutet werden, zumal sie auch in Schädelmerkmalen vom *Archaeolacerta*-Typ abweicht. Von einigen Autoren wurde sie als artgleich mit der türkischen *L. danfordi* angesehen (BOULENGER 1920; KLEMMER 1957; DAREWSKIJ 1967; WETTSTEIN 1960). WERNER (1904) und MERTENS u. WERMUTH (1960) betrachteten sie als eigene Art, v. MÉHELY (1909) speziell als „Schwesterart“ zu *L. oxycephala*. Sie hat gegenüber dieser wie auch gegenüber *L. danfordi* ganz sicher eigenen Artrang und gehört aufgrund ihres Hakenepithels auch nicht in die Nähe der kronenepitheltragenden Arten. Die asiatischen Vertreter der mit einem Kronenepithel ausgestatteten Arten unterscheiden sich von den europäischen Vertretern dadurch, daß wir einmal in morphologischer und ökologischer Sicht ursprünglichere Formen vorfinden (*L. laevis* und *danfordi*), zum anderen zwar ökologisch ähnlich spezialisierte Formen, die aber nicht in reliktärem Status verharren, sondern eine durchaus progressive Entwicklung zeigen (die *L. saxicola*-Gruppe). So hat *L. laevis* einen hohen, stark verknöcherten und inkrustierten Schädel sowie eine kräftige Pterygoidbezeichnung. Türkische Populationen sah ich an nassen Wiesenrainen in der Kilikischen Ebene, aber auch an trockenen Hängen, wo sie sich viel auf Bäumen aufhielten, im Hatay. Syrische Populationen werden von WERNER (1939) als Bodentiere bezeichnet, israelische leben vor allem in Naturwald in felsigem Gelände, sind aber auch auf Kulturbiotop übergegangen (MENDELSSOHN in litt.). Die türkische *L. danfordi*, ebenfalls mit stark verknöchertem Schädel, aber rudimentärer Pterygoidbewaffnung, zeigt eine weitergehende Spezialisierung an felsige Biotop (WETTSTEIN 1967). Die typische Art des subgenus, *L. bedriagae*, deute ich aufgrund ihres abweichenden Stachelepithels trotz der durch den Gebirgsbiotop bedingten habituellen Ähnlichkeit ebenso wie *L. graeca* als nicht zu den am Hemipenis kronenepitheltragenden Arten zugehörig. Schließlich kann noch etwas zu dem phyletischen Verhältnis zwischen *Podarcis* und *Archaeolacerta* gesagt werden. Im Gegensatz zu der Ansicht von v. MÉHELY (l. c.) halte ich die Ansicht von KLEMMER (1957) für richtig, der die *Archaeolacerta* als die mehr abgeleitete Gruppe ansieht. Dies sehe ich durch den als apomorph gedeuteten Stacheltyp der Gruppe bestätigt. Gleichzeitig wird durch den gemeinsamen Besitz dieses abgeleiteten Merkmals die monophyletische Abkunft der kronenepitheltragenden Arten gestützt, was ich schon weiter oben mit der HENNIGSchen These der Synapomorphie erläutert habe.

### Zootoca

a. Im BOULENGERSchen Konzept (1920) umfaßt diese Gruppe die Arten *L. vivipara*, *fraasii*, *derjugini*, *praticola* und *vauereselli*. Die ihm noch unbekannt, von WERNER (1929) entdeckte *L. andreanskyi* fand hier ebenfalls ihren systematischen Platz. Für *L. derjugini* wurde bereits erwähnt, daß sie von Herpetologen später als *Archaeolacerta* betrachtet wurde (v. MÉHELY 1909; LANTZ et CYRÉN 1947; MERTENS 1952; DAREWSKIJ 1967), während NIKOLSKIJ (1913), SCHREIBER (1875) und PETERS (1962, 1969) sie zu *Zootoca* stellen. Ebenfalls wurde erwähnt, daß *L. fraasii* in der Revision von PETERS (1962) als eng mit *L. parva* verwandt erkannt wurde

und sich gemeinsam mit dieser in keine der bestehenden subgenera von *Lacerta* einordnen läßt. Zu den Waldeidechsen der *Zootoca*-Gruppe hatten sie ihr Entdecker LEHR'S (1910) und auch WETTSTEIN (1928, 1953) gestellt. Unsicher sind die Beziehungen von *L. vauereselli*, die aufgrund ihrer imbrikativen Beschuppung von LOVERIDGE (1957) zu den Kieleidechsen der Gattung *Algyroides* gestellt wurde.

b. Bereits LEYDIG (1872) und KLEMMER (1957) bildeten das Stachelepithel von *L. vivipara* ab. Letzterer Autor wies dabei bereits auf dessen Übereinstimmung mit demjenigen von *L. oxycephala* hin. Genau dasselbe Kronenepithel zeichnet nun auch *L. praticola* und *derjugini* aus. Die Atlas-Eidechse, *L. andreanskyi*, konnte ich noch nicht

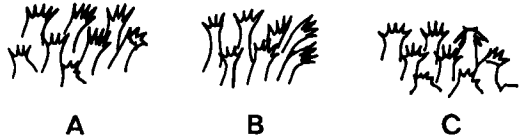


Abb. 8. Stachelepithel der *Zootoca*-Arten.  
A: *L. vivipara*; B: *L. praticola*; C: *L. derjugini*

untersuchen, desgleichen die libanesische *L. fraasii*. *L. vauereselli* schließlich, wie *L. jacksoni* eine großschuppige, ostafrikanische Gebirgsform, zeigt schlanke, einspitzige Zellfortsätze, die ihre Zugehörigkeit zu *Zootoca* sehr unwahrscheinlich machen.

c. Eine Bestätigung dieser oder jener systematischen Ansicht kann aufgrund der identischen Epithelstruktur nur dann gewagt werden, wenn die Abgrenzung nicht gegenüber den Archaeolacerten erfolgen soll. Dies betrifft also nur *L. vauereselli*, die durch ihren abweichenden Stacheltyp am Hemipenis aus der Gruppe der kronentragenden Arten herausfällt. Sie wird bei *Algyroides* besprochen werden.

Bereits PETERS (1962b) weist auf morphologische, ökologische und physiologische Übereinstimmungen zwischen *Zootoca* und *Archaeolacerta* hin. Eine weitere Affinität zwischen diesen Gruppen kommt in der natürlichen Hybridisation zwischen *L. derjugini* und *L. saxicola* zum Ausdruck, die ich schon im allgemeinen Teil erwähnte. Das Produkt dieser stetig im Freiland erfolgenden Verbastardierung ist *L. mixta*, die MÉHÉLY (1909) unter diesem bezeichnenden Namen beschrieb. Der Beweis für die Richtigkeit seiner Vermutung wurde durch DAREWSKIJ u. KULIKOWA (1961) angetreten.

Angesichts der zitierten Übereinstimmungen und der Existenz von Arten, die eine Mittelstellung einnehmen (*L. derjugini* und *chlorogaster*), vor allem aber angesichts der Tatsache, daß der gemeinsame Besitz eines identisch ausgebildeten Kronenepithels ein synapomorpher Charakter ist, halte ich einen taxionomischen Zusammenschluß der beiden Untergattungen für angebracht und gerechtfertigt. Ich freue mich, erwähnen zu dürfen, daß Untersuchungen, die auch andere Strukturen der Genitalia sowie röntgenanatomische Merkmale einschließen, auch ARNOLD (unveröff., mdl. Mitt.) zu derselben Auffassung führten! Dieser Zusammenschluß muß unter dem Namen *Zootoca* Jacquin erfolgen, da er einerseits hohe Priorität über *Archaeolacerta* Mertens hat, andererseits aber unter dem letzteren ja primär *L. bedriagae* verstanden werden muß, die nicht in diese synapomorphe Merkmalsgemeinschaft hineingehört. Ihre Beziehungen, auch die der noch nicht von mir untersuchten sardischen Unterarten *sardoa* und *paessleri*, müssen das Objekt künftiger Untersuchungen sein. Das Taxon *Archaeolacerta* Mertens kann aber vorläufig als monotypische Gruppe für *L. bedriagae* bestehen bleiben.

Die Gruppe *Zootoca* neuen Umfangs, für die ich den für *L. vivipara* eingebürgerten, aber auch auf die meisten anderen Arten zutreffenden deutschen Namen Bergeidechsen vorschlage, enthält somit die folgenden Formen: *Lacerta laevis*, *danfordi*, *saxicola*, *chlorogaster*, *derjugini*, *praticola*, *vivipara*, *horvathi*, *mosorensis*, *oxycephala* und *monticola*. Die von mir nicht untersuchten Arten der kaukasischen Felseidechsen (*saxicola*-Gruppe), die teils parthenogenetisch sind, nämlich *L. armeniaca*, *dahli*, *rostombekovi*, *rudis*, *caucasica*, *unisexualis* und die hybridogene, nach Meinung DAREWSKIJS

(1967) Artrang besitzende *L. mixta* gehören wahrscheinlich ebenfalls zu dieser Gruppe. Die ebenfalls noch nicht untersuchte *L. andreanskyi* ist nach ARNOLD (mdl.) nicht hierher gehörig.

### Übrige Arten (*Lacerta incertae sedis*, *Scelarcis*, *Centromastix*, *Apathya*)

a. Unter dieser Überschrift sollen diejenigen Arten behandelt werden, die sich in keine der bislang skizzierten Artengruppierungen einfügen lassen. Ihnen wurden teils eigene Untergattungen zugestanden, teils wurde ihre subgenerische Stellung offengelassen. Eine solche Form ist die Persische Eidechse *L. brandtii*. Im Habitus mauereidechsenartig, wurde sie von BOULENGER (1916, 1920) als Bindeglied zwischen den Gruppen *Lacerta* s. str. und *Podarcis* verstanden. v. MÉHÉLY (1909) fand Übereinstimmungen im Schädelbau dieser Art mit *L. taurica*. PETERS (1962b:460) weist auf Ähnlichkeiten der Zeichnung und Färbung mit *L. parva* hin. LANTZ et CYRÉN (1939) beschreiben einen Saisondimorphismus in der Färbung der Männchen.

Die Dorneidechse, *L. echinata*, aus den afrikanischen Regenwäldern, zeichnet sich durch eine besondere Schuppenbildung aus. Ihre Schwanzwurzel trägt einen Ring zu »gesträubten« Dornen ausgezogener Wirbelschuppen, die ganz offenbar als Kletterstütze dieser rein arboricolen Form funktionieren. Ihr wurde aufgrund dieser Sonderbildung von BOULENGER (1916) ein eigenes subgenus, nämlich *Centromastix*, zuerkannt.

