

# **Ursprung und Verwandtschaft der Lacertiden – ein Blick auf den gegenwärtigen Kenntnisstand**

JOHANNES MÜLLER

## **Zusammenfassung**

Verschiedene Hypothesen über den Ursprung und die nähere Verwandtschaft der Lacertiden werden vorgestellt. Derzeit existieren zwei unterschiedliche Auffassungen, in denen entweder Teiioiden oder Scincoiden als nächste Schwestergruppe zu den Lacertiden betrachtet werden. Obwohl erstere Hypothese gegenwärtig favorisiert wird, ist keine der beiden Ansichten widerspruchsfrei, und leider liefern auch Fossilien bisher noch keine näheren Hinweise. Für ein besseres Verständnis müssen demzufolge erst weitere morphologische Untersuchungen an rezenten und ausgestorbenen Formen abgewartet werden.

## **Summary**

Different hypotheses on the origin and relationships of lacertid lizards are presented. Currently, two opponent views exist, favouring either a lacertid-teiioid or lacertid-scincoid relationship. Even though the former hypothesis appears to be better supported, none of the two alternatives is unambiguous, and until now, fossil findings cannot clarify the picture either. Further morphological investigations on extinct and extant lizards are therefore strongly needed.

## **Einleitung**

Die Halsbandeidechsen sind sicherlich eine der historisch am längsten studierten modernen Reptiliengruppen; dennoch bleiben viele Fragen immer noch unbeantwortet. Dies betrifft natürlich zu allererst den Aspekt der intrafamiliären Verwandtschaft, der trotz einiger jüngerer Analysen (ARNOLD 1989, MAYER & BENYR 1994, HARRIS et al. 1998, FU 2000) immer noch nicht zufriedenstellend geklärt ist. Denn trotz einer langen Forschungstradition sind grundlegende morphologische Kenntnisse über Lacertiden, vor allem die Osteologie und die Ontogenese, nur sehr spärlich bekannt. Neuere Arbeiten (RIEPEL 1992, 1994, BARAHONA & BARBADILLO 1997, 1998, ARRIBAS 1998, BARAHONA et al. 2000, MÜLLER 2000, 2001a) haben mittlerweile einiges zur Füllung dieser Lücke beigetragen, und eine Revision bisheriger phylogenetischer Betrachtungen wird augenblicklich auf morphologischer Basis durchgeführt (MÜLLER in Vorb.).

Aber neben dieser sehr wichtigen Fragestellung gibt es noch ein weiteres Problem, dessen Lösung als noch nicht gesichert betrachtet werden muss: Es handelt sich dabei um die Herkunft der Lacertiden. Verschiedene Untersuchungsergebnisse haben zwar einige Hinweise zur Beantwortung dieser Frage geliefert, allerdings sind die Ergebnisse teilweise recht widersprüchlich. Es kommt hinzu, dass die Einbeziehung fossiler Funde, eine prinzipiell nicht zu vernachlässigende Komponente bei der Annahme evolutionärer Prozesse, in der Lacertidenforschung bisher kaum stattgefunden hat,

wenn man einmal von wenigen Ausnahmen absieht (z.B. BÖHME & WEITSCHAT 1998, BORSUK-BIALYNICKA et al. 1999). Allerdings muss in diesem Zusammenhang auch gesagt werden, dass die bisherige Funddichte nur sehr wenige Hinweise auf den Ursprung und die frühe Evolution der Halsbandeidechsen liefern kann.

Im Folgenden soll kurz beleuchtet werden, welche Hypothesen über den Ursprung der Lacertiden existieren und wie diese zu bewerten sind.

