

## Hautstrukturen an Zehen und Schwänzen einiger Agamiden (Reptilia: Sauria: Agamidae)

HANS-HERMANN SCHLEICH & WERNER KÄSTLE

Mit 12 Abbildungen

Die Auswertungen von Rasterelektronenmikroskop-Aufnahmen von *Chamaeleo* und *Cophotis* (SCHLEICH & KÄSTLE 1979) regten zu weiteren Untersuchungen an, deren Ergebnisse hiermit vorgestellt werden. Die Aufnahmen wurden wiederum von H.-H. SCHLEICH mit der gleichen Methode angefertigt. Das Untersuchungsmaterial stammt größtenteils aus Aufsammlungen von Herrn W. ERDELEN. Für die Bereitstellung des Untersuchungsmaterials aus der Zoologischen Staatssammlung München danken wir Herrn Dr. U. GRUBER freundlichst.

Da an den Sohlen von *Cophotis ceylanica* besonders merkwürdige Strukturen gefunden wurden, lag der Gedanke nahe, verwandte Agamiden-Gattungen zu vergleichen. Dabei wurden folgende Präparate untersucht (in Klammern Inventar-Nummern der Zoologischen Staatssammlung München):

*Aphaniotis fusca* (ZSM 460/1979):  
rechtes Hinterbein.

*Otocryptis wiegmanni* (ZSM 47/1979):  
rechtes Hinterbein und Schwanzspitze.

*Ceratophora stoddarti*, eine der drei ceylonesischen Arten von „Nose Horned Lizards“ (ZSM 5/1968):  
rechtes Hinterbein und Schwanzspitze.

*Sitana ponticeriana* (ZSM 48/1979):  
rechtes Hinterbein und Schwanzspitze.

In jenen Fällen, in denen die Strukturen der Schuppen von Fuß-Unterseite und Schwanz weitgehend übereinstimmen, wurden die Präparate nicht fotografiert. Nicht abgebildet wurden: *Ceratophora*-Sohle und *Sitana*-Schwanz.

Die untersuchten Arten sind relativ klein (Kopf-Rumpflänge 5 bis 7 cm) und stammen aus einem Gebiet, das besonders reich an ökologisch spezialisierten Agamiden ist. Auffällige, vom primitiven Grundtyp der Familie (zum Beispiel der Gattung *Agama*) abweichende Kennzeichen sind bei

*Cophotis*: verborgenes Trommelfell, sehr große Schuppen, Greifschwanz, lebendgebärend;

*Aphaniotis*: verborgenes Trommelfell;

*Otocryptis*: verborgenes Trommelfell, Männchen mit sehr großer Kehlwamme;

*Ceratophora*: verborgenes Trommelfell, sehr große Schuppen, Nasenaufsatz;

*Sitana*: Männchen mit sehr großer Kehlwamme, nur vier Hinterzehen.

Von diesen vier Gattungen hält sich *Sitana* am weitaus häufigsten am Boden auf und läuft sehr schnell. *Otocryptis wiegmanni* wurde von MATUSCHKA (1978) in einer Abbildung vorgestellt. *Aphaniotis* ist bei sehr oberflächlicher Betrachtung einem mittelgroßen *Anolis*, etwa *A. carolinensis*, nicht unähnlich, hat aber keine Haftlamellen. Genauere Daten über die Lebensweise fehlen.

Die untersuchten Schuppen weisen typische Fein- und Grobstrukturen auf, die aus den Abb. 1-9 ersichtlich sind und folgendermaßen aussehen:

Feinstrukturen: Oberfläche mehr oder weniger glatt beziehungsweise mit Kanten, die ein netzartiges Muster aus vier- bis siebeneckigen Waben ergeben.

Grobstrukturen: Auffällige Erhebungen, die sich über einen großen Teil der Schuppe erstrecken können. Sie tragen oft nur an der Basis ein Wabenmuster. Es handelt sich um Kegel, die sich aus der Schuppenmitte erheben (*Cophotis*; SCHLEICH & KÄSTLE 1979), Längskiele, die gegen das Schuppenende allmählich verschwinden oder aber in einer Spitze enden, weitere kleinere Spitzen sowie bogig verlaufende Kanten, die die Spitzen miteinander verbinden. Die meisten der genannten Grobstrukturen sind zum Beispiel auf Abb. 11 (6) skizziert.