Ebenfalls ein eigenes subgenus, und zwar *Scelarcis*, erhielt die Brilleneidechse, *L. perspicillata*, die in drei Zeichnungsphasen (type rayée, bronzée, tachetée n. PASTEUR et BONS 1960) in Marokko und Algerien lebt. Sie verdankt ihre subgenerische Sonderstellung dem Besitz eines transparenten Augenlides, einer Bildung also, die, nicht zu reden von anderen Familien, auch innerhalb der Lacertidae keineswegs originell ist. Entsprechende Entwicklungen in den verschiedensten Ausbildungsstufen nennen auch Vertreter der Gruppen *Apathya*, *Eremias*, *Scapteira*, *Philochortus*, *Holaspis*, *Cabrita* und *Ophisops* ihr eigen.

Die letzte der zu den Arten *incertae sedis* zu rechnenden Formen ist *Apathya cappadocica*. Sie wurde als *Lacerta cappadocica* Werner beschrieben, dann zur eigenen Gattung *Apathya* Méhély erhoben. BOULENGER (1920) stellt *Apathya* als „section“ zu der ostafrikanischen Gattung *Latastia*, während sie von MERTENS (1952) als Untergattung zu *Lacerta* gestellt wird.

b. Das Stachel epithel von *L. brandtii* soll nicht mitgeteilt werden, da die beiden von mir untersuchten Männchen ein nicht völlig ausdifferenziertes Epithel aufwiesen. Zu der Stellung dieser Art kann daher auch noch nicht Stellung genommen werden.



Abb. 9. Stachel epithel von A: *Lacerta perspicillata*; B: *L. cappadocica*; C: *L. echinata*

Im Falle der *L. echinata* fand ich eine Bestachelung, die aus schlanken, einspitzigen Zellfortsätzen besteht. Da es sich, wie bereits erwähnt und auch schon an konkreten Fällen erläutert, bei diesem Typ um ein symplesiomorphes Merkmal handelt, kann lediglich darauf hingewiesen werden, daß die für Lacertidenverhältnisse relativ hochspezialisierte Dorneidechse in diesem atelischen Merkmal konservativ geblieben ist.

Ähnliches gilt für *Scelarcis* und *Apathya*. Beide Arten zeigen einspitzige Cuticularstacheln, die sich daher in diesem Fall nicht zur Konstruktion von Beziehungen eignen.

c. Trotz des Versagens des in dieser Arbeit untersuchten Merkmals in diesen drei Fällen sei betont, daß die für diese 3 isolierten Arten eingerichteten Taxa auf ausgesprochenen Adaptivbildungen aufgebaut sind. Die Klärung der Beziehungen dieser Formen bedarf weiterer, neuer Merkmale!

## 2. *Algyroides*

a. Unter der Bezeichnung Kieleidechsen werden in der Gattung *Algyroides* eine Reihe kleiner Lacertiden zusammengefaßt, die sich von *Lacerta* lediglich durch vergrößerte, stark gekielte Rückenschuppen auszeichnen. Eine europäische Gruppe (*marchi*, *fitzingeri*, *nigropunctatus* und

*moreoticus*) bewohnt isolierte Areale, die geographisch und ökologisch mit denen einiger Archaeolacerten übereinstimmen. Ebenfalls reliktiert sind drei weitere Arten (*alleni*, *africanus* und *boulengeri*) in ostafrikanischen Gebirgsstöcken heimisch. Wie erwähnt, wurde von LOVE-RIDGE (1957) die ostafrikanische Gebirgsform *L. vauereselli* in diese Gattung gestellt.

b. Bisher konnten von mir drei europäische und eine afrikanische Form von *Algyroides* untersucht werden. Die beiden balkanischen Arten *A. nigropunctatus* und *moreoticus* zeigen übereinstimmend ein Stachelepithel, das aus einfach ausgezogenen, seitlich umgebogenen Zellfortsätzen besteht. Im Gegensatz dazu besitzt *A. fitzingeri*, der auf Korsika und Sardinien verbreitet ist, ein Kronenepithel! Der einzige bisher untersuchte afrikanische Vertreter, *A. alleni*, zeigt wieder ein Epithel, das dem der beiden balkanischen Arten entspricht. Im Prinzip das gleiche Bild zeigt auch *L. vauereselli*.

c. Obgleich dem einspitzigen Stacheltyp als symplesiomorphes Merkmal eine geringere Aussagekraft innewohnt als dem Kronenepithel, wird dadurch jedoch nicht die natürliche Zusammengehörigkeit von *A. nigropunctatus*, *moreoticus* und *alleni* in Zweifel gestellt. Aus demselben Grunde muß auch von diesem Merkmal aus der Anschluß von *L. vauereselli* an die Gattung *Algyroides* durch LOVE-RIDGE (l. c.) akzeptiert werden. Anders liegt der Fall jedoch bei dem korsio-sardinischen *A. fitzingeri*, der durch seine mehrspitzigen Zellfortsätze aus der Gruppe herausfällt. Hier muß an die ebenfalls korsio-sardinische *Lacerta bedriagae* erinnert werden, die in tiergeographischer Parallele sich ja gleichermaßen im Stachelepithel von den balkanischen Gebirgseidechsen unterscheidet, mit denen sie als typische Art im selben subgenus stand. Die Übereinstimmung des Stacheltypus dieser Form mit der spanischen und nordwestafrikanischen *Lacerta hispanica vaucheri* läßt aus zoogeographischen Gründen die Untersuchung von *Algyroides marchi*, der erst kürzlich in Spanien wiederentdeckt wurde (KLEMMER 1960), besonders wichtig erscheinen. Wenn das Stachelepithel auch dieser Art bekannt sein wird, können womöglich Schlussfolgerungen über die Stellung von *A. fitzingeri* gezogen werden.

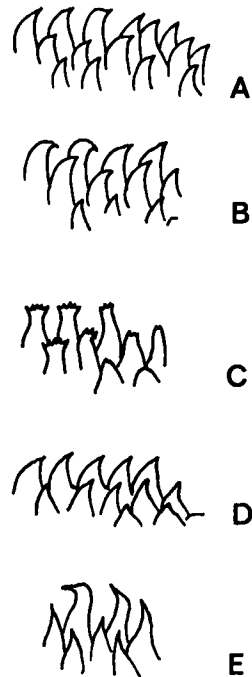


Abb. 10. Stachelepithel von *Algyroides* und *Lacerta* inc. sed. A: *A. nigropunctatus*; B: *A. moreoticus*; C: *A. fitzingeri*; D: *A. alleni*; E: *L. vauereselli*

### 3. *Takydromus*

a. Bei den Schnellläufer-Eidechsen der Gattung *Takydromus* handelt es sich um eine Reihe extrem langschwänziger Formen, die in Ost- und Südostasien verbreitet sind. Sie stellen in Gestalt von *T. sexlineatus* die östlichste Lacertide. Ökologische Hinweise über die meist kletternden Formen finden sich z. B. bei KLINGELHÖFFER (1957:85) und PETERS (1969:451). In diesem Zusammenhang muß auch die abweichende Fingerkonstruktion von *T. kuehnei* gesehen werden, die in identischer Weise bei Geckos der Gattung *Gymnodactylus* auftritt. Immerhin sah BOULENGER (1920) hier die Möglichkeit, für diese Art eine eigene monotypische Gattung, nämlich *Platyplacopus* Blgr., zu schaffen. Genauso verfuhr er mit *T. dorsalis*, dem er wegen seiner kleineren Dorsalschuppen das eigene genus *Apeltonotus* zuerkannte. Aufgrund des umweltbezogenen Charakters dieser Sondermerkmale empfiehlt PETERS (l. c.) ihr Verbleiben in der Gattung *Takydromus*.

b. Leider lag *T. dorsalis* gar nicht, *T. kuehnei* nur in nichtbrünstigen Individuen vor. Bei dem in Schuppenmerkmalen ursprünglicheren *T. tachydromoides* aus Japan ist das

Stachelepithel aus sehr schlanken, zugespitzten und meist umgebogenen Zellfortsätzen aufgebaut. Die südwärts anschließenden Arten *T. septentrionalis* und *sexlineatus*, die gegenüber *tachydromoides* auch ökologisch stärker spezialisiert sind, zeichnen sich durch extrem schlanke, lange Stachelzellen aus, die bei *sexlineatus* an der Spitze stumpf abgeknickt sind (Abb. 11), vergleichbar dem Bild, das wir schon bei *Lacerta peloponnesiaca* (Abb. 6, I) beobachtet haben.

c. Obgleich zu den Stellungen von *T. dorsalis* und *kuehnei* leider nicht Stellung genommen werden kann, bleibt festzuhalten, daß die *Takydromus*-Arten sich zumindest

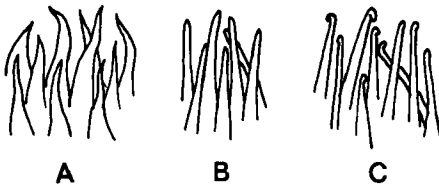


Abb. 11. Stachelepithel von *Takydromus*. A: *T. tachydromoides*; B: *T. septentrionalis*; C: *T. sexlineatus*

in ihren spezialisierten Vertretern in einer Weise entwickelt haben, die sich von dem Grundtyp des einfach ausgezogenen Stachels entfernt hat. Die Untersuchung weiterer Arten dieser Gattung, besonders des als die ursprünglichste Form geltenden *T. amurensis*, ist dringend wünschenswert. Es kann allerdings schon jetzt als wahrscheinlich gelten, daß die von BOULENGER (1920) vermutete enge Beziehung dieser Art zu *Lacerta vivipara* sich als durch den gleichen Lebensraum verursacht herausstellen wird.