### **Alternative Verwandtschaftshypothesen**

Um eine vernünftige Annahme über die Herkunft der Halsbandeidechsen erhalten zu können, ist es natürlich am wichtigsten die Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Echsenfamilien zu kennen. Allgemein wird seit langem angenommen, dass die Lacertiden zusammen mit den Teiiden (Schienenechsen), Gymnophthalmiden (Brillentejus), Scinciden (Glattechsen), Cordyliden (Gürtelechsen), Gerrhosauriden (Schildechsen) und Xantusiiden (Nachtechsen) eine monophyletische Gruppe – die Scincomorpha – bilden. Dieses Taxon stellt zusammen mit den Gekkota (Geckos und Flossenfüße), Anguimorpha (Schleichen und Warane), Amphisbaenia (Doppelschleichen) und Serpentes (Schlangen) die Gruppe der sogenannten Scleroglossa dar, denen die Leguanartigen (Iguania, Agamidae sensu lato, Chamaelonidae) als Schwestergruppe gegenüberstehen (ESTES et al. 1988). Bei dem Taxon „Scincomorpha“ fängt jedoch schon das erste Problem an, denn zum einen ist es strittig, ob die Xantusiiden wirklich in diesen Verwandtschaftskreis gehören (LEE 1998, 2000), und zum anderen wurde mittlerweile mehrfach gezeigt, dass die Monophylie der Scincomorpha nicht unbedingt stabil ist (LEE l.c., MÜLLER 2001b). Da dies aber bisher nur vorläufige Resultate sind, soll im Folgenden trotzdem von den „scincomorphen Echsen“ gesprochen werden.

Neben den Xantusiiden stellen gerade die Lacertiden innerhalb der Gruppe ein besonderes Problem dar, denn es existieren unterschiedliche Hypothesen hinsichtlich ihrer verwandtschaftlichen Stellung.

#### **a) L a c e r t i d e n u n d T e i i o i d e n (Abb. 1)**

Eine populäre Ansicht besagt, dass die Lacertiden zusammen mit den Teiiden und Gymnophthalmiden (sog. Teiioidea) und den Xantusiiden eine monophyletische Gruppe, die Lacertoidea, bilden. Die Xantusiiden stehen dabei an der Basis und Lacertiden und Teiioidea bilden Schwestergruppen, die Lacertiformes (siehe z.B. ESTES et al. 1988, HALLERMANN 1998, CALDWELL 1999, REYNOSO & CALLISON 2000).

Jede Verwandtschaftsanalyse beruht auf einer Bearbeiter-spezifischen Merkmalsauswahl, und es würde den Rahmen dieser Übersicht sprengen jedes einzelne Merkmal aller relevanten Arbeiten zu diskutieren. Wichtige „Schlüsselmerkmale“ sollen jedoch berücksichtigt werden. Eine der morphologischen Strukturen die unter anderem eine enge Verwandtschaft der betreffenden Gruppen nahelegen soll, ist die Anatomie der Kiefermuskeln. So teilen die genannten Familien die Besonderheit, dass sich der Musculus adductor posterior, der üblicherweise vom Hinterrand der Schläfe in die Fossa mandibularis, eine spezielle Öffnung im Unterkiefer, hineinläuft und dort in einem internen („Meckelschen“) Kanal endet, sehr weit in Richtung Schnauze erstreckt (Abb. 2). Bei den meisten anderen Echsen fehlt diese Verlängerung nach vorne. Ein weiterer Kiefermuskel, der normalerweise nur im vorderen Innenbereich der

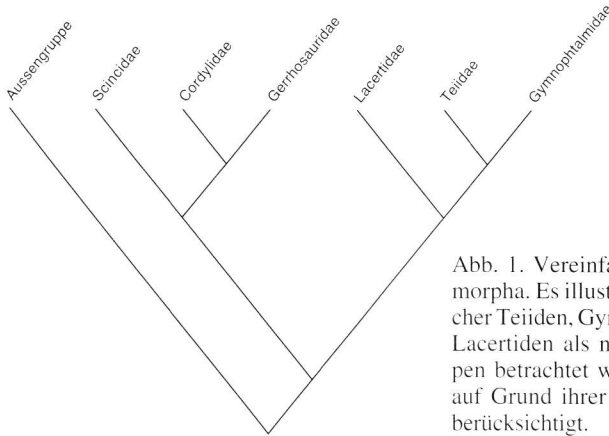


Abb. 1. Vereinfachtes Kladogramm der Scincomorpha. Es illustriert die erste Hypothese, in welcher Teiiden, Gymnophthalmiden (= Teiioidea) und Lacertiden als nächstverwandte Schwestergruppen betrachtet werden. Die Xantusiiden werden auf Grund ihrer problematischen Stellung nicht berücksichtigt.

