

Beitrag zur Systematik der Fächerfinger

(Sauria: Gekkonidae: *Ptyodactylus*)¹

PETER HEIMES

Mit 13 Abbildungen

Abstract

On morphological grounds supported by electrophoresis six taxa of *Ptyodactylus* are recognized as *P. b. hasselquistii* (DONNDORFF, 1798); *P. b. ragazzi* ANDERSON, 1898; *P. guttatus* HEYDEN, 1827; *P. puiseuxi* BOUTAN, 1893; *P. oudrii* LATASTE, 1880; *P. homolepis* BLANFORD, 1876.

The Near East where three of the species live is seen as the centre of dispersal. *Homolepis* has reached Pakistan, supposedly during a glacial period via the (now) Street of Hormus; *oudrii* has spread westwards into the Sahara followed by *ragazzi* which is assumed to have forced *oudrii* into refugial areas of the Atlas and AntiAtlas Mountains.

Key words: Sauria; Gekkonidae; *Ptyodactylus*; systematics; origin of radiation.

1. Einleitung

Der Name Fächerfinger (*Ptyodactylus*) kennzeichnet die eigenartige Zehenstruktur dieser Gekkoniden. Die fächerartig verbreiterten, unterseits mit zahlreichen Lamellen versehenen Zehenspitzen werden durch eine Kerbe, in der eine retraktile Krallen sitzt, in zwei gleichgroße Hälften geteilt.

Die Gattung *Ptyodactylus* weist ein saharo-sindisches Verbreitungsmuster auf. Das von ihr besiedelte Areal erstreckt sich in Nord-Süd-Richtung von Syrien bis Kamerun und vom AntiAtlas (Marokko) im Westen bis nach Pakistan im Osten (Abb. 1). Innerhalb dieses Gebietes werden hauptsächlich Wüsten und deren Randgebiete bewohnt. Die Fächerfinger besiedeln in erster Linie Felsen unterschiedlicher Größe. Infolgedessen deckt sich ihr Verbreitungsgebiet weitgehend mit der Ausdehnung der Gebirge. Wohl auch aufgrund der sehr isolierten Areale vieler Populationen sind im vergangenen Jahrhundert zahlreiche Arten und Unterarten vor allem aus dem ägyptisch-vorderasiatischen Raum beschrieben worden, die sich zum großen Teil auf geringfügige Variationen bezüglich Färbung, Schup-

¹ Die vorliegende Veröffentlichung basiert auf dem Material einer am Fachbereich Biologie (Zoologie) der Philipps-Universität in Marburg (Lahn) angefertigten Diplomarbeit (1982).

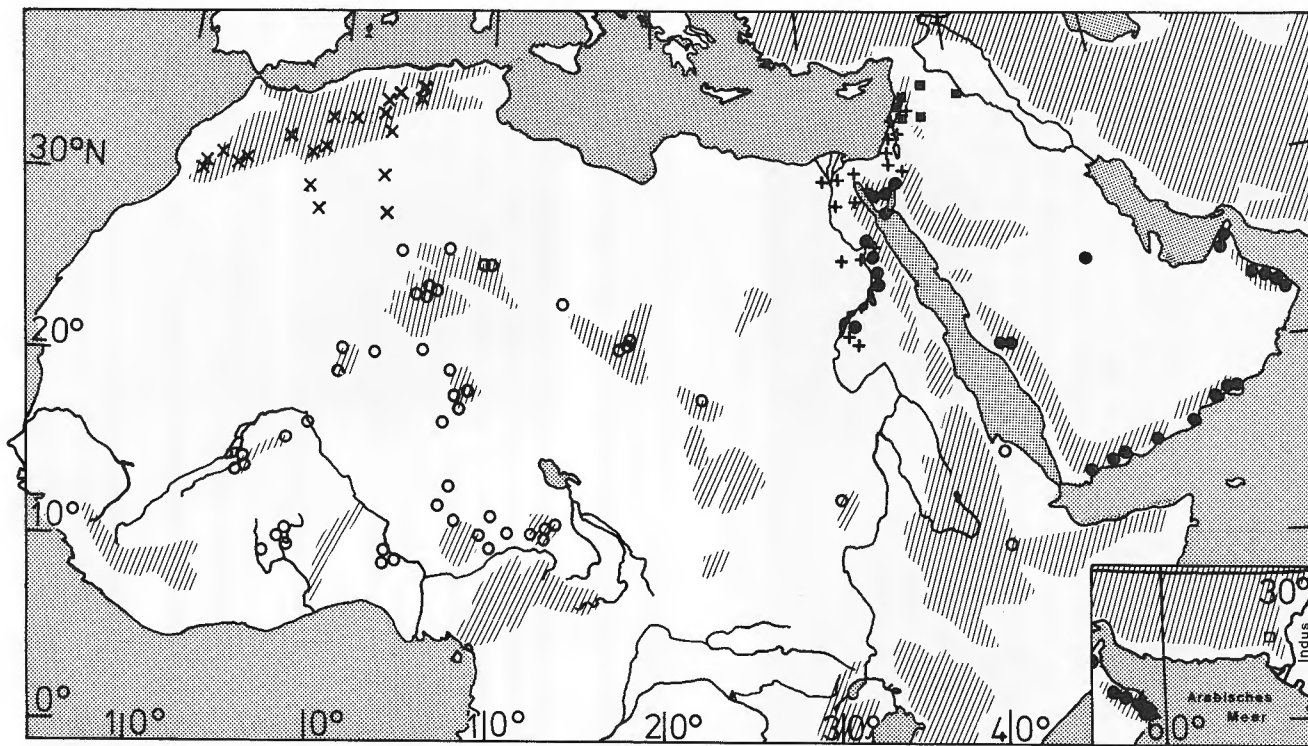


Abb. 1. Verbreitung der Gattung *Ptyodactylus*. *P. b. hasselquistii* (●); *P. b. ragazzi* (○); *P. guttatus* (+); *P. puisieuxi* (■); *P. oudrii* (×); *P. homolepis* (□). Gebirge und Hochflächen sind schraffiert.

Distribution of the genus *Ptyodactylus*. Hatching indicates mountains and plateaus.

penzahlen und Körperproportionen stützen (ANDERSON 1898, BLANFORD 1876, BOUTAN 1893, DUMÉRIL & BIBRON 1836, GEOFFROY 1809, GOLDFUSS 1820: 158, GRAY 1825, VON HEYDEN 1827, LATASTE 1880, MERREM 1820: 40, PERACCA 1894, SCHINZ 1833: 74 und TORNIER 1901).

Die Überprüfung der zahlreichen Erstbeschreibungen reduziert die Zahl der gültigen Taxa erheblich auf fünf Arten und zwei Unterarten.

Die Gattung *Ptyodactylus* umfaßt nach der letzten, von WERMUTH (1965) zusammengestellten Synonymie-Liste folgende Taxa: *P. h. hasselquistii* (von Französisch-West-Afrika, Marocco und der algerischen Sahara bis Ägypten einschließlich der Sinai-Halbinsel, außerdem Israel, Transjordanien, Arabien, Syrien, Irak und Iran), *P. h. oudrii* (östliches Marocco und Algerien), *P. h. togoensis* (Togo), *P. homolepis homolepis* (Vorder-Indien, Sind) und *P. homolepis socotranus* (Insel Sokotra). WERMUTH folgt, um „die problematischen Namen vorerst bei der Nominatrasse“ aufzuführen, weitgehend der Auffassung von LOVERIDGE (1947) bei dessen Bearbeitung der Gattung *Ptyodactylus* im Rahmen seiner Gesamtrevision der afrikanischen Gekkoniden. Lediglich *P. hasselquistii puiseuxi* wertet WERMUTH als ein weiteres Synonym zu *P. h. hasselquistii*. WERNER (1965) gibt den drei Formen *P. h. hasselquistii*, *P. h. guttatus* und *P. h. puiseuxi* lediglich den Rang von Unterarten, obwohl sie in den von ihm untersuchten Gebieten in Israel offenbar ohne Übergänge nebeneinanderleben.

2. Material und Methoden

Insgesamt wurden 423 konservierte *Ptyodactylus* aus folgenden Museen untersucht:

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH), Natur-Museum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/M. (SMF), Muséum D'Histoire Naturelle, Genève (MHNG), British Museum of Natural History, London (BMNH), Zoologische Staatssammlung, München (ZSM), Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS), National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington (USNM), Naturhistorisches Museum, Wien (NMW).

Lebendmaterial für die elektrophoretische Untersuchung stammt aus Nordafrika (*P. h. hasselquistii*, *P. h. ragazzi*, *P. guttatus* und *P. oudrii*) und vom Toten Meer (*P. guttatus*). Die Exuvien für die Schuppenuntersuchungen sind aus dem ZFMK und von den genannten lebenden Tieren.

Folgende Körpermaße und Schuppenwerte wurden gemessen (Auswahl nach WERNER 1965):

Kopf-Rumpflänge, Schwanzlänge (nur bei unregenerierten Schwänzen), Kopflänge (Schnauzenspitze bis Hinterrand des Trommelfells), Kopfbreite, Hinterbeinlänge (vom Kniegelenk bis zur Spitze der mittleren Zehe), Augendurchmesser (Abstand zwischen vorderem und hinterem Augenrand).

Aus den erhaltenen Werten wurden folgende Indices errechnet:

- a. relative Schwanzlänge (Kopf-Rumpflänge/Schwanzlänge)
- b. relative Kopflänge (Kopf-Rumpflänge/Kopflänge)
- c. relative Kopfbreite (Kopflänge/Kopfbreite)
- d. relative Augengröße (Kopflänge/Augendurchmesser)
- e. relative Hinterbeinlänge (Kopf-Rumpflänge/Hinterbeinlänge)

Bei der Berechnung der Mittelwerte und Standardabweichungen wurden nur die Meßwerte geschlechtsreifer Tiere berücksichtigt.

