

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 40	H. 1	S. 27—56	Bonn, April 1989
--------------------	--------	------	----------	------------------

Die Lungenmorphologie der Warane (Reptilia: Varanidae) und ihre systematisch-stammesgeschichtliche Bedeutung

Hans-Otto Becker, Wolfgang Böhme & Steven F. Perry

Abstract. The lung morphology of 17 species of the Varanidae (genus *Varanus*) is described. Despite a basic similarity in general structure, the lungs of each species studied demonstrated specific characters, not only reductions of the lung septa and the cartilaginous rings of the intrapulmonary bronchi, but also topographical differences concerning the position of hili and the entry points of blood vessels. The characters are weighted including out-group comparisons and a cladogram of the Varanidae as hypothesized by their lung characters is constructed.

Key words. Reptilia, Varanidae, lung morphology, evolution.

Einleitung

1970 erwähnte Kirschfeld in ihrer Bauplananalyse der Waranlunge, daß die im Rahmen ihrer Arbeit untersuchten sechs Waranarten Lungen mit artspezifischen Unterschieden besitzen, „die der Mertensschen Systematik von 1942 im Großen und Ganzen entsprechen“, leider ohne dies im einzelnen näher zu begründen. Schon Milani (1894) hatte artunterschiedliche Merkmale an Waranlungen festgestellt. Beim Studium seiner und Kirschfelds Arbeiten fiel auf, daß beide, die wohl als die wesentlichsten Bearbeiter der Waranlunge zu gelten haben, nur äußerliche, die Ansichtsflächen der Lungen betreffende Merkmale behandelten, jedoch andere durchaus unterschiedliche Verhältnisse wie den Typus der Knorpelanordnung als überall einander entsprechend annahmen. Tatsächlich waren es diese wenigen Hinweise auf Artunterschiede, die uns eine eingehendere Bearbeitung der vergleichenden Anatomie der Waranlunge als notwendig erscheinen ließen, in der Hoffnung, auf Differenzierungen speziell im kranialen Lungenteil zu stoßen, die auch phylogenetische Aussagen ermöglichen.

Material und Methode

Aus acht Untergattungen (sensu Mertens 1942) der Gattung *Varanus* wurden Lungen von 17 Arten untersucht. Alle Organe stammen aus konservierten Exemplaren der Herpetologischen Sammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. Angesichts der durch Biotopvernichtung und Lederindustrie weltweiten Bedrohung dieser Gattung und der daraus folgenden Gesetzeslage sowie der Tatsache, daß wegen der strengen Artenschutzbestimmungen lebende Warane in der erforderlichen Zahl nicht mehr zu erhalten sind, erschien es uns geboten, ausschließlich auf konserviertes Material zurückzugreifen, obgleich von Tieren, die längere Zeit in Alkohol gelegen haben, zumeist nur weniger vollkommene Lungenpräparate zu erzielen sind, als dies bei frischem Material möglich wäre.

Des weiteren wurden in einem Außengruppenvergleich Lungen aus den Schwesterngruppen Anguillidae (Diploglossa) und Helodermatidae (Platynota) untersucht, um der Frage nachzugehen, ob das valide Verwandtschaftskonzept der Anguinomorpha durch lungenmorphologische Befunde gestützt werden kann. Aus der dritten Gruppe Lanthanotidae (Platynota) lag nur eine Skizze vor.

Die Entnahme der Lunge ist von Kirschfeld eingehend beschrieben worden. Wenn auch die Fixierung der Alkoholpräparate unvollständig war, wurde auf die Verwendung von anderen Fixiermitteln verzichtet, um Flächenänderungen durch zusätzliche Schrumpfungen zu vermeiden. Die Lungen wurden während des Herauspräparierens mit Hilfe einer einstellbaren Luftzuführung in einem mittleren Blähzustand gehalten, ohne den insbes. der kraniale Lungenteil nicht herauszulösen wäre.

Jeweils die linken Lungenflügel wurden im Luftstrom gebläht getrocknet und danach durch einen sagittal geführten Schnitt in zwei Längshälften eröffnet. Der rechte Lungenflügel blieb in Alkohol konserviert und stand für Schnitte u. ä. zur Verfügung. Die Darstellung der intrapulmonalen Verhältnisse bezieht sich stets auf die linke Lunge, die Positionen der Hili wurden wegen der Topographie des Pericards an der rechten Lunge bestimmt und mit den Verhältnissen auf der linken Lunge verglichen. Alle Längenmaße entstammen frisch entnommenen, ungetrockneten Lungen.

Strukturmerkmale des Lungenparenchyms wie dessen Dichte, Verteilung und Abfall ließen sich quantitativ durch histologische und morphometrische Methoden nicht erfassen. Das lag daran, daß sich von den stark entwässerten Organen keine Dünnschnitte herstellen ließen, die es erlaubten, durch serienweises Aufmessen die Verhältnismäßigkeiten richtig zu bestimmen. Weder ließen sich ein natives Referenzvolumen herstellen noch die geschrumpften und verklebtem Atmungsgewebe zufriedenstellend entfalten noch die Lagebeziehungen der unterschiedlichen Gewebetypen, die durch Aneinander-Vorbeischrumpfen Zerreißen zeigen, stets vollständig erhalten. Die erzielten Ergebnisse ließen sich quantitativ morphometrisch nicht bearbeiten.

Je Art wurde nur ein Exemplar untersucht, nur bei drei Arten standen zwei oder mehrere Exemplare zur Verfügung. Das bearbeitete Material reicht daher noch nicht aus, die Frage der innerartlichen Variation abschließend zu beantworten. Alle bis jetzt vorliegenden Erkenntnisse, die sich z. T. auch aus den Beschreibungen der vorgenannten Autoren herleiten, lassen jedoch erkennen, daß die artscheidenden Merkmale, soweit sie von uns benutzt werden, in allen Angehörigen einer Art vorhanden sind.

Ergebnisse

Beschreibung der Waranlunge

Die mehrkammrige Lunge ist vollständig mit der Körperwand und mit dem postpulmonalen Septum, das sie gegen die Peritonealhöhle abgrenzt, verwachsen. Besonders durch die dorsale und dorso-laterale Anheftung sind die respiratorisch wirksamen kleinkammrigen Bereiche um den intrapulmonalen Bronchus herum stets in einem gewissen Umfange ausgespannt (Duncker 1978, Perry 1983), so daß diese Teile mühe-los durch normale Atembewegungen zu ventilieren sind, wogegen die distalen, parenchymarmen großen Kammern bei normaler Atemtätigkeit offenbar vollständig kollabieren können (Perry 1983).

Nach Auffassung von Duncker (1978) verdrängen die Lungen das postpulmonale Septum nach kaudal, was zur Folge hat, daß im Laufe der Entwicklungsgeschichte auch Leber und Herz zur Leibesmitte hin verschoben worden sind. Beide Organe sind mit der Facies ventralis der rechten Lunge eng verwachsen. Da die Anschlußstelle der Lungengefäße an das Pericard stets unmittelbar im Hilusbereich liegt, hat mit dem Descensus cordis auch eine Verlagerung des Lungenhilus unter Ausziehung der extrapulmonalen Bronchienäste stattgefunden (Duncker 1978). Dadurch weicht der innere Bau der Waranlunge von dem der ein- oder wenigkammrigen Reptilienlungen ab, bei denen der Bronchialhilus in aller Regel weit vorne in der Nähe des kranialen Lungenzipfels liegt.

Die ventralen und ventro-lateralen Außenflächen geben der Waranlunge ein artty-

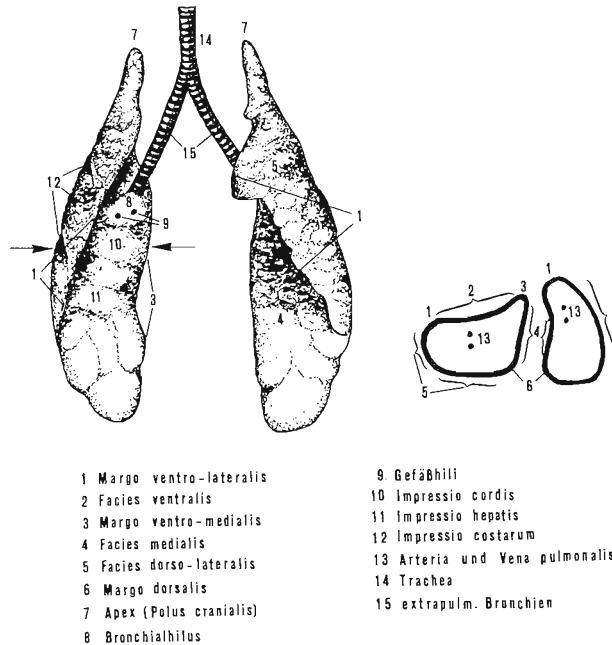


Abb. 1: Ventralansicht einer Waranlung und schematischer Querschnitt (Schnitte und Terminologie nach Kirschfeld (1970)).

pisches Aussehen (Abb. 1). Besonders die Margines ventro-laterales können durch blasige Vorwölbungen, bei einigen Arten durch luftsackartige Dilatationen, die an die Schläuche der Chamaeleonlungen erinnern, stark gelappt sein. Blasige Auftreibungen treten je nach Art auch auf den ventralen Außenflächen auf. Sie entstehen durch Luftkammern höherer Ordnung, die sich zur Lungenoberfläche hin erweitern und deren Kammerwandbasen von außen sichtbare Fissuren bilden, die die innere Gliederung deutlich erkennen lassen und bei Trocknung tief einschneiden.

Etwa in Höhe der ventralen Ein- und Austrittsöffnungen der Blutgefäße streben die dorso-lateralen Ränder auseinander, um den Verdauungstrakt ventral austreten zu lassen. Kraniad bildet das vordere Lungendrittel mit der Trachea und dem Oesophagus einen gemeinsamen Strang, indem sich die Lungenzipfel den Versorgungsstraßen eng anschmiegen. Dieser Strang füllt den Thorakalraum vollständig aus, die Lungenspitzen reichen bis weit in die Halsregion.