Schläfe liegende *Musculus pseudotemporalis superficialis*, ist bei allen Vertretern der Lacertoidea nach hinten verlängert, so dass er quasi den gesamten Hirnschädel seitlich abdeckt (Abb. 2). Obwohl diese beiden Merkmale sehr signifikant erscheinen, muss einschränkend gesagt werden, dass auch andere Echsen dieses Merkmal aufweisen. So haben zum Beispiel Agamen ebenfalls einen sich sehr weit nach vorne erstreckenden *Musculus adductor posterior*, und die eben beschriebene Ausdehnung des *Musculus pseudotemporalis superficialis* findet man auch bei Waranen. Die Tatsache, dass LEE (1998, 2000) die Xantusiiden ganz aus den Scincomorpha herausnimmt, würde, die Korrektheit dieser Ansicht vorausgesetzt, die Zahl konvergenter Entwicklungen noch erhöhen.

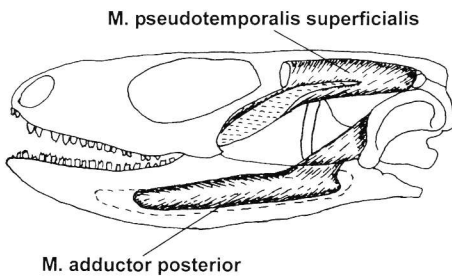


Abb. 2. Generalisiertes Schema eines Lacertidenschädels mit Darstellung der beiden Kiefermuskelausschnitte, die in sehr ähnlicher Ausbildung auch bei Teioiden vorkommen (modifiziert und kombiniert nach RIEPPEL 1980). Der *Musculus pseudotemporalis superficialis* erstreckt sich in seinem oberen Bereich weit nach hinten, während der *Musculus adductor posterior* in das Innere des Unterkiefers abtaucht und dort sehr weit in den vorderen Bereich des Meckelschen Kanals (gestrichelt) hineinfließt.

Ein weiteres häufig genanntes Merkmal, das von Lacertiden und Teioiden geteilt wird, ist die Lage des durch den Unterarm verlaufenden Ulna-Nervs. Ein Synapomorphie beider Gruppen soll dessen tiefe Lage innerhalb der Extremität sein, während er ansonsten eher oberflächlich verläuft. Jedoch finden wir eine tiefe Lage wiederum bei einer Reihe anderer Echsen, und sogar innerhalb der Lacertiden ist dieses Merkmal variabel, denn afrikanische Vertreter weisen ebenfalls einen oberflächlichen Verlauf auf (ARNOLD 1989).

Eine Reihe weiterer wichtiger Merkmale findet man in der Osteologie. Die relevanten Familien haben zum Beispiel die Gemeinsamkeit, dass das Coronoid, ein

Knochen im Unterkiefer, den zahntragenden Knochen, das Dentale, seitlich überlappt. Bei anderen Echsen ist es genau umgekehrt, das heißt, das Dentale überlappt das Coronoid. Obwohl diese Struktur so gut wie einzigartig innerhalb moderner Echsen ist, handelt es sich hierbei um einen Zustand, der bei Landwirbeltieren eher ursprünglich ist, was auch von anderen Bearbeitern zweifelnd bemerkt wurde (ESTES et al. 1988). Erschwerend kommt hinzu, dass einer der ältesten bekannten Verwandten der Teiioidea, *Meyasaurus* von der Jura/Kreide-Grenze in Spanien, eine Konfiguration zeigt, in der das Dentale das Coronoid überlappt (EVANS & BARBADILLO, 1997).