Alle Tiere wurden auf folgende Beschuppungsmerkmale hin untersucht:

Dorsaltuberkeln (Zahl der Längsreihen); Schwanztuberkeln (Zahl der Längsreihen, gezählt am Ende des vorderen Schwanzdrittels); Tuberkeln auf dem Vorderbein; Tuberkeln vor der Ohröffnung (nur oberhalb des Mundwinkels); Supralabialia; Sublabialia; Zahl der das Nasenloch umgebenden Schuppen (Nasalia sowie evtl. Rostrale und 1. Supralabiale); internasale Granula (Schuppen zwischen den inneren Nasalia); Schuppenlängsreihen (um die Körpermitte gemessen); Subdigi-tallamellen der 4. Zehe des Vorderbeins.

Die Bestimmung der Schwanzwirbelzahlen wurde mit Hilfe von Röntgen-aufnahmen durchgeführt (Siemens-Mammomat, Strahlenintensität 28 kV/16 mAS).

Elektrophorese:

Mit der Elektrophoreseapparatur GE-2/4 LS (Pharmacia) wurden diskontinuierliche, senkrechte Polyacrylamid-Plattenelektrophoresen der Serumproteine durchgeführt. Das Blut wurde entweder durch Anritzen der Vena angularis im Mundwinkel oder durch Amputieren der Schwanzspitze gewonnen, oder es wurden, da beide Methoden bezüglich der gewonnenen Blutmenge oft zu unergiebig sind, vor allem kleinere Geckos mit Chloroform getötet und das Blut der Aorta entnommen. Zur Entnahme des Blutes wurde jeweils eine heparinisierte Kapillare (44,7 µl) verwendet.

Das Blut wurde bei 4500 U/min zentrifugiert, der Überstand (= Serum) abpipettiert und eingefroren (-80 °C). Die Seren wurden unmittelbar vor dem Auftragen auf die Gele aufgetaut. Auf die Gel-Platten wurden je Auftragstelle (6 Proben je Platte) 1-3 µl Serum, gemischt mit 15 µl Saccharose und einer Bromphenolblau-Lösung, aufgetragen.

Technische Daten:

Puffer: Tris-Glycin, pH 8,7; Sammelgel: 2,5 %ig, pH 7,8; Trenngel: 7,5 %ig, pH 8,4; Laufstrecke: 4 bzw. 4,5 cm; Laufzeiten: 20 min bei 50 V und 40-60 mA, 25-60 min bei 70-75 V und 55-77 mA (bis zum Erscheinen des Serums [Lauffront] im Trenngel); anschließend circa 2-3 h bei 100 V und 75-110 mA. Färbung: 1-2 h in vorgewärmter Coomassie-Lösung (0,05 %ige Coomassie-Färbung in Äthanol/Aqua dest./Essigsäure 5 : 5 : 1); Differenzierung: 1-2 Tage in 7,5 %iger Essigsäure auf einem Rüttler.

Zur Erleichterung der Auswertung wurden die fertigen Platten fotografiert.

3. Taxonomische Merkmalanalyse

a) Geschlechtsunterschied, Größe und Körperproportionen

Ptyodactylus-Weibchen sind gewöhnlich einige mm kleiner als die Männchen (ANDERSON 1898, F. WERNER 1919, LOVERIDGE 1947, Y. L. WERNER 1965). Die relative Kopfgröße ist bei den männlichen und weiblichen Tieren gleich. Anal-

	<i>h.hasselquistii</i> (n = 60)	<i>h.ragazzi</i> (n = 155)	<i>guttatus</i> (n = 78)	<i>puiseuxi</i> (n = 29)	<i>oudrii</i> (n = 79)	<i>homolepis</i> (n = 3)
max. Kopf-Rumpf-						
Länge (in mm)	98	96 ¹⁾	87	75 ²⁾	60	104
Schwanzlänge im Verhältnis zur Kopf-Rumpflänge	etwa gleich lang	etwa gleich lang	wenig oder deutlich kürzer	wenig oder deutlich kürzer	etwa gleich lang	deutlich kürzer
Zahl der Schwanzwirbel ³⁾	31-35 (n=12)	33-34 (n=5)	26-31 (n=69)	27-31 (n=15)	28-30 (n=15)	?
Index KRL/Kopflänge	\bar{x} ⁴⁾ 3,71 (s=0,15)	3,83 (0,15)	3,59 (0,15)	3,56 (0,15)	3,67 (0,15)	3,64 (0,06)
Index Kopflänge/Kopfbreite	\bar{x} 1,36 (s=0,07)	1,32 (0,06)	1,30 (0,07)	1,27 (0,05)	1,28 (0,05)	1,22 (0,025)
Index KRL/Hinterbeinlänge	\bar{x} 2,62 (s=0,19)	2,44 (0,10)	2,77 (0,15)	2,64 (0,13)	2,63 (0,16)	2,63 (0,12)
Index Kopflänge/Augendurchmesser	\bar{x} 4,19 (s=0,28)	4,60 (0,29)	3,91 (0,37)	4,72 (0,35)	4,44 (0,37)	4,59 (0,12)
Schuppenreihen um die Körpermitte	110-170	104-145	109-151	115-149	94-134	152-157
Dorsaltuberkeln (Längsreihen)	\bar{x} 11,1 (s=1,5)	10,8 (1,2)	9,9 (1,2)	9,5 (1,2)	9,1 (1,0)	—
Schwanztuberkeln (Längsreihen)	0-4	selten 2-4, meistens fehlend	0-4	2-6	meistens 4, selten fehlend	—
Tuberkeln auf den Vorderbeinen	0-23 (sehr variabel)	0-20 (sehr variabel)	meistens fehlend, immer <10	meistens >10	—	—
Tuberkeln vor der Ohröffnung	—	—	—	fast immer vorhanden	—	—
Zahl der das Nasenloch begrenzenden						
Schuppen Subdigitallamellen der 1. Zehe des Vorderfußes	5	4-5	4-5	4-5	5	—
	14-20	16-23	16-21	14-18	12-18	30-32

1) nach F. WERNER 1919; 2) nach Y. L. WERNER 1965; 3) unter Berücksichtigung der Werte von WERNER 1965; 4) \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung

Tab. 1. Taxonomische Merkmale der Gattung *Ptyodactylus*.
Taxonomic characteristics of the genus *Ptyodactylus*.

und Femoralporen fehlen beiden Geschlechtern, so daß sie äußerlich nur während der Fortpflanzungsperiode im Frühjahr und Sommer anhand der Schwellungen im Bereich der Hemipenes bei den Männchen zu unterscheiden sind.

Von der allgemein schlanken Körpergestalt der Fächerfinger weicht *P. h. ragazzi* mit seiner verhältnismäßig kräftigen Erscheinung am weitesten ab, während *P. h. hasselquistii* die schlanke Form besonders deutlich repräsentiert. Allerdings ist die Körperform intraspezifisch variabel und als Bestimmungsmerkmal nicht geeignet.

Geschlechtsreife *P. oudrii* sind aufgrund ihrer geringen Körpergröße leicht von allen anderen *Ptyodactylus*-Arten zu unterscheiden. Die relative Schwanzlänge ist zu der Zahl der Schwanzwirbel außer bei *P. oudrii* proportional. Bei dieser Art ist die Schwanzwirbelzahl im Verhältnis zur relativen Schwanzlänge kleiner als bei den übrigen Arten.

Bezüglich der relativen Kopfgröße sind die gemessenen Werte bei allen Arten nur wenig unterschiedlich, wobei erwähnenswert ist, daß die beiden *P. hasselquistii*-Unterarten den relativ kleinsten und schmalsten und *P. homolepis* den breitesten Kopf haben (Tab. 1). Den absolut schmalsten Kopf weist die *P. h. hasselquistii*-Population aus den Oman-Bergen im Südosten der arabischen Halbinsel auf ($\bar{x} = 1,41$), die überhaupt eine auffallend magere Körpergestalt besitzt (Abb. 2). In bezug auf die relative Augengröße wurden bei den in manchen Gebieten sympatrisch lebenden *P. guttatus* und *P. puiseuxi* die Extremwerte innerhalb der Gattung gemessen.



Abb. 2. *P. h. hasselquistii* aus den Oman-Bergen, Vereinigte Arabische Emirate. — Aufn. W. BISCHOFF.

P. h. hasselquistii from the Oman-mountains, UAE.

b) Pholidose

Wie andere Geckos zeichnen sich auch die Fächerfinger durch eine durch die weitgehend homogene Beschuppung bedingte Merkmalsarmut aus.

Mit Ausnahme von *P. homolepis* (Abb. 3) besitzen alle *Ptyodactylus* Tuberkeln. Sie können fast auf der gesamten Körperoberseite vorkommen. In der Regel sind die Tuberkeln auf dem Rücken am größten, während sie auf der Oberseite von Schwanz und Gliedmaßen zum Teil nur wenig größer als die gewöhnlichen Schuppen sind und allmählich in diese übergehen können.