#### Bemerkungen zu den Aufnahmen

*Aphaniotis fusca*. Die Zehenbeschuppung (Abb. 1) ist sehr uneinheitlich. Die lateralen Schuppen der Zehen sind flach und einkielig. Auf der Unterseite sind die Schuppen direkt hinter den Krallen relativ glatt. Gegen die Zehenbasis zu tragen sie sehr kräftige Stacheln (Abb. 2), die als Gegenspieler der Krallen beim Umgreifen von Zweigen dienen können. Von den zweikieligen Schuppen stehen die zweispitzigen (Abb. 2) näher der Zehenspitze, die vier- (Abb. 4) und fünfspitzigen näher dem Zehengrund. Schuppen, die in Häutung stehen, erscheinen hell. Während der Aufnahme laden sie sich wegen der darunterliegenden isolierenden Luftschicht besonders stark negativ auf. Sie geben daher in verstärktem Maß Elektronen ab, die für die Schwärzung des Negativs verantwortlich sind.

*Otocryptis wiegmanni*. Die Schuppen der Zehen-Unterseite (Abb. 5-6) sind hier weit weniger spezialisiert als bei *Aphaniotis*. Sie gleichen weitgehend den Schuppen, die die Sohle von *Aphaniotis* bedecken (Abb. 3). Die Wabenstruktur ist bei beiden Arten sehr ähnlich. Die Schwanzspitze (Abb. 7) trägt nur einspitzige Schuppen. An ihren Enden finden sich Borsten, die vermutlich im Dienst des Tastsinns stehen. Solche „Tastborsten“ sind auch an den randständigen Schuppen auf Abb. 3 zu erkennen.

*Sitana ponticeriana* (Abb. 8). Hier ist die Wabenstruktur wesentlich gröber als bei den vorausgehenden Arten. Die Felder haben etwa den doppelten Durchmesser. Die Zehen-Unterseiten tragen dreispitzige, das Schwanzende einspitzige Schuppen.

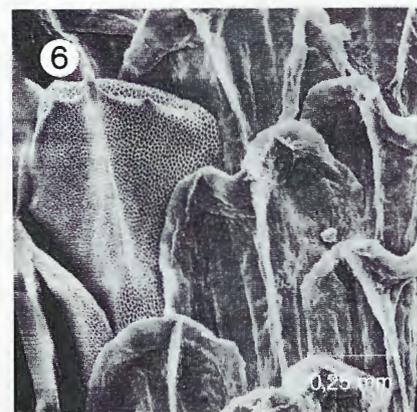
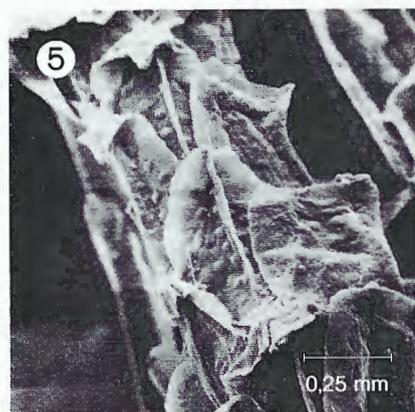
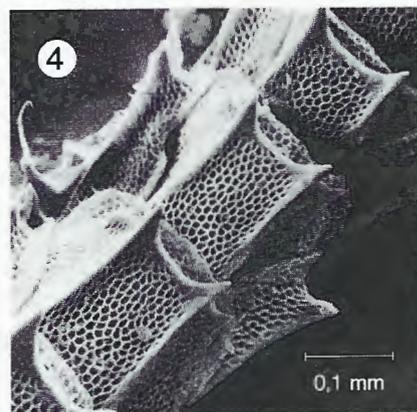
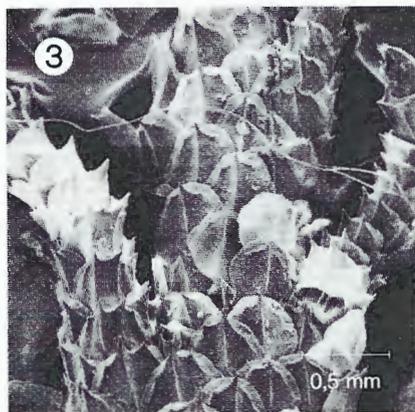
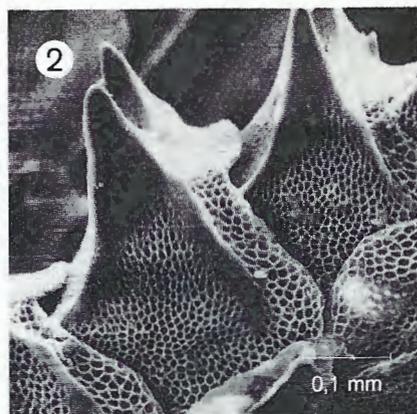
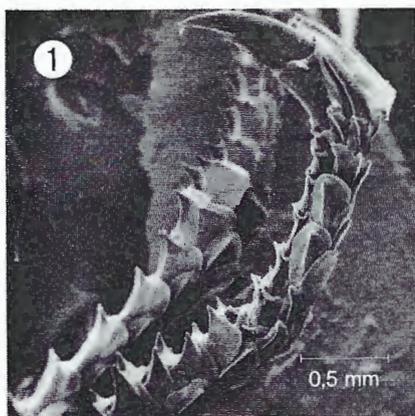