Eine stark gezackte Knochennaht zwischen den Schädeldach-Elementen Frontale und Parietale wird ebenfalls häufig als Verwandtschafts-Argument zitiert. Bei anderen Echsen ist diese Naht glatt und ziemlich gerade. Doch tritt letzterer Aspekt auch innerhalb der Lacertiden auf (ARNOLD 1989, eig. Beob.), was eine definitive Aussage problematisch erscheinen lässt, und auch manche Gymnophthalmiden zeigen keine deutlich gezackte Naht (MACLEAN 1974). Umgekehrt ist die Frontale/Parietale-Naht von einer der ältesten gut bekannten Echsen, *Ardeosaurus* aus dem Jura von Solnhofen, ebenfalls stark gezackt (MATEER 1982), so dass ein hoher Grad an möglicher Konvergenz angenommen werden kann.

Das letzte hier aufgeführte Merkmal ist das Vorhandensein eines auffälligen Kiels auf dem Außenrand des Unterkiefers, genauer am Lateralrand des Supraangulares und zum Teil auch des Angulares. Dieses Merkmal ist bei anderen Echsen zumindest nicht in dieser Ausprägung vorhanden. Doch zeigt ein Vergleich mit fossilen Reptilien, dass ein derartiger Kiel häufig vorkommt und offensichtlich mit dem Ansatz des im Gaumen entspringenden Pterygoideus-Muskels zusammenhängt (siehe z.B. MÜLLER 2001a), zudem ontogenetisch schnell entwickelt oder reduziert werden kann. Es ist daher nicht überraschend, dass auch Cordyliden Ansätze für die Entwicklung eines solchen Kiels zeigen (eig. Beob.).

Es wird deutlich, dass die Merkmale, die Lacertiden und Teiioiden vereinen, selten einzigartig innerhalb der gesamten Squamaten sind. Andererseits haben die meisten bisherigen Analysen immer wieder ein derartiges Verwandtschaftsverhältnis nahegelegt, und es ist demzufolge das derzeit am besten gestützte. Zudem sei hinzugefügt, dass neue, allerdings bisher unpublizierte vergleichende Schädelstudien an Teiioiden und Lacertiden weitere, zumindest oberflächlich ähnliche Strukturen aufgezeigt haben (SUSAN EVANS, pers. Mitt.).

## b) Lacertiden und Scincoiden (Abb. 3)

Ein alternatives Schema, nämlich eine Verwandtschaft von Lacertiden und Scincoiden (Skinke, Gürtelschweife und Schildechsen), wurde durch eine Analyse von PRESCH (1988) vertreten, aber auch erst kürzlich von EVANS & CHURE (1998) vorgeschlagen. Die Lacertiden stehen hierbei als Schwestertaxon zu Scinciden, Cordyliden und Gerrhosauriden (bei variabler Position der Xantusiiden), und die Teiioidea bilden die Schwestergruppe zu allen zitierten Familien.

Der Analyse von PRESCH (1988) folgend, wären folgende Merkmalszustände eine Synapomorphie von Lacertiden und Scincoiden: Vorhandensein und Ausbildung von Osteodermen, Verknöcherung der Schilder über den Augen, Art und Weise des Kontakts zwischen Schädeldach und Hirnkapsel sowie die posteriore Ausdehnung des Parietales, das sich bei allen Taxa weit über das Supraoccipitale, den obersten Knochen des Hirnschädels, erstrecken soll.