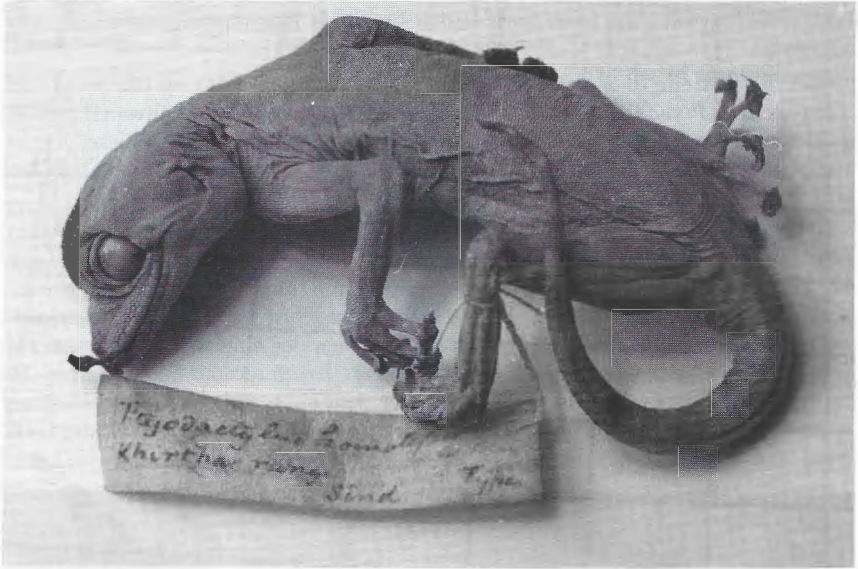


Abb. 3. *P. homolepis* (Syntypus, BMNH 76.10.13.2-3) aus Sind (Pakistan).
P. homolepis (syntyp, BMNH 76.10.13.2-3) from Sind (Pakistan).

Einfach gekielte, mehr oder weniger ovale Schuppen und Tuberkeln kommen bei *P. b. hasselquistii*, *P. guttatus* (Abb. 4) und *P. oudrii* vor. Bei *P. b. ragazzi* sind die Tuberkeln in der Regel mehrfach sternförmig gekielt und ebenfalls meistens \pm oval (Abb. 5), können jedoch auch einfach gekielt oder fast ungekielt sein. *P. puisieuxi* (Abb. 6) besitzt eine von den übrigen Arten erheblich abweichende Tuberkelform. Die Tuberkeln sind bei dieser Art rund, kegelförmig, erhabener und durchschnittlich auch größer als bei den anderen Spezies.

In der benachbarten Gattung *Tarentola* tritt die sternförmige Kielung der Tuberkeln unter anderem bei der Reliktform *T. neglecta* auf, so daß es sich offenbar um ein ursprüngliches Merkmal handelt (JÖGER 1984). Bei *P. b. ragazzi* sind neben dieser ursprünglichen Schuppen- und Tuberkelstruktur alle Stufen der Kielreduktion bis zu deren fast vollständigen Verlust zu beobachten.

Die Zahl der Längsreihen der Dorsaltuberkeln variiert innerhalb der Gattung zwischen 8 und 14. Die Durchschnittswerte unterscheiden sich nur geringfügig, steigen jedoch mit der maximalen Körpergröße der Arten an. Die Zahl der Tuberkeln auf Schwanz und Beinen ist innerartlich und auch innerhalb von Populatio-

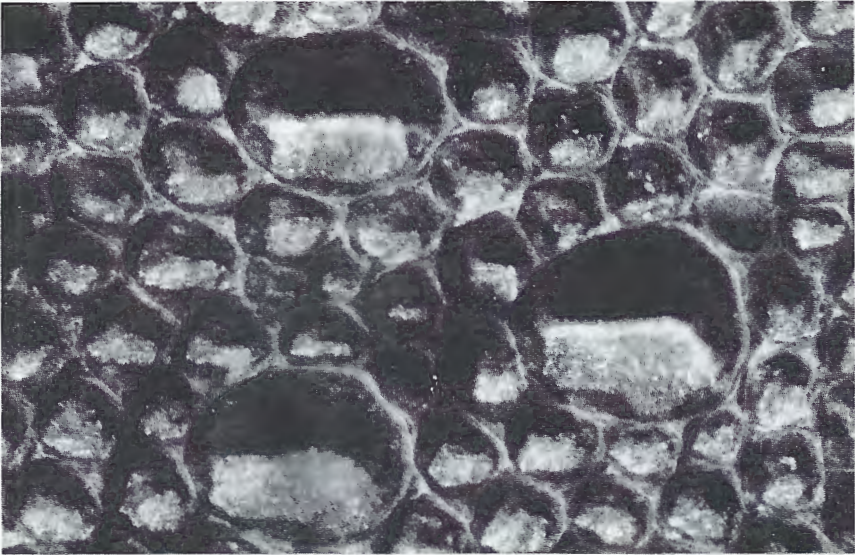


Abb. 4. Dorsalbeschuppung von *P. guttatus*, Wadi Halfa, Sudan.
Dorsal scales of *P. guttatus*, Wadi Halfa, Sudan.

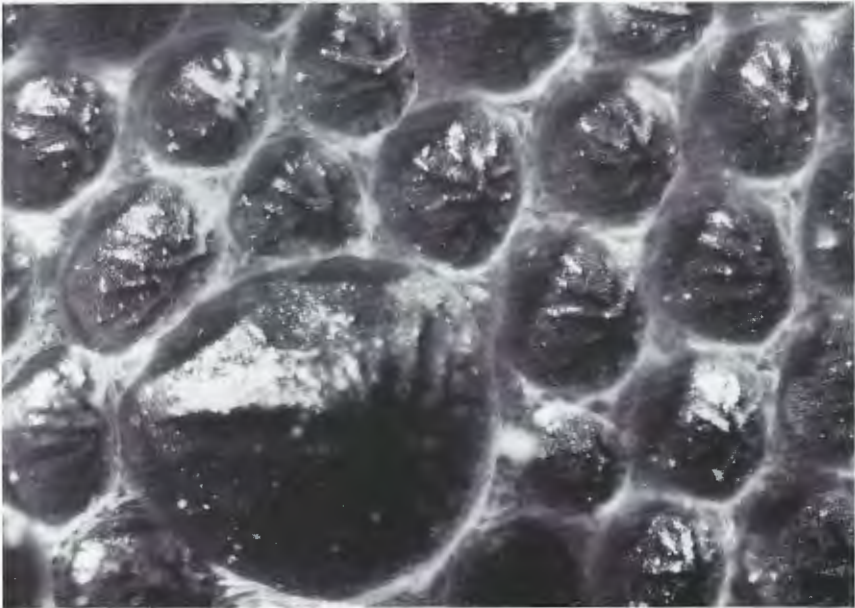


Abb. 5. Dorsalbeschuppung von *P. b. ragazzi*, Agadez, Niger.
Dorsal scales of *P. b. ragazzi*, Agadez, Niger.

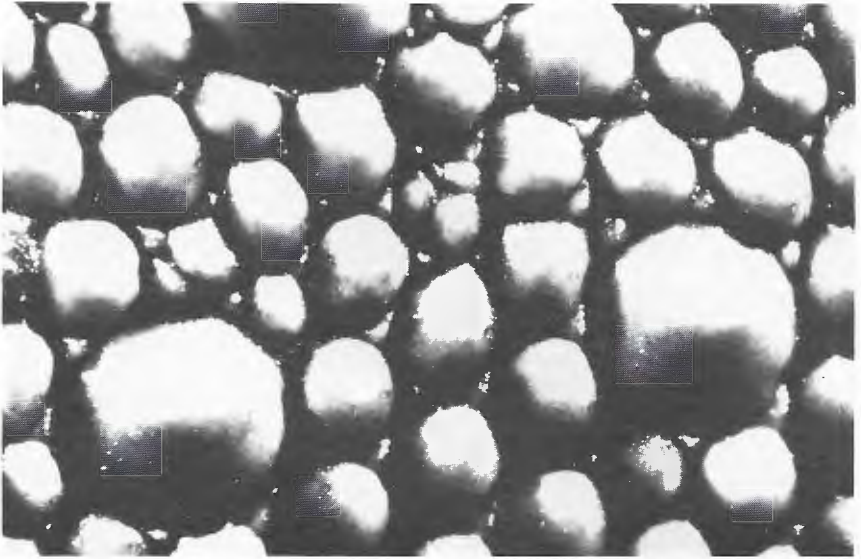


Abb. 6. Dorsalbeschuppung von *P. puiseuxi*, Bosra, Syrien.
Dorsal scales of *P. puiseuxi*, Bosra, Syria.

nen sehr unterschiedlich. *P. puiseuxi* und *P. oudrii* weisen durchschnittlich den stärksten Tuberkelbesatz auf. *P. puiseuxi* hat außerdem als einzige Art fast stets eine Ansammlung von unterschiedlich großen Tuberkeln vor der Ohröffnung.

Das Nasenloch wird bei *Ptyodactylus* von maximal fünf Schildern begrenzt: von drei Nasalia, dem 1. Labiale und dem Rostrale. Bei *P. h. ragazzi*, *P. guttatus* und *P. puiseuxi* reichen Rostrale oder Labiale häufig nicht bis zum Nasenloch. Bei den ägyptisch-sudanesischen *P. guttatus* wird die Nasenöffnung fast immer nur von vier Schildern begrenzt, was durch die röhrenförmig hervortretende Nasenform bedingt ist. Solche tubulären Nasen haben in weniger deutlich ausgeprägter Form einige untersuchte *P. puiseuxi* aus Qasr Burqa (Jordanien) und einige *P. h. hasselquistii* aus den Oman-Bergen (arabische Halbinsel). Noch auffälliger als die erwähnten *P. guttatus* ist *Rhinogekko misoni* DE WITTE, 1973 aus dem Iran mit solchen „Röhrennasen“ ausgestattet. Über eine physiologische Funktion dieses Merkmals scheint nichts bekannt zu sein. Bei *P. homolepis* reichen weder das 1. Labiale noch das Rostrale bis zum Nasenloch.