#### 4. *Psammodromus*

a. Die Gruppe der Sandläufer (*Psammodromus*) ist mit vier Arten in Nordwestafrika und Südwesteuropa verbreitet. Sowohl in Färbungs- und Zeichnungsmerkmalen als auch in der Pholidose nimmt die größte Art, *P. algirus*, eine Sonderstellung ein, die sie praktisch auf den ersten Blick von der Gruppe der drei übrigen, sehr viel kleiner bleibenden Arten abhebt. Während die Einheitlichkeit der Gattung nie bezweifelt worden ist, weist PETERS (1962b) auf Übereinstimmungen der Zeichnung der drei kleinen *Psammodromus*-Arten (*microdactylus*, *blanci* und *hispanicus*) mit derjenigen von *Lacerta parva* hin.

b. Das Stachelepithel von *P. algirus* besteht aus kleinen, dicht stehenden Zellfortsätzen, die einspitzig ausgezogen sind und damit dem uns schon häufig begegneten Typ entsprechen. Völlig andersartig ist dagegen das Bild, das die Hemipenisoberflächen von *P. blanci* und *hispanicus* (*P. microdactylus* lag nicht in brünstigen Individuen vor) gewähren. Hier bestehen die Cuticularstacheln aus einem schlanken Stiel, der sich apikal in zwei ausladende dünne Spitzen gabelt. Dieser Stacheltyp (Abb. 12) ist innerhalb der untersuchten Lacertidae einzigartig, stimmt aber interessanterweise mit dem bei *Lacerta parva* festgestellten überein!

c. Ebenso wie bei *Algyroides* finden wir also die Gattung *Psammodromus* nach dem Stachelepithel ihrer Mitglieder uneinheitlich. Während für die Beziehungen von *P. algirus* wegen seines symplesiomorphen Stacheltyps keine Aussagen gemacht werden können, zeichnen sich die beiden untersuchten „kleinen“ *Psammodromus*-Arten durch

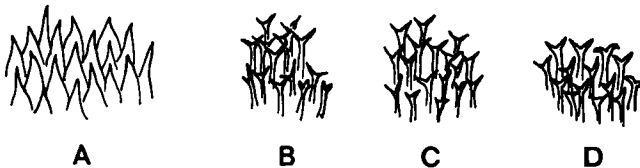


Abb. 12. Stachelepithel von *Psammodromus* und *Lacerta inc. sed.* A: *P. algirus*; B: *P. blanci*; C: *P. hispanicus*; D: *L. parva*



einen Stacheltyp aus, der nicht nur ihnen allein zukommt, sondern darüber hinaus mit großer Wahrscheinlichkeit einen abgeleiteten Typ neben dem Kronenepithel darstellt. Aus diesem Grund deute ich die Synapomorphie in diesem Merkmal zwischen *P. blanci* und *hispanicus* auf der einen und *Lacerta parva* auf der anderen Seite als Ausdruck einer näheren verwandtschaftlichen Beziehung. Dadurch gewinnt auch die von PETERS (l. c.: 458) konstatierte Übereinstimmung der Zeichnungselemente zwischen diesen Formen an Gewicht. Wie im Falle von *Algyroides* verzichte ich darauf, schon jetzt und nur gestützt auf diese wenigen gemeinsamen Merkmale taxionomische und nomenklatorische Konsequenzen zu ziehen. Es sei aber die dringende Revisionsbedürftigkeit dieser Taxa, die mit weiteren neuartigen Kriterien zu beheben wäre, ganz besonders unterstrichen!

Die Befunde am Stachelepithel der nun folgenden Gattungen werden nur der Vollständigkeit halber, soweit sie vorliegen, mitgeteilt. Da die hier gemeinten Formen sich in diesem Merkmal nicht divergent verhalten, sondern in den weitgehend übereinstimmenden Cuticularstacheln eine Symplesiomorphie zum Ausdruck kommt, können keine aussagekräftigen Schlüsse aus den Untersuchungsbefunden gezogen werden. Sie seien vor allem deshalb mitgeteilt, weil sie aber im Rahmen der gesamten Familie Bedeutung für das Erkennen ursprünglicher und abgeleiteter Stacheltypen haben. Wie bereits ausgeführt, war gerade das häufige Auftreten des einspitzigen Stacheltyps bei der Mehrheit der Gattungen von ganz unterschiedlichem Spezialisationsniveau ein Hauptargument für den ursprünglichen Charakter dieses Typs. Noch schwieriger wird eine taxionomische Beurteilung der folgenden Formen dadurch, daß sie materialmäßig noch nicht befriedigend repräsentiert sind.

5. *Nucras*, *Poromera*, *Ichnotropis*, *Holaspis*

a. Die südafrikanischen Stumpfkopfeidechsen der Gattung *Nucras* stehen im BOULENGER-SCHEN (1920) System an der Basis des Lacertiden-Stammbaumes. Sie bilden in vielen Merkmalen eine einheitliche Artengruppe. In ihrer Abgrenzung gegenüber anderen Gattungen bestanden keine Unklarheiten.

Die gleichfalls südafrikanische Gattung *Ichnotropis* ist aus mehreren Arten zusammengesetzt, die sich durch imbricate Beschuppung auszeichnet.

Die monotypische Gattung *Poromera*, in Zentralafrika verbreitet, gehört mit *P. fordii* zu den Formen, die besonders in ihrer Pholidose starke Beziehungen zum Lebensraum zeigen. Ähnlich wie *Lacerta echinata* ist *P. fordii* eine arboricole Art. Im Habitus erinnert sie an manche baumbewohnende Agamen, z. B. *Lyriocephalus*. Das Extrem des arboricolen Lebensformtyps stellt in der Familie der Lacertiden die Gattung *Holaspis* dar. Die einzige Art, *H. guentheri*, trägt die deutsche Bezeichnung Schwanzsaumeidechse wegen einer Reihe absteigender Schuppen, welche jeweils die Schwanzseiten säumt und als Kletterstütze funktioniert. Desgleichen weisen ihre Zehen eine Konstruktion auf, die

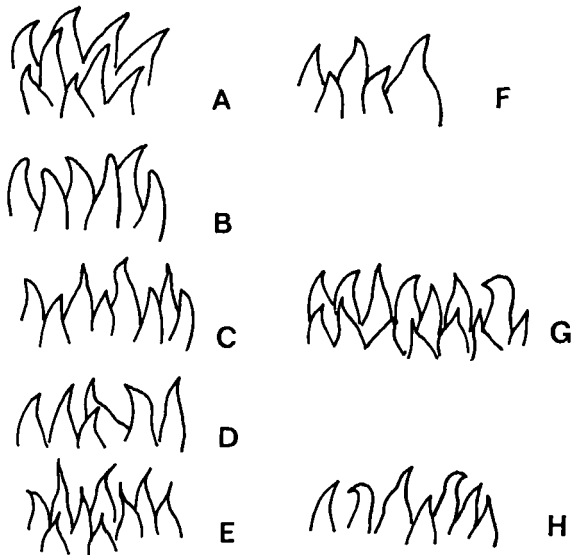


Abb. 13. Stachelepithel von *Nucras*, *Ichnotropis*, *Poromera*, *Holaspis*. A: *N. boulengeri*; B: *N. delalandii*; C: *N. taeniolata*; D: *N. intertexta*; E: *N. spec. nov.*; F: *I. squamulosa*; G: *P. fordii*; H: *H. guentheri*

an die Verhältnisse bei manchen Geckoniden erinnert. Es sind also auch hier im wesentlichen lebensraumbezogene Adaptationen, die diese Art im System isoliert erscheinen lassen und die auch zu ihrer Stellung in einer eigenen Gattung geführt haben.

b. Wie schon angedeutet, stimmen alle eben genannten Formen grundsätzlich im Typ ihres Stachelepithels überein. Bei den *Nucras*-Arten weicht nur eine Art geringfügig dadurch ab, daß die Zellfortsätze ganz besonders lang ausgezogen sind. Ihre Beschreibung wird von BROADLEY (unveröff.) vorbereitet (Abb. 13).

c. Obgleich aufgrund der Symplesiomorphie des Stachelepithels der genannten Formen nichts über ihre Beziehungen zueinander und zu anderen Artengruppen ausgesagt werden kann, sei doch auf die Einheitlichkeit dieser genera in diesem Punkte bei ganz unterschiedlichem Entwicklungsniveau ihrer übrigen Merkmale hingewiesen. Daß sie trotz ihres konservativen Zustands in diesem Merkmal nicht an den Anfang der systematischen Betrachtung gestellt wurden, hat einmal seinen Grund in der mangelnden generellen Kenntnis über diese Tiere, die materialmäßig bedingt ist, zum anderen, weil die Einheitlichkeit der Stachelstruktur die eingangs angeschnittenen Probleme der Gliederungsmöglichkeit nach diesem Merkmal nicht berührt. Vertreter der afrikanischen artenarmen Gattungen *Gastropholis*, *Bedriagaia*, *Philochortus* und *Tropidosaura* waren bislang entweder gar nicht oder nur in nichtbrünstigen Individuen verfügbar.

#### 6. *Eremias*, *Aporosaura*

a. Die Wüstenrenner sind eine in Afrika und Asien überaus artenreiche Gruppe, die mit zwei Arten auch in Europa vertreten ist. Die Systematik dieser Großgattung ist äußerst verworren und umstritten, was sowohl die artliche Abgrenzung vieler Formen als auch ihre intra- und intergenerischen Beziehungen betrifft. BOULENGER (1921) verteilt diese Tiere, die sich untereinander durch einige Habitus- und Körpermerkmale ähneln, auf die Gattungen *Eremias*, *Scapteira* und *Macmahonia*. Die beiden erstgenannten genera trennt er vornehmlich nach dem Besitz oder Fehlen seitlicher Schuppensäume an den Zehen, einem Merkmal, das in direkter Beziehung zu sandigen Biotopen steht und nicht nur bei den lacertiden genera *Acanthodactylus* und *Aporosaura*, sondern auch bei den entsprechenden Lebensformtypen anderer Familien wiederkehrt, z. B. bei dem scinciden *Scincus* und dem iguaniden *Uma*. BOULENGER (l. c.:348) räumt aber bereits ein, daß seine Gattung *Scapteira* diphyletischen Ursprungs sei und „simply made up of modified forms of *Eremias*“. Beide genera unterteilte er (l. c.) in mehrere Untergattungen („sections“), und zwar die letztere in *Scapteira* s. str., *Meroles* und *Saurites*, die Gattung *Eremias* in *Lampreremias*, *Pseuderemias*, *Taenieremias*, *Mesalina* und *Eremias* s. str. Mit Gliederungsfragen dieser Sammelgattung beschäftigte sich ausführlich LANTZ (1928/30), wobei er zu BOULENGER entgegengesetzten Ergebnissen kam. Er stellt das Taxon *Scapteira* s. str. als subgenus zu *Eremias*, wobei er für den westasiatischen Bereich daneben noch die subgenera *Rhabderemias* und *Ommateremias* aufstellt. Die monotypische Gattung *Macmahonia* mit der Art *M. aporosceles* synonymisierte er (l. c.) mit *Eremias* (*Scapteira*), eine Ansicht, der sich auch MERTENS (1969) anschließt. Diese Form verdankte ihre generische Sonderstellung dem Fehlen von Femoralporen, einem Charakter also, der bei den Squamaten in allen Abstufungen ein häufiges Phänomen ist.

Die Verteilung des bisher verfügbaren Materials empfiehlt es, die Wüstenrenner in zwei getrennten geographischen Gruppen zu behandeln, nämlich einer südafrikanischen und einer nordafrikanisch-asiatischen, zumal für die hier geographisch vermittelnde Gruppe *Pseuderemias* gar kein Material vorliegt, was auch für die westafrikanische Gruppe *Taenieremias* gilt. Die südafrikanischen Arten entfallen, nachdem das Gattungstaxon *Scapteira* durch LANTZ (l. c.) auf westasiatische *Eremias*-Formen bezogen wurde, auf die Artengruppen *Lampreremias*, *Mesalina*, *Meroles* und *Saurites*. Den Beziehungen dieser Gruppen zueinander oder zu anderen Wüstenrennern hat kein Herpetologe seit BOULENGERS (1921) zusammenfassender Darstellung spezielles Interesse gewidmet, so daß für derartige Fragestellungen auch das wichtige Werk von FITZ-SIMONS (1943) keinerlei Hinweise liefert. Im Zusammenhang mit den südafrikanischen Wüstenrennern soll hier einer weiteren Eidechse dieses Gebietes gedacht werden, der aufgrund einer strengen Spezialisierung ein eigenes monotypisches genus zugestanden wurde. *Aporosaura anchietae* ist ein Dünenbewohner der südwestafrikanischen Küstengebiete, der sich durch eine für Lacertidenverhältnisse extreme Adaptation an seinen sandigen Lebensraum auszeichnet. Dies drückt sich besonders in der Konstruktion des Kopfes aus (eingesenkter Unterkiefer etc.), was sich jedoch in konvergenter Ausbildung bei wühlenden Vertretern vieler Squamaten wiederfindet. PETERS (1969:449) unterstreicht die verblüffende habituelle Ähnlichkeit von *Aporosaura* mit

den agamiden *Phrynocephalus*-Arten, die denselben Lebensformtyp darstellen. Gleichzeitig weist er auf die grelle Signalfärbung der Schwanzunterseite hin, die bei vielen *Eremias*- (und *Acanthodactylus*-) Arten vorkommt und als ein nahe Verwandtschaft ausdrückendes Merkmal gewertet wird.