Artspezifisch ist die relative Lage des Bronchialhilus. Auch die Abstände zwischen den Ein- und Austrittsöffnungen der Blutgefäße und dem Bronchialhilus verändern sich von Art zu Art, sie behalten aber ihre Nachbarschaft zu diesem bei.

Als Bronchus wird der Teil des knorpelversteiften Luftweges bezeichnet, der von der Teilungsstelle der Trachea bis zum Beginn der kaudalen Endkammer reicht. Er wird in einen extrapulmonalen und einen intrapulmonalen Teil geschieden. Letzterer teilt sich unmittelbar hinter dem Hilus in einen hilo-kranialen Nebenbronchus und einen in hilo-kaudaler Richtung verlaufenden Hauptbronchus. Die Grenze zwischen

dem äußeren und inneren Bronchus bildet die Abzweigungsstelle des Nebenbronchus.

Der Übergang zu den großen Endkammern erfolgt kontinuierlich. Die Grenze zwischen Bronchus und Cavum ist nicht festzulegen, weil es kein definiertes Bronchusende gibt.

Der intrapulmonale Bronchus steht mit einer von Art zu Art wechselnden Anzahl separater Kammern in Verbindung, die große respiratorische Hohlräume bilden und durch Scheidewände oder Septen getrennt sind, die von der Lungenwand bis zum Bronchus reichen. Die großen Kammern 1. Ordnung sind durch sekundäre und tertiäre Scheidewände unterteilt, die von der Lungenoberfläche abgehen und ihrerseits Nebenkammern 2. und höherer Ordnungen bilden. Kaudal und kranial treten die Septierungen zurück, und der Lungenraum weitet sich zu je einer großen kaudalen und kranialen Endkammer, die in der Hauptsache mechanisch-ventilierende Funktion haben (Abb. 2).

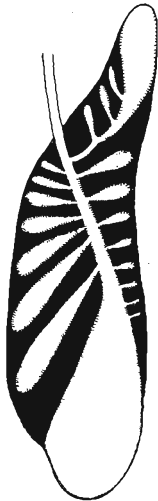


Abb. 2: Längsschnitt durch eine Waranlunge (vereinfachte Darstellung). Umgezeichnet nach Milani (1894).

In den respiratorisch wirksamen Lungenabschnitten sind die Kammerwände mit edicularem Parenchym ausgekleidet, ein System aus relativ großen polygonalen Maschen, deren Firste, reich an glatter Muskulatur, sich über ihren Basen erheben und kleine umrahmte Räume bilden (aedicula = lat. umrahmte Nische in der Wand, Duncker 1981, Perry 1983). Die wandständigen Nischen kehren ihre Öffnungen dem Inneren der Luftkammern zu, Milani (1894) nannte sie Krypten.

Das Atmungsgewebe ist heterogen verteilt, seine Dichte nimmt zum intrapulmonalen Bronchus hin zu bzw. terminad und ventrad ab. In den großen Endkammern und in den ventralen Kammern fehlt es zumeist, an die Stelle des Parenchyms treten hier große Maschen (Trabekel), reich an glatter Muskulatur, die den häutigen Kammerwänden flach aufliegen. Solche Lungenteile, die nur wenig oder gar keine Oberflächenvergrößerung aufweisen, neigen dazu, sich sackartig aufzuwölben und tendieren aus Stabilitätsgründen dahin, mit den Körperwänden und den umgebenden intracoelomalen Septen zu verwachsen (Duncker 1978, Perry & Duncker 1980, Perry 1983).

Der intrapulmonale Bronchus weist eine Anzahl meist kreisrunder Löcher (Ostien) auf, die in hilo-terminaler Folge gegeneinander versetzt in drei Reihen angeordnet sind. Jedes Ostium stellt einen eigenen Eingang zu einer Kammer 1. Ordnung dar, eine Gruppe aus drei Kammern 1. Ordnung bildet ein Stockwerk (Kirschfeld 1970). Je nach Spezies löst sich die Hierarchie der Stockwerke rasch oder zögernd auf, mit zunehmender Entfernung vom Hilus können sich zwei oder drei Ostien zu einem Ostium vereinigen (Kirschfeld 1970). Die Anzahl der Stockwerke variiert von Art zu Art.

Die Knorpelringe der Trachea und der extrapulmonalen Bronchien bilden ein regelmäßiges Luftweg-Skelett. Die Anzahl der Knorpelringe ist artabhängig, stets sind einige in zwei Ringe aufgespalten, oder es treten gelegentlich halbe Knorpelspangen auf. Die Knorpelringe der äußeren Luftwege sind im Bereich der dorsalen Verwachsung mit dem Oesophagus nicht geschlossen, der knorpelfreie Wandteil ist je nach Art unterschiedlich breit. Auch die Knorpelringe der gleichlangen Bronchien sind unvollständig, wobei die membranöse Falte bis zum Eintritt in die Lunge einen Schwenk um ca. 45° nach medial vollzieht.

Die Anzahl der Knorpelringe im Lungeninneren ist ebenfalls artspezifisch unterschiedlich, der Hauptbronchus behält je nach Spezies 9–48, der Nebenbronchus 2–32 Ringe bei (Tab. 1). Sie können unmittelbar hinter der Abgangstelle des Nebenbronchus geschlossen sein, in der weiteren Folge sind es aber dann Halbringe, die eine dorso-laterale Rinne bilden, die vom gegenüberliegenden Gewebe zu einem Rohr ergänzt wird. Nur bei zwei untersuchten Arten bleiben die Knorpelringe in beiden intrapulmonalen Bronchi vollständig geschlossen.

Beschreibung der Lungen der einzelnen Arten

Varanus (Varanus) salvator salvator

ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vs 220 (Abb.3).

Trachea und extrapulmonale Bronchi sind auffallend englumig, die Hili setzen tief an. Die Knorpelringe der äußeren Luftwege stehen dicht zusammen und sind dorsal nur knapp geöffnet, die leicht zugespitzten Enden berühren sich zumeist.

Die Lungenoberfläche ist stark gelappt, den ventro-lateralen Rändern entspringen luft-sackähnliche Schläuche. Auf der Facies ventralis beider Lungen sind die Kammerfundi dachziegelartig überlagert.

Der kraniale Lungenteil umfaßt drei Stockwerke. Im englumigen Nebenbronchus stehen drei Reihen Ostien zu je drei Gruppen streng angeordnet. Auch der Hauptbronchus ist englumig und lang ausgezogen. In hilo-kaudaler Folge sind die Ostien über die ersten 4–5 Stockwerke hin sehr groß, weiter nach kaudal werden sie auffallend klein.


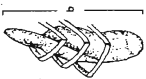


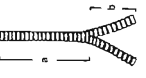


Der Übergang zu den parenchymfreien distalen Kammern verläuft abrupt, so daß die Bereiche, in denen der Gasaustausch stattfindet, scharf abgegrenzt erscheinen. Sobald distal rudimentäre Ediculae auftreten, werden die Kammerwände häutig-membranös. Sie weisen keine Unterbrechungen auf, über die die distalen Kammern außerhalb der zentralen Luftführung untereinander Verbindung hätten.

Varanus (Varanus) indicus indicus

ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vi 213 (Abb. 4).

Trachea und Bronchi sind relativ eng, die Knorpelringe stehen dicht zusammen und sind einheitlich geformt. Wie bei *V. salvator* zeigen sie nur wenig Tendenz zur Unregelmäßigkeit und Aufspaltung. Die leicht zugespitzten Enden der Knorpelringe stoßen aneinander. Die Bronchialhili setzen tief an.

Tabelle 1: Morphometrische Daten.

Arten															STOCKWERKE
	a:b	a:b	a:b	a:b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	
<i>Varanus salvadorii</i>	1:2,33	1:1,37	1:5,33	1:2,91	96	51	46-48	31-32	13-14						
<i>V. varius</i>	1:2,27	1:1,47	1:3,33	1:2,63	94	42	42-43	19-20	12-13						
<i>V. s. salvator</i>	1:2,65	1:1,25	1:4,80	1:2,48	45	39	20-22	3-9	10-12						
<i>V. i. indicus</i>	1:2,51	1:1,23	1:4,95	1:2,21	48	37	22-23	10-12	10-11						
<i>V. gouldii flavirufus</i>	1:2,35	1:1,27	1:5,20	1:2,15	66	25	18-19	8-9	9-10						
<i>V. mertensi</i>	1:2,84	1:1,32	1:5,66	1:2,68	47	34	18-19	8-9	8-9						
<i>V. bengalensis nebulosus</i>	1:2,77	1:1,27	1:5,67	1:2,69	45	27	17-18	8-9	7-8						
<i>V. flavescens</i>	1:2,30	1:1,35	1:5,83	1:2,25	45	26	17-18	5-6	6-7						
<i>V. rudicollis</i>	1:2,69	1:1,38	1:5,42	1:2,49	39	29	16-17	8-9	7-8						
<i>V. mitchelli</i>	1:2,66	1:1,37	1:5,50	1:2,79	70	18	11-12	7-8	6-7						
<i>V. a. acanthurus</i>	1:2,93	1:1,33	1:5,66	1:3,26	38	28	18-19	6-7	8-9						
<i>V. t. timorensis</i>	1:2,30	1:1,48	1:5,84	1:2,69	39	27	16-17	6-7	7-8						
<i>V. prasinus kordensis</i>	1:2,72	1:1,38	1:5,52	1:3,51	42	25	11-12	6-7	6-7						
<i>V. p. prasinus</i>	1:2,29	1:1,48	1:5,50	1:2,55	39	28	18-19	10-11	6-7						
<i>V. semiremex</i>	1:3,22	1:1,41	1:6,24	1:2,34	58	22	14-15	3-4	6-7						
<i>V. g. griseus</i>	1:3,23	1:1,40	1:6,56	1:2,54	75	19	16-17	3-4	6-7						
<i>V. n. niloticus</i>	1:4,00	1:1,42	1:6,43	1:3,08	85	18	9-11	2-3	5-6						
<i>V. e. exanthematicus</i>	1:4,90	1:1,42	1:6,61	1:2,54	73	19	9-11	2-5	5-6						