Die Zahl der Supra- und Sublabialschilder liegt insgesamt zwischen 9 und 16 und unterscheidet sich bei den Arten im Mittelwert nur geringfügig (Supralabialia: $\bar{x} = 11,9-12,9$; Sublabialia: $\bar{x} = 10,6-12,1$). Die drei untersuchten *P. homolepis* weichen mit 14 und 15 Supralabialia und 16 Sublabialia jedoch erheblich von den genannten Durchschnittswerten der übrigen Arten ab.

Die Fächerfinger besitzen auf der Unterseite der fächerartig verbreiterten Zehenspitzen (Name) Haftlamellen. Die durchschnittliche Zahl dieser Lamellen zeigt eine gewisse Korrelation mit der artspezifischen Maximalgröße (s. Tab. 1).

Diese Abhängigkeit dürfte physiologisch bedingt sein, da ein größerer und damit in der Regel schwerer Gecko zur Aufrechterhaltung seiner Haftfähigkeit am Untergrund die Zahl der Lamellen erhöhen muß, denn zur optimalen Funktion der Haftborsten ist eine bestimmte Größe erforderlich, die nicht beliebig verändert werden kann (HILLER 1976). Eine lineare Abhängigkeit zwischen der maximalen Kopf-Rumpflänge und der durchschnittlichen Lamellenzahl besteht auch bei der Gattung *Tarentola* (JÖGER 1984).

c) Färbung und Zeichnung

Einerseits ist die Färbung der Fächerfinger sehr variabel, zum anderen sind die Individuen zu einem erheblichen Farbwechsel in der Lage. Im Terrarium gehaltene *P. h. hasselquistii* aus Wadi Halfa wechselten ihre Farben, offenbar je nach Stimmung, zwischen dunkel graubraun und hellgrau. In der freien Natur sind vermutlich verschiedene Umwelteinflüsse für den Farbwechsel verantwortlich. Die Helligkeit der Färbung ist möglicherweise auch biotopabhängig. Nach JÖGER (1981) sind *P. h. ragazzi* aus Savannengebieten in Nigeria und Kamerun deutlich dunkler als Tiere der gleichen Unterart aus der Sahara. WERNER (1965: 16) beschreibt die Grundfärbung von *P. guttatus* folgendermaßen: „grau, oliv, bräunlich, gelblich, sogar weißlich — je nach Landstrich, abgesehen von der Fähigkeit jedes einzelnen Tieres zu beträchtlichem Farbwechsel“.

Bei *P. homolepis* und *P. hasselquistii* verlaufen fünf dunkle Querbänder zwischen Nacken und Sakralregion, während dieses bei vielen Geckogattungen auftretende und bei *Ptyodactylus* plesiomorphe Merkmal bei den Arten *guttatus*, *puiseuxi* und *oudrii* weitgehend zu einem Flecken- oder Punktmuster aufgelöst ist. *P. oudrii* hat meistens kleinere Flecken als *P. guttatus*, und offensichtlich kommen sogar einfarbige, verhältnismäßig dunkle *oudrii* vor, denn einige in der Färbung gut erhaltene Museumsexemplare (ZFMK und BMNH) weisen keinerlei Zeichnung auf. Diese Tiere sind auch kräftiger gebaut als der durchschnittliche *oudrii*-Typ. Diese einfarbige Form kommt sowohl im AntiAtlas als auch im algerischen Atlas vor. Der meistens sehr dunkel gefärbte *P. puiseuxi* zeichnet sich durch besonders bei den Männchen auffallend hervortretende weiße Flecken aus (WERNER 1965). Bei heller gefärbten Exemplaren kontrastieren dagegen die schwarzen Flecken sehr stark. Die Querbänder auf dem Rücken können bei *P. hasselquistii* vor allem zu den Flanken hin in verschiedene Zeichnungen übergehen. Bei *P. h. hasselquistii* sind die Bänder häufig zick-zackförmig gestaltet, während bei *P. h. ragazzi* meistens ein netzartiges Muster auftritt.

Die Schwanzoberseite ist bei allen Arten hell-dunkel geringelt und die Oberseite von Kopf und Gliedmaßen in der Regel ähnlich gezeichnet wie der Rücken. Unterseits sind sämtliche Arten einfarbig weiß oder hellgrau gefärbt, lediglich haben manchmal *P.-puiseuxi*-Exemplare einige dunkle Kehlflecken.

4. Bestimmungsschlüssel für die Gattung *Ptyodactylus*

- 1. Rücken nur mit kleinen Schuppen bedeckt *P. homolepis*
- Rücken mit kleineren Schuppen und mehreren Längsreihen größerer Tuberkeln bedeckt 2

2. Tuberkeln rund, kegelförmig, ungekielt, große Tuberkeln vor dem Ohr	<i>P. puisieuxi</i>	
— Tuberkeln \pm oval, fast immer gekielt, keine Tuberkeln vor dem Ohr		3
3. Tuberkeln mehrfach gekielt	<i>P. b. ragazzi</i>	
— Tuberkeln einfach gekielt		4
4. Unter jedem Zehenfächer 12—16, selten 18 Lamellen, KRL bis 60 mm, Schwanz etwa so lang wie Kopf und Rumpf, Rücken mit zahlreichen hellen und dunklen Flecken oder einfarbig	<i>P. oudrii</i>	
— Unter jedem Zehenfächer 16 oder mehr Lamellen		5
5. Rumpfoberseite vorwiegend gefleckt, Schwanz deutlich kürzer als Kopf und Rumpf	<i>P. guttatus</i>	
— Rumpfoberseite mit 5 Querbändern als Grundmuster, Schwanz etwa so lang wie Kopf und Rumpf oder weniger kürzer		6
6. Schlanke Körperform, Tuberkeln einfach gekielt, helle Grundfarbe, Querbänderung des Rückens einfach oder zick-zack-förmig	<i>P. b. hasselquistii</i>	
— Robuste Körperform, Tuberkeln mehrfach gekielt, selten einfach oder nicht gekielt, dunkle Grundfarbe, Rücken meist mit netzartigem Muster, selten einfach quergebändert	<i>P. b. ragazzi</i>	

5. Die Taxa

Ptyodactylus hasselquistii (DONNDORFF, 1798)

1798 *Lacerta hasselquistii*. — DONNDORFF, Zool. Beytr. 3: 133. — Terra typica: Kairo, Ägypten.

1836 *Ptyodactylus hasselquistii*. — DUMÉRIL & BIBRON, Erpetol. gen., 3: 378; Taf. 33, Fig. 3.

Diagnose: Die fächerartig verbreiterten Zehenenden unterseits mit Lamellen, Schwanz etwa so lang wie Kopf und Rumpf, 31-35 Schwanzwirbel. Rückenzeichnung mit 5 dunklen Querstreifen als Grundmuster, Tuberkeln \pm oval, ein- oder mehrfach gekielt oder fast ungekielt.

Verbreitung: Das Verbreitungsareal der Typus-Art erstreckt sich in Vorderasien über die arabische Halbinsel und die Sinai-Halbinsel und reicht in Nordafrika von der Küste des Roten Meeres westlich bis nach Mali.

Ptyodactylus hasselquistii hasselquistii (DONNDORFF, 1798)

1809 *Gecko lobatus*. — GEOFFROY, in SAVIGNY, Descr. Egypte, Hist. nat., Rept., 1: 130, 132; Taf. 5, Fig. 5. — Terra typica: Ägypten.

1820 *Styodactylus*. — GOLDFUSS, Handb. Zool., 2: 158.

1820 *Gecko ascalabotes*. — MERREM, Tent. Syst. Amph., 1: 40. — Terra typica: Ägypten.

1825 *Ptyodactylus lobatus*. — GRAY, Ann. Philos., London, (2) 10 (= 26): 198.

1947 *Ptyodactylus hasselquistii hasselquistii*. — LOVERIDGE, Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge (Mass.), 98: 275.

Diagnose: siehe unter *P. b. ragazzi*.

Verbreitung: *P. b. hasselquistii* lebt auf der arabischen Halbinsel, dem Sinai und im Niltal südlich bis Wadi Halfa, Sudan. Auf der arabischen Halbinsel erstreckt sich das Verbreitungsgebiet auf die Hügel- und Gebirgsketten der Westküste, der Südostküste vom Südjemen bis nach Dhofar und auf die Oman-Berge im Osten. Riad im Innern der Halbinsel ist ein isolierter Fundort. Auf der Sinai-Halbinsel und in Nordafrika lebt *P. b. h.* sympatrisch mit *P. guttatus*.

Welchen der beiden in Ägypten lebenden Fächerfinger (*P. b. hasselquistii* und *P. guttatus*) DONNDORFF (1798: 133) meint, geht aus seiner Beschreibung, die nur auf die für *Ptyodactylus* charakteristische Zehenstruktur eingeht, nicht hervor. Da das Typus-Exemplar nicht aufzufinden war, soll die hier als *P. b. hasselquistii* geführte Form aus folgendem Grund mit DONNDORFFS *Lacerta hasselquistii* identisch sein: GEOFFROY (1809) beschreibt die beiden ägyptischen Formen unter der Bezeichnung *Gecko lobatus* und „Gecko des Maisons“ und wertet DONNDORFFS Fächerfinger als Synonym zu *Gecko lobatus*, der wiederum mit der hier als *P. b. hasselquistii* beschriebenen Form übereinstimmt. GEOFFROY'S Gecko des Maisons ist ein Synonym zu *Ptyodactylus guttatus* HEYDEN, 1827.

Der Gattungsname *Ptyodactylus* beruht auf *Styodactylus* GOLDFUSS (1820). Da *Styodactylus* jedoch auf „les Phydactyles“ (CUVIER 1816) basiert und in GOLDFUSS' Text unter anderem die Abkürzung P., also für *Ptyodactylus* erscheint, ist *Styodactylus* eindeutig ein Schreib- oder Druckfehler, und der richtige Gattungsname muß *Ptyodactylus* heißen.