Die nordafrikanisch-asiatische Gruppe der Wüstenrenner ist materialmäßig etwas günstiger repräsentiert. Sie verteilt sich auf die subgenera *Mesalina*, *Ommateremias*, *Scapteira* sensu LANTZ, *Rhabderemias* und *Eremias* s. str. Besonderes Interesse verdient die von Marokko bis Westpakistan verbreitete *E. (Mesalina) guttulata*, die sich in mehreren Pholidosemerkmalen nicht nur von den anderen, auch den südafrikanischen *Mesalina*-Arten unterscheidet, sondern von *Eremias* überhaupt (z. B. Anordnung der Ventralia, Besitz eines Occipitale).

b. Auffallend am Stachelepithel der südafrikanischen Wüstenrenner einschließlich *Aporosaura* ist, daß alle untersuchten Arten den einfach ausgezogenen Stacheltyp zeigen, allerdings in verschiedener Weise abgewandelt (Abb. 14). Es sei jedoch an die ebenfalls südafrikanischen Lacertiden *Nucras*, *Ichnotropis* und die zentralafrikanischen *Poromera* und *Holaspis* (Abb. 13) erinnert, sowie daran, daß das Ausbreitungszentrum der Lacertidae in Afrika südlich der Sahara vermutet wird (PETERS 1969). Bei allen diesen Gruppen wurde bisher nur der einspitzige Stacheltyp gefunden.

*E. (Lampreremias) lugubris* zeigt gedrungene, spitz zulaufende Hemipenisstacheln. Bei *E. (Mesalina) lineoocellata* und *namaquensis* sind die Fortsätze schlanker, bei letzterer dazu seitlich umgebogen. Eine weitere Differenzierung findet sich bei *Merolles reticulata*. Hier sind die Zellfortsätze sehr gedrungene, mit scharf basiswärts eingekrümmter Spitze, ähnlich wie wir es schon bei *Lacerta (Podarcis)* gesehen haben (Abb. 6, A–G). *Aporosaura* ist durch deutlich längere, sehr gestreckte Stachelzellen gekennzeichnet, deren spitzer Endabschnitt deutlich umgebogen ist.

Die nordafrikanisch-asiatische Gruppe der Wüstenrenner bietet mehr Abwechslung im Stachelepithel ihrer Mitglieder. Das von *E. (Mesalina) guttulata* ist aus Zellfortsätzen aufgebaut, die, schwach umgebogen, an ihrer konvexen Seite eine deutliche Zähnelung aufweisen. Ein im Prinzip ähnliches, aber aus gestreckteren Fortsätzen bestehendes Epithel ist bei *Eremias arguta* zu finden, die von LANTZ (1928/30) zur typischen Art des subgenus *Ommateremias* erhoben wurde. Bei ihr sind die Cuticularstacheln ebenfalls an der konvexen Seite gezähnt. Bei *Eremias (Scapteira) grammica* finden wir wieder normalen will, besonders in Abgrenzung gegenüber den Archaeolacerten. Die bei den ersteren einfach ausgezogene, umgebogene Stacheln. Ebenso bei *E. scripta*. Die übrigen untersuchten Arten dieser Gruppierung besitzen nun eine Hemipenisbestachelung, die zwar dem Typ nach als Kronenepithel zu bezeichnen wäre, von dem bei *Lacerta (Zootoca)* festgestellten aber durchaus verschieden ist (vgl. Abb. 7, A–H und 8). Während bei dem letzteren der Stiel des Zellfortsatzes direkt an die meist langzackige Krone übergeht, finden wir hier einen schlanken Stiel, der nach einer Verjüngung in

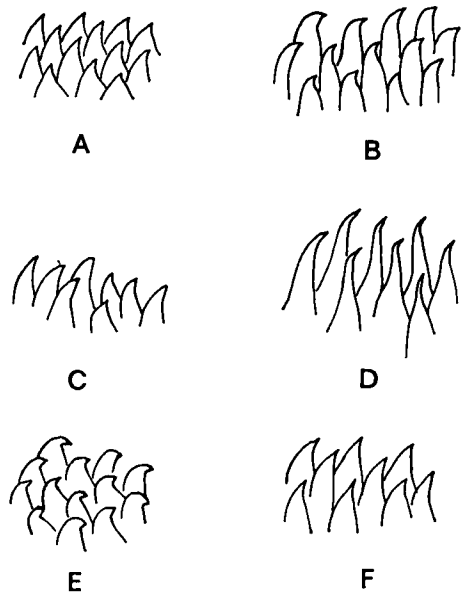


Abb. 14. Stachelepithel südafrikanischer Wüstenrenner. A: *Eremias (Lampreremias) lugubris*; B: *E. (Mesalina) namaquensis*; C: *E. (Mesalina) lineoocellata*; D: *Aporosaura anchietae*; E: *Merolles reticulata*; F: *Saurites cu-neirostris*

die daher kolbenartig wirkende, kleine, kurzzackige Krone übergeht. In diesem Typ stimmen die Arten *E. (Rhabderemias) lineolata* und *pleskei* sowie die vier bisher untersuchten *Eremias* s. str.-Arten *velox*, *strauchi*, *regeli* und *przewalskii* überein.

Es sei hier noch einmal betont, daß die erläuterten Unterschiede zwischen den Kronenepithelia des *Zootoca*- und *Eremias*-Typs bei gleichzeitiger Übereinstimmung innerhalb dieser Gruppen eine beliebige häufige Entstehung paralleler Stachelbilder höchst unwahrscheinlich machen!

c. Obgleich die vorliegenden Befunde an den Wüstenrennern sehr viel unvollständiger sind als beispielsweise die an den *Lacerta*-Arten, erlauben sie dennoch eine Stellungnahme zu Einzelfragen der Gruppensystematik dieser Tiere. Entsprechend den Schlußfolgerungen an der Großgattung *Lacerta* präsentieren sich die Wüstenrenner ebenfalls als im Stachelepithel heterogene Sammelgruppe.

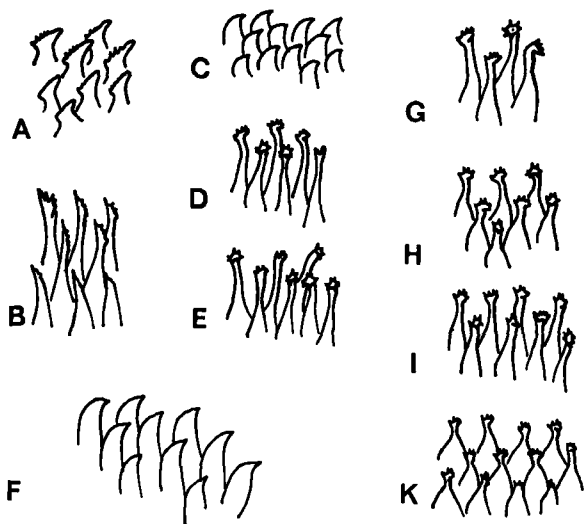


Abb. 15. Stachelepithel nordafrikanisch-asiatischer Wüstenrenner. A: *E. (Mesalina) guttulata*; B: *E. (Ommateremias) arguta*; C: *E. (Rhabderemias) scripta*; D: *E. (Rh.) lineolata*; E: *E. (Rh.) pleskei*; F: *E. (Scapteira) grammica*; G: *E. (Eremias) velox*; H: *E. (E.) strauchi*; I: *E. (E.) regeli*; K: *E. (E.) przewalskii*

Arten. Festgehalten sei hier lediglich noch, daß der extrem spitzköpfige *Meroles reticulata* sich durch ein abgewandeltes einspitziges Epithel, nämlich ein typisches Hakenepithel (Abb. 14, E), auszeichnet. In anderer Richtung hat sich auch *Aporosaura anchietae* von dem Grundtyp entfernt durch seine besonders schlanken Zellfortsätze (Abb. 14, D). Insgesamt verkörpern die südafrikanischen Wüstenrenner aber alle den phyletisch ursprünglichen Typ, was ihnen mit den bereits in diesem Zusammenhang genannten zentral- und südafrikanischen genera gemeinsam ist. Neues Material und weitere neue Merkmale müssen künftig zeigen, wie die Beziehungen dieser Tiere im einzelnen zu rekonstruieren sind.

Unter den nordafrikanisch-asiatischen Wüstenrennern sind die Stachelepithelia von *Eremias (Mesalina) guttulata* und *E. (Ommateremias) arguta* von besonderem Interesse (Abb. 15, A und B). Bei ihnen scheint ein Entwicklungsschritt fixiert zu sein, der die Umwandlung eines einspitzigen zum mehrspitzigen Typ veranschaulicht. Dabei muß an die Übergangstellung von *E. guttulata* in mehreren bereits erwähnten Körpermerkmalen erinnert werden. Auch hier gilt jedoch, daß die bislang noch knappen Daten durch die Untersuchung weiterer hierher gehöriger Arten ergänzt werden müssen. Den ursprünglichen Stacheltyp tragen in dieser Gruppe die große, durch besonders markante Fransenzehen ausgezeichnete arenicole *E. (Scapteira) grammica* sowie *E. (Rhabdere-*

eremias) *lugubris*. BOULENGER (1921:233) erblickt in dieser „section“ eine Übergangsgruppe zu den *Nucras*-

Arten kann folgendes gesagt werden: Trotz der prinzipiellen Übereinstimmung aller untersuchten Formen, die sich im Besitz eines einspitzigen Stacheltyps ausdrückt, sind verschiedene Differenzierungsgrade sichtbar. Den für die Lacertiden typischen Grundtyp verkörpert das Stachelepithel von *E. (Lampreremias) lugubris*.