Abb. 1-4. *Aphaniotis fusca*. — 1) Zehen seitlich; 2) Ausschnitt aus Abb. 1; 3) Fuß-Unterseite; 4) Zehen-Unterseite.

*Aphaniotis fusca*. — 1) Toes from lateral; 2) section from fig. 1; 3) underside of foot; 4) underside of toe.

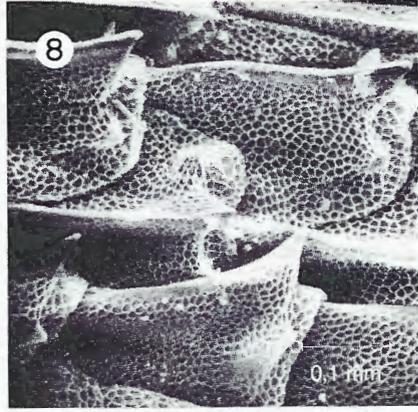
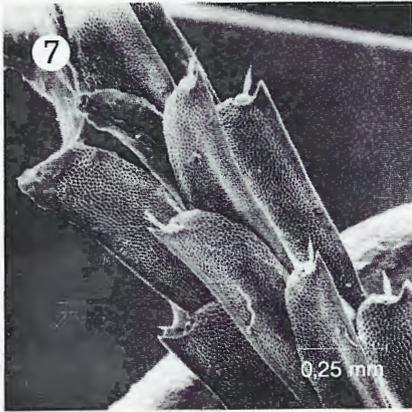


Abb. 5-7. *Otocryptis wiegmanni*. — 5) Unterseite der Zehen, alle Schuppen in Häutung; 6) die meisten Schuppen in Häutung; 7) Schuppen der Schwanzspitze mit Sinnesborsten.

*Otocryptis wiegmanni*. — 5) Underside of toes, all scales molting; 6) most scales shedding; 7) scales of tail tip with sensory setae.

Abb. 8. *Sitana ponticeriana*. — Schuppen der Zehen-Unterseite.

Scales on underside of toe.

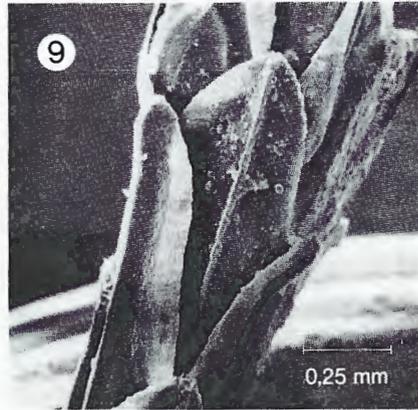


Abb. 9. *Ceratophora stoddarti*. — Schuppen der Schwanzspitze.