Die *Ptyodactylus-hasselquistii*-Populationen der arabischen Halbinsel weisen regionale Merkmalsunterschiede auf, die wegen der geringen Zahl der untersuchten Tiere nur kurz beschrieben werden sollen. Nur die Prüfung eines umfangreicheren Materials kann zeigen, ob alle Populationen tatsächlich zur Unterart *b. hasselquistii* gehören. Insbesondere ist die Gesamtverbreitung von *Ptyodactylus* auf der arabischen Halbinsel noch nicht ausreichend untersucht.

Die arabischen Fächerfinger weisen eine schwächere Tuberkulierung auf als die *P. b. hasselquistii* in Ägypten. Tuberkeln auf Beinen und Schwanz fehlen meistens, bei Tieren aus der Dhofar-Region (westliches Oman) offenbar immer. *Ptyodactylus* aus Dhofar ähneln in ihrem robusten Gesamthabitus und dank ihrer Größe (KRL max. 98 mm) mehr als andere *Ptyodactylus* dem pakistanischen *P. homolepis*. Die Zahl der Lamellen unter den Zehen liegt mit 18-20 über der der *P. b. hasselquistii*-Populationen aus dem Südwesten (14-17) und Osten (Oman-Berge) (16-18) der Halbinsel.

Ptyodactylus hasselquistii ragazzi ANDERSON, 1898

- 1898 *Ptyodactylus hasselquistii* var. *ragazzi*. — ANDERSON, Zool. Egypt, 1. Rept.: 69; Taf. 7. Fig. 10,11. — Terra typica: Eritrea und Shoa.
- 1901 *Ptyodactylus hasselquistii* var. *togoensis*. — TORNIER, Arch. Naturgesch., Berlin, 67 (Beiheft): 68. — Terra typica: Mangu, Togo.
- 1947 *Ptyodactylus hasselquistii togoensis*. — LOVERIDGE, Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge (Mass.), 98: 283.

Diagnose: In den Körperabmessungen stimmen *P. b. ragazzi* und *P. b. hasselquistii* weitgehend überein; max. KRL bis 96 mm (*b. hass.* bis 98 mm). Unterschiede bestehen in folgenden Merkmalen:

	<i>P. b. ragazzi</i>	<i>P. b. hasselquistii</i>
Körperform:	fast immer robust	meistens schlank
Grundfärbung:	vorwiegend dunkel	vorwiegend hell
Rückenmuster:	meistens netzartig, selten einfach gestreift (Abb. 7)	einfache oder zick-zackförmige Querstreifen (Abb. 2)
Tuberkeln:	in der Regel mehrfach sternförmig, selten einfach oder nicht gekielt	einfach gekielt
Tuberkeln auf dem Vorderbein:	fast immer	bei vorderasiatischen Exemplaren meist fehlend, bei nordafrikanischen in der Regel vorhanden
Subdigitallamellen:	18-22 (selten 16 oder 24)	15-19 (selten 14 oder 20)



Abb. 7. *P. b. ragazzi* aus Nigeria. — Aufn. U. JOGER.
P. b. ragazzi from Nigeria.

Verbreitung: Das Verbreitungsareal reicht von Mopti, Mali, bis nach Shoa in Äthiopien, (Abb. 1), Fundortangaben von LOVERIDGE (1947) aus dem nördlichen Somalia beziehen sich wahrscheinlich ebenfalls auf *P. b. ragazzi*. Die

Biotopansprüche (hauptsächlich Fels-, selten Baumbewohner) erklären das mosaikartige Verbreitungsmuster. In der zentralen Sahara werden die Gebirge und deren Randgebiete bewohnt (Hoggar, Air, Tibesti, Tassili, Ennedi und Darfur). Südlich der Sahara (Ghana bis Kamerun) ist *ragazzi* ein Savannenbewohner. *P. h. ragazzi* lebt vermutlich mit keinem anderen Fächerfinger sympatrisch. Möglicherweise besteht ein Konkurrenzverhältnis zu *P. oudrii* nördlich des Hoggar-Gebirges (Algerien).

Der Name *Ptyodactylus hasselquistii ragazzi* ANDERSON, 1898 ist zu revalidieren, da die von TORNIER (1901) vorgenommene Aufspaltung der westafrikanischen und äthiopischen Fächerfinger in die zwei Unterarten *P. h. ragazzi* und *P. h. togoensis* nicht gerechtfertigt und *P. hasselquistii ragazzi* der ältere verfügbare Name ist.

Nach TORNIER unterscheidet sich *P. h. var. togoensis* aus Mangu, Togo, von *P. h. var. ragazzi* lediglich dadurch, daß bei *togoensis* die Pränasalschilder aneinanderstoßen, während sie bei *ragazzi* voneinander getrennt sind. Bei der Hälfte der von mir untersuchten 135 westafrikanischen *P. h. ragazzi* stoßen die Pränasalschilder jedoch ebenfalls aneinander. Auch bei den übrigen *Ptyodactylus*-Arten variiert dieses Merkmal intraspezifisch. Infolgedessen ist dieses einzige von Tournier angegebene Unterscheidungsmerkmal wertlos und *P. h. var. togoensis* als Synonym zu *P. h. ragazzi* ANDERSON zu werten.

Die Verbreitungsareale von *P. h. hasselquistii* und *P. h. ragazzi* berühren sich nach bisheriger Kenntnis nicht, und es gibt daher keine Möglichkeit, das entscheidende Artkriterium, nämlich das Vorhandensein oder Fehlen reproduktiver Isolation, zu überprüfen. Obwohl die morphologischen Unterschiede etwa denen zwischen den übrigen Arten der Gattung, abgesehen von *P. homolepis*, entsprechen, soll hier beiden Formen der Rang von Unterarten gegeben werden, denn die Verwendung einer trinominalen Benennung ermöglicht die Einbeziehung von zwei wichtigen Informationen: nächste Verwandtschaft und Allopatrie.

Ptyodactylus guttatus HEYDEN, 1827

- 1809 Gecko des Maisons. — GEOFFROY, in SAVIGNY, Descr. Egypte, Hist. nat., Rept. 104, 105, Fig. 2.
- 1827 *Ptyodactylus* — HEYDEN, Atl. Reise nördl. Afr., Rept.: 13; Taf. 4, Fig. 1. — Terra typica: Gegend von Tor im peträischen Arabien, auch am Sinai.
- 1833 *Gecko maculatus*. — SCHINZ (nomen substitum pro *Ptyodactylus guttatus* HEYDEN, 1827), Naturgesch. Rept.: 74; Taf. 16.
- 1892 *Ptyodactylus lacazzi*. — BOUTAN, Arch. Zool. experim. gen., Paris, (2) 10: 18. — Terra typica: Höhlen von Hummoum ul Faroun, Sinai.
- 1896 *Ptyodactylus hasselquistii* var. *siphonorbina*. — ANDERSON. — Contr. Herpetol. Arabia: 98. — Abu Roash bei Gizeh, und Beni Hassan, Ägypten.

Diagnose: *P. guttatus* unterscheidet sich von *P. h. hasselquistii* durch eine etwas geringere Körpergröße (KRL bis 85 mm), einen kürzeren Schwanz (deutlich



Abb. 8. *P. guttatus* aus dem Sudan (140 km SO Wadi Halfa). — Aufn. U. JOGER.
P. guttatus from Sudan (140 km SE of Wadi Halfa).

kürzer als Kopf und Rumpf), weniger Schwanzwirbel (26-31) und ein Fleckmuster (Abb. 8). In Ägypten und im Sudan unterscheidet sich *P. guttatus* von dem dort sympatrisch lebenden *P. h. hasselquistii* außerdem durch längere Gliedmaßen (Index KRL/Hinterbeinlänge bei *guttatus*: 2,14-2,71, bei *hasselquistii*: 2,56-3,08), größere Augen (Index Kopflänge/Augendurchmesser bei *guttatus*: 3,38-4,09, bei *hasselquistii*: 3,83-4,51), fehlende Tuberkeln auf den Gliedmaßen, tubuläre Nasenöffnungen und meistens nur 4 das Nasenloch begrenzende Schuppen (bei *hasselquistii* immer 5).

Verbreitung: Israel, Syrien, Westjordanien, Sinai, Ägypten und die Nubische Wüste im nördlichen Sudan. In Ägypten und im Sudan kommt *P. guttatus* im Gegensatz zu *P. h. hasselquistii* auch außerhalb des Nil-Tales vor (Abb. 9.). Im nördlichen Israel lebt *guttatus* gebietsweise sympatrisch mit *P. puisieuxi*.

ANDERSON (1898) hat Fächerfinger aus Abu Roash und Beni Hassan in Ägypten als *P. h. var. siphonorbina* beschrieben, die sich von anderen *P. guttatus* lediglich durch besonders deutlich hervortretende Nasen unterscheiden. Die Abgrenzung einer Unterart aufgrund dieses Merkmals scheint wegen der relativ großen Variabilität desselben in anderen Populationen nicht gerechtfertigt zu sein.

Wie bereits erwähnt, kommen im Nil-Tal und auf der Sinai-Halbinsel *P. guttatus* und *P. h. hasselquistii* sympatrisch vor. Auf dem Sinai scheinen gelegentlich Hybride vorzukommen, wie Tiere aus Wadi Faran mit typischen Merkmalen beider Arten zeigen (USNM 13 1387-93). Eine Vermischung der beiden Arten am Golf von Suez, am Golf von Aqaba und am Toten Meer erwähnt WERNER (1971), ohne jedoch genaue Fundorte anzugeben. Selbst wenn auf der Sinai-Halbinsel tatsächlich eine Hybridisierungszone existieren sollte, können wohl beide Formen als echte Arten angesehen werden, da dieses Gebiet im Vergleich zur Größe des unvermischten Areals in jedem Fall sehr klein wäre (vgl. dazu MAYR 1975: 179).