*mias*) *scripta*. Die letztere stand früher gemeinsam mit der ersteren im genus *Scapteira* sensu BOULENGER, wurde aber dann von LANTZ (1928/30) gemeinsam mit *E. pleskei* und *lineolata* zum subgenus *Rhabderemias* vereinigt. Diesen drei Arten sind vor allem Zeichnungsmerkmale gemeinsam. Zudem gehören sie zu den wenigen Wüstenrennern, für die bionomische Daten vorliegen (PETERS 1964). Nach diesem Autor (l. c.:465) stimmen die drei *Rhabderemias*-Arten in Eigenheiten ihrer Fortpflanzungs- und Wachstumsmodi überein, die sie von anderen *Eremias*-Arten deutlich abheben. Obwohl es sich hier um ein gewichtiges Argument für die natürliche Zusammengehörigkeit dieser Formen handelt, muß dem Befund jedoch entgegengehalten werden, daß sich *E. pleskei* und *lineolata* von *E. scripta* im Stachelepithel grundlegend unterscheiden (Abb. 15, C–E). Die Identität ihres Kronenepithels mit dem der hier in sich einheitlichen vier *Eremias* s. str.-Arten ist offenkundig! So muß auch für die zweite geographische Gruppe der Wüstenrenner eine moderne, auf neuem Material basierende Revision abgewartet werden. Erwähnt sei jedoch, daß die sich aus den Stachelepitheltypen ergebende phyletische Primitivität von *E. grammica* und *scripta* gegenüber den anderen von mir untersuchten Arten durch die Forschungen von SCHTSCHERBAK (unveröff., in litt. 12. 1. 1971) bestätigt wird.

### 7. *Acanthodactylus*, *Latastia*

a. Bei den Fransenfingern der Gattung *Acanthodactylus* handelt es sich um eine morphologisch und ökologisch den Wüstenrennern ähnliche Gruppe. Wie bei vielen Wüstenrennern, so finden sich bei allen Arten der Gattung fransenartige Schuppensäume an den Zehen, deren Abstufung bei den verschiedenen Arten ökologisch korreliert ist. Die Übereinstimmungen zwischen Wüstenrennern und Fransenfingern auch in Zeichnungs- und Färbungsmerkmalen lassen PETERS (1969:452) vermuten, daß sich die *Acanthodactylus*-Arten ebenso wie die BOULENGERschen *Scapteira*-Formen als spezialisierte *Eremias*-Arten erweisen könnten.

b. Im Bild ihrer Stachelepithelia erweisen sich die untersuchten *Acanthodactylus*-Arten als ebenso heterogen wie die Wüstenrenner. *A. schreiberi* und *erythrurus* zeigen ein einspitziges Epithel, welches sich dadurch auszeichnet, daß die Zellfortsätze meist eingeschnürt sind. Bei *A. cantorisi*, *pardalis* und *scutellatus* finden wir ein Kronenepithel, das in seiner Ausprägung genau mit dem bei einigen Wüstenrennern gefundenen und schon oben charakterisierten übereinstimmt. Nur mit einigem Vorbehalt gebe ich das Stachelepithel von *A. grandis* wieder, das an den „Übergangstyp“ von *Eremias guttulata* und *arguta* erinnert. Es lag jedoch leider nur ein Männchen dieser Art vor, dessen Stachel-epithel eventuell nicht völlig ausdifferenziert ist. Weiteres Material von *A. grandis* muß zur Klärung herangezogen werden. Ergänzend sei hier noch auf das Stachel-epithel von *Latastia longicaudata* hingewiesen. Die einzige bisher von mir erfolgreich untersuchte Art dieser nach BOULENGER (1921) und PETERS (1969) den Fransenfingern und Wüstenrennern nahestehenden Gattung zeigt ebenfalls ein Kronenepithel, das dem Typ der beiden genannten Gruppen entspricht.

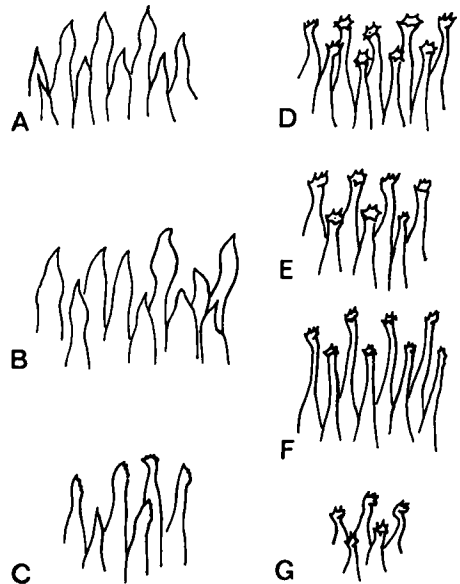


Abb. 16. Stachelepithel von *Acanthodactylus* und *Latastia*. A: *A. schreiberi*; B: *A. erythrurus*; C: *A. grandis*; D: *A. cantorisi*; E: *A. pardalis*; F: *A. scutellatus*; G: *L. longicaudata*

c. Das einzige Merkmal, das die Gattung *Acanthodactylus* einheitlich kennzeichnet und gegen andere Gruppen, vor allem die *Eremias*-Arten, abgrenzt, ist die Tatsache, daß ihr Nasenloch keinen Kontakt zu den Oberlippenschildern hat. Alle übrigen Besonderheiten teilen sie mit den Wüstenrennern. Die Übereinstimmungen erstrecken sich auf habituelle Ähnlichkeiten (stark zugespitzte Schnauze, rübenförmiger Schwanz), auf Schuppenmerkmale (Reduktion der Pileusbeschilderung, Fransenschuppen an den Zehen), auf Zeichnungsbesonderheiten (häufig längsgestreifte Jugendkleider) und schließlich auch auf Färbungsgemeinsamkeiten. Hier ist vor allem die grell farbige Schwanzunterseite, die sich auch auf die Hinterseite der Schenkel erstreckt, zu nennen. Im Unterschied zu den Farbmarkierungen der *Lacerta*-Arten verschwinden sie mit Eintritt der Geschlechtsreife. Nach PETERS (1964:463) kommt ihnen ein episeMATISCHER und nicht, wie MERTENS (1946) vermutet, ein aposeMATISCHER Wert zu. Alle diese Übereinstimmungen lassen PETERS (1969) vermuten, daß die Fransenfingern und die Wüstenrenner gemeinsam eine reale Verwandtschaftseinheit darstellen. Seine weitergehende (l. c.) Schlußfolgerung, daß die *Acanthodactylus*-Arten vielleicht nichts anderes als spezialisierte *Eremias*-Formen sind, läßt sich durch die Befunde am Stachel-epithel dieser Arten stützen. Aus dem Vorkommen der verschiedenen Stacheltypen läßt sich ebenso wie bei *Eremias*, aber auch bei den *Lacerta*-Arten, schließen, daß die Gattung *Acanthodactylus* eine unnatürliche Gruppierung ist. Den plesiomorphen Stacheltyp verkörpern der syrische *A. schreiberi* und der nordwestafrikanisch-südwesteuropäische *A. erythrurus*. Beide Arten sind auch in ihren übrigen Merkmalen die unzweifelhaft ursprünglichsten Arten. Die kronentragenden Arten *A. cantoris*, *pardalis* und *scutellatus* sind in mehreren Merkmalen mehr abgeleitet und zeigen auch eine strengere Bindung an sandige Biotope. Im Zusammenhang damit sind bei ihnen auch die Fransensäume an den Zehen am stärksten entwickelt.

Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß natürliche Beziehungen zwischen den kronenepitheltragenden *Acanthodactylus*-Arten und den am Hemipenis ebenso ausgerüsteten *Eremias*-Formen zu erwarten sind, zumal es sich auch hier, wie schon bei Behandlung der Gattung *Lacerta* erwähnt, um ein synapomorphes Merkmal handelt. Der Befund an der einzigen bisher in brünstigen Exemplaren verfügbaren *Latastia*-Art (Abb. 16, G) erlaubt noch keine Schlußfolgerungen.

### 8. *Ophisops*, *Cabrita*

a. Die Natteraugeneidechsen der Gattung *Ophisops* sind in fünf Arten in Nordwestafrika, Südosteuropa und Vorderasien verbreitet. Typisch für sie ist die Konstruktion des Auges. Das untere Lid ist mit einer großen transparenten Scheibe versehen, wobei es brillenartig mit dem oberen Lid verwachsen ist. Durch eine entsprechende Augenkonstruktion sind bekanntlich viele Echsen, z. B. die meisten Geckos, viele Skinke, einige Tejus und fast alle Schlangen ausgezeichnet. Von den in allen Körpermerkmalen sehr einheitlichen *Ophisops*-Arten unterscheiden sich die zwei Arten der Gattung *Cabrita* lediglich dadurch, daß ihr unteres Augenlid, trotz einer entsprechenden transparenten Scheibe, noch beweglich, also nicht mit dem oberen Lid verwachsen ist. PETERS (1969:450) hält daher eine generische Abtrennung der *Cabrita*-Arten von *Ophisops* nicht für gerechtfertigt.

b. In ihrem Stachelepithel sind die *Ophisops*-Arten ebenfalls einheitlich. Die vier untersuchten Arten – nicht untersucht wurde lediglich *O. beddomii* – besitzen alle ein übereinstimmendes Kronenepithel des *Eremias-Acanthodactylus*-Typs. In genau derselben Weise verhält sich in diesem Merkmal *Cabrita leschenaultii*, deren Stachelepithel in identischer Ausprägung entwickelt ist (Abb. 17). Bei allen Arten dieser Gruppe sind die Zellfortsätze jedoch etwas gedrungener gebaut als die der kronenepitheltragenden *Eremias*- und *Acanthodactylus*-Arten.

c. Wenn man von dem graduellen Unterschied ihrer Augenkonstruktion absieht, sind die *Ophisops*- und *Cabrita*-Arten in nahezu allen Zeichnungs-, Färbungs- und

Pholidosemerkmalen einheitlich gekennzeichnet. Dasselbe gilt für die Ausbildung ihrer Stachelepithelia, da nicht zu erwarten ist, daß sich die einzigen zwei nicht untersuchten Arten dieser Gruppe, nämlich *Ophisops beddomii* und *Cabrita jerdonii*, durch ein grundsätzlich verschiedenes Stachelepithel auszeichnen. Da es sich in diesen Fällen um einen abgeleiteten Stacheltyp handelt, kann die Ansicht von PETERS (l. c.), *Cabrita* und *Ophisops* höchstens subgenerisch zu trennen, unterstützt werden. Einige ihrer gemeinsamen Merkmale teilen die Natternaugen aber auch mit der Fransenfinger-Wüstenrennergruppe, unter anderem auch das synapomorphe Kronenepithel. Wie bei vielen anderen Gruppen gilt jedoch hier, daß neue Untersuchungen an neuem Material die Verwandtschaftsbeziehungen auch dieser Gruppe klären müssen. Erwähnt sei, daß neben den Übereinstimmungen im Stachelepithel und neben einigen morphologischen Gemeinsamkeiten auch Beziehungen im Fortpflanzungs- und Wachstumsmodus zwischen *Ophisops elegans* und einigen *Eremias*-Arten bestehen (PETERS 1964).