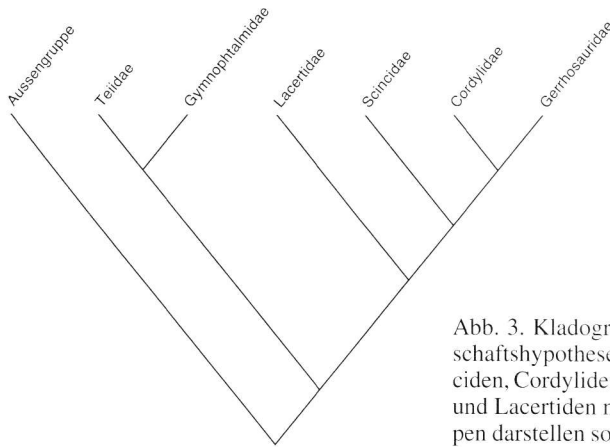


Abb. 3. Kladogramm, das die zweite Verwandtschaftshypothese illustriert, nach welcher Scinciden, Cordyliden, Gerrhosauriden (= Scincoidea) und Lacertiden nächstverwandte Schwestergruppen darstellen sollen.

Gerade die ersten beiden Merkmale wirken auf den ersten Blick recht überzeugend, speziell wenn man einen typischen paläarktischen Lacertidenschädel mit einem gut verknöcherten Kopf von zum Beispiel *Cordylus* vergleicht. Jedoch wissen wir immer noch viel zu wenig über das Entstehen von Osteodermen im Allgemeinen, und zudem müsste dadurch auch nicht unbedingt ein näheres Verhältnis von Lacertiden zu Teioiden ausgeschlossen werden, da es sich hierbei auch einfach nur um eine basale Apomorphie der Scincomorpha handeln könnte, die bei Schienenechsen sekundär verloren gegangen ist. Die anderen beiden Merkmale, die beide den Kontakt zwischen Schädeldach und Hirnkapsel betreffen und funktionell sicherlich in enger Beziehung zueinander stehen, sind ebenfalls noch zu wenig untersucht. Auch wenn sowohl bei Scincoiden wie Lacertiden deutliche Unterschiede zu dem ursprünglichen Schädeldach/Hirnkapsel-Kontakt von Leguanen bestehen, so sind diese Unterschiede noch lange nicht identisch und differieren zum Teil sogar beträchtlich (MÜLLER 2002). Außerdem ist die posteriore Ausdehnung des Parietales bei Lacertiden recht variabel, denn afrikanische Vertreter haben zum Beispiel ein sehr kurzes Schädeldach, welches das Supraoccipitale der Hirnkapsel posterior überhaupt nicht überragt. Zudem ist die Struktur eines solchen Schädeldach/Hirnkapsel-Kontakts wahrscheinlich auch abhängig von der relativen Beweglichkeit des Hirnschädels (sogenannte „Metakinese“): Interessanterweise zeigen nämlich fossile Mosasaurier, marine Waranverwandte aus der Oberkreide, sehr ähnliche Kontaktzonen (z.B. *Platecarpus*; RIEPPEL & ZAHER 2000), die zum Teil identisch sind mit denen von stark verknöcherten Lacertiden mit reduzierter Metakinese.

In der zweiten Arbeit, die ein Schwestergruppenverhältnis von Lacertiden und Scincoiden unterstützt (EVANS & CHURE 1998), wurde leider nicht auf die jeweiligen Merkmale eingegangen, da die Autoren in ihrer Untersuchung auf einen anderen Aspekt als die Beziehungen der Halsbandeidechsen konzentriert waren und dieses Ergebnis nur ein „Nebenprodukt“ darstellte. Doch haben BORSUK-BIALYNICKA et al. (1999) auf der Basis dieses Ergebnisses eine Diskussion verschiedener, möglicherweise relevanter Merkmale durchgeführt.