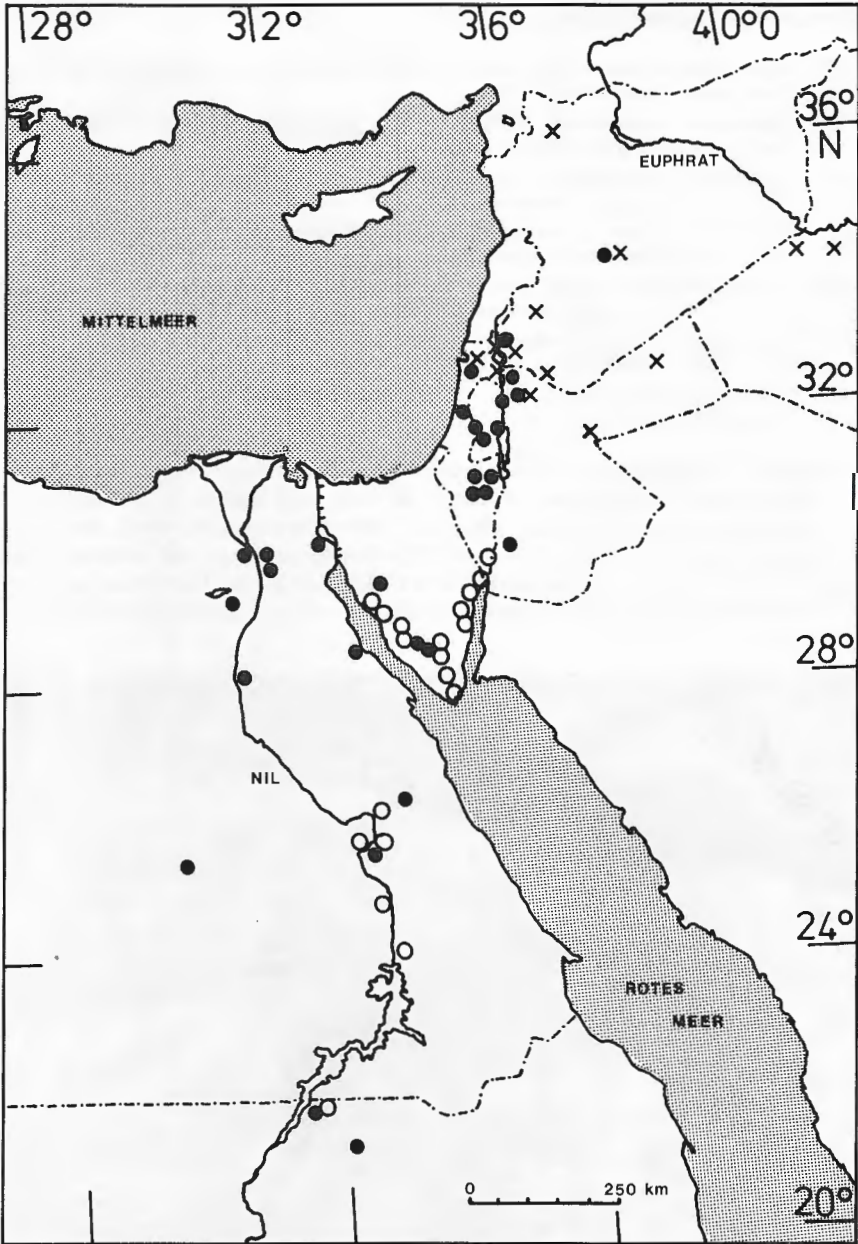


Abb. 9. Verbreitungsmuster von *P. b. hasselquistii* (○), *P. guttatus* (●) und *P. puiseuxi* (×) im ägyptisch-vorderasiatischen Raum.

Distribution of *P. b. hasselquistii* (○), *P. guttatus* (●) and *P. puiseuxi* (×) in the Near East.

Ptyodactylus puisieuxi BOUTAN, 1893

- 1893 *Ptyodactylus puisieuxi*. — BOUTAN, Rev. biol. N-France, Lille, 5: 379; Taf. 3, Fig. 4. — Terra typica: Lac de Houleh, Syrien.
- 1893 *Ptyodactylus bischoffsheimi*. — BOUTAN, Rev. biol. N-France, Lille, 5: 340; Taf. 3, Fig. 1. — Terra typica: Ruinen von Palmyra, Syrien.
- 1893 *Ptyodactylus montmahoui*. — BOUTAN, Rev. biol. N-France, Lille, 5: 369; Taf. 3, Fig. 2. — Terra typica: Ruinen von Palmyra, Syrien.
- 1893 *Ptyodactylus barroisi*. — BOUTAN, Rev. biol. N-France, Lille, 5: 375; Taf. 3; Fig. 3. — Terra typica: Ruinen von Palmyra, Syrien.
- 1894 *Ptyodactylus lobatus syriacus*. — PERACCA, Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Univ. Torino 9, 167: 1, 3. — Terra typica: Dscherash, Est-Giordano (= Jerash, Transjordanien).
- 1914 *Ptyodactylus lobatus sancti-montis*. — BARBOUR, Proc. New Engl. zool. Club, Boston, 5: 81. — Terra typica: Rasheya, am Fuße des Mount Hermon, Syrien.
- 1947 *Ptyodactylus hasselquistii puisieuxi*. — LOVERIDGE, Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge (Mass.), 98: 274, 277.

Diagnose: *P. puisieuxi* ist ein mäßig großer (KRL bis 75 mm), etwas gedrungener Fächerfinger. Der Schwanz ist kürzer als Kopf und Rumpf, 27-31 Schwanzwirbel; die Augen sind relativ klein; die Tuberkeln sind groß, rund, kegelförmig und ungekielt (Abb. 6); vor der Ohröffnung zieht sich eine Ansammlung von Tuberkeln zum Mundwinkel; etwa 10 bis 20 große Tuberkeln auf dem Vorderbein. *P. puisieuxi* ist dunkel, häufig fast schwarz gefärbt (Abb. 10) und



Abb. 10. *P. puisieuxi* aus Jerash, Jordanien. — Aufn. H. SIGG.
P. puisieuxi from Jerash, Jordania.

auf der Rumpfoberseite mit schwarzen und meistens auch leuchtend weißen Flecken übersät (Abb. 11).



Abb. 11. *P. puiseuxi* aus Azraq, Jordanien. —
Aufn. H. SIGG.
P. puiseuxi from Azraq, Jordania.

Verbreitung: *P. puiseuxi* besiedelt das am weitesten nördlich liegende Gebiet der Gattung. Es erstreckt sich vom nördlichen Jordanien über Syrien im Norden bis Aleppo und im Osten bis zur syrisch-irakischen Grenze am Euphrat. Im nördlichen Israel und grenznahen Syrien und Jordanien sowie in Palmyra (Syrien) kommen *puiseuxi* und *guttatus* sympatrisch vor.

Von den vier von BOUTAN (1893) als Arten beschriebenen Formen wurde bisher lediglich *P. puiseuxi* gelegentlich als eigenständige Form betrachtet. Der taxonomische Status von *bischoffsheimi*, *montmahoui* und *barroisi* aus Palmyra ist nach ihrer Erstbeschreibung nicht mehr anerkannt worden. Vermutlich handelt es sich bei allen drei Formen um Hybriden von *P. puiseuxi* und *P. guttatus*, denn in den Beschreibungen von BOUTAN erscheinen jeweils Merkmale beider Arten. Bei allen Formen werden die typischen *puiseuxi*-Tuberkeln beschrieben. Färbung und Körperproportionen variieren bei *bischoffsheimi*, *montmahoui* und *barroisi* in unterschiedlicher Weise zwischen den entsprechenden Merkmalen von *puiseuxi* und *guttatus*.

Neben den von BOUTAN beschriebenen Formen aus Palmyra gibt es zwei weitere Hinweise zum Bastardierungsverhalten von *puiseuxi* und *guttatus*. HAAS (1951: 72) schreibt über *puiseuxi*: „In my opinion there are no transitional forms between the two typical *hasselquistii*-populations (*guttatus* u. *puiseuxi*, Anm.) and the striking difference in many morphological details and general habitus warrants the establishment of this group as a clear-cut true species of *Ptyodactylus*, I propose the specific name *puiseuxi*.“ Und WERNER (1965: 17) stellt dazu fest: „Tiere (*P. b. puiseuxi*, Anm.), die Übergänge zu *Ptyodactylus b. guttatus* zeigen, scheinen selten vorzukommen, sogar in Tiberias, wo beide Formen vertreten sind. Daher mag es berechtigt sein, von einer besonderen Art, *Ptyodactylus puiseuxi* zu sprechen, wie von HAAS (1951) vorgeschlagen wurde.“

Es ist jedoch zu betonen, daß sich die Aussagen beider Autoren auf Beobachtungen an israelischen und jordanischen Populationen stützen und daß ausreichende Untersuchungen an syrischen Fächerfingern fehlen, um das Problem der *puiseuxi-guttatus*-Hybridisierung hinreichend beurteilen zu können.

P. puiseuxi bevorzugt Gegenden mediterraner Prägung (HAAS 1952, BARASH & HOOFLIEN 1956, WERNER 1965). Dort, wo er mit *guttatus* sympatrisch lebt, besiedelt *puiseuxi* offenbar höhere Lagen (WERNER, mdl. Mittlg.). Die unterschiedlichen Klimaansprüche beider Arten könnten darauf hinweisen, daß *puiseuxi* über lange Zeit in einem kühleren nördlichen Isolat gelebt hat, denn offenbar sind Reptilien wie viele andere Wirbeltiere und Wirbellose nicht in der Lage, sich veränderten Klimabedingungen in kurzer Zeit anzupassen, sondern gezwungen, diese durch Änderung der Biotopwahl zu kompensieren (KÜHNELT 1943, BÖHME 1978).