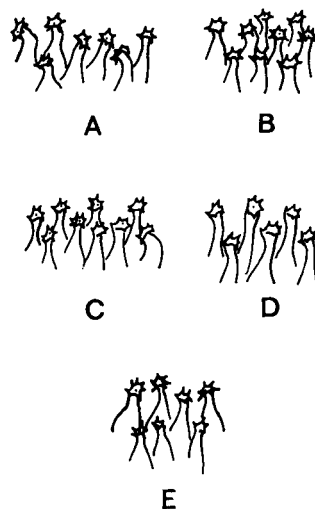


Abb. 17. Stachelepithel von *Ophisops* und *Cabrita*. A: *O. elegans*; B: *O. jerdonii*; C: *O. occidentalis*; D: *O. microlepis*; E: *C. leschenaultii*

## V. Systematische Schlußfolgerungen

Nachdem im allgemeinen Teil dieser Arbeit die taxionomische Verwendbarkeit des Stachelepithels bejaht wurde, galt es im systematischen Teil, dieses Merkmal zu den bisherigen Kriterien der Eidechsen-systematik in Beziehung zu setzen. Anschließend daran erfordern jedoch einige Punkte noch eine spezielle Erwähnung.

Zunächst fällt auf, daß viele bestehende Artengruppen, also Gattungen und Untergattungen, im Stachelepithel uneinheitlich sind. Hier sind innerhalb der heterogenen Sammelgruppe *Lacerta* die subgenera *Lacerta* s. str. (*L. princeps*) und *Archaeolacerta* zu nennen, weiter die genera *Algyroides*, *Psammmodromus* und *Acanthodactylus*, schließlich die Gattung *Eremias*, innerhalb dieser Gruppe die subgenera *Mesalina* und *Rhabderemias*. Alle diese Artengruppen wurden vor allem aufgrund von Merkmalen aufgestellt, die eine starke Beziehung zur Umwelt zeigen.

Natürlich ist das Merkmal des Stachelepithels am Hemipenis nicht in der Lage, diese Differenzen endgültig zu klären. Die Gründe dafür sind in der Einförmigkeit des Merkmals zu suchen, die sich darin äußert, daß nur drei prinzipiell unterscheidbare Stacheltypen vorkommen, nämlich ein einspitziges, ein zweispitziges und ein mehrspitziges Epithel. Da es sich bei dem einspitzigen Stacheltyp, wie oben ausgeführt, um den ursprünglichen handelt, besitzt er eine geringe taxionomische Aussagekraft. In einigen Fällen allerdings können Abwandlungen dieses Typs beobachtet werden, durch die sich auch Artengruppen kennzeichnen lassen (z. B. *Podarcis*, Abb. 6). Günstiger sind die Verhältnisse bei den als abgeleitet interpretierten Typen. Das zweispitzige Gabelepithel, das nur bei den kleinen *Psammmodromus*-Arten und bei *Lacerta parva* gefunden wurde (Abb. 12), berechtigt aufgrund seiner Synapomorphie zu der Konstruktion verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen seinen Trägern. Ähnliches gilt für das Vorkommen des mehrspitzigen Kronenepithels. Hier ist jedoch zu bedenken, daß es höchstwahrscheinlich zweimal entstanden ist, da es in zwei durchaus unterscheidbaren Aus-

prägungstypen vorkommt. Im ersten Fall bei *Lacerta* (Abb. 7, 8), im andern Fall in der Fransenfinger-Wüstenrennergruppe unter Einschluß der *Ophisops*-Arten (Abb. 15, 16, 17). Wie beim Gabelepithel gewinnt die Übereinstimmung von Arten dieser synapomorphen Merkmale aber erst dann Überzeugungskraft, wenn die sich ergebenden Gruppen auch durch mehrere andere verschiedenartige Merkmale gemeinsam kennzeichnen lassen. Dies ist in einigen Fällen gut, in anderen erst andeutungsweise erfüllt. Die Betrachtung der Lacertiden-Systematik in ihrem heutigen Konzept aus einem neuen Blickwinkel hat, wie ich hoffe, abermals deutlich gemacht, daß es bis zu einem natürlichen System der Lacertidae noch ein weiter Weg ist. Dies betrifft vor allem die bionomische und ökologische Erforschung der allermeisten Arten sowie die Suche nach weiteren neuartigen Merkmalen. Außerdem wird aber auch mit den bisher in Anspruch genommenen Kategorien nicht auszukommen sein. Bereits PETERS (1962b) fordert daher, einige Gattungen zu Unterfamilien zu erheben, „um mit Hilfe der niederen Kategorien (Tribus, Genus, Subgenus) ein deutliches Bild über die taxionomischen Beziehungen der einzelnen Formen zu schaffen“ (l. c.: 474, 475). Dabei müßten dann nach ihm einige der heutigen subgenera nachrücken.

Ich unterstütze diese Forderung, die besonders die noch immer umfangreichen Gruppen *Podarcis* (KOPSTEIN u. WETTSTEIN 1921; KLEMMER 1957) und *Zootoca* sensu novo betrifft. Innerhalb dieser subgenera finden sich nach anderen Merkmalen unterscheidbare Gruppen, denen in einem modernen System nomenklatorischer Ausdruck verliehen werden sollte. Unter diesem Gesichtspunkt könnte das Stachelepithel als heutiges subgenus-typisches Merkmal sich einmal als geeignet erweisen, Gattungsdiagnosen zu stützen.

#### Zusammenfassung

Die mikroskopische Untersuchung des Stachelepithels am Hemipenis der Lacertidae und die darauffolgende systematische Betrachtung der Familie führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Das Stachelepithel ist nicht nur bei frischtoten, sondern auch bei bereits konservierten Tieren (Alkohol oder Formalin) ohne Schwierigkeit zu präparieren.

2. Es ist nur bei den in Brunst befindlichen Männchen ausgebildet und unterliegt dem Häutungsrythmus des Tieres. Dementsprechend kann man im Aufbau befindliches und ausdifferenziertes Epithel unterscheiden. Freilandbeobachtungen und eigene Aufsammlungen zeigten, daß die Zeitspanne seines Auftretens mit den von FISCHER (1967) erarbeiteten Phasen des Hypophysen-Gonadensystems korreliert ist. Das Auftreten bestachelten Epithels ließ sich bei nicht-brünstigen, refraktären Männchen durch Hormongaben künstlich provozieren.

3. Unter Zugrundelegung des ausdifferenzierten Stadiums zeigt das Stachelepithel keinerlei innerartliche Variabilität, sondern eine bemerkenswerte Konstanz. Es werden unter diesen konstant auftretenden Stachelzellen drei Haupttypen unterschieden, nämlich ein einspitziges oder Haken-, ein zweispitziges oder Gabel- und ein mehrspitziges oder Kronenepithel.

4. Im Hinblick auf seine Natur wird das Stachelepithel als Bildung sui generis und nicht als direkt ableitbar von Strukturen der äußeren Körperbedeckung interpretiert.

5. Die systematische Situation der Lacertiden wird hinsichtlich der Umweltbezogenheit ihrer Einteilungskriterien besprochen. Unter diesem Gesichtspunkt erfahren die „klassischen“ Merkmale der Zeichnung und Färbung, der Pholidose und des Schädels eine kritische Wertung.

6. Die für die taxionomische Wertigkeit des Stachelepithels wichtige Frage nach der Funktion wird gestellt. Dabei wird eine mögliche funktionelle Bedeutung dieser Struktur als Reiz- und Klammerorgan sowie als mechanische Bastardierungssperre für sehr unwahrscheinlich, eine Bedeutung ihrer speziellen Ausprägungen für diese Funktionen jedoch für ausgeschlossen gehalten. Entsprechend den Überlegungen an Genitalorganen wirbelloser Tiere wird das Stachelepithel als konstantes, selektionswertig neutrales, also atelisches Merkmal für taxionomisch relevant gehalten.

7. In Fortführung der Stichprobenuntersuchungen von KLEMMER (1957) werden die einzelnen Artengruppen nach herkömmlicher Gruppeneinteilung besprochen. Halbschematisierte Abbildungen ihrer Stachelepithelia sind beigegeben. Die taxionomische Stellung der einzelnen Arten und Artengruppen wird im Zusammenhang mit dem einschlägigen Schrifttum diskutiert.

8. Die Sammelgattung *Lacerta* erweist sich als unnatürliche Gruppe. Das Stachelepithel ist geeignet, die subgenerische Einteilung nachzuprüfen. Dabei wird der Umfang des subgenus *Lacerta* sensu PETERS sowie der Anschluß von *Lacerta lepida* an das subgenus *Gallotia* bestä-



tigt. Für *L. princeps* wird eine enge Verwandtschaft zu den *Gallotia*-Arten wahrscheinlich gemacht. Unter den Mauereidechsen ist die Untergattung *Podarcis* nach dem Stachelepithel gut zu charakterisieren, während sich die Gruppe *Archaeolacerta* als uneinheitlich erweist. Die species typica *L. bedriagae* sowie *L. graeca* fallen heraus. Aufgrund weitgehender Übereinstimmung mit den *Zootoca*-Arten wird der Zusammenschluß der übrigen *Archaeolacerten* mit diesen unter dem älteren Namen *Zootoca* vorgeschlagen.

9. Die Gattungen *Algyroides* und *Psammodromus* erweisen sich ebenfalls als uneinheitlich. Die starken Übereinstimmungen zwischen *L. parva* und den kleinen *Psammodromus*-Arten werden unterstrichen. Auf die Revisionsbedürftigkeit beider genera unter neuen Aspekten wird hingewiesen.

10. Auch die generische und subgenerische Aufteilung der *Eremias-Acanthodactylus*-Gruppe wird aufgrund der Befunde am Stachelepithel in Frage gestellt. Dagegen sind die *Ophisops*- und *Cabrira*-Arten auch in diesem Merkmal einheitlich, so daß ihre generische Zusammenfassung befürwortete wird.

11. Die vergleichende Betrachtung des Stachelepithels der verschiedenen Lacertiden ergab, daß nur die synapomorphen Typen taxionomische Schlüsse erlauben. Den in der Mehrzahl befindlichen Trägern des symplesiomorphen Typs müssen neue Untersuchungen mit neuen Merkmalen für die Klärung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen zu Hilfe kommen. Schließlich zeichnet sich ab, daß die bisher in Anspruch genommenen Kategorien nicht ausreichen, weshalb die Forderung von PETERS (1962), die Artengruppen der Lacertiden nomenklatorisch neu zu fassen, voll unterstützt wird.

### Summary

#### *On the Spiny Epithelium of the Hemipenis of Lacertid Lizards and its Systematical Importance*

The microscopical investigation of the spiny epithelium in lacertid hemipenes led to the following results:

1. The spiny epithelium is to be prepared not only in freshly killed, but also in already preserved (alcohol and formalin) specimens.

2. It is developed only in breeding males and underlies the shedding-cycle of the animal. Because of its periodical occurrence one can distinguish between epithelia just developing and fully developed.