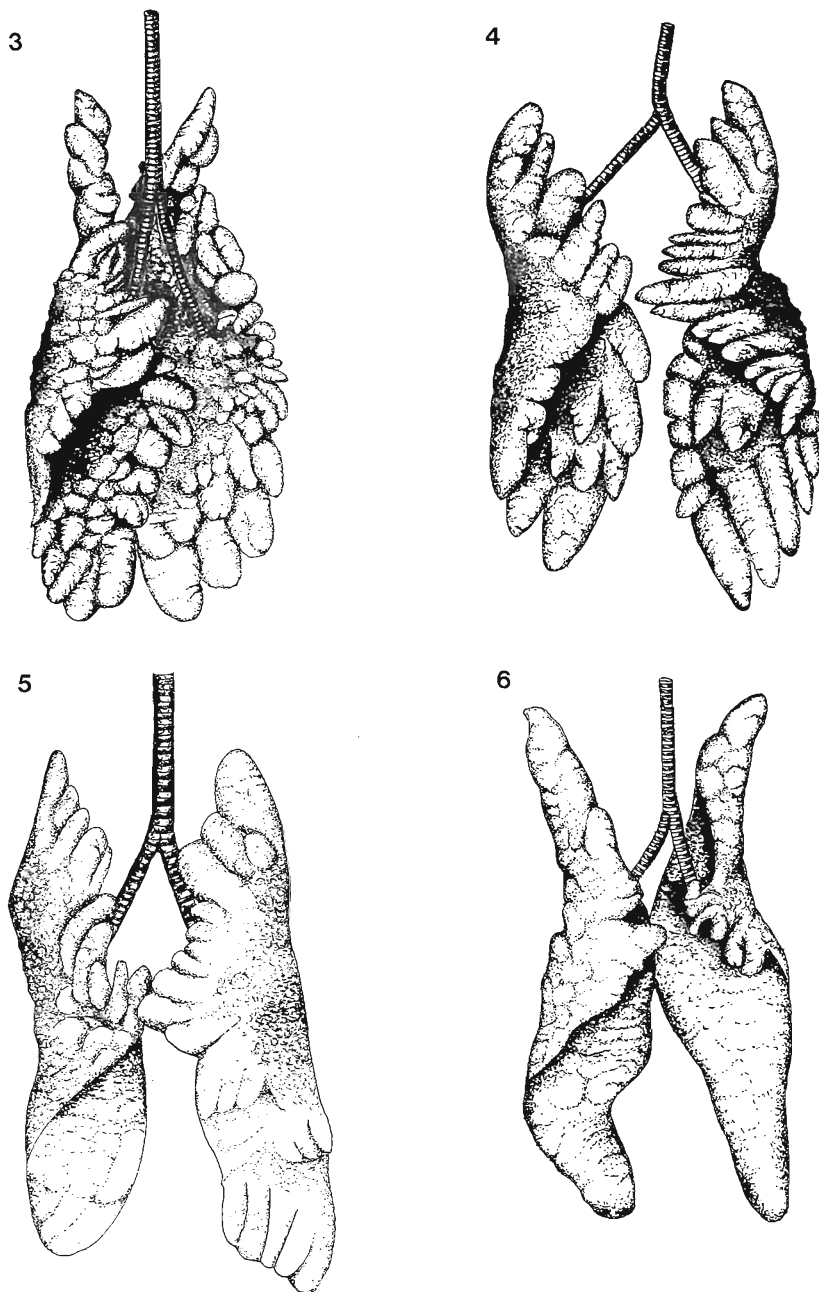


Abb. 3—6: Ventralansichten der Lungen von (3) *Varanus salvator salvator* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vs 220), (4) *Varanus indicus indicus* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vi 213), (5) *Varanus varius* (ZFMK 41439) und (6) *Varanus gouldii flavirufus* (ZFMK 19209).

Die Lungenoberfläche ist bizarr gelappt. Die Margines ventro-laterales und dorsales sind „gesägt“ durch eine Anzahl Luftscläuche. Wie bei *V. salvator* sind die Ventralseiten dachziegelartig strukturiert durch übereinanderliegende Kammern höherer Ordnung.

Der kraniale Lungenabschnitt besteht aus drei Stockwerken, die über drei Reihen Ostien zu je drei Gruppen belüftet werden. Für den Hauptbronchus gilt im wesentlichen die Beschreibung der vorangegangenen Art.

Die mit Parenchym ausgekleideten Bereiche sind scharf abgegrenzt. Distal tritt das Atmungsgewebe abrupt zurück, an seine Stelle tritt ein grobes Maschenwerk aus glatter Muskulatur. Die häutigen Kammerwände sind hier durch zahlreiche kreisrunde Löcher unterbrochen.

Varanus (Varanus) varius

ZFMK 41439 (Abb. 5).

Relativ lange, weitlumige Trachea, deren schmale Knorpelringe an den dorsalen Enden stumpf oder schwach gegabelt sind. Die membranöse dorsale Abdachung ist in der Mitte breit und wird nach kaudal hin schmaler, die Ringenden berühren sich jedoch an keiner Stelle. Die trachealen Ringe zeigen Tendenz zur Unregelmäßigkeit, ein geringer Prozentsatz spaltet auf. Die äußeren Bronchien sind sehr lang ausgezogen.

Die Lungen sind verhältnismäßig gedrunen. Besonders an den ventralen Rändern, aber auch auf den Ansichtsflächen im kaudalen Drittel zeigen sich starke Lappungen. Die einzelnen Luftscläuche sind jedoch nicht so lang wie bei den Organen von *V. salvadorii*. Die Gefäßhili liegen wie bei diesem kranial zum Bronchialhilus.

Der intrapulmonale Bronchus ist reich an Stützknorpeln, bei beiden Bronchienästen sind die Knorpelringe bis zum Ende hin geschlossen. Der Nebenbronchus weist keine Ostien auf, der Hauptbronchus ist dagegen von solchen Kammerpforten durchbrochen. Das Atmungsgewebe ist dicht gelagert, ein Dichteabfall ist nur in den distalen Kammern festzustellen. Öffnungen in den häutigen Wänden zwischen den distalen Kammern existieren nur sehr vereinzelt.

Varanus (Varanus) gouldii flavirufus

ZFMK 19209 (Abb. 6).

Die Trachea ist englumig, die schmalen Knorpelringe sind dorsal nur wenig geöffnet. Ihre dorsalen Enden sind in kraniokaudaler Folge anfangs stumpf oder schwach gegabelt, im Mittelfeld zugespitzt und im letzten Drittel wie anfangs stumpf oder schwach gegabelt. Die Bronchi sind lang ausgezogen, die Hili setzen sehr tief an.

Die Lungen sind eher schlank als gedrunen, die ventralen Ränder zeigen sich, von wenigen zipfligen Ausziehungen im Bereich des Sternum abgesehen, weitgehend ungelappt. Auch die übrigen Ränder und Ansichtsflächen zeigen keine Auftreibungen.

Zum kranialen Lungenabschnitt gehören drei Stockwerke. Der Nebenbronchus trägt drei Reihen regelmäßig angeordneter Ostien, über die die drei Kammergruppen belüftet werden, und mündet in die große kraniale Endkammer. Der Hauptbronchus zieht sich als langes Rohr nach kaudal und erweitert sich nur sehr zögernd zur kaudalen Endkammer, zuvor jedoch hat er über die ersten vier Stockwerke hin eine auffallende Aufweitung erfahren. In diesem Abschnitt sind auch die Ostien besonders groß und von Knorpelringen umrandet. Das dicht gelagerte Parenchym fehlt nur in den terminalen Kammern und in den wenigen Luftscläuchen des sternalen Bereichs.

Varanus (Varanus) mertensi

ZFMK 25696 (Abb. 7).

Relativ lange, englumige Trachea, deren sehr schmale Knorpelringe an den Enden in der Reihenfolge wie bei *V. gouldii* stumpf oder schwach gegabelt und zugespitzt sind. Bis zur Nr. 21 sind die Ringe leicht geöffnet, bis zum 42. Ring berühren sich die zugespitzten Enden und klaffen von da ab bis zur Bifurkation der Bronchien weit auseinander. Die Ringe zeigen wie bei *V. gouldii* keine Tendenz zur Unregelmäßigkeit oder Aufspaltung.

