

**Merkmalsvariation und taxonomische Stellung
von *Agama doriae* Boulenger, 1885
und *Agama benueensis* Monard, 1951
(Reptilia: Agamidae)
aus dem Sudangürtel Afrikas¹⁾**

von

SCOTT M. MOODY und WOLFGANG BÖHME

Ohio University, Athens, Ohio,
und Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der geographischen Variation zweier Agamenformen, die den subsaharischen Sudangürtel Afrikas bewohnen: *Agama doriae* Boulenger, 1885 und *Agama benueensis* Monard, 1951. Dabei wird sowohl die Merkmalsvariation innerhalb jeder Form als auch diejenige zwischen beiden untersucht. Beide Formen sind einander sehr ähnlich, aber aufgrund ihrer geographischen Disjunktion (*A. doriae* in Äthiopien und im Sudan, *A. benueensis* in Nigeria) wurde ihr spezifischer Eigenstatus nie in Zweifel gezogen, bzw. wurde die nigerianische Form, von Monard (1951) als Unterart von *A. agama* beschrieben (vgl. Wermuth 1965) und von Grandison in Artrang erhoben (Grandison 1968), nie mit der so ähnlichen Form des östlichen Afrika in Verbindung gebracht (Grandison l.c.). Neuere Aufsammlungen von *benueensis* in Kamerun (vgl. Böhme 1975) und in der Zentralafrikanischen Republik (Joger, in Vorber.) ergaben eine beträchtliche Erhöhung der bekannten Variabilität und verkleinerten außerdem die geographische Lücke zwischen beiden Formen erheblich.

35 morphologische Merkmale einschließlich metrischer, meristischer und epigamischer Kennzeichen wurden untersucht. Von *Agama doriae* stand nahezu das gesamte Museumsmaterial zur Verfügung, 67 ♂ und 42 ♀ wurden untersucht. Von *Agama benueensis* gelangten 43 ♂ und 14 ♀ zur Untersuchung. Sowohl uni- als auch multivariate statistische Techniken kamen zur Anwendung, um die geographische Variation innerhalb und zwischen den zur Zeit als Arten aufgefaßten Taxa zu ermitteln wie auch geschlechtsdimorph variierende Merkmale zu

¹⁾ Herrn Prof. Dr. Martin Eisentraut zwar mit Verspätung, aber dafür umso herzlicher zur Vollendung seines 80. Lebensjahres gewidmet.

dokumentieren. Auf der Basis der beobachteten Variationen werden wir diskutieren, ob wir zwei Arten, zwei divergente Unterarten oder aber nur eine zwar variable, aber monozentrische Art vor uns haben. Des weiteren werden wir den Status der früher als Unterarten von *A. doriae* aufgestellten Namen *cordofanensis* Werner, 1929 und *sennariensis* Werner, 1914 erörtern.

Alles relevante Typenmaterial sowohl von *doriae* als auch von *benueensis* wurde untersucht und in diese Arbeit einbezogen. Detaillierte Beschreibungen von einzelnen Typusexemplaren, desgleichen Festlegungen von Lectotypen sowie Korrekturen von früher publizierten Synonymisierungen innerhalb des *A. doriae*-Komplexes werden jedoch andernorts vorgelegt werden (Moody, in Vorber.).

Zu Beginn des Ergebnisteils wird die aktuell bekannte Verbreitung ausführlich dargestellt, da die neueren, noch unpublizierten Funde, besonders die aus der Zentralafrikanischen Republik (im folgenden ZAR abgekürzt), für unsere Schlußfolgerungen neben den morphologischen Merkmalsanalysen ebenfalls große Bedeutung für die Chorologie und damit auch für die taxonomische Beurteilung der Gruppe haben.

Material

Von *Agama benueensis* wurden insgesamt 43 ♂ und 14 ♀ untersucht und vermessen. Wir teilten sie auf die geographischen Vergleichs-Stichproben auf: ZAR mit 5 ♂ und 4 ♀, Kamerun mit 22 ♂ und 7 ♀, und Nigeria mit 16 ♂ und 3 ♀. Für letztere zwei Staaten benutzen wir im folgenden die Abkürzungen KMR und NGR. Dieses Material wird im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Koenig (ZFMK) in Bonn aufbewahrt. Daten zur Kehlzeichnung wurden an zahlreichen zusätzlichen ♂ aus NGR ermittelt, die im British Museum (Natural History) zu London (BMNH) verwahrt werden.

Von *Agama doriae* wurden insgesamt 67 ♂ und 42 ♀ vermessen und untersucht. Drei geographische Regionen, die den Arealen dreier nomineller Unterarten entsprechen, wurden für die Vergleichsstudie abgegrenzt: Äthiopien (im folgenden ÄTH) (Nominatform) mit 31 ♂ und 34 ♀, Zentralsudan und Provinz Sennar (= SEN; *A. d. sennariensis*) mit 29 ♂ und 7 ♀, sowie die Provinz Kordofan im westlichen Sudan (= KOR; *A. d. cordofanensis*) mit 7 ♂ und 1 ♀.

Merkmale und Methodik

Drei Merkmalstypen wurden vermessen oder kodiert und dann statistisch verglichen: 17 metrische, 13 meristische und 5 epigamische Merkmale. Die Geschlechtsbestimmung der ♂ erfolgte vorwiegend nach dem Vorhandensein präkloakaler kallöser Epidermisdrüsen, zusätzlich auch nach dem Vorhandensein schwarzer Flecken im hinteren Kehlbereich. Die Kallusdrüsen konnten bereits bei sehr jungen Individuen festgestellt werden. Jungtiere, die nicht eindeutig geschlechtsspezifisch bestimmbar waren, wurden bei den statistischen Vergleichen nicht mitberücksichtigt.

Benutzt wurden die BMDP Biomedical Computer Programs P-Series 1979 zur statistischen Analyse der unten diskutierten Merkmale. Des weiteren wurden T-Vergleiche,

Einfach- und Zweifach-Varianzanalysen (Art und Geschlecht oder geographische Region und Geschlecht) oder ANOVA, Kovarianzanalysen oder ANCOVA sowie Korrelations- und Linearregressionsmodelle herangezogen.

Wir vermaßen Exemplare, die den gesamten ontogenetischen Größenbereich repräsentierten, um solche Merkmale herauszufinden, die ontogenetisch variieren und daher nicht zu taxonomischen Vergleichen brauchbar sind. Dennoch könnten einige der zwischen den Geschlechtern oder den geographischen Stichproben dokumentierten Unterschiede durch die verschiedene Größe der Individuen beeinflusst sein. Dies galt besonders für metrische, gelegentlich aber auch für meristische Merkmale. ANCOVA wurde benutzt, um solche Merkmale zu vergleichen, die einen signifikanten linearen Regressionskoeffizienten mit der Körperlänge aufwiesen.

Die Körperlänge ist mit allen anderen metrischen Merkmalen hoch korreliert ($r \geq 0,7$). Die linearen Regressionskoeffizienten aller metrischen Merkmale, bezogen auf die Körperlänge, sind statistisch ebenfalls hochsignifikant. Deswegen werden wir statt roher Mittelwerte lieber angepaßte angeben.

Mit den meristischen Merkmalen ist die Körperlänge nur schwach korreliert ($r \geq 0,4$). Keiner der linearen Regressionskoeffizienten, bezogen auf die Körperlänge, war signifikant. Einige sexualdimorphe oder epigamische Merkmale waren stärker mit der Körperlänge korreliert, dadurch ihre Entwicklung mit dem Reifen der σ widerspiegelnd. Sie werden unter dem Abschnitt 'Sexualdimorphe, epigamische Merkmale' diskutiert.

Metrische Merkmale

Das traditionelle Maß Kopf-Rumpflänge wurde nicht benutzt, da das Wachstum des Rumpfes und des Kopfes gewöhnlich nicht linear proportional verläuft. Um die Körperlänge zu erhalten, wurde die Entfernung von der Schnauzenspitze zur Kloake gemessen, sodann wurde die Kopflänge subtrahiert (Moody, in Vorber.). Für die meisten Maße wurde ein dünnes Metallband benutzt, eine Schublehre für andere. Als Standardlänge wurden 20 % der Körperlänge geschätzt, sie wurde benutzt, um die Position mancher Maße und Schuppenwerte zu bestimmen. Die statistischen Einzelheiten, einschließlich geographischer und geschlechtsbezogener Gruppierungen, sind in Appendix I zusammengefaßt.

01. Körperlänge: Länge von der Schnauzenspitze bis zur Kloake minus Kopflänge.
02. Schwanzlänge: Nur vollständige, unregenerierte Schwänze wurden gemessen, von der Kloake bis zur Schwanzspitze.
03. Kopflänge: Entlang einer zur Längsachse des Kopfes parallelen Linie gemessen, zwischen den Punkten, die die Schnauzenspitze und die hintere Spitze des Retroartikularfortsatzes des Unterkiefers anschnneiden.
04. Kopfbreite: An der weitesten Stelle der Temporalregion, unmittelbar vor der Ohröffnung, gemessen.
05. Kopfhöhe: Gemessen an der höchsten Stelle zwischen der vorderen Parietal- und der hinteren Unterkieferregion.
06. Oberschenkellänge: Vom vorderen Beinansatz bis zum äußeren Mittelpunkt des Kniegelenkes.
07. Unterschenkellänge: Vom äußeren Mittelpunkt des Kniegelenkes bis zum dorsalen Mittelpunkt des Fußansatzes.
08. Fußlänge: Vom Mittelpunkt des Fußansatzes bis zur Spitze der vierten Zehe, unter Ausschluß der Kralle (gelegentlich, falls länger, wurde auch die dritte Zehe gemessen).
09. Länge der vierten Zehe: Oberseite, von der Basis zur Spitze, ohne die Kralle.
10. Länge der dritten Zehe: Lateral von der Basis zur Spitze, ohne Kralle.