Scales on tip of tail.

*Ceratophora stoddarti* (Abb. 9). Die Schuppenoberfläche trägt anstelle des Wabenmusters nur Runzeln. Es ist anzunehmen, daß das Tier in einem vorbereitenden Stadium der Häutung stand und deshalb die Feinstruktur nicht zu erkennen war. Ein nachträglich untersuchtes Trockenpräparat der gleichen Art zeigte eine Wabenstruktur in ähnlicher Größenordnung wie *Otocryptis*. Bei dem Trockenpräparat tragen die Schwanzschuppen im Gegensatz zu Abb. 7 an den Enden des Kiels eine Stachelspitze.

Bei einem derartigen Strukturrenvergleich drängt sich die Frage auf, ob gewissen Ähnlichkeiten, zum Beispiel die Wabenstrukturen, als Anpassungen an spezielle Aufgaben zu deuten sind oder ob sie bereits bei gemeinsamen Vorfahren vorhanden waren, ob sie also analog oder homolog sind. Diese Frage muß für Fein- und Grobstrukturen getrennt beantwortet werden.

Mehrere Argumente sprechen dafür, daß die Feinstrukturen keine Spezialanpassung an eine bestimmte Lebensweise oder Funktion darstellen:

(1) *Sitana* ist ein sehr schneller Läufer auf Bodenflächen mit spärlicher Vegetation und klettert nur gelegentlich in niederen Pflanzen. Sie besitzt aber ein ähnliches Wabenmuster wie *Cophotis ceylanica*.

(2) Benachbarte Schuppen mit unterschiedlicher Funktion, zum Beispiel Zehenunterseite, Zehenseite und Sohle, tragen das gleiche Wabenmuster aber unterschiedliche Grobstrukturen (Abb. 4, 10). Das gleiche gilt auch für weit auseinanderliegende Schuppen, wie die der Zehenunterseite und der Schwanzspitze von *Otocryptis* (Abb. 6-7).

Das letzte Argument spricht gleichzeitig für einen engeren Zusammenhang zwischen Grobstrukturen und Funktion.



Abb. 10. Fußunterseite von *Aphaniotis fusca*, Schemazeichnung zu Abb. 3. — 1 = innere, 5 = äußere Zehe. Weiß: einkielige, einspitzige Schuppen (1 in Abb. 11); schraffiert: einkielige mehrspitzige Schuppen (2-3 in Abb. 11); schwarz: mehrkielige Schuppen mit zwei bis fünf Spitzen (4-6 in Abb. 11).

Underside of foot of *Aphaniotis fusca*, schematic drawing according to fig. 3. — 1 = inner, 2 = outer toe. — White: single-keeled, single-pointed scales (1 in fig. 11); cross-hatched: single-keeled with two or three points (2-3 in fig. 11); black: double-keeled with two to five points (4-6 in fig. 11).

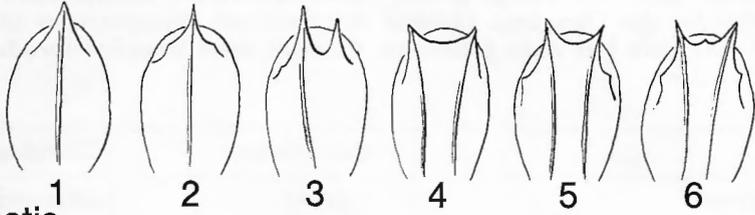
Es ist verfrüht, aus den vorliegenden Daten weitreichende Schlüsse zu ziehen. Daß sich hier ein weites Feld für Untersuchungen mit systematischer oder ökologischer Fragestellung öffnet, ist einleuchtend. Es wäre vor allem zu untersuchen, ob die Wabenstruktur auch bei entfernter verwandten Arten auftritt. Aus den obengenannten Gründen muß man annehmen, daß es sich um ein stammesgeschichtlich relativ stabiles Merkmal handelt.