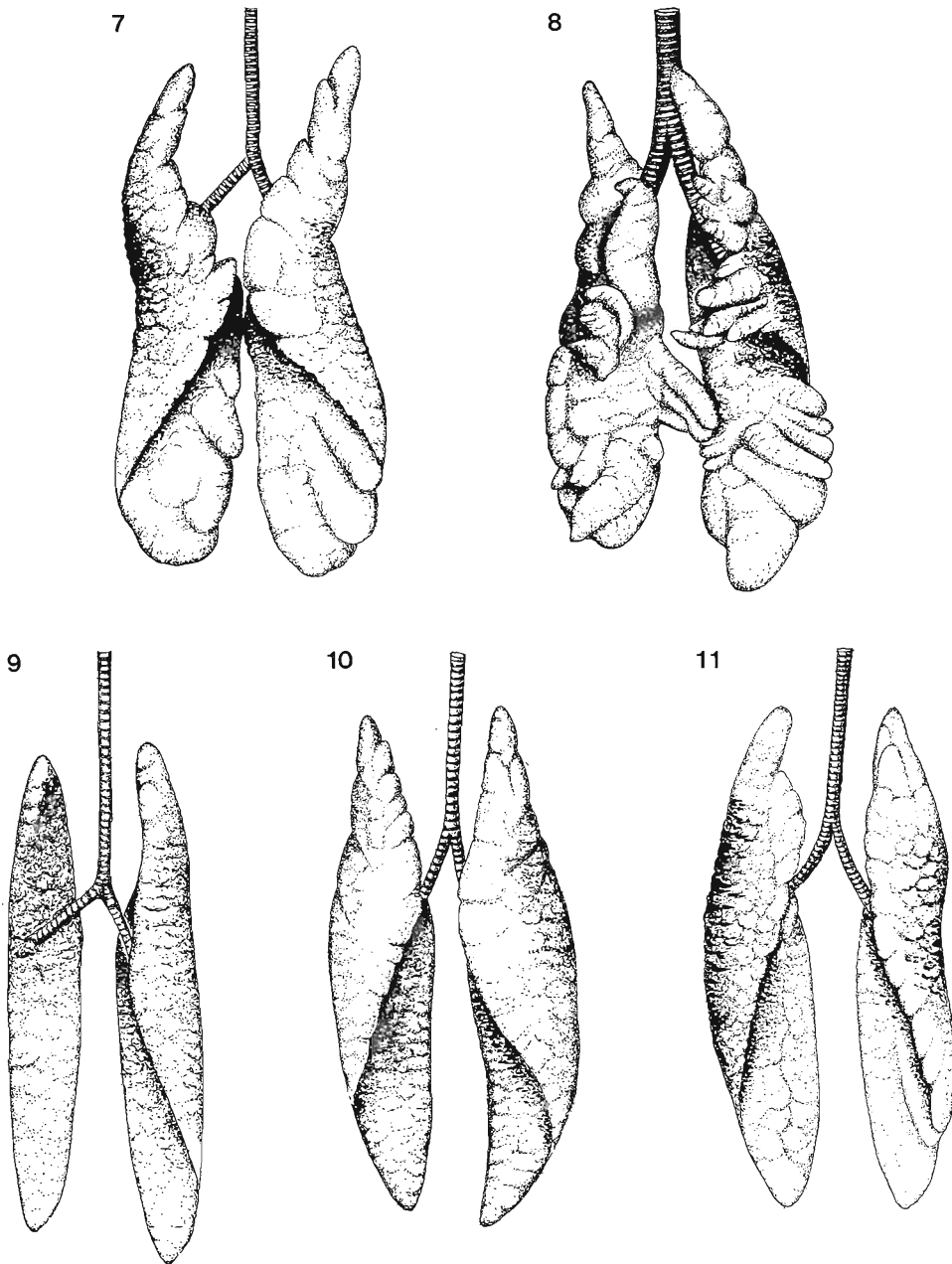


Abb. 7—11: Ventralansichten der Lungen von (7) *Varanus mertensi* (ZFMK 25696), (8) *Varanus salvadorii* (ZFMK 47533), (9) *Varanus mitchelli* (ZFMK 19208), (10) *Varanus acanthurus acanthurus* (Protokollnr. Va 217) und (11) *Varanus timorensis timorensis* (Protokollnr. Vt 214).

Beide Lungen sind schlank und ungelappt, die Oberflächen lassen nur wenig von der inneren Gliederung erkennen. Die am Trockenpräparat auftretenden Aufwölbungen entstanden durch Schrumpfung der Septenbasen.

Der kraniale Lungenabschnitt besitzt nur ein Stockwerk, das verhältnismäßig parenchymreich ist und durch einen vergleichsweise langen Nebenbronchus belüftet wird, der ein Ostienpaar aufweist. Nach kaudal nimmt das Parenchym rasch ab, so daß der sehr weitlumige Hauptbronchus nicht so weit ausgezogen ist. Die Ostien sind groß und von Knorpelringen eingerahmt. Das kaudale Lungendrittel ist frei von Atmungsgewebe, nach ventral ist kein wesentlicher Dichteabfall zu bemerken.

Varanus (Papusaurus) salvadorii

ZFMK 47533 (Abb. 8).

Ausgesprochen weitlumige Trachea und extrapulmonale Bronchi, deren Hili sehr tief ansetzen, etwa mit den Verhältnissen bei *V. gouldii* vergleichbar. Die dorsale Falte ist relativ schmal, so daß sich die Knorpelringe fast berühren, wird aber zur Mitte hin etwas breiter. Die Ringe sind sehr schmal und folgen in engen, gleichmäßigen Abständen. Die Enden der Knorpelringe sind durchgehend stumpf oder höchstens schwach abgerundet und zeigen keinerlei Tendenz zur Aufspaltung oder Unregelmäßigkeit.

Die Lungen sind eher schlank als gedrunken. Die Margines dorsales waren nicht wie bei allen anderen untersuchten Arten verwachsen, zwischen ihnen befand sich ein gleichmäßig durchgehender Abstand von ca. 10 mm. Trotz der sehr eindrucksvoll geformten Oberflächen finden sich im Erscheinungsbild dieser Lungen keine Anklänge an die Organe von *V. salvator* oder *V. indicus*. Die langen Luftschläuche erinnern an die Anhängsel der Chamäleonlungen.

Wie bei den Lungen von *V. varius* liegen die Gefäßhili kranial zum Bronchialhilus.

Beide Äste des überaus knorpelreichen intrapulmonalen Bronchus stellen vollständig geschlossene Rohrstücke dar, deren Knorpelringe bis zuletzt geschlossen bleiben. Der Nebenbronchus weist keine Unterbrechungen durch Ostien auf, die Ostien des Hauptbronchus sind extrem klein, so daß sie, bei geschrumpftem Parenchym, auf den ersten Blick fast gar nicht zu erkennen sind.

Das Atmungsgewebe ist extrem dicht gelagert, ein deutlicher Abfall ist nur in den distalen Kammern festzustellen, in denen ein Netz aus glatter Muskulatur für ausreichende Stabilität sorgt. Kommunikationen in den häutigen Wänden der distalen Kammern existieren nicht.

Varanus (Varanus) mitchelli

ZFMK 19208 (Abb. 9).

Lange und englumige Trachea und kurze extrapulmonale Bronchien, deren Hili verhältnismäßig tief ansetzen. Die dorsale Öffnung der Knorpelringe ist bis zur Mitte des Luftrohres sehr schmal, danach öffnen sich die Ringe bis zum Eintritt in das Lungeninnere. Wo sich die Ringenden berühren, sind sie stumpf, im Bereich größerer Öffnungen ebenfalls stumpf oder bestenfalls schwach zugespitzt. Das Aussehen der Knorpelringe und die Form der Ringenden erinnern an die Verhältnisse bei *V. semiremex*.

Die Lungen erscheinen ausgesprochen schlank und ungelappt, die großen Endkammern wölben sich im geblähten Zustand nur schwach vor und laufen spitz zu. Die Oberflächen sind glatt, die Kammerwandbasen bilden auch am Trockenpräparat keine sehr tiefen Fissuren.

Zwischen Bronchialhilus und Polus cranialis befindet sich nur ein Stockwerk. Dieser Lungenabschnitt ist parenchymarm. Der Nebenbronchus ist nicht sehr lang und mündet dort in die kraniale Endkammer, wo die Kammerwandbasen des ersten Stockwerks am Bronchus ansetzen. Die kaudale Endkammer ist etwas kleiner. Das Atmungsgewebe ist auf das mittlere Lungendrittel beschränkt und besteht aus locker abgeordneten Ediculae, die am dichtesten im Bereich der dorsalen Kammergruppen gelagert sind, wodurch der Eindruck eines deutlichen Dichteabfalls nach ventral hin entsteht.

Die häutigen Kammerwände weisen zahlreiche Löcher auf.

Varanus (Odatria) acanthurus acanthurus

Protokollnr. Va 217 (Abb. 10).

Englumiges Trachealrohr mit breiten Knorpelringen, die in kraniokaudaler Folge an Unregelmäßigkeit und Neigung zur Aufspaltung zunehmen. Bis zum 22. Ring ist die dorsale membranöse Abdachung schmal, dann verbreitert sie sich bis über die Abzweigung der Bronchien hinaus, wo sie kurz vor dem Hilus wieder so schmal wird, daß die Ringenden aneinanderstoßen. In Bereichen weiter dorsaler Ringöffnungen sind die Ringenden zugespitzt, stumpfe Ringenden befinden sich dort, wo sie sich berühren.

Die Lungen sind bemerkenswert schlank und ihre Oberflächen frei von Aufwölbungen, die terminalen Bereiche sind spitz ausgezogen. Ihre äußere Erscheinung erinnert an die Lungen von *V. timorensis*, um so weniger stimmt deren innerer Bau überein.

Der Nebenbronchus ist relativ lang, belüftet aber nur ein Stockwerk und weist keine Ostien auf. Der Hauptbronchus ist von drei Reihen großer Ostien durchbrochen, die Ostien sind von Knorpelringen umrandet. Zwischen den knorpeligen Umrandungen steht je eine Knorpelspanne senkrecht zum Lochrand. Die Kammerwände des kranialen Stockwerks sind weitgehend parenchymfrei und nur mit weiten Maschen aus glatter Muskulatur austapeziert. Dagegen sind die nachfolgenden Stockwerke reichlich mit Atmungsgewebe ausgestattet, das erst in den äußersten terminalen Bereichen zu rudimentieren beginnt. Ein Dichteabfall nach ventral ist nicht festzustellen.

Varanus (Odatria) timorensis timorensis

Protokollnr. Vt. 214 (Abb. 11 u. 12).

Englumige Trachea mit breiten Knorpelringen, die nicht sehr eng aufeinanderfolgen. Die dorsalen Öffnungen sind sehr schmal, so daß die Ringe anfangs fast geschlossen erscheinen. Nach kaudal nehmen die Öffnungen allmählich an Breite zu. Die Enden der Knorpelringe sind stumpf, leicht zugespitzt dagegen dort, wo die membranöse Abdachung breiter wird. Nach kaudal hin stellt sich die Tendenz zur Aufspaltung einzelner Knorpelringe ein.

Die Lungen erscheinen schlank und gestreckt und ohne auffällige Aufwölbungen, die terminalen Bereiche sind zugespitzt. Alle Margines sind glatt und ungelappt, nur im kranialen Teil deuten einige Fissuren die innere Organisation an. Wie bei *V. acanthurus* sind die Ein- und Austrittsöffnungen der Lungengefäße in eine kraniale Position zum Bronchialhilus gewandt.