P. puiseuxi und *P. guttatus* unterscheiden sich außerdem in ihren tagesrhythmischen Aktivitätszeiten. Nach FRANKENBERG (1978) ist *guttatus* im Jahresdurchschnitt ein überwiegend nachtaktives Tier, während *puiseuxi* zu allen Jahreszeiten hauptsächlich tagaktiv lebt. Weiterhin wies FRANKENBERG (1974) deutliche Unterschiede zwischen Rufen der männlichen Tiere von *puiseuxi*, *guttatus* und auch *b. hasselquistii* bezüglich Tonhöhe, Frequenz und Lautmuster nach.

Ptyodactylus oudrii LATASTE, 1880

1880 *Ptyodactylus oudrii*. — LATASTE, Le Naturaliste, Paris, 2, 38: 299. — Terra typica restricta (LOVERIDGE 1947): Bou Saada, Algerien.

1898 *Ptyodactylus hasselquistii* var. *oudrii*. — ANDERSON, Zool. Egypt, 1 Rept.: 68; Taf. 7, Fig. 9.

1947 *Ptyodactylus hasselquistii oudrii*. — LOVERIDGE, Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge (Mass.), 98: 281.

Diagnose: Der kleinste Fächerfinger, KRL bis 60 mm, Körperform mäßig schlank, Schwanz etwa so lang wie Kopf und Rumpf, Fußfächer relativ klein, Lamellenzahl gering (12-18, meistens 14 je Zehe), Grundfarbe: sandfarben bis braun, auch rötlich (BOUTAN 1893), Rücken mit zahlreichen hellen und dunklen, unregelmäßig geformten Flecken (Abb. 12) oder einfarbig; Tuberkeln einfach gekielt.

Verbreitung: Atlas und AntiAtlas (Abb. 1), fehlt an der Mittelmeerküste und in Tunesien. Südlich des Atlasgebirges bis ca. 80 km nördlich in Salah (Algerien). *P. oudrii* und *P. b. ragazzi* leben wahrscheinlich allopatrisch. *P. oudrii* ähnelt im äußeren Erscheinungsbild, insbesondere bezüglich Färbung und Zeichnung, am stärksten *P. guttatus*. Die hier vorgenommene Trennung in zwei Spezies berücksichtigt in erster Linie die große räumliche Distanz zwischen den Verbreitungsgebieten beider Formen.

Ptyodactylus homolepis BLANFORD, 1876

1876 *Ptyodactylus homolepis*. — BLANFORD, J. asiat. Soc. Bengal, Calcutta, (2) 45: 19; Taf. 2. — Terra typica: Mahar Division, Shikarpur Distrikt, Sind.



Abb. 12. *P. oudrii* aus Marokko. — Aufn. U. JOGER.
P. oudrii from Marocco.

Diagnose: *P. homolepis* unterscheidet sich von den anderen Arten der Gattung durch fehlende Tuberkeln (Abb. 3), die mit Abstand größte Zahl von Subdigitallamellen (30-32 je Zehe) und nur 3 (sonst 4 oder 5) die Nasenöffnung begrenzende Schuppen. *P. homolepis* ist mit einer max. KRL von über 100 mm der größte Fächerfinger.

Verbreitung: Der einzige bekannte Fundort von *P. homolepis* ist Kirthar Range in der Provinz Sind in Pakistan (Abb. 1). Insgesamt existieren nur 3 Sammlungsexemplare (BMNH).

Die recht bedeutenden morphologischen Unterschiede gegenüber den anderen Fächerfingern und die geographische Isolation weisen auf eine frühe Abspaltung von *P. homolepis* hin. Der nächste Verwandte dürfte *P. hasselquistii* sein, einmal aufgrund der gleichen Rückenzeichnung mit 5 Querstreifen (BLANFORD 1876), zum anderen, weil die Verbreitungsgebiete beider Arten innerhalb der Gattung am nächsten beieinanderliegen.

Ptyodactylus socotranus STEINDACHNER von der Insel Sokotra im Indischen Ozean wurde noch bis in jüngere Zeit als Art oder Unterart von *P. homolepis* (LOVERIDGE 1947, WERMUTH 1965) angesehen. Bei den von STEINDACHNER (1902) beschriebenen Geckos handelt es sich jedoch tatsächlich um *Phyllodactylus riebecki* PETERS, 1882, worauf bereits EISELT (1962) hingewiesen hat.

6. Elektropherogramm

Abbildung 13 zeigt das Elektropherogramm der *Ptyodactylus*-Arten außer *P. puiseuxi* und *P. homolepis*. Die Bewertung der Bandenmuster muß sich im wesentlichen auf die Lage der Banden beschränken, da eine Identifizierung der Proteine nicht vorgenommen wurde.

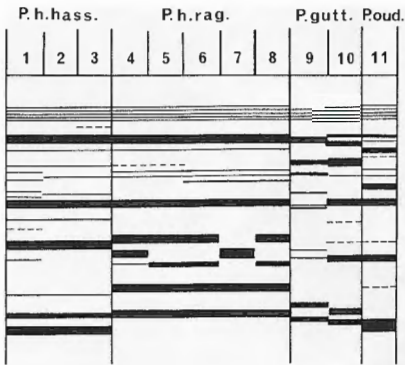


Abb. 13. Elektropherogramm. 1-3: *P. h. hasselquistii*, Wadi Halfa; 4-6: *P. h. ragazzi*, Agadez; 7: *P. h. ragazzi*, El Meki (Air); 8: *P. h. ragazzi*, Timia (Air); 9: *P. guttatus*, Wadi Halfa; 10: *P. guttatus*, Totes Meer (Jordanien); *P. oudrii*, Biskra (Algerien). Die Taxa sind durch senkrechte, durchgehende Linien getrennt. Sehr schwach sichtbare Banden sind gestrichelt wiedergegeben.

Electropherogram. The taxa are separated by vertical lines. Very thin bands are dotted.

Das Fehlen vor allem dünner Banden kann darauf beruhen, daß die entsprechenden Proteinmengen so gering waren, daß sie nicht sichtbar angefärbt wurden. Außerdem können die einzelnen Banden verschiedene Proteine mit der gleichen Laufgeschwindigkeit enthalten. Zur Darstellung der intra- und interspezifischen Variabilität sind die Serumproteinmuster aller untersuchten Individuen abgebildet.

Intraspezifische Variabilität

Die Bandenmuster der *P. h. hasselquistii*- und *P. h. ragazzi*-Exemplare, deren Fundorte jeweils nahe beieinanderliegen, zeigen sowohl im kathodischen (-) als auch im anodischen (+) Bereich keine innerartlichen Unterschiede, während im mittleren Bereich einige Variationen existieren. Die Fundorte der *guttatus*-Tiere liegen dagegen an der nördlichen beziehungsweise südlichen Grenze des Verbreitungsgebietes der Art und weichen fast im gesamten Bandenmuster voneinander ab, wenn man von den bei allen untersuchten Arten lagekonstanten schmalen Banden im kathodischen Bereich absieht. Offenbar sind diese *P.-guttatus*-Populationen schon sehr lange voneinander isoliert, da die Unterschiede im Proteinbandenmuster die genetische Differenz widerspiegeln.

Interspezifische Unterschiede

Die beiden *P.-hasselquistii*-Unterarten besitzen einige gemeinsame Banden im kathodischen und mittleren Bereich, während die anodischen Banden (Albumine ?) in ihrer Lage deutlich voneinander abweichen. Die Unterschiede zwischen *P. hasselquistii*, *P. guttatus* und *P. oudrii* sind jeweils etwa gleich groß. Allerdings ist die innerartliche Differenz zwischen den beiden *guttatus*-Mustern auch nicht geringer.

Ergebnis

Da eine zweifelsfreie Homologisierung der Elektrophoresebanden nicht möglich ist und somit keine phylogenetischen Beziehungen hergeleitet werden können, lassen sich lediglich allgemeine Differenzen in den Bandenmustern mit morphologischen Unterschieden vergleichen.

Generell werden die morphologischen Ergebnisse durch die Elektrophorese bestätigt, jedoch spiegeln die beiden sehr verschiedenen *P.-guttatus*-Bandenmuster mehr die große räumliche Distanz zwischen den Fundorten der Tiere wider als deren weniger bedeutende morphologische Unterschiede. Serumprotein-Untersuchungen bei anderen Reptilien, zum Beispiel *Lampropeltis* (DESSAUER & POUGH 1975), bestätigen, daß die genetische Differenz insbesondere zwischen Populationen mit weit auseinanderliegenden Verbreitungsgebieten wesentlich größer sein kann als es die morphologische Verschiedenheit erwarten läßt. Immerhin lassen sich zumindest anhand der anodischen Bandenmuster die Taxa identifizieren. Die Variabilität der Elektrophorese-Bandenmuster ist bei *Ptyodactylus* ähnlich groß wie innerhalb der Gattungen *Tarentola* und *Pachydactylus* (JÖGER 1984: Abb. 46).

7. Verbreitung der Gattung *Ptyodactylus*

Die *Ptyodactylus*-Radiation dürfte sich vom vorderasiatischen Raum aus vollzogen haben, denn dort leben heute drei der fünf Arten. Zudem ist anzunehmen, daß *P. homolepis*, der *P. hasselquistii* am ähnlichsten ist, sehr früh, während eines Glacials, von der arabischen Halbinsel aus über die damals trockene Straße von Hormus in sein heutiges Verbreitungsgebiet gelangt ist.