Die Auswertung des Grobstruktur-Musters bei *Aphaniotis* (Abb. 4, 10) zeigt, daß sich auf der Unterseite des Fußes Zwischenformen von der ein- zur fünf-spitzigen Schuppe finden. Da sich einkielige Schuppen mit einer oder drei Spitzen auch bei zahlreichen morphologisch wenig spezialisierten Agamiden-Gattungen finden, ist dieser Schuppentyp vermutlich der urtümlichere, von dem sich Schuppen mit mehreren Kiehlen beziehungsweise einer kegelförmigen Erhebung ableiten. Übergänge lassen sich auch für die Kegel-Grobstruktur von *Cophotis* zeigen (Abb. 11). Zwischenformen von Schuppen mit einer und drei Spitzen gibt es bei *Sitana* (Übergang von der Fußwurzel bis zur Zehenspitze).

Während die Feinstruktur unverändert über Schuppen unterschiedlicher Lage und Funktion verteilt ist, zeigen die Grobstrukturen auffällige Abwandlungen

und sehr unterschiedliche Verteilungsmuster; Abb. 10 zeigt den Sachverhalt bei *Aphaniotis*. Selbst scheinbar so unterschiedliche Grobstrukturen wie einkiehlig einspitzige und mehrkiehlige vier- oder fünfspitzige Formen gehen kontinuierlich

**Aphaniotis**



**Cophotis**

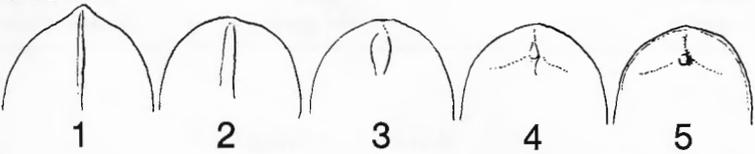


Abb. 11. Übergangsformen von Fußschuppen. — Obere Reihe: *Aphaniotis fusca* (vgl. Abb. 3). 1-2) Sohle; 3) Zehenwurzel; 4-6) Zehen-Unterseite. — Untere Reihe: *Cophotis ceylanica*. 1) Unterschenkel; 2-3) Ferse; 4-5) Sohle. — Darstellung nicht maßstabgetreu.

Transitional forms of foot scales. — Upper row: *Aphaniotis fusca* (compare fig. 3). 1-2) Sole; 3) base of toe; 4-6) underside of toe. — Lower row: *Cophotis ceylanica*. 1) Tibia; 2-3) heel; 4-5) sole. — Not drawn to same scale.

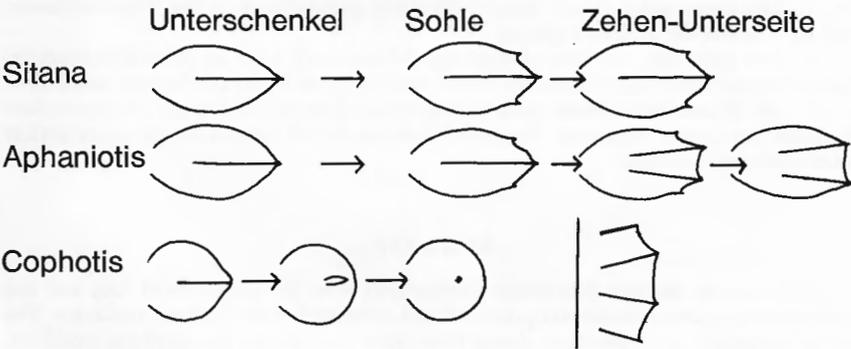


Abb. 12. Die Schuppentypen auf verschiedenen Teilen des Beines bleiben unverändert oder gehen ineinander über (→) beziehungsweise sind scharf voneinander abgesetzt (|). — Nicht maßstabgetreu.

The scale types on different parts of the leg show no or little changes (→) or differ sharply (|). — Not drawn to same scale.

ineinander über (Abb. 11-12). *Sitana* stellt einen vermutlich primitiveren Zustand dar, denn es kommen nur einkielige Schuppen mit ein bis drei Spitzen vor. Bei *Cophotis* dagegen findet sich an der Zehenwurzel eine scharfe Grenze zwischen den runden Schuppen mit Hornkegel (Sohle) und den mehrkieligen der Zehen-Unterseite.