Nach letzteren Autoren würde eine nahe Verwandtschaft zwischen den beiden Gruppen einige problematische Punkte wesentlich besser erklären. Die zentrale

Schädeldach-Position des Parietalforamens bei den meisten Lacertiden ließe sich beispielsweise auf diese Art besser verstehen, da auf der Basis dieser Hypothese ein zunehmender Trend des Foramens nach posterior erkennbar wäre, der letzten Endes bei modernen Lacertiden seinen vorläufigen Abschluss fand. Dieses Szenario würde interessanterweise auch weitaus besser mit den bisher bekannten scincomorphen Echsen des Erdmittellalters (Mesozoikum) übereinstimmen. BORSUK-BIALYNICKA et al. (1999) bemerken zudem, dass die gesamte Pileus-Morphologie der Lacertiden einen näheren Bezug zu Scincoiden unterstützt. Leider wurden all diese Argumente bisher noch nicht in einer computergestützten phylogenetischen Analyse geprüft, so dass diese Aussagen bisher nur als Indizien gewertet werden können.

Persönlich sei hinzugefügt, dass auch die Morphologie des Schambeins (Pubis) eine nähere Beziehung zu Scincoiden zumindest oberflächlich nahelegen würde. Die Schambeine von Lacertiden und Scincoiden ähneln sich sehr, unterscheiden sich aber deutlich von den „gewöhnlichen“ Schambeinen anderer Echsen in der Tatsache, dass sie deutlich nach vorne verlängert sind und auch weitaus schmaler erscheinen.

### Der Fossilnachweis

Der Ursprung der Lacertiden könnte natürlich wesentlich besser verstanden werden, wenn die dafür nötigen Fossilien vorhanden wären. Zwar sind seit Beginn des Tertiärs definitive Lacertiden unter anderem in Form der Gattung *Plesiolacerta* bekannt (siehe z.B. ESTES 1983), doch ist dieser Vertreter schon so typisch lacertidenartig, dass er keine Aufschlüsse über die nähere Verwandtschaft der Halsbandeichsen geben kann (Abb. 4). In der Tat müssen wir ohnehin annehmen, dass die

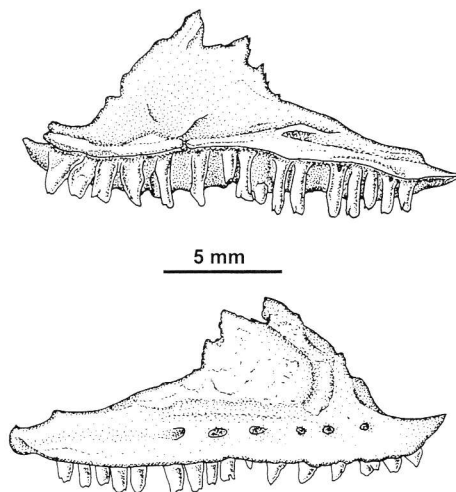


Abb. 4. Isolierter rechter Oberkieferknochen (Maxillare) von *Plesiolacerta* aus dem Eozän der Quercy-Phosphorite von Frankreich (unkatalogisiertes Exemplar aus der Sammlung des Muséum National d'Histoire Naturelle Paris). Oben Innenansicht, unten Außenansicht.

Lacertiden-Linie wesentlich älter als der bisher bekannte Fossilnachweis ist. Dies erklärt sich ziemlich einfach aus der Tatsache, dass sowohl Scincoiden als auch Teiioiden, also beide für eine nähere Verwandtschaft in Frage kommenden Taxa, schon an der Jura/Kreide-Grenze bekannt sind (siehe z.B. EVANS & BARBADILLO 1997, EVANS & CHURE 1998, REYNOSO & CALLISON 2000). Im Sinne der phylogenetischen

Systematik müssen wir demzufolge davon ausgehen, dass auch die Linie der Lacertiden spätestens zu diesem Zeitpunkt ihren Ursprung hatte. Ansonsten wäre das Auftreten der anderen Linien widersprüchlich, da diese ja keine Vorfahren der Lacertiden darstellen, sondern nur deren nächstverwandte „Begleiter“ sind. Für ein besseres Verständnis wäre es demzufolge erforderlich, dass Lacertidenartige aus dem Oberjura und der Kreide entdeckt würden. Allerdings mögen Europa und Nordamerika, die beiden bisher am besten untersuchten Regionen, für ein solches Vorhaben vielleicht unbrauchbar sein, da ja nicht garantiert ist, dass die „Ur-Lacertiden“ überhaupt in diesen Gebieten lebten. Asien oder Afrika müssen daher besser paläontologisch untersucht werden. Wobei für ein solches Vorhaben auch besser aufgelöste Kladogramme Hinweise liefern könnten, da das basalste Taxon einer phylogenetischen Analyse durchaus ein Indiz für die Ursprungsregion darstellen kann (RIEPEL 1999).