3. The comparison of fully developed spiny epithelium in the various lacertids turns out three main-types of spine structure, namely clasp-like, forked and crown-like spines.

4. The spiny epithelium is considered to be a structure sui generis and not directly derivable from structures of the outer integument.

5. The "classic" characters of lacertid systematics are discussed in respect of their dependences of environmental factors.

6. The question of the functional meaning of the spiny epithelium is discussed. It is concluded, that this character is not concerned with special habits. The spiny epithelium is considered as a constant, atelic character with high taxonomic value.

7. The genera and species-groups of the Lacertidae are treated in respect of their taxonomic and phylogenetic position. The material allows the following conclusions:

8. The genus *Lacerta* turns out to be an unnatural group. The spiny epithelium is able to verify the subgeneric classification. The extent of the subgenus *Lacerta* sensu PETERS and the connexion between *Lacerta lepida* and the *Gallotia*-group are confirmed. *Lacerta princeps* seems to be closely related to *Gallotia* rather than to *Lacerta* s. str. Among the wall-lizards the subgenus *Podarcis* is well characterisable, while the group *Archaeolacerta* is not uniform. Its species typica *L. bedriagae* and *L. graeca* do not belong to this group. The morphological similarity of these two species is likely due to their similar habitats. Considering the affinities of most of the *Archaeolacertas* with the *Zootoca*-species it is proposed to unite them under the older name *Zootoca*.

9. The genera *Algyroides* and *Psammodromus* turn out to be unnatural, too. The strong affinities between *Lacerta parva* and the small *Psammodromus*-species are emphasized. A revision of the two genera is urgently necessary.

10. The generic and subgeneric distribution of the *Eremias-Acanthodactylus*-group is doubted because of the hemipenial data. The *Ophisops*- and *Cabrira*-species are unitary in the important character, so that they are believed to be congeneric.

11. The comparison of the lacertid spiny epithelia showed, that only the synapomorph types have great taxonomic value. To clear the relationships of the many forms which possess a symplesiomorph type, new investigations based on new characters, have to be postulated. Finally it is mentioned, that the categories used until now, will not be sufficient for expressing the taxonomic and phylogenetic relations in this family. Because of that I support the postulate of PETERS (1962) to get a new nomenclatoric concept for the species groups of the Lacertidae.

## Résumé

*Etude sur l'épithèle épineux de l'hémipénis des Lacertidés et son importance systématique*<sup>1</sup>

L'étude microscopique de l'épithèle épineux de l'hémipénis des Lacertidés suivie d'un examen de son valeur systématique donnait les résultats suivants:

1. L'é.é. est facile à préparer, non seulement sur des spécimens fraîchement tués, mais aussi sur des exemplaires conservés en alcool ou en formol.

2. Il est pleinement différencié sur des mâles en rut et soumis au rythme de mue de l'animal. C'est pourquoi qu'on peut distinguer épithèle en voie de différenciation ainsi qu'épithèle différencié. Observations en plein air et récoltes personnelles ont permis de démontrer que la formation est corrélée avec la phase d'activité du système hypophyso-gonodaire étudiée par FISCHER (1967). La formation de l'épithèle épineux sur des mâles hors de la période du rut, refractaires, se laissait provoquer par l'injection d'hormones hypophysaires.

3. L'é.é., une fois différencié, n'a point de variabilité spécifique, mais est remarquablement constant. On en peut distinguer trois types, soit à une pointe simple, à deux pointes ou fourchu, enfin à plusieurs pointes ou en forme de couronne.

4. L'é.é. est regardé comme formation sui generis et non comparable au revêtement externe du corps.

5. L'auteur passe en revue les caractères dites «classiques» (dessin et coloration, pholidose et crâne) et en critique la valeur systématique, ces caractères souvent reflétant des facteurs de l'écologie de l'animal.

6. La question de la fonction de l'é.é. s'imposait. L'auteur regarde une fonction d'excitation, de se pouvoir cramponner durant l'accouplement ou bien un mécanisme d'isolation sexuelle comme très peu probable, surtout la configuration des cornéifications indépendante d'une telle action et conséquemment sans importance fonctionnelle quelconque, alors purement atélique.

7. En augmentant le nombre de sondages de KLEMMER (1957), on discute les groupements d'espèces dans la systématique actuelle. Pour chaque espèce étudié on trouve un dessin peu schématisé de l'é.é. L'évaluation des caractères classiques et la forme des crochets comme caractère nouveau permettent les conclusions suivantes:

8. Le grand genre *Lacerta* se révèle d'être un groupement peu naturel. L'é.é. et bien apte de vérifier le groupement sous-générique. L'étendue du sous-genre *Lacerta* au sens de PETERS ainsi que l'affiliation de *Lacerta lepida* avec le sous-genre *Gallotia* sont confirmées. Pour *L. princeps* une proche parenté avec le sous-genre *Gallotia* est probable. Les lézards appartenant au sous-genre *Podarcis* se laissent bien grouper ensemble par l'é.é. aussi, tandis qu'*Archaeolacerta* est composé. L'espèce-type *L. bedriagae* et *L. graeca* diffèrent du reste du groupe. Ces autres concordent bien avec les membres du sous-genre *Zootoca*; on propose l'union des «fausses *Archaeolacerta*» avec les *Zootoca* sous ce nom établi plus tôt.

9. Les genres *Algyroides* et *Psammodromus* ne sont pas uniformes. L'auteur souligne la grande correspondance d'entre *L. parva* et les petits membres du genre *Psammodromus*. Il accentue en outre la nécessité de révision des deux genres sous des aspects nouveaux.

10. Le groupement générique et sous-générique du complexe *Eremias-Acanthodactylus* paraît questionable regardant l'épithèle épineux. Les espèces des genres *Ophisops* et *Cabrita*, au contraire, sont uniformes dans ce caractère aussi. Leur appartenance générique peut être confirmée.

11. L'étude comparée de l'é.é. des divers Lacertidés donnait comme résultat que les types synapomorphes seulement permettent des conclusions taxinomiques. Les porteurs du type symplesiomorphes, formant la majorité des formes, nécessitent des études nouvelles avec des caractères nouveaux pour éclairer leurs positions systématiques. Enfin on voit que les catégories actuellement admises ne suffisent pas pour démontrer les interrelations connues. On ne peut que soutenir pleinement la demande de PETERS (1962) de regrouper les catégories supraspécifiques parmi les Lacertidés.

## Literatur

- ADAM, H., und CZIHAK, 1964: Leitfaden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. Stuttgart: Fischer.
- ATLAND, P. D., 1943: Effects of androgen on behaviour of lizards. Proc. Penn. Acad. Sci. 17, 81-83.
- BEDRIAGA, J. v., 1886: Beiträge zur Kenntnis der Lacertiden-Familie. Abh. Senck.Ges., Frankfurt/Main 14, 17-444.
- BEUCHELT, H., 1936: Bau, Funktion und Entwicklung der Begattungsorgane der männlichen Ringelnatter. Morph. Jahrb., Leipzig 78, 445-516.

<sup>1</sup> Für die Abfassung des Résumé danke ich Herrn Dr. F. KRAPP, Bonn.

- BIRKENMEIER, E., 1951: Beobachtungen über das Paarungsverhalten von *Psammodromus algirus* Linné (Reptilia). Zool. Anz., Leipzig 147, 262–265.
- BISCHOFF, W., 1969: Lacerten-Bastarde. Aquarien und Terrarien, Leipzig, Jena, Berlin (Urania) 16, 262–265.
- BOULENGER, G. A., 1916: On the lizards allied to *Lacerta muralis*, with an Account of *Lacerta agilis* and *Lacerta parva*. Transact. Zool. Soc. London 21, 16–36.
- 1920/21: Monograph of the Lacertidae 1, 2. London, Brit. Mus. (Nat. Hist.).
- BUCHHOLZ, K. F., 1960: Zur Kenntnis von *Lacerta peloponnesiaca* (Reptilia, Lacertidae). Bonn. Zool. Beitr. 11, 87–107.
- CAMP, C. L., 1923: Classification of the Lizards. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 48, 289–435.
- CYRÉN, O., 1924: Klima und Eidechsenverbreitung. Medd. Göteborg Mus., Zool. Avd. 29, 1–82.
- 1928: Spanische und portugiesische Mauereidechsen. Göteb. Kungl. Vetensk. Vitterh.-Samh. Handl., Ser. B. 1, 1–36.
- 1941: Beiträge zur Herpetologie der Balkanhalbinsel. Mitt. k. naturw. Inst., Sofia 14, 36–152.
- DANIELJAN, F. D., 1965: Mechanism reprodukciwnoj izoljazii u njekotorych podwidow skalnoj jaschtscherizy (*Lacerta saxicola* Eversmann). Isw. Akad. Nauk Arm. SSR 15, 75–80.
- Lizards Related to *Lacerta saxicola* Eversmann. Journ. Ohio Herp. Soc. 5, 115–152.
- DAREWSKIJ, I. S., 1966: Natural parthenogenesis in a Polymorphic Group of Caucasian Rock — 1967: Skalnyje jaschtscherizy Kawkaza. Leningrad (Nauka), 214 pp.
- DAREWSKIJ, I. S., und KULIKOWA, W. N., 1961: Natürliche Partenogenese in der polymorphen Gruppe der Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann). Zool. Jahrb. Syst., Jena 89, 119–176.
- DEGEN, E., 1911: Notes on the little-known lizard *Lacerta jacksoni* Blgr., with special reference to its cranial characters. Proc. Zool. Soc., London 1911, 19–36.
- DOWLING, H. G., and SAVAGE, J. M., 1960: A guide to the Snake Hemipenis: a Survey of Basic Structure and Systematic Characteristics. Zoologica, New York 45, 17–28.
- DRZEWICKI, S., 1926: Sur le croisement entre les lézard *Lacerta agilis* L. forma typica et *Lacerta agilis*, var. *erythronotus*. FITZING.-CR. Soc. Biol., Paris 93, 1631–1632.
- EIMER, T., 1881: Untersuchungen über das Variiren der Mauereidechse, ein Beitrag zur Theorie der Entwicklung aus constitutionellen Ursachen, sowie zum Darwinismus. Arch. Naturgesch. 47, 239–517.
- EISELT, J., 1968: Ein Beitrag zur Taxonomie der Zagros-Eidechse, *Lacerta princeps* Blanford. Ann. Nat. hist. Mus. Wien 72, 409–434.
- 1969: Zweiter Beitrag zur Taxonomie der Zagros-Eidechse, *Lacerta princeps* Blanford. Ann. Naturhist. Mus. Wien 73, 209–220.
- FEJÉRVÁRY, G. J., 1936: Notes on a very little known lizard: *Lacerta princeps* Blanf., with description of the male specimen preserved in the Vienna Natural History Museum. Ann. Mus. Zool. Budapest 30, 1–21.
- FISCHER, K., 1967: Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineidechsen (*Lacerta sicula campestris* Betta). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 27, 325–340.
- 1968a: Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineidechsen (*Lacerta sicula campestris* Betta). I. Die Refraktärperiode. Z. vgl. Phys. 60, 244–268.
- 1968b: Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineidechsen (*Lacerta sicula campestris* Betta). II. Einflüsse verschiedener Photoperioden und Temperaturen auf die Progressions- und die Regressionsphase. Z. vgl. Phys. 61, 394–419.
- 1968c: Einflüsse von Licht und Temperatur auf die Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineidechsen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 21, 278–283.
- 1970: Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineidechsen (*Lacerta sicula campestris* Betta). III. Spontanes Einsetzen und Ausklingen der Gonadenaktivität; ein Beitrag zur Frage der circannualen Periodik. Z. vgl. Phys. 66, 273–293.
- FITZ-SIMONS, V. F., 1943: The lizards of South Africa. Transv. Mus. Mem. Pretoria 1, 1–528.
- FORBES, T. R., 1941: Observations on the urogenital anatomy of the adult male lizard, *Sceloporus*, and on the action of implanted pellets of testosterone and estrone. Journ. Morph. 68, 31–61.
- FURIERI, P., 1962: Osservazioni su alcuni particolari istocitologici degli emipeni di *Lacerta sicula campestris*. Boll. Zool. Torino 24, 323–335.
- 1964: Morfologia e ciclo stagionale degli emipeni di *Lacerta sicula campestris* De Betta. Monit. Zool. Ital. Firenze 72, 142–171.
- GORBMAN, A., 1939: Action of mammalian sex hormones in the lizard *Sceloporus occidentalis*. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 42, 811–813.
- HENNIG, W., 1950: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin.
- HIMSTEDT, A., 1965: Lacerten in der 4. Generation. DATZ 18, 308–309.
- KITZLER, G., 1940: Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. Z. Tierpsych. 4, 353–402.
- KLEMMER, K., 1957: Untersuchungen zur Osteologie und Taxonomie der europäischen Mauereidechsen, Abh. senck. naturf. Ges., Frankfurt/Main 496, 1–56.