Die Fußschuppen unterscheiden sich bei den untersuchten Arten also sowohl in der mehr oder weniger großen Variationsbreite der Schuppenform sowie in der Art der Übergänge zwischen den einzelnen Schuppentypen (Abb. 12). *Sitana* stellt hier einen primitiven, *Cophotis* einen besonders fortschrittlichen Typ dar.

	Variationsbreite	Übergänge
<i>Sitana</i>	gering	kontinuierlich
<i>Aphaniotis</i>	groß	kontinuierlich
<i>Cophotis</i>	sehr groß	diskontinuierlich

#### Zusammenfassung

(1) Es werden Rasterelektronenmikroskop-Aufnahmen von Fuß-Unterseiten und Schwanzschuppen von vier Agamiden-Arten vorgestellt und mit der in einem früheren Beitrag besprochenen *Cophotis ceylanica* verglichen. Die neu untersuchten Arten sind: *Aphaniotis fusca*, *Otocryptis wiegmanni*, *Ceratophora stoddarti* und *Sitana ponticeriana*.

(2) Die Oberflächenstrukturen der untersuchten Schuppen lassen sich in Fein- und Grobstrukturen einteilen. Als Feinstruktur zeigen alle untersuchten Tiere mit Ausnahme von *Ceratophora stoddarti*, die sich vermutlich vor der Häutung befand, ein Wabenmuster. Als Grobstrukturen können Kegel (*Cophotis ceylanica*) sowie Kiele und Stachelspitzen (übrige Arten) auftreten.

(3) Die untersuchten Arten unterscheiden sich grundlegend in der Variationsbreite und Kontinuität der Fußbeschuppung.

(4) Der einkielige, ein- oder dreispitzige Schuppentyp wird als primitiv betrachtet. Spezialisierte Formen der Fußschuppen sind mit ihm durch Übergangsformen verbunden.

(5) Die Waben-Feinstruktur steht nicht in engem Zusammenhang mit einer speziellen Funktion bestimmter Schuppen. Vermutlich handelt es sich um ein stammesgeschichtlich relativ stabiles Merkmal.

#### Summary

(1) Scanning electron microscope photographs from the underside of foot and tail scales of four agamid species are presented and compared with *Cophotis ceylanica*. The species examined are *Aphaniotis fusca*, *Otocryptis wiegmanni*, *Ceratophora stoddarti*, and *Sitana ponticeriana*.

(2) The surface structures of the examined scales can be divided in fine and gross structures. The fine structure of all examined specimens except *Ceratophora stoddarti*, which apparently was shortly before shedding, consists in a honeycomb pattern. The observed gross structures are cones (*Cophotis ceylanica*) or keels and spines (other species).

(3) The foot scale patterns of the examined species greatly differ in variability and continuity.

(4) The single-keeled, single- or three-pointed scale type is regarded as primitive. More specialized forms of leg scales are connected with it by intermediary forms.

(5) The honeycomb structure is not narrowly connected with special scale function. It is supposed to be a relatively stable phylogenetic characteristic.

#### Schriften

KÄSTLE, W. (1966): Beobachtungen an ceylonischen Taubagamen (*Cophotis ceylanica*). — *Salamandra*, 2: 78-87. Frankfurt am Main.

MATUSCHKA, F. R. (1978): Beobachtungen bei der Haltung von *Otocryptis wiegmanni*. — *Salamandra*, 14: 207-211. Frankfurt am Main.

SCHLEICH, H.-H. & KÄSTLE, W. (1979): Hautstrukturen als Kletteranpassungen bei *Chamaeleo* und *Cophotis*. — *Salamandra*, 15: 95-100. Frankfurt am Main.

Verfasser: Dipl.-Geol. Dr. HANS-HERMANN SCHLEICH, Institut für Paläontologie und Historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 8000 München 2. — Dr. WERNER KÄSTLE, Pelkovenstraße 117, 8000 München 50.