Obwohl der kraniale Teil sehr lang ausgezogen ist, besteht er nur aus einem Stockwerk. Der Nebenbronchus besteht aus geschlossenen Knorpelringen, die keine Ostien tragen. Die Knorpelringe des Hauptbronchus erhalten sich bis kurz vor der Aufweitung zur terminalen Kam-

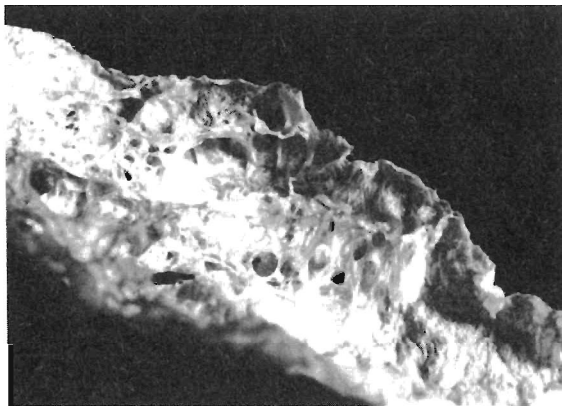


Abb. 12: Löcher in den Kammerwänden der Lunge von *Varanus t. timorensis* (Protokollnr. Vt 214).

mer. Das respiratorische Gewebe ist auffallend locker angeordnet mit deutlichem Dichteabfall nach kranial und kaudal, weniger nach ventral. Die einzelnen Kammern kommunizieren untereinander über große kreisrunde Löcher in den häutigen Kammerwänden (Abb. 12). Die innere Organisation erinnert an *V. prasinus prasinus*.

Varanus (Odatria) prasinus prasinus

ZFMK unkatalogisiert (Protokollnr. Vp 217, Vp 218) (Abb. 13).

Trachea mit mittelweitem Lumen, deren Knorpelringe relativ breit sind und weit auseinanderstehen. Die einzelnen Ringe sind dorsal bis zum letzten Drittel gleichmäßig weit geöffnet, von da ab bis zur Bifurkation der Bronchien weitet sich die Pars membranacea zunehmend auf, die Aufweitung setzt sich auf den Bronchien fort. Zugespitzte Ringenden zeigen sich nur im Bereich der Aufweitungen, bis dahin sind sie schwach bis stark gegabelt.

Von ihrem äußeren Erscheinungsbild sind die Lungen kräftiger gebaut als die der anderen Angehörigen der Untergattung *Odatria*. Auffällig sind die rundlich vorgewölbten terminalen Kammern. Verwachsungen des Bronchus, wie sie bei der *kordensis*-Rasse konstatiert wurden, treten nicht auf. Die ventralen Gefäßhili liegen kranial zur Bronchuspforte.

Die innere Organisation erinnert an *V. p. kordensis*, jedoch konzentriert sich das respiratorische Gewebe auf den Abschnitt des mittleren Lungendrittels. Der Nebenbronchus ist lang ausgezogen, belüftet aber nur ein Stockwerk. Der Hauptbronchus reicht nur über 3–4 Stockwerke und geht dann in das Cavum caudale über.

Varanus (Odatria) prasinus kordensis

ZFMK unkatalogisiert (Protokollnr. Vp 216) (Abb. 14 u. 15).

Relativ englumige Trachea mit breiten Knorpelringen, die dorsal weit geöffnet sind. Die Enden sind schmal-lanzettlich zugespitzt, berühren sich aber an keiner Stelle.

Die Lungen sind mäßig schlank, Fissuren, die die Trennwände der ventro-lateralen Kammern andeuten, treten nur im Bereich des Sternum und weiter kranial auf, sechs bis sieben solcher nach ventral ausgerichteten Kammern werden auf beiden Lungen sichtbar.

Bemerkenswert ist, daß der Bronchus unmittelbar nach seiner Entstehung in die Lunge eintritt und dort mit der Facies medialis der linken Lunge (bzw. der F. ventralis der rechten) verwächst. Dadurch ist die Abgangsstelle des Nebenbronchus weit in das Lungeninnere verlagert. Das so entstandene Zwischenrohrstück ist hauptsächlich membranös, von den Knorpelringen sind lediglich kurze, dorsal und ventral angeordnete Spangen geblieben. Erst nach Abgang des Nebenbronchus tritt wieder, nach einigen geschlossenen Ringen, die sonst übliche Rinne aus Halbringen auf, die den intrapulmonalen Hauptbronchus auskleidet (Abb. 15). Der reicht aber nur über zwei bis drei Stockwerke und geht dann rasch in ein lockeres System aus respiratorischem Gewebe über.

Da die Lungen ausgesprochen parenchymarm sind, werden die einzelnen Stockwerke durch häutige Septen abgegliedert, die an der Pleura enden. Diese Septen sind, ähnlich wie bei *V. timorensis*, durch Löcher stark unterbrochen (Abb. 15).

Die bronchialen Verwachsungen erinnern an *V. rudicollis*.

Varanus (Odatria) semiremex

ZFMK unkatalogisiert (Protokollnr. Vsi 215) (Abb. 16).

Relativ lange, nicht allzu englumige Trachea, deren sehr breite Knorpelringe dicht zusammenstehen. Bis zum 21. Ring ist die dorsale Öffnung sehr schmal, von da ab bis zum 43. Ring sind sie nahezu geschlossen, danach klaffen sie bis zur Bifurkation weit auseinander. Wo sich die Ringenden berühren, sind sie stumpf, in Bereichen mit großen Öffnungen bestenfalls schwach zugespitzt.

Die Lungen erscheinen schlank und ungelappt, das kaudale Ende ist blasig vorgewölbt. Auch im geblähten Zustand bleiben beide Lungen lateral auffällig abgeplattet.

Zwischen Hilus und Polus cranialis befindet sich nur ein Stockwerk. Dieser Lungenabschnitt ist aber sehr parenchymreich und wird belüftet über einen relativ langen Nebenbron-

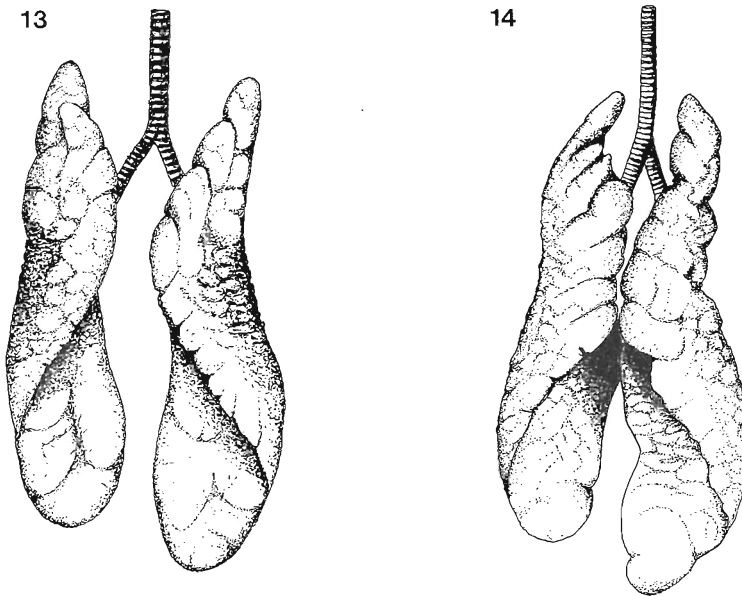


Abb. 13–14: Ventralansichten der Lungen von (13) *Varanus prasinus prasinus* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vp 218) und (14) *Varanus prasinus kordensis* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vp 216).

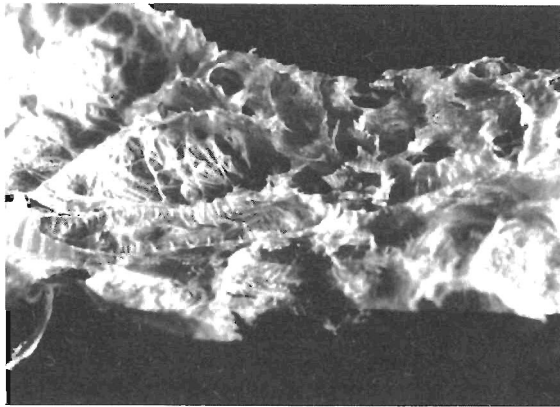


Abb. 15: Locker angeordnetes Parenchym in der Lunge von *Varanus prasinus kordensis* (Protokollnr. Vp 216). Das Knorpelgerüst des eingewachsenen Bronchusastes besteht aus kurzen Spangen.

chus, der zwei Ostien aufweist. Nur in den terminalen Bereichen rudimentiert das Atmungsge-
webe. Das kaudale Lungendrittel ist häutig-membranös und weitgehend parenchymfrei. Der
sehr weitlumige intrapulmonale Hauptbronchus ist daher sehr kurz. Die Ostien sind ausge-
sprochen groß und von Knorpelringen umrandet. Ein deutlicher Parenchymdichteabfall nach
ventral ist nicht festzustellen. Die häutigen Kammerwände sind weitaus weniger durchbrochen
als bei *V. timorensis*.

Varanus (Polydaedalus) niloticus niloticus

ZFMK 17526 (Senegal) (Abb. 17), ZFMK 20146 (Nigeria), ZFMK 29765 (Kamerun), ZFMK unkatalogisiert (Protokollnr. Vn 219).

Langes, englumiges Trachealrohr mit anfangs dicht zusammenstehenden Knorpelringen, die in kranio-kaudaler Folge weiter auseinandergehen und breiter werden. Hinter der Glottis berühren sich die Ringenden im Bereich der dorsalen Verwachsungen, mit zunehmendem Abstand zur Glottis weiten sich die dorsalen Öffnungen. In der vorderen Hälfte sind die Ringenden rundlich oder leicht gegabelt, im weiteren Verlauf sind sie lanzettlich zugespitzt.

Die Lungen sind relativ schlank und erinnern an die Atmungsorgane des ebenfall aquatilen *V. mertensi*; im frischen Zustand zeigen sie kaum blasige Auftreibung. Während der kraniale Lungenteil verhältnismäßig spitz zuläuft, wölben sich die kaudalen Kammern rundlich vor und lassen etwas vom inneren Bauplan erkennen.

Der intrapulmonale Nebenbronchus bildet nach seiner Abzweigung nur ein kurzes Rohr, das unmittelbar in die Kammern des einzigen Stockwerks übergeht. Auch der Hauptbronchus bildet ein kurzes Rohrstück, das nur knapp über drei Stockwerke reicht und rasch in ein lockeres Gefüge aus kleinen und kleinsten Kammern übergeht. Alle Kammern bilden ein auffällig lockeres und wenig hierarchisches System, das eine hohe Durchlässigkeit gewährleistet. Auch im inneren Bau lassen sich deutliche Anklänge an *V. mertensi* finden.