Auffallend ist auch das Fehlen von *Ptyodactylus* in vielen Gebieten des mittleren und westlichen Nordafrika (Abb. 1), so zum Beispiel in Tunesien, Libyen und in der Zentralafrikanischen Republik, das die junge Geschichte der Gattung im westlichen Afrika erklären könnte. Als vorwiegender Felsbewohner wird sich *Ptyodactylus* entlang der saharischen Gebirgskette, wo heute *P. h. ragazzi* lebt, nach Westen ausgebreitet haben.

P. oudrii kann erst nach der letzten Eiszeit aus südlicher Richtung in das Atlas-Gebirge eingewandert sein, da während des Glazials (Höhepunkt vor circa 18 000 Jahren) das Klima für ihn dort zu kühl war. Die Allopatrie von *P. oudrii* und *P. h. ragazzi* läßt schließlich vermuten, daß der wesentlich größere und robustere *P. h. ragazzi* *P. oudrii* aus der Zentralsahara in sein jetziges Rückzugsgebiet verdrängt hat.

P. guttatus lebt wahrscheinlich schon länger auf dem afrikanischen Kontinent als *P. h. hasselquistii*, denn *P. guttatus* besitzt in Ägypten auch außerhalb des Niltals ein großes Verbreitungsareal, während *P. h. hasselquistii* nur direkt am Nil vorkommt. Auch die unterschiedlichen Protein-Bandenmuster von *P. guttatus*-Tieren aus dem Sudan und aus Jordanien weisen auf ein hohes Alter der nordafrikanischen *P.-guttatus*-Populationen hin.

Dank

Herrn Prof. H. O. v. HAGEN (Marburg) und Herrn Dr. W. BÖHME (Bonn) danke ich herzlich für ihre hilfreiche Unterstützung. Ebenso schulde ich Dr. U. JÖGER (Darmstadt) und Prof. Y. L. WERNER (Jerusalem) Dank für wertvolle Anregungen und Hinweise. Dr. JÖGER ermöglichte mir durch meine Teilnahme an zwei seiner Afrika-Reisen das Sammeln von lebenden Geckos. Weitere lebende Tiere stellte mir W. BISCHOFF (Bonn) zur Verfügung. Herr BISCHOFF,

Dr. JOGER und H. SIGG (Zelgmatt) überließen mir einige Photos, wofür ich mich ebenfalls bedanke.

Für die Bereitstellung von Museumsmaterial danke ich:

Dr. E. N. ARNOLD (London), Dr. R. J. CROMBIE (Washington), Dr. U. GRUBER (München), Dr. R. F. INGER (Chicago), Dr. K. KLEMMER (Frankfurt/M.), Dr. J. L. PERRET (Genève), Dr. F. TIEDEMANN (Wien) und Dr. H. WERMUTH (Stuttgart).

Zusammenfassung

Die Fächerfinger (*Ptyodactylus*; Gekkonidae) sind über weite Gebiete Nordafrikas und des Vorderen Orients verbreitet.

Deutlich unterschiedliche Auffassungen in der Systematik der Gattung — einerseits die von früheren Autoren beschriebenen zahlreichen Formen, zum anderen eine erhebliche Straffung des Systems durch LOVERIDGE (1947) und WERMUTH (1965) — gaben Anlaß zur vorliegenden, vorwiegend auf morphologischen Methoden beruhenden Untersuchung. Eine Serumproteinelektrophorese bestätigt weitgehend die morphologischen Ergebnisse.

Die Gattung *Ptyodactylus* enthält nach der hier vorgeschlagenen Systematik sechs Taxa: *P. h. hasselquistii* (DONNDORFF, 1798), *P. h. ragazzi* ANDERSON, 1898, *P. guttatus* HEYDEN, 1827, *P. puisieuxi* BOUTAN, 1893, *P. oudrii* LATASTE, 1880 und *P. homolepis* BLANFORD, 1876.

Die Radiation der Gattung hat wahrscheinlich in Vorderasien ihren Ursprung genommen. Während *P. homolepis* von der arabischen Halbinsel zur Westgrenze des indischen Subkontinentes gelangt ist, wurde die Sahara wahrscheinlich später in zeitlichem Abstand zweimal, zunächst von *P. oudrii* und nachfolgend von *P. h. ragazzi*, besiedelt.

Schriften

- ANDERSON, J. (1898): Zoology of Egypt I: Reptilia and Batrachia. — Quaritch, London: 60-76.
- BARASH, A. & J. H. HOOFIEN (1956): Reptiles of Israel. — Hakibutz Hameuchad, Tel Aviv., 181 S.
- BLANFORD, W. T. (1876): On some Lizards from Sind. — J. asiat. Soc. Bengal, Calcutta, (2) 45: 19-20.
- BÖHME, W. (1978): Das Kühnelt'sche Prinzip der regionalen Stenözie und seine Bedeutung für das Subspeziesproblem: ein theoretischer Ansatz. — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., Hamburg, 16 (4): 256-266.
- BOUTAN, L. (1892): Excursion zoologique à la montagne de Hummoum Ul Faroun (montagne des bains de pharaon). — Arch. Zool. experim. gen., Paris, (2) 10: 16-18.
- (1893): Mémoire sur les reptiles. — Revue biol. du nord de la France, Lille: 340-384.
- CUVIER, G. (1816): Le règne animal distribué d'après son organisation (III). Paris, 532 S.
- DESSAUER, H. C. & F. H. POUGH (1975): Geographic Variation of Blood Proteins and the Systematics of Kingsnakes. — Comp. Biochem. Physiol., 50 B: 9-12.
- DONNDORFF, J. A. (1798): Amphibia Reptilia. — Zool. Beytr. 3, Leipzig.
- DUMÉRIL, A. & G. BIBRON (1836): Erpétologie Générale. — Paris, 3: 375-388.
- EISELT, J. (1962): Ergebnisse der zoologischen Nubien-Expedition 1962, Teil II, Amphibien und Reptilien. — Annl. naturh. Mus. Wien, 65: 281-296.
- FRANKENBERG, E. (1974): Vocalization of males of three geographic forms of *Ptyodactylus* from Israel. — J. Herpetol., Houston, 8: 59-70.
- (1978): Interspecific and seasonal variation of daily activity times in Gekkonid Lizards (Reptilia, Lacertilia). — J. Herpetol., Ohio, 12 (4): 505-519.

- GEOFFROY SAINTE-HILLAIRE, E. (1809): In SAVIGNY, J. C. Descr. de l'Égypt (Histoire naturelle). Part. I.: Descr. des reptiles qui se trouve en Égypte, par GEOFFROY SAINT HILLAIRE: 130-132.
- GOLDFUSS, G. A. (1820): Handbuch der Zoologie (2). — Nürnberg.
- GRAY, J. E. (1825): A Synopsis of the Genera of Reptiles and Amphibia with a Description of some new Species. — Annals of philosophy, London, (2) 10: 193-217.
- HAAS, G. (1951): On the present state of our knowledge of the Herpetofauna of Palestine. — Bull. Res. Council. Israel, Jerusalem: 67-95.
- (1952): Remarks on the Origin of the Herpetofauna of Palestine. — Revue Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, 17: 95-105.
- VON HEYDEN, C. H. G. (1827): Atl. Reise. nördl. Afr., Rept. — Frankfurt/M.: 13-15.
- HILLER, U. (1976): Comparative studies on the functional morphology of two gekkonid lizards. — J. Bombay nat. Hist. Soc., 73: 278-282.
- JOGER, U. (1981): Zur Herpetofaunistik Westafrikas. — Bonn. zool. Beitr., 32: 297-340.
- (1984): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. Jb. Anat., Jena, 112: 137-256.
- KÜHNELT, W. (1943): Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. — Biol. gener., 17: 106-146.
- LATASTE (1880): Diagnoses de Reptiles nouveaux d'Algerie.- — Le Naturaliste, Paris, 2, 38: 2-3.
- LOVERIDGE, A. (1947): Revision of the African Lizards of the family Gekkonidae. — Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge, Mass., 98: 1-469.
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — Hamburg (Parey), 370 S.
- MERREM, B. (1820): Tentamen systematis amphibiorum (Bd. 1). — Marburg.
- PERACCA, M. G. (1894): VI. Retili Ed Anfibi. — Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Univ. Torino, 167 (IX): 1-6.
- SCHINZ, H. R. (1833): Naturgeschichte und Abbildungen von Reptilien. — Leipzig.
- STEINDACHNER, F. (1902): Sber. Anz. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Wien, 39 (XII): 165-184.
- TORNIER, G. (1901): Die Crocodile, Schildkröten und Eidechsen in Togo. — Arch. Naturgesch., Berlin, 67 (Beiheft): 68-69.
- WERMUTH, H. (1965): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae. — Tierreich, Berlin, 80: 1-246.
- WERNER, F. (1919): Wissenschaftl. Ergebn. der mit Unterstützung d. kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien aus der Erbschaft TREITL von F. WERNER untern. zool. Exped. n. d. Anglo-Ägyptischen Sudan (Kordofan) 1914. IV. Bearb. d. Fische, Amph. u. Rept. — Denkschr. Akad. Wiss., Wien, math.-naturwiss. Kl., 96: 437-475.
- WERNER, Y. L. (1965): Über die israelischen Geckos der Gattung *Ptyodactylus* und ihre Biologie. — Salamandra, Frankfurt/M., 1: 15-25.
- (1971): Lizards and Snakes from Transjordan, recently acquired by the British Museum (Natural History). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., London, 21, 6: 220-222.
- DE WITTE, G. F. (1973): Description d'un Gekkonidae nouveau de l'Iran (Reptilia, Sauria). — Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Bruxelles, 49, 1: 1-6.

Eingangsdatum: 5. Mai 1987

Verfasser: PETER HEIMES, An der Webe 22, D-5950 Finnentrop-Deutmecke.