11. Fingerlänge: Relative Länge des dritten und vierten Fingers kodiert: 1 = vierter eine Lamelle kürzer als dritter, 2 = eine halbe Lamelle kürzer, 3 = vierter und dritter Finger gleichlang, 4 = vierter $\frac{1}{2}$ Lamelle länger und 5 = eine Lamelle länger.
12. Beckenhöhe: Maximale Höhe der Beckenregion, mit Schublehre gemessen.
13. Beckenbreite: Von der linken zur rechten Insertionsstelle der Hinterbeine.
14. Schwanzhöhe: Einschließlich dorsaler Kammschuppen, vier Standardlängen distal zur Kloake.
15. Schwanzbreite: Einschließlich seitlich vorstehender mukronater Dornschuppen, vier Standardlängen distal zur Kloake.
16. Ohrdurchmesser: Maximale Länge, gewöhnlich horizontal, des Trommelfells.
17. Schwanzform: Schwanzbreite dividiert durch Schwanzhöhe.

Meristische Merkmale

Die statistischen Einzelheiten der folgenden 15 Merkmale, einschließlich geographischer und geschlechtsbedingter Gruppierungen, sind in Appendix II zusammengefaßt. Für die Bestimmung relativer Zahlen von Körperschuppen wurde die Standardlänge benutzt.

01. Körperschuppen: Anzahl der Schuppen, die den Körper in der Mitte zwischen den Beinpaaren umgeben.
02. Rückenschuppen: Anzahl der paravertebralen Schuppen, in Längsrichtung in einer Standardlänge gezählt.
03. Seitenschuppen: Anzahl der Schuppen auf der Flankenmitte, gezählt entlang einer Schrägreihe in einer Standardlänge.
04. Bauchschuppen: Anzahl der Schuppen auf der Bauchmitte, gezählt in einer Standardlänge in Längsrichtung.
05. Kehlschuppen: Gezählt entlang einer Querreihe zwischen den Mundwinkeln.
06. Beckenschuppen: Gezählt entlang einer Querreihe über die Oberseite der Sakralregion, vom dorsalen Hinterbeinansatz über den Beckengürtel.
07. Schwanzschuppen: Anzahl der den Schwanz vier Standardlängen distal von der Kloake umgebenden Schuppenreihen.
08. Zehenlamellen: Anzahl der Subdigitallamellen unter sämtlichen Phalangen der vierten Zehe.
09. Supralabialia: Alle deutlichen Supralabialia, gezählt an der rechten Kopfseite.
10. Infralabialia: Alle deutlichen Infralabialia, gezählt an der rechten Kopfseite.
11. Occipitalschuppen: Gezählt entlang einer Querreihe vom vorderen Ende des Nackenkammes zum anterodorsalen Rand der Ohröffnung, aber unter Ausschluß der Kamm- und der Ohrrandschuppen.
12. Internasalschuppen: Minimale Anzahl der Schuppen in einer Querreihe zwischen den Nasalia, unter Ausschluß letzterer.
13. Schläfenschuppen: Gezählt an der rechten Kopfseite, auf der kürzesten Linie zwischen Auge und Ohr, aber unter Ausschluß von Ohrrand- und granulären Orbital-schuppen.

Epigamische Merkmale

Die statistische Auswertung dieser Merkmale wird direkt im Text gegeben und nicht in einem Appendix zusammengefaßt.

01. Kallusdrüsen: Gesamtzahl der epidermalen kallösen Drüsen der σ . Falls in zwei Reihen ausgebildet, wurde die an die Kloake stoßende Reihe gezählt.
02. Hintere Kehlflecken: 1 = getrennte, bilateralsymmetrische Flecken, 2 = Flecken fast oder teilweise in Kontakt an der Mittellinie, 3 = Flecken völlig zu einem großen Medianfleck verschmolzen.

03. Größe der hinteren Kehlflecken: 1 = klein, 2 = groß.
04. Vordere Kehlflecken: 1 = fehlend, 2 = vorhanden.
05. Schwanzkammschuppen: 1 = fehlend, 2 = klein, aber deutlich, 3 = groß.

Ergebnisse und Diskussionen

Verbreitung und Zoogeographie

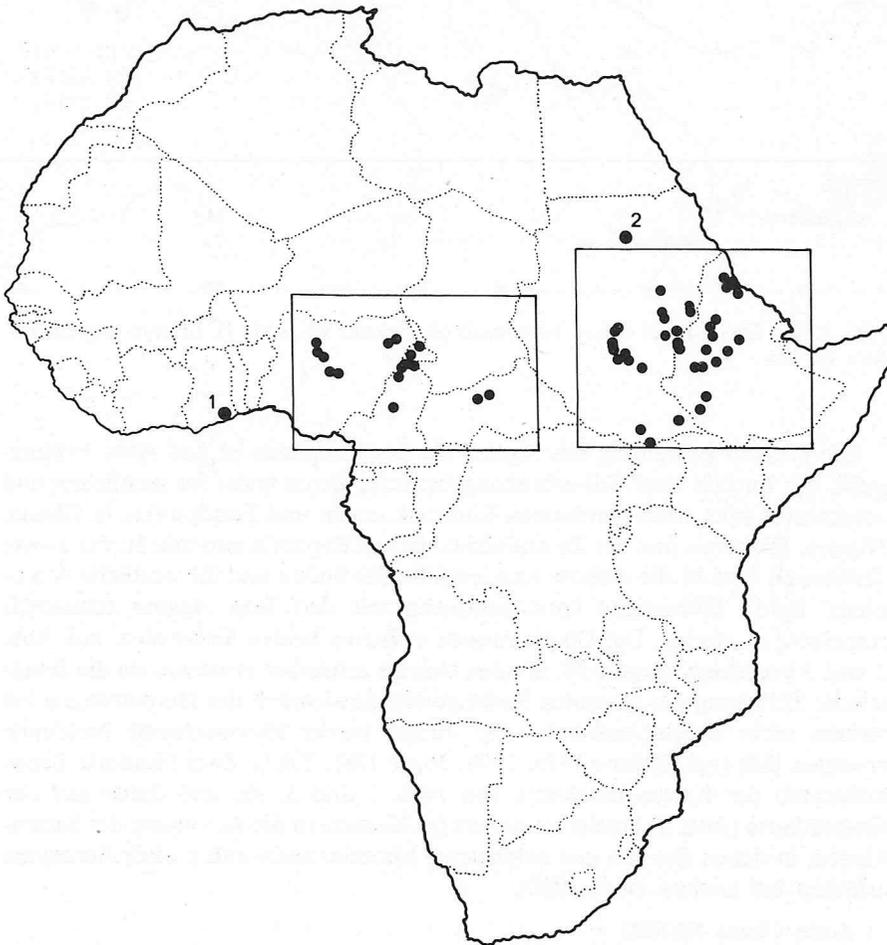


Abb. 1: Gesamtverbreitung von *Agama doriae* und *A. benueensis*. Der westliche Ausschnitt entspricht Abb. 2 (*A. benueensis*), der rechte Abb. 3 (*A. doriae*). Erläuterung der Ziffern im Text.

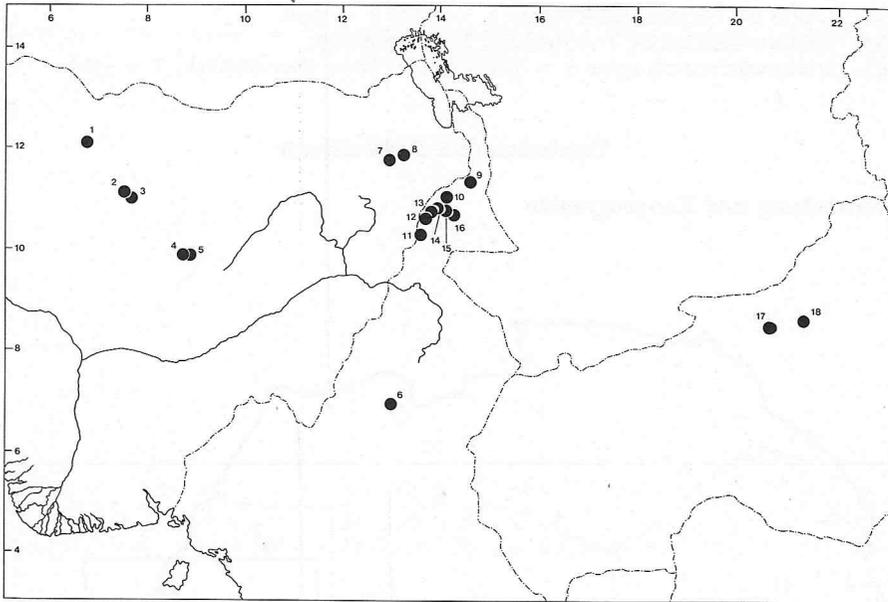


Abb. 2: Die Fundpunkte von *A. benueensis* (Ausschnitt vgl. Abb. 1). Erläuterung der Ziffern im Text.