### Schlußfolgerungen

Wie die bisherigen Ausführungen gezeigt haben, sind wir derzeit noch weit davon entfernt, den Ursprung der Lacertiden zu kennen. Einiges spricht derzeit zwar dafür, dass die Teiiden die nächsten Verwandten sind, allerdings sind die meisten relevanten Merkmale entweder zu wenig untersucht oder auch bei anderen Echsenfamilien vorhanden, so dass Konvergenz die „wahren“ Verhältnisse überdecken könnte. Damit sind die Lacertiden ein weiteres Beispiel dafür, wie schwer verständlich die Beziehungen der modernen Squamaten sind, wobei in diesem Fall auch noch eine fehlende Fossildokumentation im Erdmittelalter hinzukommt, die bei anderen Gruppen bei weitem nicht so schlecht ist. Nur durch neue morphologische Untersuchungen an modernen und fossilen Squamaten können in der näheren Zukunft genauere Aussagen über den Ursprung der Halsbandeidechsen erwartet werden.

### Danksagung

INKEN MUELLER-TÖWE (Mainz) danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und SUSAN EVANS (London) für hilfreiche Diskussionen zu diesem Thema.

### Literatur

- ARNOLD, E.N. (1989): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. – Bull. Br. Mus. Nat. Hist., Zool., London, **55**: 209-366.
- ARRIBAS, O.J. (1998): Osteology of the Pyrenean Mountain Lizards and comparison with other species of the collective genus *Archaeolacerta* MERTENS, 1921 s.l. from Europe and Asia Minor. – Herpetozoa, Wien, **11**: 47-70.
- BARAHONA, F. & L.J. BARBADILLO (1997): Identification of some Iberian lacertids using skull characters. – Rev. Esp. Herp., Madrid, **11**: 47-62.
- (1998): Inter- and intraspecific variation in the skull of some lacertid lizards. – J. Zool., London, **245**: 393-405.
- BARAHONA, F., S.E. EVANS, J.A. MATEO, M. GARCÍA-MÁRQUEZ & L.F. LÓPEZ-JURADO (2000): Endemism, gigantism and extinction in island lizards: the genus *Gallotia* on the Canary Islands. – J. Zool., London, **250**: 373-388.