Varanus (Indovaranus) bengalensis nebulosus

ZFMK unkatalogisiert (Protokollnr. Vb 210) (Abb. 18).

Kurze, weitlumige Trachea, deren Knorpelringe über die ganze Länge des Luftrohres gleichbleibend breit sind. Die Abstände zwischen den Ringen verengen sich zur Mitte hin und nehmen bis zur Gabelung der Bronchien wieder an Breite zu. Die dorsale Öffnung der Ringe ist anfangs schmal und weitet sich nach kaudal auf. Die Ringenden sind im Bereich der schmalen Trennstelle stumpf oder schwach gegabelt, im weiteren Verlauf werden sie wie bei *V. rudicollis* lanzettlich spitz. Eine Tendenz zur Aufspaltung ist nicht festzustellen.

Die beiden Lungenflügel erscheinen gedrunken und an den ventro-lateralen Rändern gelappt. Denen sitzen im Bereich der ersten Rippe am Brustkorb je ein zipfliger Anhang auf, die in situ tief in die Axillae eingewachsen sind. Ein dritter, kranial gerichteter Schlauch verläuft in der Medianebene. Diese Eigentümlichkeit wurde bereits von Milani (1894) beschrieben, er bezeichnete den medianen Zipfel als unpaar. Das vorliegende Organ weist dagegen eine entsprechende Dilatation auf dem gegenüberliegenden Margo auf, die nach medio-kaudal zeigt.

Unmittelbar nach Eintritt des äußeren Bronchus in die Lunge zweigt ein mit 8 Knorpelringen relativ langer Nebenbronchus ab, der zwei kraniale Stockwerke belüftet. Beim Hauptbronchus bricht der knorpelbewehrte Rohrteil etwa nach dem vierten Stockwerk ab, bis dahin reicht auch die strenge Anordnung der Stockwerke. Bei dem oben beschriebenen zweiten Zipfelpaar handelt es sich um die ventro-lateralen Kammern des dritten Stockwerks. Das Atemgewebe ist sehr dicht gelagert und nimmt nach terminal und ventral fast Übergangslos ab. Die parenchymfreien, blasebalgähnlichen Endkammern erinnern stark an die Verhältnisse in *V. salvator*. Die Wände der distalen Kammern weisen keine Löcher auf.

Varanus (Psammosaurus) griseus griseus

ZFMK 35770 (Abb. 19).

Relativ lange, weitlumige Trachea, deren Knorpelringe unregelmäßig breit sind. Dorsal sind die Ringe einheitlich weit geöffnet, die Ringenden sind zumeist rundlich-spitz, dazwischen stehen, ohne erkennbares Prinzip, Ringe mit tief gespaltenen Enden.

Die Lungen sind schlank und wenig gelappt, lediglich auf der linken Lunge sind die Septenbasen der ventro-lateralen Kammern im Bereich des Rippenkorbes durch eingeschnittene Fissuren sichtbar. Bemerkenswert ist ein zipfliger, nach kranial gerichteter Schlauch auf der Ventralseite der rechten Lunge, der unterhalb des Hilus ansetzt und diesen überdeckt.

Der kraniale Lungenteil ist kurz, kurz ist auch der Nebenbronchus, der unmittelbar in die Kammern des einzigen Stockwerks übergeht, ohne ein nennenswertes Luftrohr zu bilden.

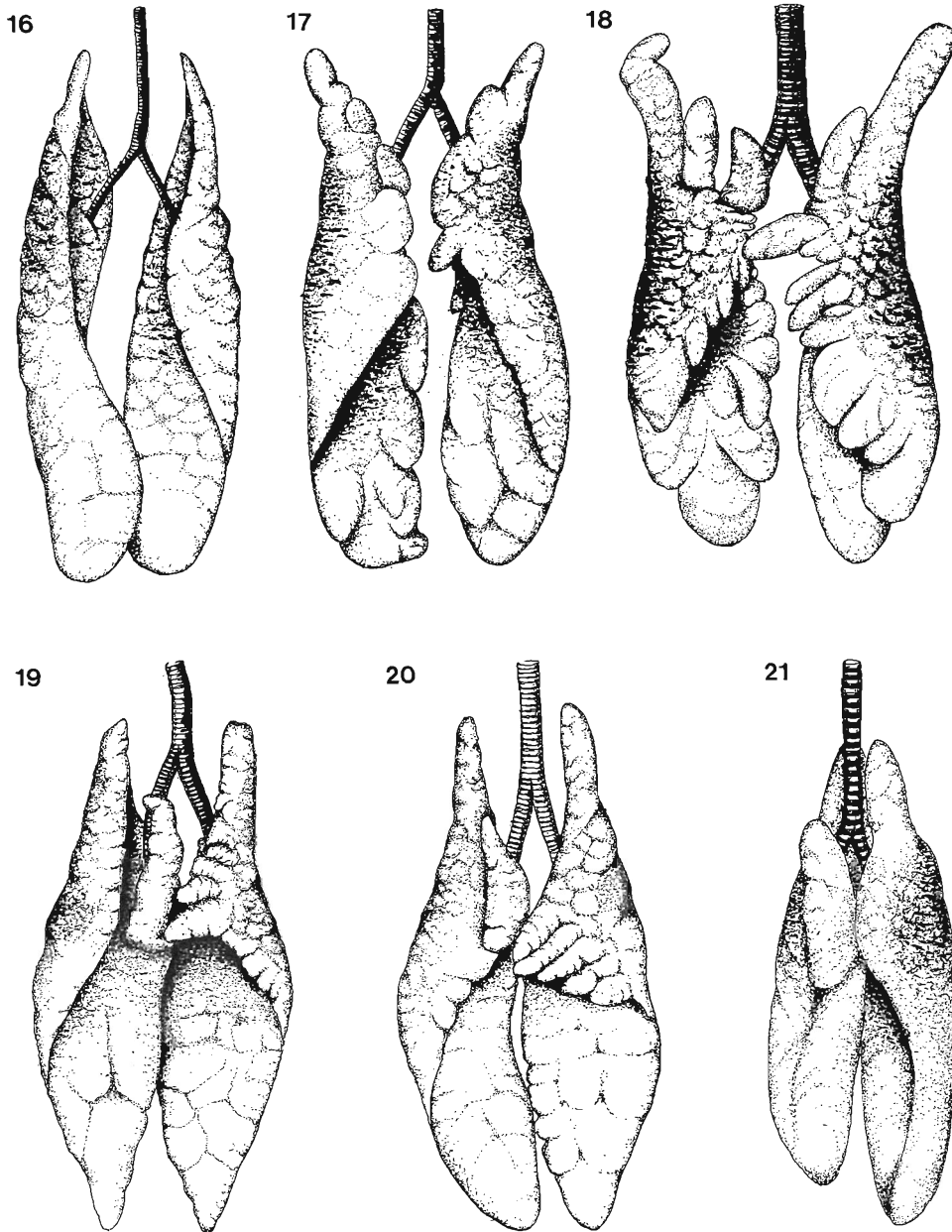


Abb. 16—21: Ventralansichten der Lungen von (16) *Varanus semiremex* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vsi 215), (17) *Varanus niloticus niloticus* (ZFMK 17526), (18) *Varanus bengalensis nebulosus* (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Vb 210), (19) *Varanus griseus griseus* (ZFMK 35770), (20) *Varanus flavescens* (ZFMK 7535) und (21) *Varanus exanthematicus exanthematicus* (Protokollnr. Ve 106).

Dagegen zieht sich ein langer intrapulmonaler Hauptbronchus durch das Lungengewebe, der sich zwischen Hilus und viertem Stockwerk auffallend erweitert, entsprechend groß sind die Ostien. Danach verengt er sich bis zum Eintritt in die kaudale Endkammer und verkleinern sich die Kammereingänge. Im Lungenzentrum bildet das respiratorische Gewebe ein dichtes spongiöses Netzwerk. Nach ventral und terminal rudimentiert es, bis es keine Septen mehr bildet und als enges und flaches Maschenwerk der Pleura aufliegt. Häutige Kammerwände ohne Parenchym treten nicht auf. Der innere Lungenbau, aber auch das äußere Erscheinungsbild erinnern an *V. flavescens*.

Varanus (Empagusia) flavescens

ZFMK 7535 (Abb. 20).

Kurze und relativ weitlumige Trachea, deren Knorpelringe dorsal gleichmäßig und weit geöffnet sind, so daß die dorsale membranöse Abdachung wie eine gleichmäßig breite Aufwölbung wirkt. Die Ringenden sind lanzettlich zugespitzt, nur ganz wenige Ringe neigen zur Aufspaltung.

Die Lungen erinnern äußerlich an die von *V. griseus*, sind weitgehend frei von Lappungen und Auftreibungen und terminal spitz zulaufend. Auf der Facies ventralis der rechten Lunge steht ein zipfliger Schlauch, der nach kranial weist und weit über den Bronchushilus hinausreicht.

Der kraniale Teil der Lunge besitzt zwei Stockwerke. Der Nebenbronchus ist mit sechs Knorpelringen kürzer als der von *V. bengalensis*, bildet aber wie bei diesem nach dem letzten Knorpelring eine Rohrfortsetzung aus Atmungsgewebe, von dem aus Zuwege zu den Kammern führen. Ein langer Hauptbronchus zieht sich durch die Lunge, die Hierarchie der Stockwerke und der Ostienreihen löst sich erst nach vier bis fünf Stockwerken auf.

Nach terminal und ventral geht das Atmungsgewebe in ein einfaches Maschenwerk aus rudimentiertem Parenchym über, das schließlich keine Septierungen mehr bildet und als grobes und flaches Maschenwerk der Pleura aufliegt. Vollständig parenchymfreie, nur häutige Endkammern, wie sie z. B. bei *V. exanthematicus*, dem zweiten Angehörigen der Untergattung *Empagusia*, auftreten, besitzt die untersuchte Lunge nicht.