Die Gesamtverbreitung des *Agama doriae*-Komplexes ist auf Abb. 1 dargestellt. Sie umfaßt zwei Teilverbreitungsbereiche, deren erster im westlichen und zentralen Afrika einen zerrissenen Eindruck macht und Fundpunkte in Ghana, Nigeria, Kamerun und der Zentralafrikanischen Republik einschließt; der zweite Teilbereich umfaßt die östliche Landeshälfte des Sudan und die westliche Äthiopiens. Beide Teilbereiche korrespondieren mit den Taxa *Agama benueensis* respektive *A. doriae*. Die Disjunktionen zwischen beiden Teilarealen, auf Abb. 2 und 3 gesondert dargestellt, können sich als scheinbar erweisen, da die faunistische Erfassung des gesamten Sudangürtels hinsichtlich der Herpetofauna bei weitem nicht abgeschlossen ist und immer wieder überraschende Neufunde erwarten läßt (vgl. Böhme 1975, 1978, Joger 1981, 1982). Zwei Fundorte liegen außerhalb der Kartenausschnitte von Abb. 2 und 3, sie sind daher auf der Gesamtkarte (Abb. 1) bereits numeriert (in Klammern die Acronyme der Sammlungen, in denen das von uns untersuchte Material aufbewahrt wird; Acronyme erläutert bei Leviton et al. 1980).

- 1 Adda, Ghana (ZFMK)
- 2 Dongola, Sudan (ZMB)

Abb. 2 stellt die Verbreitung in Nigeria, Kamerun und der Zentralafrikanischen Republik (ZAR) dar:

- 1 Oomava, Nigeria (BMNH, CNHM)
- 2 Kufena, Nigeria (BMNH)
- 3 Zaria, Nigeria (BMNH)
- 4 Jos, Nigeria (BMNH)
- 5 10 km östl. Jos, Nigeria (ZFMK)
- 6 Martap, Kamerun (ZFMK)
- 7 zwischen Beni Sheik und Auno, Nigeria (ZFMK)
- 8 Maiduguri, Nigeria (BMNH)
- 9 Waza, Kamerun (ZFMK)
- 10 Mora, Kamerun (ZFMK)
- 11 Rhumsiki, Kamerun (ZFMK)
- 12 10 km nördl. Gouria, Kamerun (ZFMK)
- 13 Koza, Kamerun (ZFMK)
- 14 6 km westl. Mokolo, Kamerun (ZFMK)
- 15 42 km südl. Mora, Kamerun (ZFMK)
- 16 zwischen Meri und Maroua, Kamerun (ZFMK)
- 17 Ndélé, ZAR (ZFMK)
- 18 Koumbala, ZAR (ZFMK)

Abb. 3 gibt die Fundorte des sudanischen und äthiopischen Untersuchungsmaterials wieder:

- 1 Sungikai, Sudan (NMW)
- 2 Dilling, Sudan (NMW)
- 3 zwischen Ras-el-Fil und Gulfan, Sudan (NMW)
- 4 Homra-Lebu, Sudan (NMW)
- 5 Debri, Sudan (NHMB)
- 6 Kadugli, Sudan (AMNH, BMBN, NHMG)
- 7 Talodi, Sudan (MCZ, NMW)
- 8 Tungaru, Sudan (NMW)
- 9 Taufikia, Sudan (NMW)
- 10 Redjaf, Sudan (ZFMK)
- 11 Nimule, Sudan (MSNG)
- 12 Metemma, Sudan (MSNM)
- 13 Sennar, Sudan (ZMB, SMF, NMW, NHMB)
- 14 Suiga, Sudan (BMNH, MCZ)
- 15 Jebel Rora, Sudan (ZMH)
- 16 Er-Roseires (= Rosaires), Sudan (BMNH)
- 17 Quezan (= Queissan), Sudan (BMNH)
- 18 zwischen Belfodio und Quezan, Äthiopien (BMNH)
- 19 bei Belfodio, Äthiopien (BMNH)
- 20 Gumbi, Äthiopien (BMNH)
- 21 Didessa-River, Äthiopien (BMNH, USNM)
- 22 östlich Jimma, Omo-River, Äthiopien (ZFMK, ZMB)
- 23 Rih River, Boma Hills, Sudan (ZFMK)
- 24 Fellenguai, Äthiopien
- 25 Doka, Sudan (SMF)
- 26 Khor Otrub, Sudan (SMF)
- 27 Keren, Äthiopien (MSNM, MZUF, BMNH, MSNG)
- 28 Massaua, Äthiopien (MSNT)
- 29 Asmara, Äthiopien (BMNH)
- 30 Nefasit, Äthiopien (MSNM, MSNT)
- 31 Sagameiti, Äthiopien (MSNT)

- 32 Gondar, Äthiopien (MSNG)
- 33 Gorgona-Land, Äthiopien (ZFMK, ZSM)
- 34 Zegi, Äthiopien (BMNH)
- 35 Mabil-Village, Äthiopien (BMNH)
- 36 Ambo, 30 km nordwestl. Dessie, Äthiopien (BMNH)
- 37 Schlucht Blauer Nil, Äthiopien (BMNH)
- 38 Mündung des Guder River (BMNH)

Wie bereits erwähnt, ist eine zoogeographische Interpretation des Areal von *A. benueensis* und *A. doriae* schwierig, da nicht damit gerechnet werden kann, daß die sich nach unserer heutigen Kenntnis auftuenden Verbreitungslücken wirklich solche sind. Besonders der Nachweis aus der ZAR macht die faunistischen Kenntnislücken deutlich. Er überbrückte auch zu einem guten Teil die bestehende Disjunktion zwischen dem westlichen *benueensis*-Areal einerseits und dem östlichen *doriae*-Areal andererseits, stellte daher eine wichtige Stütze unserer anfangs morphologisch begründeten Hypothese, die zwei einander so ähnlichen Formen könnten artgleich sein, dar. Dies hat natürlich auch Auswirkungen auf die Beurteilung und Bewertung der von Werner (1929) zu *A. doriae* gestellten Taxa *sennariensis* und *kordofanensis*. Erstere lief in der Agamiden-Liste von Wermuth (1967) als fragliche Art, letztere wurde (l.c.) gänzlich übersehen. Chorologisch auf die Verbreitungspunkte (Abb. 3) der Provinz Sennar und Kordofans zu beziehen, werden die beiden Taxa als Populationsgruppen in der folgenden Merkmalsanalyse gesondert behandelt (SEN und KOR im folgenden).

Sexualdimorphe Merkmale

Alle metrischen Merkmale erwiesen sich als zwischen ♂ und ♀ verschieden, sowohl innerhalb als auch zwischen den beiden Arten, wenn sie mit ANCOVA verglichen wurden. Die ♂ sowohl von *doriae* als auch von *benueensis* sind in allen Maßen größer als die ♀, bis auf die Beckenbreite: ♀ haben breitere Becken.

Lediglich ein meristisches Merkmal, nämlich die Anzahl der Subdigitallamellen unter der vierten Zehe, zeigte geschlechtskorrelierte Unterschiede, sowohl innerhalb als auch zwischen den beiden Arten. ♂ besitzen mehr Lamellen, was einen Unterschied in der Ausnutzung von Habitatstrukturen bedeuten könnte (Moody, in Vorber.). Hinsichtlich der übrigen untersuchten meristischen Merkmale konnten die Geschlechter für weitere statistische Vergleiche zusammengefaßt werden. Epigamische Merkmale, per definitionem sexualdimorph, werden in einem eigenen Abschnitt weiter unten diskutiert werden.