- BÖHME, W. & W. WEITSCHEIT (1998): Redescription of the Eocene lacertid lizard *Nucras succinea* BOULENGER, 1917 from Baltic amber and its allocation to *Succinilacerta* n. gen. – Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, Hamburg, **81**: 203-222.
- BORSUK-BIALYNICKA, M., M. LUBKA & W. BÖHME (1999): A lizard from Baltic Amber (Eocene) and the ancestry of the crown group lacertids. – Acta Pal. Pol., Warschau, **44**: 349-382.
- CALDWELL, M.W. (1999): Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. – Zool. J. Linn. Soc., London, **125**: 115-147.
- ESTES, R. (1983): Handbuch der Paläoherpetologie, Part 10A, Sauria terrestria, Amphisbaenia. – Stuttgart, New York (Gustav Fischer).
- ESTES, R., K. DEQUEIROZ & J. GAUTHIER (1988): Phylogenetic relationships within Squamata. – In: ESTES, R. & G. PREGILL (eds.): Phylogenetic Relationships of the Lizard Families, Stanford (Stanford University Press), pp. 119-281.
- EVANS, S.E. & L.J. BARBADILLO (1997): Early Cretaceous Lizards from Las Hoyas, Spain. – Zool. J. Linn. Soc., London, **119**: 23-49.
- EVANS, S.E. & D.C. CHURE (1998): Paramacellodid lizard skulls from the Jurassic Morrison Formation at Dinosaur National Monument, Utah. – J. Vert. Paleont., Lawrence, **18**: 99-114.
- FU, J. (2000): Toward the phylogeny of the family Lacertidae – Why 4708 base pairs of mtDNA sequences cannot draw the picture. – Biol. J. Linn. Soc., London, **71**: 203-217.
- HALLERMANN, J. (1998): The ethmoidal region of *Dibamus taylori* (Squamata: Dibamidae), with a phylogenetic hypothesis on dibamid relationships within Squamata. – Zool. J. Linn. Soc., London, **122**: 385-426.
- HARRIS, D.J., E.N. ARNOLD & R.H. THOMAS (1998): Relationships of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. – Proc. R. Soc. Lond. B, London, **265**: 1939-1948.
- LEE, M.S.Y. (1998): Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. – Biol. J. Linn. Soc., London, **65**: 369-453.
- (2000): Soft anatomy, diffuse homoplasy, and the relationships of lizards and snakes. – Zool. Scripta, Oslo, **29**: 101-130
- MACLEAN, W.P. (1974): Feeding and locomotor mechanisms of teiid lizards: functional morphology and evolution. – Papéis Avulsos de Zool., Sao Paulo, **27**: 179-213.
- MATEER, N.J. (1982): Osteology of the Jurassic Lizard *Ardeosaurus brevipes* (MEYER). – Palaeontology, London, **25**: 461-469.
- MAYER, W. & G. BENYR (1994): Albumin-Evolution und Phylogenese in der Familie Lacertidae. – Ann. Naturhist. Mus. Wien B, Wien, **96**: 621-648.
- MÜLLER, J. (2000) Zur Schädelosteologie von *Lacerta laevis*. – Die Eidechse, Bonn, **10**: 69-77.
- (2001a): Skull Osteology of *Parvilacerta parva*, a Small-Sized Lacertid Lizard from Asia Minor. – J. Morph., New York, **250**: (im Druck).
- (2001b): Osteology and relationships of *Eolacerta robusta*, a lizard from the middle Eocene of Germany (Reptilia, Squamata). – J. Vert. Paleont., Lawrence, **21**: 261-278.
- (2002): *Eolacerta* from the Eocene of Prémontré, France. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., Stuttgart, **2002**: (im Druck).
- PRESCH, W. (1988): Cladistic Relationships within the Scincomorpha. – In: ESTES, R. & G. PREGILL (eds.): Phylogenetic Relationships of the Lizard Families, Stanford (Stanford University Press), pp. 471-491.
- REYNOSO, V.-H. & G. CALLISON (2000): A new scincomorph lizard from the Early Cretaceous of Puebla, México. – Zool. J. Linn. Soc., London, **130**: 183-212.
- RIEPEL, O. (1980): The trigeminal jaw adductor musculature of *Tupinambis*, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia). – Zool. J. Linn. Soc., London, **69**: 1-29.



- (1992): Studies on skeleton formation in Reptiles. III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* JACQUIN (Reptilia, Squamata). – Fieldiana zool., Chicago, **68**: 1-25.
  - (1994): Studies on skeleton formation in Reptiles. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta agilis exigua* (Reptilia, Squamata). – J. Herp., St. Louis, **28**: 145-153.
  - (1999): Einführung in die computergestützte Kladistik. – München (Pfeil).
- RIEPEL, O. & H. ZAHER (2000): The braincases of mosasaurs and *Varanus*, and the relationships of snakes. – Zool. J. Linn. Soc., London, **129**: 489-514.

Verfasser: JOHANNES MÜLLER, Johannes-Gutenberg-Universität, Institut für Geowissenschaften, LE Paläontologie, Becherweg 21, D-55099 Mainz;  
E-Mail: muelj010@mail.uni-mainz.de.