Varanus (Empagusia) exanthematicus exanthematicus

Protokollnrn. Ve 106 (Abb. 21), Ve 211 (Abb. 22).

Wie bei *V. niloticus* stehen die Knorpelringe der Trachea in kraniokaudaler Folge bis Ende des ersten Drittels dicht aufeinander, danach werden die Abstände größer und die Ringe breiter. Auch die dorsalen Öffnungen der Knorpelringe bleiben in der kranialen Hälfte des Luftrohres schmal, danach weiten sie sich auf. Im Bereich der Aufweitungen sind die Ringenden zugespitzt, rundlich oder leicht gegabelt dort, wo sich die Ringenden fast berühren.

Die Lungen sind gedrungen und insgesamt wenig gelappt, die Apices sind kurz und spitz ausgezogen, die Endkammern im mittleren Blähzustand durch Vorwölbungen gut erkennbar. Im Bereich der ventralen Überdeckung sind die Kammern stärker ausgezogen, ohne jedoch regelrechte Dilatationen zu bilden. Auf der Facies ventralis der rechten Lunge befindet sich ein nach kranial gerichteter Zipfel, der an *V. griseus* und *V. flavescens* erinnert.

Der kraniale Lungenteil wird von einem Stockwerk ausgefüllt. Der Nebenbronchus endet nach wenigen Knorpelringen, mündet aber nicht direkt in die einzelnen Kammern, sondern bildet eine Verlängerung aus Atmungsgewebe. Gegenüber den stammesgeschichtlich älteren Waranen ist die Anzahl der Knorpelringe im Hauptbronchus um ein Mehrfaches zurückgegangen. Das Atmungsgewebe ist locker angeordnet mit deutlichem Abfall nach ventral und zu den großen Endkammern hin, die vollständig parenchymfrei sind.

Varanus (Dendrovaranus) rudicollis

ZFMK 26666 (Abb. 23).

Kurze und auffallend weitlumige Trachea mit relativ breiten und engstehenden Knorpelringen, deren dorsale Enden ausgesprochen schmal-lanzettlich zulaufen und sich in der kranialen

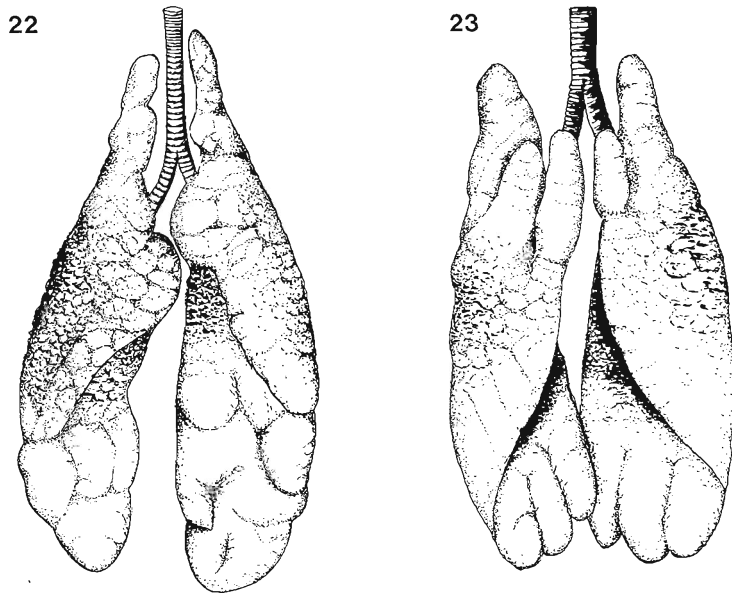


Abb. 22–23: Ventralansichten der Lungen von (22) *Varanus exanthematicus* ssp. (ZFMK unkatalogisiert, Protokollnr. Ve 211) und (23) *Varanus rudicollis* (ZFMK 26666).

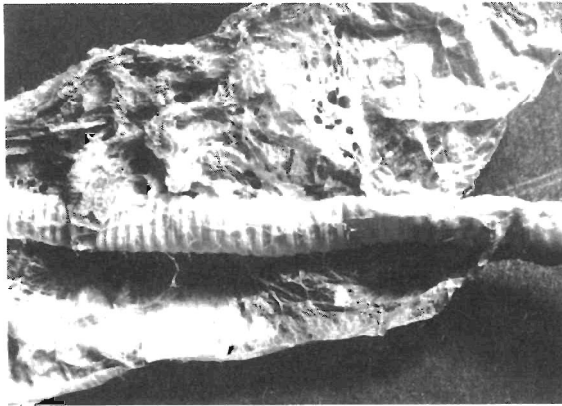


Abb. 24: Eingewachsener Bronchusast in der Lunge von *Varanus rudicollis* (ZFMK 26666). Vor der Abzweigung des geschlossenen Nebenbronchus die angeschnittene Arteria pulmonalis.

Hälfte mit den Spitzen berühren. Etwa ab der Mitte werden die dorsalen Öffnungen zunehmend breiter.

Die Lungenflügel haben äußerlich Ähnlichkeit mit denen von *V. bengalensis*, zwei ventrolateral entspringende Zipfel reichen bis tief in die Axillae, während ein dritter, der der rechten Lunge ventral aufsitzt, in der Medianebene verläuft. In den medianen Zipfel ist der rechte Bronchusast eingewachsen, der linke extrapulmonale Bronchus ist mit der Facies medialis der linken Lunge verwachsen (Abb. 24). Eine ähnliche Verwachsung wurde nur noch bei dem ebenfalls baumbewohnenden *V. prasinus kordensis* gefunden.

Durch die Verwachsung ist die Eintrittsstelle der extrapulmonalen Bronchi weit nach kranial verlagert, so daß zwischen ihr und der Abgangsstelle des Nebenbronchus ein Rohrstück aus etwa 27 Knorpelringen liegt, das jedoch zum extrapulmonalen Bronchus zählt. Der intrapulmonale Nebenbronchus ist ein längerer Tubus, der anfangs aus geschlossenen Knorpelringen, danach aus respiratorischem Gewebe besteht und der schließlich in ein dichtes System aus Kammern höherer Ordnung übergeht, die aus den beiden kranialen Stockwerken stammen. Im Hauptbronchus beginnen die Ostienreihen erst nach neun geschlossenen Knorpelringen. Er bildet nur einen kurzen Kanal, die Ostienreihen und die Hierarchie der Stockwerke lösen sich sehr bald auf und weichen einer lockeren und spongiösen Struktur aus Atmungsgewebe, deren Ordnung nicht mehr ohne weiteres erkennbar ist. Wie bei *prasinus* sind die häutigen Wände der terminalen Kammern auffällig durchlöchert.

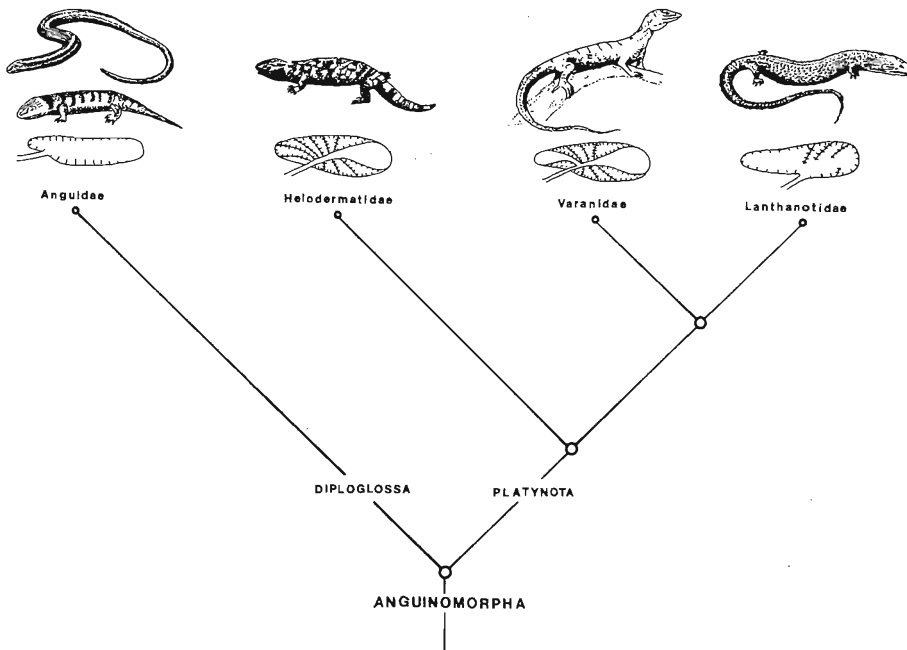


Abb. 25: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft der Anguimorpha nach McDowell & Bogert (1954), umgezeichnet nach Remane et al. (1976).