Geographische Variationen innerhalb *Agama benueensis*

Die nigerianischen Stichproben (im folgenden NGR) können in zwei Regionen aufgeteilt werden: Das nördlich-zentrale Nigeria um die Stadt Zaria und das südöstlich gelegene Jos-Plateau. Die Mehrzahl der untersuchten Tiere stammt

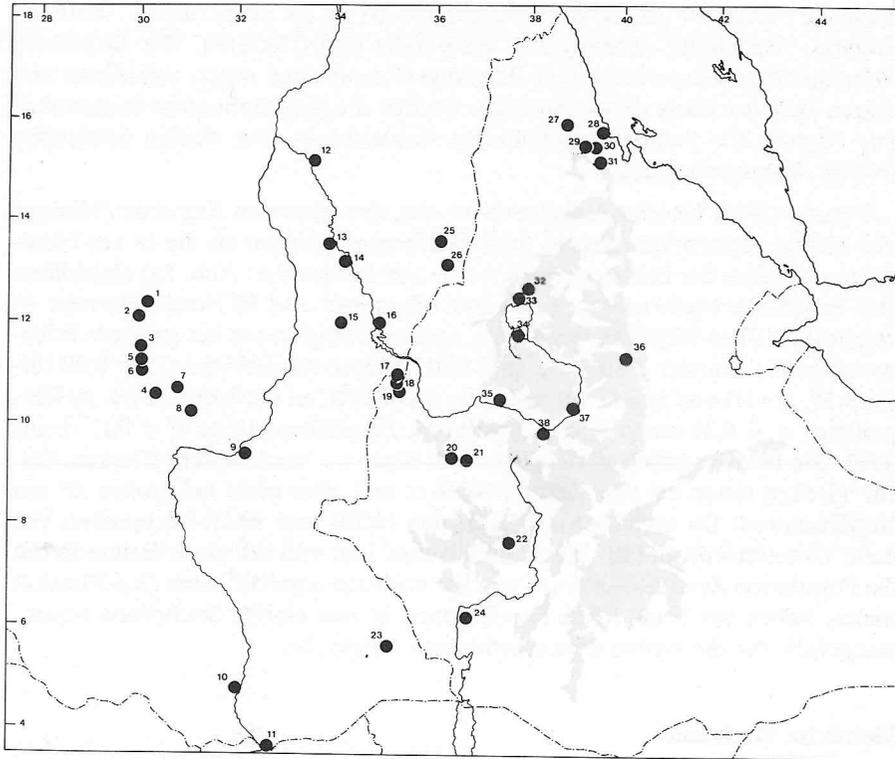


Abb. 3: Die Fundpunkte von *A. doriae* (Ausschnitt vgl. Abb. 1). Erläuterung der Ziffern im Text.

aus dem Raume Zaria, nur 3 ♂ und 1 ♀ lagen aus Jos vor. Grandison (1968) berichtete, daß *benueensis* in Nordwest-Nigeria zahlreichere Rumpfschuppen habe (84–98, $\bar{x} = 91,3$), in Nord-Zentral-Nigeria (Zaria) mittlere Werte (74–96, $\bar{x} = 85,5$), und auf dem Jos-Plateau und in Kamerun die niedrigsten (68–82, $\bar{x} = 76,0$). Unsere Ergebnisse stützen die Angaben von Grandison, aber die Unterschiede sind weniger drastisch (Zaria 67–92, $\bar{x} = 82,2$; Jos 78–83, $\bar{x} = 80,5$). Ein t-Test der Unterschiede zwischen den Rumpfschuppenwerten blieb insignifikant, aber die Werte für die Dorsal- und Lateralschuppen sind nahezu signifikant geringer ($p = 0,071$ respektive 0,063). Die geringe Stichprobengröße von Jos verhindert ausführlichere statistische Erhebungen.

Es ergaben sich bei den untersuchten Merkmalen keine weiteren statistisch demonstrierbaren Unterschiede zwischen den beiden nigerianischen Populationsgruppen, außer dem Fehlen von Kinnflecken. Andererseits zeigten sich jedoch zahlreiche signifikante Beschuppungsdifferenzen zwischen den ♂ von Jos und denen des angrenzenden Kamerun. Höhere Schuppenzahlen wurden für

folgende Merkmale gefunden: Rumpfschuppen (um die Körpermitte), Ventralia, Gularia, Occipitalia, Internasalia, Temporalia und Clunealia. Die Relationen Schenkellänge/Körperlänge und Beinlänge/Körperlänge waren signifikant niedriger. Auf der Basis dieser Analysen wurden die geographischen Stichproben aus Nigeria für weitere geographische Vergleiche in eine einzige Stichprobe (NGR) zusammengefaßt.

Böhme (1975) berichtete, daß zwei ♂ aus dem zentralen Kamerun (Martap) viel stärker pigmentierte Kehlen (und Bauchseiten!) hatten als die ♂ aus Nordkamerun. Eines der beiden ersteren wurde von Böhme (l.c.: Abb. 7a) abgebildet. Wir haben alle Maße zwischen den zwei Martap-♂ und 20 Nordkameruner ♂ verglichen. T-Test-Vergleiche, nicht sehr aussagekräftig wegen der geringen Stichprobengröße Martap, deuten bei $p \leq 0,03$ weniger Infralabialia ($\bar{x} = 8,00$ versus 9,55, 8–11) und relativ kürzere Füße und Zehen an (Verhältnis Fuß- zu Körperlänge $\bar{x} = 0,31$ versus 0,35, Verhältnis 4. Zehe/Körperlänge $\bar{x} = 0,17$ versus 0,10). Die beiden südlichen ♂ haben auch Kinn- (= vordere Kehl-)flecken. Solche Flecken treten bei den meisten NGR-♂ auf, aber nicht bei großen ♂ aus Nordkamerun. Da es jedoch zwischen den NGR- und KMR-Stichproben viel mehr Unterschiede gibt als innerhalb letzterer, und weil der große Benue-Strom die Population Zentral-Kameruns von der nächsten nigerianischen (Jos-Plateau) trennt, haben wir beide KMR-Populationen in eine einzige Stichprobe zusammengefaßt für die weiteren geographischen Vergleiche.

Metrische Merkmale

Beim Vergleich von *doriae*- und *benueensis*-♂, unter Zugrundelegung aller verfügbaren Exemplare, fanden sich keine Unterschiede in der mittleren Körpergröße. Das größte *benueensis*-♂, aus NGR, maß 85 mm, das größte *doriae*-♂, aus dem zentralen Sudan, 87 mm; *doriae*-♀ erwiesen sich als signifikant größer ($p \leq 0,01$), mit dem größten ♀ aus Äthiopien (im folgenden ÄTH), welches 73 mm maß. Das größte *benueensis*-♀, aus KMR, wies nur 60 mm auf.

Alle metrischen Merkmale erwiesen sich als statistisch signifikant linear korreliert mit der Körperlänge. Um den Einfluß der Körperlänge (der zufällig von Aufsammlung zu Aufsammlung und zwischen den Geschlechtern variieren könnte) auszuschalten, benutzten wir das „Kovarianzanalyse-Modell“. Die Mittelwerte, die wir in Appendix I dargestellt haben, sind an die Körperlänge als unabhängige Kovariate angepaßt.

Statistische Vergleiche der Schwanzlänge erwiesen sich als schwierig, da viele Individuen versehrte Schwänze hatten. Ein vollständiger Kovariaten-Vergleich war nur bei den ♂ möglich. Es gab keine signifikanten Unterschiede innerhalb oder zwischen den beiden Arten.

Ebenfalls keine Unterschiede traten bei der angepaßten Kopflänge auf, wenn *doriae*- und *benueensis*-♂ und -♀ verglichen wurden. Desgleichen gibt es keine

Unterschiede in der Kopflänge zwischen den ♀. Unter den ♂ haben die NGR-Populationen signifikant längere ($p \leq 0,04$) Köpfe im Vergleich zu denen der anderen fünf Populationsgruppen.

Benueensis-♂, aber nicht -♀, haben signifikant breitere Köpfe als *doriae*-♂. Nicht alle geographischen Regionen innerhalb der beiden Arten sind hinsichtlich der Kopfbreite homogen. NGR und KMR-♂ haben die breitesten Köpfe (angepaßt an die Körperlänge), wenn man sie mit KOR- und SEN-♂ vergleicht, die die schmalsten Köpfe ($p \leq 0,04$) besitzen. ÄTH- und ZAR-♂ nehmen eine Mittelstellung in diesem Merkmal ein und unterscheiden sich nicht signifikant von den anderen geographischen Stichproben von *doriae* oder *benueensis*.

In der Kopfhöhe treten zwischen den ♀-Gruppen keine Unterschiede auf. NGR-♂ haben flachere Köpfe ($p \leq 0,01$) als andere Gruppen außer ZAR und KOR. Der flache Kopf korrespondiert mit den sehr breiten Köpfen dieser geographischen Gruppe.

Benueensis-♂, aber nicht die ♀, haben längere Femora als *doriae*-♂. Die ♀ zeigen einen entsprechenden Trend, der aber aufgrund zu kleiner Serien nicht statistisch sicherbar ist. Gruppenvergleiche zeigen, daß KMR-♂ am meisten zu der Femurlänge von *benueensis* beitragen, da nur KMR-, nicht aber NGR oder ZAR-Populationen, von den drei *doriae*-Gruppierungen signifikant verschieden sind ($p \leq 0,01$ für KOR und SEN, $p \leq 0,04$ für ÄTH).

Längere Beine als bei *doriae* finden sich ebenfalls bei den *benueensis*-♂ und -♀. Bei beiden Geschlechtern sind die Gruppen mit signifikant längeren Beinen KMR und ZAR, im Vergleich zu sowohl Nigeria als auch zu den drei *doriae*-Gruppen ($p \leq 0,00$). NGR ähnelt *doriae* in der Beinlänge. Unterschiede in den Fußlängen zwischen *doriae* und *benueensis* sind nicht signifikant, jedoch haben *doriae*-♂ der SEN-Gruppe signifikant längere Füße (♂ $p \leq 0,02$ und ♀ $p \leq 0,06$) als die der angrenzenden KOR-Gruppe. Unterschiede in der Länge der 4. Zehe zwischen beiden Arten waren nicht signifikant. Jedoch ergab sich eine bemerkenswerte signifikante geographische Variation. Innerhalb *benueensis* hatten KMR-♂ längere vierte Zehen als ZAR-♂ ($p \leq 0,03$). Innerhalb *doriae* hatten SEN-♂ längere vierte Zehen als ÄTH-♂ ($p \leq 0,03$) und KOR-♂ ($p \leq 0,00$). SEN-♂ lagen hier über NGR-♂ ($p \leq 0,01$) und ZAR-♂ ($p \leq 0,00$), aber nicht über KMR-♂. Diese übertrafen die KOR-♂ ($p \leq 0,03$). Unter den ♀ hatten nur die SEN-♀ längere Zehen als die KOR-♀ ($p \leq 0,02$).