- 1959: Systematische Stellung und Rassengliederung der spanischen Mauereidechse, *Lacerta hispanica*. Senck. biol., Frankfurt/Main 40, 245–250.
- 1960: Zur Kenntnis der Gattung *Algyroides* (Rept. Lacertidae) auf der iberischen Halbinsel. Senck. biol., Frankfurt/Main 41, 1–6.
- KLINGELHÖFFER, W., 1957: Terrarienkunde, III. Echsen. Stuttgart: A. Kernen. 264 pp.
- KOPSTEIN, F., und WETTSTEIN, O., 1921: Reptilien und Amphibien aus Albanien. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 70, 387–457.
- KOSSWIG, C., 1959: Phylogenetische Trends, genetisch betrachtet. Zool. Anz. 162, 208–221.
- KRAMER, G., 1941: Über das »concolor«-Merkmal (Fehlen der Zeichnung) bei Eidechsen und seine Vererbung. Biol. Ztbl. 61, 1–15.
- KRAUS, O., 1968: Isolationsmechanismen und Genitalstrukturen bei wirbellosen Tieren. Zool. Anz. 181, 22–38.
- KREFFT, G., 1950: Beiträge zur Kenntnis der kanarischen Eidechsenfauna. Neue Ergebn. Probl. Zool. (Klatt-Festschrift), 426–444.
- LANTZ, L. A., 1928, 1930: Les Eremias de l'Asie occidentale. Bull. Mus. Georgie, Tiflis 4, 1–72 und 5, 1–64.
- LANTZ, L. A., et CYRÉN, O., 1939: Contribution à la connaissance de *Lacerta Brandtii* De Filippi et de *Lacerta parva* Blgr. Bull. Soc. Zool. France, Paris 64, 228–243.
- 1947: Les lézards sylvicoles de la Caucasic. Bull. Soc. Zool. France, Paris 72, 169–192.
- LEHR, PH., 1910: Über eine Lacerte aus dem Hohen Libanon (*Lacerta fraasii* n. sp.) und andere Montanformen unter den Eidechsen. Festschrift R. Hertwig 2, 227–238.
- LEYDIG, F., 1857: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt/Main (v. Meidinger) 551 pp.
- 1872: Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen: Laupp, 262 pp.
- LICHT, P., 1967a: Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. I. Interaction of light and temperature in the initiation of testicular recrudescence. Journ. Exp. Zool. 165, 505.
- 1967b: Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. II. Seasonal variations in the effects of photoperiod and temperature on testicular recrudescence. Journ. exp. Zool. 166, 243.
- LOVERIDGE, A., 1957: Check List of the reptiles and Amphibians of East Africa. Bull. Mus. Comp. Zool., Cambridge (Mass.) 117, 153–362.
- MAJUPURIA, T. C., 1969: The muscles, blood vessels and nerves of the cloaca and copulatory organs of *Uromastix hardwickii* Gray; together with the mode of eversion of the hemipenis, the copulation and the sexual dimorphism. Zool. Anz. (im Druck).
- MAYR, E., 1963: Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.).
- 1969: Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw Hill Book Company, 428 pp.
- MÉHÉLY, L. v., 1907: Zur Lösung der »muralis-Frage«. Ann. Mus. Nat. Hung. Budapest 5, 84–88.
- 1909: Materialien zu einer Systematik und Phylogenie der *muralis*-ähnlichen Lacerten. Ann. Mus. Nat. Hung. Budapest 7, 409–621.
- 1910: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Archaeo- und Neolacerten. Ann. Mus. Nat. Hung. Budapest 8, 217–230.
- MERTENS, R., 1921: Zur Kenntnis der Reptilienfauna von Malta. Zool. Anz. 53, 240–263.
- 1946: Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. Abh. senck. naturf. Ges., Frankfurt/Main 471, 1–108.
- 1950: Über Reptilienbastarde. Senckenbergiana, Frankfurt/Main 31, 127–144.
- 1952: Amphibien und Reptilien aus der Türkei. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, ser. B 17, 42–75.
- 1956: Über Reptilienbastarde II. Senck. biol. Frankfurt/Main 37, 383–394.
- 1964: Über Reptilienbastarde III. Senck. biol. Frankfurt/Main 45, 33–49.
- 1969: Die Amphibien und Reptilien West-Pakistans. Stuttg. Beitr. Naturk. 197, 96 pp.
- MERTENS, R., und WERMUTH, H., 1960: Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt/Main: Kramer, 264 pp.
- MEUNIER, K., 1965: Der gesetzmäßige Polymorphismus funktionell indifferenten Organe bei den Lucaniden (Coleopt. Lamellicorn.). Zool. Anz. 175, 50–92.
- MORTENSEN, CH., 1887: Die Begattung der *Lacerta vivipara*. Zool. Anz. 10, 461.
- NIKOLSKIJ, A. M., 1913: Herpetologia caucasica. Tiflis.
- PASTEUR, G., et BONS, J., 1960: Catalogue des reptiles actuels du Maroc. Trav. Inst. sci. Chér., Zool. 21, 1–132.
- PETERS, G., 1961: Die Perleidechse gehört zum subgenus *Gallotia* Blgr. Mitt. Zool. Mus. Berlin 37, 272–285.
- 1962a: Studien zur Taxonomie und Verbreitung der Smaragdeidechsen. I. *Lacerta viridis, trilineata* und *strigata* als selbständige Arten. Mitt. Zool. Mus. Berlin 38, 127–152.

- 1962b Die Zwergidechse (*Lacerta parva* Blgr.) und ihre Verwandtschaftsbeziehungen insbesondere zur Libanon-Eidechse (*Lacerta fraasii* Lehrs). Zool. Jahrb. Syst. Jena **89**, 407–478.
- 1963: Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. II. Ökologische Notizen über einige ostbulgarische Populationen von *Lacerta trilineata*. Mitt. Zool. Mus. Berlin **39**, 203–222.
- 1964: Sekundäre Geschlechtsmerkmale, Wachstum und Fortpflanzung bei einigen transkaukasischen *Eremias*-Formen (Reptilia, Lacertidae). Senck. biol., Frankfurt/Main **45**, 445–467
- 1969: Reptilien. In: URANIA-Tierreich, Bd. III. Frankfurt/Main und Zürich (Deutsch), 355–507.
- RADOVANOVIĆ, M., 1959: Zum Problem der Speziation bei Inseleidechsen. Zool. Jahrb., Syst. Jena **86**, 395–436.
- SCHUSTER, O., 1950: Die klimaparallele Ausbildung der Körperproportionen bei Poikilothermen. Abh. senck. naturf. Ges., Frankfurt/Main **482**, 1–89.
- SCHREIBER, E., 1875: Herpetologia europaea. 639 pp.
- SIEBENROCK, F., 1894: Das Skelett der *Lacerta simonyi* und der Lacertidenfamilie überhaupt. S.-ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. (1), **103**, 1–88.
- STAMMER, H. J., 1959: Trends in der Phylogenie der Tiere; Ektogenese und Autogenese. Zool. Anz. **162**, 187–208.
- STEFFAN, A. W., 1961: Vergleichend-mikromorphologische Genitaluntersuchungen zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der mitteleuropäischen Dryopoidea (Coleoptera). Zool. Jahrb. Syst. Jena **88**, 255–354.
- SWAMMERDAM, 1752: Biblia Naturae. Zit. n. BEUCHELT 1936.
- UNTERHÖSSL, P., 1902: Kloake und Phallus der Eidechsen und Schlangen. Morph. Jahrb., Leipzig **30**, 541.
- WANG BAY-CHAUR, 1966: Studies on the Ecology of four Species of Lizards in Hangchow. III. Breeding. Acta zool. sinica, Peking **18**, 170–185 (chines mit engl. Zsfg.).
- WERMUTH, H., 1955: Biometrische Studien an *Lacerta vivipara*. Abh. Ber. Mus. Naturk. Vorgesch., Magdeburg **9**, 221–235.
- WERNER, F., 1904: Zur Kenntnis der *Lacerta danfordi* Gthr. und der oxycephalen Eidechsen überhaupt. Zool. Anz. **27**, 254–259.
- 1929: Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoolog. Forschungsreise nach Westalgerien und Marokko. S.-ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. (1), **138**, 1–34.
- 1939: Die Reptilien und Amphibien von Syrien. Abh. Ber. Mus. Naturk. Vorgesch., Magdeburg **7**, 211–223.
- WETTSTEIN, O. v., 1928: Amphibien und Reptilien aus Palästina und Syrien. S.-ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. **137**, 773–785.
- 1953: Herpetologia aegaea. S.-ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. **162**, 651–833.
- 1967: Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in die Türkei. Versuch der Klärung des Rassenkreises von *Lacerta danfordi* Gthr. 1876. Ann. Naturhist. Mus. Wien **70**, 345–356.
- WÖPKE, K., 1930: Die Kloake und die Begattungsorgane der männl. Zauneidechse. Jenaische Ztschr. Naturw. **65**, 275–318.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. WOLFGANG BÖHME, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Herpetologische Abteilung, 53 Bonn, Adenauer-allee 150–164