Nur die *doriae*-♂ haben längere dritte Zehen als die von *benueensis*. Unter den ♀ wurden hier keine Unterschiede zwischen den sechs geographischen Stichproben gefunden, wohl aber eine erhebliche Variabilität unter den ♂. Innerhalb *benueensis* hatten die KMR-♂ längere dritte Zehen als die ZAR-♂ ($p \leq 0,00$). Innerhalb *doriae* übertrafen hier die SEN-♂ die von KOR ($p \leq 0,001$) und ÄTH ($p \leq 0,05$). SEN-♂ hatten längere dritte Zehen als die von NGR ($p \leq 0,00$) und ZAR ($p \leq 0,00$). Jedoch übertrafen hier KMR-♂ die von KOR ($p \leq 0,05$). ÄTH-♂ wiederum übertrafen die ZAR-♂ ($p \leq 0,01$).

Die dritten und vierten Finger wurden nur relativ verglichen, nicht gemessen. Diese relativen Vergleiche waren nicht signifikant linear mit der Körpergröße korreliert, dafür haben wir nur rohe Mittelwerte gegeben. Unterschiede zwischen beiden Arten blieben nicht-signifikant. NGR-♂ haben signifikant kürzere vierte Finger als KMR-♂ ($p \leq 0,02$), doch blieben weitere Vergleiche innerhalb *benueensis* nicht-signifikant. Dasselbe ergaben die Vergleiche zwischen *benueensis*-♀. Innerhalb *doriae* ergab sich der einzige signifikante Unterschied in einem längeren vierten Finger bei SEN-♂ im Vergleich zu ÄTH-♂ ($p \leq 0,01$).

Unterschiede in der Beckenhöhe zwischen *doriae* und *benueensis* waren nicht signifikant. Überhaupt keine Unterschiede traten unter den ♀ der sechs untersuchten Populationsgruppen auf. Unter den *benueensis*-♂ hatte die Stichprobe NGR flachere Becken als KMR ($p \leq 0,00$). Unter den *doriae*-♂ gab es keine Unterschiede. ÄTH-♂ hatten signifikant höhere Becken als NGR-♂ ($p \leq 0,01$), und SEN-♂ zeigten einen Trend zu höheren Becken als NGR-♂ ($p \leq 0,06$).

♂, aber nicht ♀, von *benueensis* hatten signifikant breitere Becken als *doriae*-♂. Unter den geographischen ♀-Stichproben gibt es einen Trend ($p \leq 0,08$), daß ÄTH-♀ breitere Becken als NGR-♀ haben. Unter den ♂ haben die Gruppen ZAR und KMR die breitesten Becken, die signifikant breiter als bei KOR ($p \leq 0,05$) und ÄTH ($p \leq 0,01$) sind.

Unterschiede im Ohrdurchmesser zwischen *doriae* und *benueensis* und innerhalb letzterer waren nicht signifikant. Innerhalb *doriae* haben KOR-♂ signifikant kleinere Ohröffnungen als ÄTH- und SEN-♂ ($p \leq 0,00$). Sie haben ebenfalls kleinere Ohröffnungen als NGR-♂ ($p \leq 0,01$) und KMR-♂ ($p \leq 0,04$).

In beiden Geschlechtern hat *A. doriae* signifikant höhere Schwänze (vertikale Höhe) als *benueensis*. Eine Kovarianzanalyse mit der Körperlänge konnte nur mit ♂ durchgeführt werden, um die geographische Variabilität zu vergleichen. SEN und ÄTH haben die höchsten Schwänze, die sich signifikant von KOR ($p \leq 0,00$) — innerhalb *doriae* — und — innerhalb *benueensis* — von NGR ($p \leq 0,00$) unterscheiden, nicht aber von dem einzigen KMR-♂, von dem das entsprechende Maß verfügbar war. Keines der ZAR-♂ besaß einen vollständigen Schwanz, so daß bedauerlicherweise diese Gruppe für Vergleiche dieses Merkmals ausfiel. Die Schwanzhöhe ist durch laterale Kompression verursacht.

Ebenfalls bei beiden Geschlechtern von *benueensis* gibt es signifikant breitere Schwänze als bei *doriae* (vertikale Breite). Die Kovarianz der Körperlänge wurde nur bei ♂ untersucht. Dabei erwies sich die Variation innerhalb *doriae* als nicht signifikant. KMR-♂ hatten breitere Schwänze als NGR-♂ ($p \leq 0,00$). Der Vergleich von entweder NGR- oder KMR-♂ mit irgendeiner der drei geographischen *doriae*-Gruppen demonstrierte signifikant breitere Schwänze für die *benueensis*-Gebiete ($p \leq 0,00$).

Die Unterschiede in der Proportion der Schwanzhöhe zur Schwanzbreite sind ausgesprochen drastisch (Abb. 4). Die Darstellung zeigt, daß *doriae* viel stärker

lateral komprimierte Schwänze besitzt als *benueensis* ($p \leq 0,00$). Die laterale Schwanzkompression ist sexualdimorph und bei älteren *doriae*-♂ deutlich. ♂ haben signifikant stärker lateral komprimierte Schwänze als ♀ ($p \leq 0,00$), jedoch ist der Merkmalszustand bei *doriae*-♀ wiederum deutlicher als bei *benueensis*-♀ ($p \leq 0,00$). Bei letzterer Art besteht in dem Merkmal kein Geschlechtsunterschied. SEN- und ÄTH-♂ zeigen das größte Ausmaß an Schwanzkompression, das sie sehr deutlich von den ♂ der Gruppen NGR ($p \leq 0,00$) und KMR ($p \leq 0,05$ bzw. $0,03$) unterscheidet. Das einzige für die Kovarianzanalyse verfügbare KOR-♂ ist subadult, während die ZAR-♂ alle leider versehrte bzw. fehlende Schwänze aufwiesen.

Der Unterschied in Schwanzform oder im Verhältnis Schwanzbreite/-höhe ist sehr auffällig, speziell wenn Exemplare gleicher Körpergröße verglichen werden.

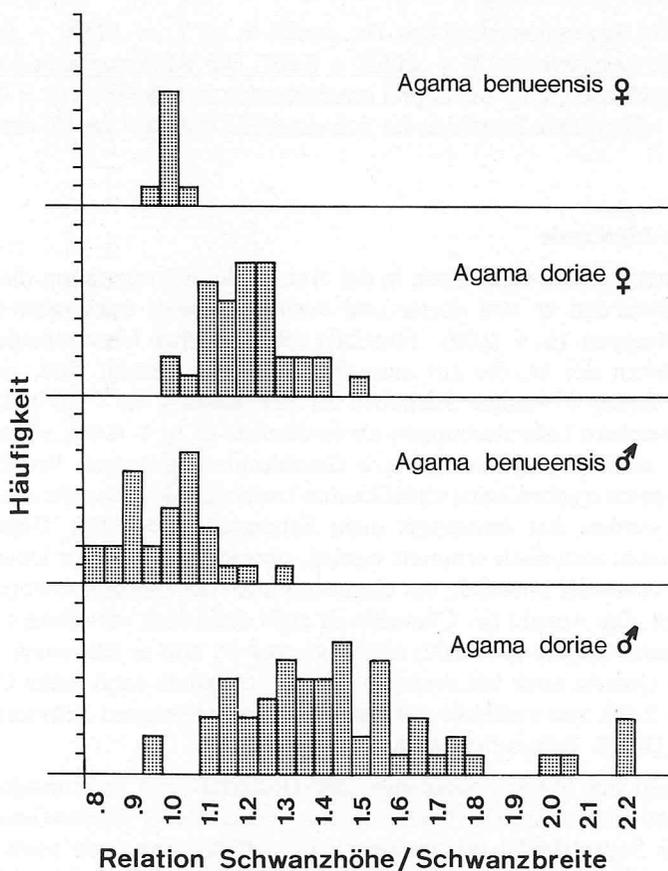


Abb. 4: Häufigkeits-Histogramm der Schwanzproportionen für *Agama benueensis* und *A. doriae*, aufgetrennt nach Geschlechtern. Häufigkeits-Skala in Einer-Gruppen.

Da es keine Unterschiede in der Körpergröße oder der Schwanzlänge zwischen voll adulten ♂ beider Arten gibt, stellt der zusammengedrückte Schwanz ein gutes taxonomisches Kriterium, nicht etwa ein ontogenetisches Phänomen, dar. Nahezu die Hälfte der *doriae*-♂ haben eine Schwanzproportion von 1,5 oder mehr (vgl. Abb. 4). Die Kompression des Schwanzes ist mit dem Alter (hier = Körpergröße) korreliert, mit einem Korrelationskoeffizienten von Körperlänge und Schwanzform von 0,62. Fünf *doriae*-♂ mit der höchsten Schwanzformproportion, nämlich 2,0 bis 2,2, hatten eine mittlere Körperlänge von 73,1. Zum Vergleich lag der entsprechend größte Proportionswert für ein *benueensis*-♂ bei 1,3, und die mittlere Körperlänge der drei ♂ mit dem größten Proportionswert lag bei 78,7 mm, lag also deutlich über dem für die *doriae*-♂ errechneten. Die Korrelation zwischen dem Verhältnis Schwanzform/Körperlänge für *benueensis*-♂ war ebenfalls statistisch signifikant mit einem Koeffizienten von 0,57.

Die lineare Regressionsgleichung für *doriae*-♂ ist $Y = .015X + 0,567$ und diejenige für *benueensis*-♂ $Y = .005X + 0,667$. Die Y-Intersepta sind nicht signifikant verschieden, aber die Gipfel unterscheiden sich deutlich ($p \leq 0,00$) und zeigen eine viel größere Zunahme der Schwanzhöhe während des Wachstums der *doriae*-♂.

Meristische Merkmale

Es bestehen keine Unterschiede in der Anzahl der Schuppen um die Körpermitte zwischen den ♂ von *doriae* und *benueensis*, aber *benueensis*-♀ haben weniger Schuppen ($p \leq 0,00$). Ebenfalls gibt es keine Unterschiede in den Dorsalia-Werten der ♂, die auf einer Standardlänge gezählt sind, wohl aber haben hier *doriae*-♀ weniger Schuppen als *benueensis*-♀ ($p \leq 0,05$). *Doriae*-♂ haben zahlreichere Lateralschuppen als *benueensis*-♂ ($p \leq 0,04$), während sich hier die ♀ nicht unterscheiden. Nach Geschlechtern getrennte Vergleiche der Ventralschuppen ergeben keine signifikanten Unterschiede, wenn sie aber zusammengefaßt werden, hat *benueensis* mehr Schuppen ($p \leq 0,02$). Diese Unterschiede konnten statistisch ermittelt werden, obwohl es erhebliche Überlappungen der Werte sowohl innerhalb der *doriae*- als auch der *benueensis*-Populationsgruppen gibt. Die Anzahl der Clunealia ist nicht statistisch verschieden. *Doriae*-♂ haben mehr Gularia ($p \leq 0,02$) als *benueensis*-♂, und es gibt einen Trend zu vermehrten Gularia auch bei *doriae*-♀. *Doriae*-♂ haben auch mehr Caudalia-reihen ($p \leq 0,04$), was vielleicht mit dem stark komprimierten Schwanz zusammenhängt. Die ♀ unterscheiden sich hierin nicht.

Die Anzahl der Subdigitallamellen, der Occipital- und Internasalschuppen unterscheidet sich zwischen beiden Arten nicht. Beide *doriae*-Geschlechter haben mehr Supralabialia als *benueensis* ($p \leq 0,00$), was auch noch zutrifft, wenn die Geschlechter zusammengefaßt verglichen werden ($p \leq 0,04$). *Doriae*-♀ haben mehr Temporalia als *benueensis*-♀ ($p \leq 0,04$), während sich die ♂ hier nicht unterscheiden.

Bei Zusammenfassung der Geschlechter erweisen sich alle Vergleiche zwischen den *doriae*-Populationen als signifikant ($p \leq 0,00$). SEN hat die meisten Internasalia (meist 7), ÄTH ist intermediär (6 oder 7), während KOR die wenigsten (5 oder 6) besitzt. Diese Unterschiede spiegeln sich auch bei den meisten getrennt-geschlechtlichen Vergleichen wider, aber nicht allen, aufgrund zu geringer Seriengrößen. SEM-♀ schließlich haben weniger Temporalia ($p \leq 0,01$) als ÄTH-♀. Vergleiche unter Zusammenfassung der Geschlechter sind hier nicht signifikant.

Epigamische Merkmale

Das auffälligste Merkmal zur Unterscheidung der beiden Arten betrifft die Schwanzform: Die ♂ von *A. doriae* haben im Gegensatz zu denen von *A. benueensis* einen deutlich lateral komprimierten Schwanz. Mäßig komprimierte Schwänze besitzen auch die *doriae* ♀, signifikant stärker zusammengedrückt als bei beiden *benueensis*-Geschlechtern, aber viel weniger stark ausgeprägt im Vergleich zu den eigenen ♂. Die Details dieser Schwanzform sind bereits im Zusammenhang mit anderen metrischen Merkmalen von uns diskutiert worden. Wir vermuten, daß der komprimierte Schwanz von *doriae* eine Rolle im Imponierverhalten spielen könnte, vielleicht im Sinne einer Schlagwaffe bei innerartlichen Auseinandersetzungen. Doch könnte auch die in Seitenansicht vergrößerte Schwanzkontur eine einschüchternde Wirkung sowohl auf Artgenossen als auch auf Praedatoren ausüben (vgl. Abb. 5).

Verknüpft mit dem Unterschied im Schwanzquerschnitt ist auch das Vorhandensein eines Schwanzkammes bei adulten *doriae*-♂, der den allermeisten *benueensis*-♂ fehlt: Von der Schwanzbasis bis zu zwei Dritteln distaler Länge erstreckt sich eine Reihe medianer vergrößerter, komprimierter, dreieckiger,

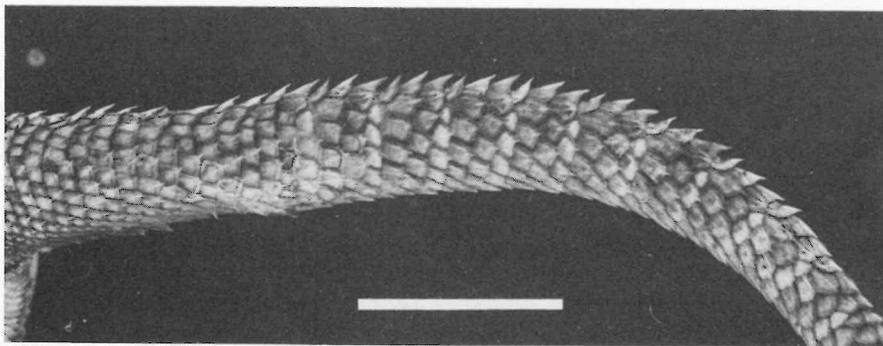


Abb. 5: Lateralansicht der proximalen Schwanzhälfte einer *Agama doriae* (ZFMK 15861) aus Äthiopien; großes ♂ mit 80 mm Körperlänge. Die mittlere Caudaliareihe bildet einen deutlichen Kamm. Die proximale Schwanzhälfte ist deutlich zusammengedrückt, 8 mm breit und 12 mm hoch. Die Linie repräsentiert 20 mm.

sägeartiger Schuppen, die einen fortlaufenden Kamm bilden und den Eindruck der lateralen Schwanzkompression noch mehr erhöhen. Die Größe dieser Lanzettschuppen vergrößert sich mit dem Alter respektive der Größe der ♂. Der Korrelationskoeffizient von drei Stadien der Kammschuppen (fehlend, mäßig ausgebildet, sehr deutlich) mit der Körperlänge beträgt 0,69. Das Verhältnis der ♂ mit deutlichen Kammschuppen betrug 42 zu 66, wobei die Ausdifferenzierung der Kammschuppen bei einer Größenklasse von 45 mm Körperlänge und mehr begann. Jungtiere und Halbwüchsige (24 aus 66) mit Körperlängen zwischen 30 und 55 mm wiesen noch keine Kammschuppen auf. Nur 7 von 37 *benueensis*-♂ besaßen Schwanzkammschuppen, aber sie waren nie so deutlich und hoch wie bei *doriae*. Kammschuppen traten überhaupt nur bei den größten Individuen auf, die Körperlängen zwischen 65 und 85 mm hatten. Jedoch eine entsprechende Anzahl weiterer ♂ derselben Größenklasse besaß solche Kammschuppen nicht. Bei *doriae* dagegen besaßen alle ♂ über 55 mm Körperlänge Schwanzkämme. Sie fehlen den ♀ beider Arten. Sowohl die laterale Kompression des Schwanzes als auch die deutlich komprimierten Kammschuppen sind in Abb. 5 dargestellt.

Das Vorhandensein eines großen, länglichen Kehlfleckes am Hinterrand der Kehlgregion ist diagnostisch für *doriae*- wie für *benueensis*-♂ (Abb. 6). Juvenile ♂ zeigen diesen Fleck noch nicht. Anfangs werden zwei bilateralsymmetrische Einzelflecken angelegt, die während des individuellen Wachstums miteinander verschmelzen. Diese Verschmelzung ist später noch durch eine Kerbe am Vorderrand des Fleckes erkennbar. Gelegentlich bleiben die Einzelflecke auch zeitweilig getrennt oder verschmelzen nur sehr unvollkommen selbst bei großen Exemplaren (beobachtet nur bei drei *benueensis*-♂). Bei *doriae* ist die Entwicklung und die Fusion der Flecken korreliert mit der Körpergröße (Koeffizient 0,37). Das Ausmaß der pigmentierten Fläche im hinteren Bereich des Kehlsackes nimmt mit der Körpergröße zu (Koeffizient 0,33), aber die beträchtliche Variation reflektiert offenbar auch geographische Variabilität. Die pigmentierte Fläche kann ein Ausmaß von 20–35 % der Kehlgregion ausmachen.

Die einzige auffällige Abwandlung des hinteren schwarzen Kehlfleckes wurde bei den fünf ♂ aus der ZAR beobachtet (Abb. 6): Bei ihnen ist der Fleck nicht länglich, sondern zweilappig mit je einem linken und rechten Horn, die bis ans vordere Ende der Kehltasche reichen.

Innerhalb *doriae* und *benueensis* können Individuen von bestimmten geographischen Gebieten stark verdunkelt sein, was nicht nur die Kehle, sondern den gesamten Hals- und Brustbereich einbeziehen kann. Böhme (1975) beschrieb solche melanistischen Tiere aus Martap (KMR). *Doriae*-Exemplare (USNM 218599–601) aus Didessa (ÄTH) sind ebenfalls verdunkelt (Abb. 6).

Der Rest der Kehlgregion trägt eine schwarze Netzzeichnung oder Serien von drei oder vier Längslinien auf jeder Seite. Bei den ♀ ist die gesamte Kehle fein retikuliert. Am vorderen Ende kann bei ♂ je ein Paar kleiner, länglicher Kinn-

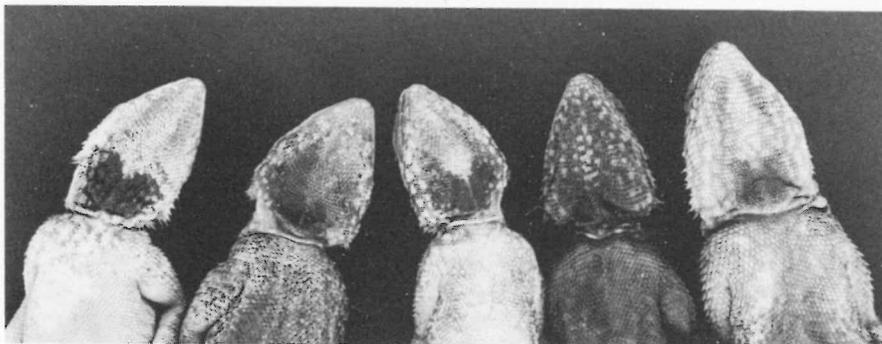


Abb. 6: Geographische Variation der Kehlzeichnung großer, adulter ♂ (von links nach rechts): *Agama benueensis*, ZFMK 15183, Kamerun, ZFMK 33728 und 33729, ZAR, sowie *Agama doriae*, USNM 218599 und ZFMK 15861, Äthiopien. Einzelheiten im Text.

flecken von schwarzer Farbe auftreten. Diese Kinnflecken sind charakteristisch für große, geschlechtsreife NGR-♂ von *benueensis*. Die minimale Körperlänge von ♂, bei denen Kinnflecken zu sehen waren, beträgt ungefähr 70 mm, was die meisten untersuchten ♂ hier bereits ausschließt. Jedoch tragen nicht alle *benueensis*-Populationsgruppen diese Kinnflecken, da die meisten großen KMR-♂ sie vermissen lassen. Desgleichen haben auch nicht alle großen NGR-♂ diese vorderen Kehlflecken, während zwei große ♂ aus Martap (KMR) (ZFMK 15192—93) sie besitzen. Anfangs glaubten wir, der häufige Besitz vorderer Kinnflecken sei geeignet, *benueensis* von *doriae* zu unterscheiden, jedoch fanden wir sie auch bei einem großen ÄTH-*doriae*-♂ (ZFMK 15861, vgl. Abb. 6). Die *benueensis*-♂ aus der ZAR haben keine vorderen Kinnflecken, würden sich der Situation aber annähern, wenn die vorderen Spitzen der Hörner des hinteren Kehlfleckes isoliert wären (vgl. Abb. 6). ♀ beider Arten besitzen nie eine derartige Kehlfleckung.

Nur die ♂, unter Einschluß der meisten juvenilen, besitzen epidermale kallöse Präkloakaldrüsen. Sie sind meist in einer einzigen Querreihe von 8—14 Drüenschuppen vorhanden, gelegentlich findet sich eine zweite, kürzere Reihe direkt vor der ersten. *Doriae*-♂ haben 8—14 ($\bar{x} = 10,12$, $s = 1,13$), *benueensis*-♂ 8—13 ($\bar{x} = 10,65$, $s = 1,25$) solcher Kallusdrüsen. Die Unterschiede zwischen den Arten und zwischen den sechs geographischen Regionen sind statistisch nicht signifikant.

Zusammenfassende Erörterung

Diese Arbeit verfolgte zwei Ziele:

1. wollten wir demonstrieren, daß *Agama doriae* und *A. benueensis* geographi-

sche Populationen sind, die den westlich-zentralen und den östlichen Teil des subsaharischen Savannengürtels Afrikas bewohnen und vormals eine einheitliche, zusammenhängende Population gebildet haben.

2. wollten wir auf der Grundlage statistischer Vergleiche zahlreicher metrischer, meristischer und epigamischer Merkmale entscheiden, ob *doriae* und *benueensis* als getrennte Schwesterarten, als Unterarten oder aber als einzige geographisch variable Art aufgefaßt werden müssen.

Beide Arten erreichen ähnliche Körpergrößen, so daß morphometrische Maße der Gliedmaßen, des Schwanzes und des Kopfes durch Kovarianzanalysen verglichen werden konnten. Adulte *benueensis*-♂ haben breitere Köpfe als die *doriae*-♂, und es gibt einen leichten Trend für längere Köpfe. Nur die NGR-♂ sind flachköpfiger. Daher führen sich die Unterschiede in den Kopfdimensionen zwischen den beiden Taxa hauptsächlich auf die NGR-Populationen zurück.

In beiden Geschlechtern ist *benueensis* langbeiniger als *doriae*. Jedoch sind hier die KMR- und ZAR-Stichproben für die Unterschiede verantwortlich. Vergleicht man NGR-Stichproben mit *doriae*, ergeben sich die Unterschiede nicht. Wahrscheinlich korreliert mit den längeren Extremitäten sind auch die breiteren Beckenpartien bei *benueensis*-♂, die funktionell mit gesteigerter laufbezogener Lokomotion verbunden sein könnten. Wieder sind es die KMR-♂, die die breitesten Becken haben und daher am meisten zu den statistischen Unterschieden zwischen den zwei Taxa beisteuern.

Unterschiede in Kopf- und Unterschenkelabmessungen sind anscheinend durch verschiedene ökologische Anpassungen bedingt, die statistisch sowohl innerhalb *doriae* als auch *benueensis* sowie auch zwischen beiden variieren. Die statistische Signifikanz dieser Vergleiche ist einfach durch den Einschluß von Exemplaren bedingt, die aus Regionen stammen, wo extremere Anpassungen auftreten.

Der einzige metrische Merkmalskomplex, der wirklich diagnostisch für die beiden Arten ist, betrifft die Schwanzform im Querschnitt, das heißt das Verhältnis Schwanzbreite zu Schwanzhöhe, gemessen vier Standardlängen distal zur Kloake. Ein *doriae*-♂ mit wenigstens 50 mm Körperlänge (zutreffend auf 51 von 67 untersuchten) müßte nach dem Modell linearer Regression ein Proportionsverhältnis von 1,3 haben, was dem höchsten für *benueensis*-♂ ermittelten Wert entspricht. Ein Verhältnis von 1,3 oder mehr wurde bei 44 von 61 *doriae*-♂ beobachtet. Selbst für *doriae*-♂ mit wenigstens 40 mm Körperlänge, die eine Schwanzproportion von 1,17 (62 von 67 untersuchten ♂) erwarten lassen würden, läge dieser Wert höher als für alle *benueensis*-♂, mit Ausnahme dreier. Ein Verhältnis von 1,15 oder mehr wurde bei 56 von 61 *doriae*-♂ ermittelt. 26 von 29 *benueensis*-♂ hatten dagegen eine Schwanzproportionsbeziehung von 1,10 oder weniger. Daher können die ♂ von *doriae* und *benueensis* leicht anhand der Schwanzform unterschieden werden, d. h. dem Ausmaß der lateralen Kompres-

sion; lediglich Jungtiere oder kleine subadulte ♂ von weniger als 40 mm Körperlänge sind hiervon ausgenommen (Abb. 4).

Dasselbe Unterscheidungsmuster kann auch an ♀ beobachtet werden. Eine Schwanzproportion von 1,10 oder mehr wurde von 33 aus 35 *doriae*-♀ gezeigt, was über den Werten aller 8 *benueensis*-♀ liegt und fast die Hälfte des Wertes der *benueensis*-♂ ausmacht.

Leider wiesen alle Exemplare der kleinen, neunköpfigen *benueensis*-Serie aus der ZAR nahe der Basis abgebrochene Schwänze auf. Die geographisch nächste Population ist die KOR-Gruppierung von *doriae*. Jedoch waren die Angehörigen dieser Serie (n = 8) alle sehr kleinwüchsig, die ♂ wahrscheinlich erst subadult. Ob es Annäherungen in der Schwanzform zwischen diesen beiden Populationen gibt, kann daher zur Zeit nicht geprüft werden.

Obwohl die Mittelwerte der Schuppen um die Rumpfmittle für beide Arten signifikant verschieden sind, legt die geographische Verteilung nahe, daß es keinen echten Unterschied gibt. Zu dem Unterschied tragen vor allem die großen Schuppen der KMR-Population bei, was den klinalen Trend verdeutlicht, auf den zuerst Grandison (1968) aufmerksam machte. Dasselbe gilt für andere Schuppenzahlen. Alle Schuppen der Kopfregion variieren geographisch beträchtlich, weshalb sich nur wenige Unterschiede beim Artenvergleich als signifikant erwiesen. Jedoch hat *doriae* mehr Supralabialia und Infralabialia, aber die Unterschiede gegenüber *benueensis* sind aufgrund breiter Überlappungen nicht als diagnostisch zu verwerten.

Die Hauptunterschiede zwischen *doriae* und *benueensis* sind epigamisch, das heißt, es handelt sich um Unterschiede zwischen den ♂, solche Strukturen betreffend, die eine adaptive Bedeutung im Sozial- und Fortpflanzungsverhalten haben. Die starke laterale Kompression des Schwanzes der *doriae*-♂ dürfte in enger Beziehung zum Verhalten der Tiere stehen und funktionell durch seitliches Schwanzschlagen korrelierbar sein. Verbunden damit ist das Auftreten des Schwanzkammes bei *doriae*-♂, der bei *benueensis* höchst selten vorkommt. Der Mangel an Daten zur Schwanzproportion der ZAR-♂ und der subadulten KOR-♂ hindert uns vorläufig daran, die Hypothese der Schwanzunterschiede beider Arten an diesen beiden geographisch einander am nächsten liegenden Populationen zu testen.

♂ beider Arten besitzen hintere Kehlflecken, die zwar in der Größe und dem Ausmaß der Verschmelzung ontogenetisch variieren, zwischenartlich aber keine Unterschiede zeigen. Die ZAR-♂ haben hier eine deutliche Sonderstellung, indem ihre Gularflecken zweilobig sind und nach vorn auslaufende Apices aufweisen.

Nur große, geschlechtsreife *benueensis*-♂ mit einer Körperlänge von wenigstens 70 mm besitzen paarige Kinnflecken, elliptische schwarze Flecken im vorderen Kehlbereich. Sie fehlen jedoch den Stichproben KMR und ZAR. Außer-

dem wurden sie aber bei einem *ÄTH-doriae*-♂ gefunden, woraus hervorgeht, daß das genetische Potential zur Ausbildung solcher Flecken auch bei der östlichen Art vorhanden ist.

Innerhalb *benueensis* ist die NGR-Population die am meisten abweichende, mit einer Gesamtzahl von 15 metrischen und meristischen Merkmalen, in denen sie sich statistisch von KMR unterscheidet, von 6 Merkmalen, wenn sie mit ZAR verglichen wird. Nur 6 statistische Unterschiede wurden zwischen KMR und ZAR gefunden. Jedoch ist keiner dieser Unterschiede diagnostisch fixiert, und die Abtrennung der NGR-Population als eigene Unterart erscheint nicht gerechtfertigt.

Summiert man innerhalb *doriae* die statistischen Unterschiede, metrische und meristische, so erscheint die SEN-Population am divergentesten. Insgesamt fanden wir 8 meristische Unterschiede zwischen ÄTH und SEN, 4 zwischen ÄTH und KOR, und 4 zwischen KOR und SEN. An metrischen Unterschieden ergaben sich 3 zwischen SEN und ÄTH, 6 zwischen SEN und KOR und 2 zwischen KOR und ÄTH. Daher sind ÄTH und KOR einander sehr ähnlich und SEN hat von beiden etwa den gleichen Abstand. Jedoch ist auch hier keiner der Unterschiede diagnostisch fixiert, so daß eine Abtrennung der SEN-Population als eigene Unterart unerwünscht erscheint. Daher ist auch die Aufteilung von *doriae* in drei verschiedene Unterarten nicht aufrecht zu erhalten, zumal größere statistische Unterschiede zwischen den *benueensis*-Gruppierungen bestehen, für die eine subspezifische Teilung nicht durchgeführt wird.

Wir können also, aufgrund der beträchtlichen geographischen Variationen innerhalb beider Arten, und aufgrund der Tatsache, daß manche Merkmale bei der einen Art eine hohe, fast diagnostische Häufigkeit haben, bei der anderen eine niedrige, *Agama doriae* und *Agama benueensis* nicht länger als getrennte Arten auffassen. Die Merkmale, die statistisch am unterschiedlichsten sind, sind epigamisch und könnten als Vorpaarungs-Isolationsmechanismen funktionieren. Wenn *doriae* und *benueensis* sich heute als allopatrisch darstellen, und wenn sie in Zukunft Kontakt miteinander haben sollten, wäre es denkbar, daß diese epigamischen Merkmale dazu beitragen, beide reproduktiv voneinander zu isolieren. Jedoch sind weitere Aufsammlungen aus dem kritischen Gebiet der ZAR und dem Westen des Sudan erforderlich, um Sicherheit zu erlangen, ob Sympatrie oder aber eine zusammenhängende Verbreitung besteht. Bis zusätzliches Material aus diesen Gegenden vorliegt, welches (mit intakten Schwänzen!) Aufschluß über die Häufigkeit der jetzt als Trennmerkmale benutzten Kriterien gerade bei diesen Tieren erlaubt, können wir nur den Schluß ziehen, daß *doriae* und *benueensis* taxonomisch nur als Unterarten differenziert sind: *Agama doriae doriae* und *Agama doriae benueensis*. Die nominellen Unterarten *sennariensis* und *cordofanensis* können aufgrund unserer Analyse nicht aufrecht erhalten werden und werden von uns als Synonyme zu *Agama doriae doriae* aufgefaßt.

Danksagung

Wir danken allen Kolleginnen und Kollegen, die für die im Abschnitt 'Verbreitung' mit angeführten Sammlungen zuständig sind und die uns ihr Material durch Gastfreundschaft oder durch Ausleihe zugänglich gemacht haben. Wir bedanken uns auch bei Fräulein Ursula Bott (ZFMK) für die Ausführung der Zeichnungen.

Der Erstautor ist dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) für ein prä- (1976-1977) und ein postdoktorales (1981) Stipendium verpflichtet, das ihm die Bearbeitung des Materials in den europäischen Sammlungen ermöglichte. Er dankt auch der Universität Ohio für Computer-Zugang und die Bereitsstellung weiterer Hilfsmittel.

Zusammenfassung

166 Exemplare der Artengruppe *Agama doriae* / *A. benueensis* wurden nach 35 morphologischen Merkmalen analysiert und statistisch ausgewertet. Ihre Verbreitung wird auf erläuterten Punktkarten ausführlich dargestellt. Die Ergebnisse zeigen, daß innerhalb beider Arten keine taxonomisch relevanten Gruppierungen abgrenzbar sind, und daß beide nominellen Arten als Subspezies einer einzigen Art *Agama doriae* aufzufassen sind. Die nominellen Unterarten *sennariensis* und *kordofanensis* stellen Synonyme zur Nominat-Unterart dar.

Summary

166 specimens of the species complex *Agama doriae* / *A. benueensis* have been studied in 35 morphological characters, which were statistically analyzed. Their distribution is documented in plotted maps. The results demonstrate that within both species there are no taxonomically relevant subdivisions possible, and that both nominal species are in fact subspecies of the same species *Agama doriae*. The nominal subspecies *sennariensis* and *kordofanensis* are synonyms of the nominate subspecies.

Literatur

- Böhme, W. (1975): Zur Herpetofaunistik Kameruns, mit Beschreibung eines neuen Scinciden. — Bonn. zool. Beitr., 26: 2-48.
— (1978): Zur Herpetofaunistik des Senegal. — Bonn. zool. Beitr., 29: 360-417.
Grandison, A.C.G. (1968): Nigerian lizards of the genus *Agama* (Sauria: Agamidae). — Bull. Brit. Mus. nat. Hist., London, (Zool.) 17: 1-90.
Joger, U. (1981): Zur Herpetofaunistik Westafrikas. — Bonn. zool. Beitr., 32: 297-340.
— (1982): Zur Herpetofaunistik Kameruns (II). — Bonn. zool. Beitr., 33: 313-342.
Leviton, A.E., R. McDiarmid, S. Moody, M. Nickerson, J. Rosado, O. Sokol & H. Voris (1980): Museum acronyms — second edition. — Herpetol. Rev., 11: 93-102.
Monard, A. (1951): Résultats de la mission zoologique suisse au Cameroun. — Mém. Inst. fr. Afr. noire, Dakar, (Sci. nat.) 1: 1-244.
Wermuth, H. (1967): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Agamidae. — Das Tierreich, Berlin, 86: 1-127.

Werner, F. (1919): Wissenschaftliche Ergebnisse der mit Unterstützung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Treitschke von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem Anglo-ägyptischen Sudan (Kordofan) 1914. IV. Bearbeitung der Fische, Amphibien und Reptilien. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 96: 437—509.

Anschrift der Verfasser: Dr. Scott M. Moody, Department of Zoological and Biomedical Sciences and College of Osteopathic Medicine, Ohio University, Athens, Ohio 45701, U.S.A.; Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.