Außengruppenvergleich

Die Gruppe der Anguimorpha hat sich nach McDowell & Bogert (1954) schon sehr früh in zwei Hauptlinien geteilt, die Superfamilien Diploglossa (= Anguinoidea) und Platynota (= Varanoidea) (Abb. 25). Erstere umfaßt die Familie der Schlangen (Anguidae), der Ringelschlangen (Anniellidae) und der Höckerechsen (Xenosauridae). Im Rahmen dieser Arbeit wurden die Lungen von *Diploglossus warreni* (ZFMK 45787), einer vierfüßigen Anguide aus der ursprünglichen Unterfamilie der Diploglossinae, untersucht. Von den Platynotiern wurde *Heloderma horridum* (ZFMK 21540, ZFMK 21538) aus der Familie Helodermatidae untersucht. Ein Taubwaran aus der monotypischen Familie Lanthanotidae stand selbst nicht zur Ver-

fügung, doch konnte einer der Verfasser (S. F. P.) eine Sektionsskizze im British Museum anfertigen (s. u., Abb. 26).

a. Anguidae

Schlanke, ungelappte Lungen, deren kraniale Spitzen den Eintritt des kaum ausgebildeten Bronchus nur wenig überragen. Das Herz hat keinen Descensus vollzogen und sitzt unmittelbar im Hilusbereich in der Halsregion, mit Trachea und Lungen verwachsen. Die Innenstruktur läßt keine Anzeichen einer Septierung erkennen. Hohe und feinverteilte Netzfalten bilden Stränge auf den dorsalen und ventralen Lungenkanten, höhere, von der Lungenwand abgehobene Netzfalten sind sonst nur in der vorderen Lungenhälfte zu finden. Die Lungengefäße treten kranial vom Hilus in die Lungen ein.

b. Helodermatidae

Schlanke, ungelappte Lungen, von denen die rechte erheblich größer ist. Nur die vorderen Hälften sind mit dem Brustraum verwachsen. Das Herz ist nicht so weit nach kaudal gewandert wie bei den Varanidae. Die Trachea teilt sich in Bronchien, die wegen des nicht sehr weit fortgeschrittenen Descensus cordis noch in das vordere Lungenviertel eintreten. Die Innenstruktur ist vielkammrig wie bei *Varanus*, der

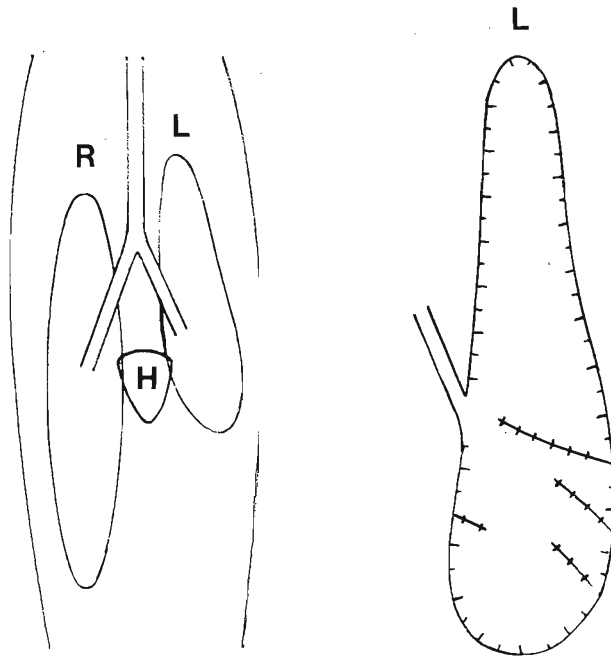


Abb. 26: Skizze der Lunge von *Lanthanotus borneensis*, nach einem Exemplar des British Museum (Nat. Hist.). Links: Topographie von Lunge und Herz in Ventralansicht; rechts: Längsschnitt durch den linken Lungenflügel, von lateral eröffnet. R = rechts; L = links; H = Herz.

Parenchymanteil hoch. Der intrapulmonale Bronchus ist geschlossen, ein Nebenbronchus existiert nicht. Die Pforten der Lungengefäße befinden sich kranial vom Brochialhilus.

c. Lanthanotidae (Abb. 26)

Uns lag die Skizze einer Lunge von *Lanthanotus borneensis* vor. Danach ist auch bei dieser Art die rechte Lunge größer als die linke. Das Herz ist weit nach kaudal gewandert, anscheinend ohne mit einem der Lungenflügel zu verwachsen. Dementsprechend sind die Bronchien lang ausgezogen und setzen tief an. Dorsal ist das Wandparenchym durch eingezogene Septen, die dem Hilus entgegenstreben, vergrößert. Die Topographie von Lungen und Herz erinnert durchaus an die Verhältnisse bei *Heloderma*.

Diskussion

Interpretation der Merkmale

Betrachtet man die Anordnung der einzelnen Datenreihen in Tab. 1, so lassen sich in jeder der Spalten deutliche Merkmalsveränderungen feststellen, aus denen vergleichende Gesichtspunkte zu gewinnen sind, doch scheinen sich auf den ersten Blick die siebzehn Arten einem Vergleich untereinander zu entziehen, weil keine Art über Lungen mit nur ursprünglichen oder ausschließlich abgeleiteten Merkmalen verfügt.

a. Die äußere Form

Kirschfeld (1970) vermutete, daß bestimmte Formenunterschiede eine stammesgeschichtliche Erklärung finden könnten. Sie hielt die stark gelappten Lungen einer Gruppe von Waranen für ein ursprüngliches Merkmal. Auch Klaver (1979) sieht die Chamäleonlungen mit wenigen oder gar keinen Divertikeln als abgeleitet an, im Gegensatz zu Werner (1911), der in ihnen primitive Verhältnisse repräsentiert sah. Allerdings erwägen Klaver (1981) und Klaver & Böhme (1986) auch die zweite Möglichkeit.

Betrachtet man die Ventralansichten der untersuchten Waranlungen, so gerät man trotz aller Unterschiede im Erscheinungsbild in Versuchung, an Hand einzelner Übereinstimmungen Verwandtschaftskreise zu konstruieren. Dazu regen die sehr schlanken Lungen aus der *Odatria*-Gruppe an, aber auch die stark gelappten Organe von *V. salvator* und *V. indicus*, die zipfligen Ausziehungen von *V. bengalensis* und den Arten der weiter westlichen Radiation.

Wir wollen uns jedoch zunächst auf die Feststellung beschränken, daß besonders großwüchsige Formen wie *V. salvadorii*, *V. salvator*, *V. varius* und *V. indicus* über ausgeprägt gelappte Lungen verfügen, während die Atmungsapparate der kleinwüchsigen und schlanken Formen der *Odatria*-Gruppe durchweg schlank und ungelappt sind. Auch Klaver (l. c.) machte die Feststellung, daß einfache Lungenformen zumeist in kleinen und mittelgroßen Chamäleons auftreten. Wir schließen aber nicht aus, daß die z. T. sehr eindrucksvollen Dilatationen einiger Arten ein Erbe ausgestorbener riesenwüchsiger Formen sein könnten, soweit sie nicht für ihre Träger, die selbst noch über beträchtliche Abmessungen verfügen, notwendige ventilierende Funktionen erfüllen. Daß es unter den ursprünglichen Waranen auch großwüchsige Arten gibt,

deren Lungen kaum oder keine Divertikel aufweisen, mag dies bestätigen. Wir gehen ferner davon aus, daß die bis in die Axillae von *V. bengalensis* und *V. rudicollis* reichenden Zipfel oder der mediane Zipfel auf der rechten Lunge der Arten, die sich nach Westen ausgebreitet haben, abgeleitet, also taxonomisch relevant sind.

b. Bronchialhilus und kranialer Lungenteil

Durch die stammesgeschichtlich weit zurückliegende Hilusverlagerung nach kaudal (Duncker 1978) erfuhr der Abschnitt zwischen Hilus und Polus cranialis eine bemerkenswerte Vergrößerung, die sich für die Belüftung jedoch als nachteilig erwiesen haben mag. So ist gut vorstellbar, daß mit der Ausbildung des intrapulmonalen Nebenbronchus die Ventilation des lang ausgezogenen Apex wesentlich verbessert werden konnte.

Tab. 1 Spalte 1 macht deutlich, daß sich die Abstände zwischen Hilus und Polus cranialis von Art zu Art verändern. Ordnet man die Reihe nach den Ergebnissen der Spalte 2 und rechnet alle Lungenmaße auf eine Einheitslänge um, den Impressio costalis der 1. Rippe am Schultergürtel als Referenzpunkt auf eine Ebene setzend, wird deutlich, daß der Bronchialhilus innerhalb der untersuchten Arten gegen die Höhe der 1. Rippe zurückwandert (Abb. 27). Während der Abstand zwischen Hilus und Apexspitze bei *V. salvadorii* noch 43 % der Gesamtlänge der Lunge ausmacht, beträgt er bei *V. exanthematicus* nur noch gut 20 %. Dies läßt sich zunächst nur mit dem Hinweis auf eine allgemeine Tendenz dieser Organe zur Vereinfachung beantworten. Das kann durchaus eine sinnvolle Anpassung an veränderte Stoffwechselraten sein, die bei den riesenwüchsigen Formen aus dem Pleistozän Australiens größer gewesen sein könnten.

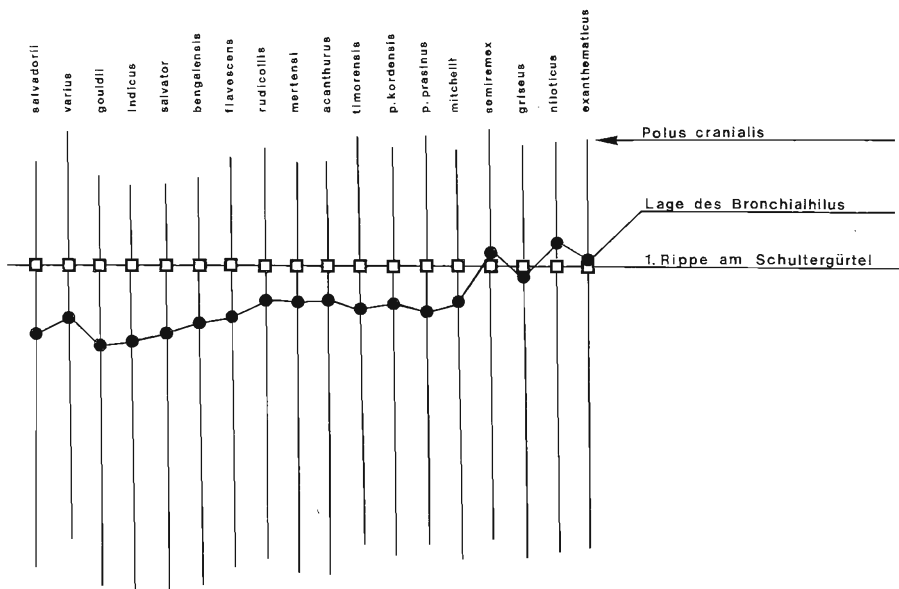


Abb. 27: Stammesgeschichtlich jüngere Rückwanderung des Bronchialhilus nach kranial. Näheres s. Text.

Waranlungen beanspruchen durch ihre besondere Bauweise eine extrem niedrige dehnend-elastische Atmungsarbeit und stellen deshalb ein low-work-System dar (Perry 1983), das ähnlich wie das Luftsacksystem der Vögel allein durch costales Beatmen ausreichend ventiliert wird und für Tiere gebaut ist, die höhere Stoffwechselraten für längere Zeit beibehalten. Man kann deshalb vermuten, daß die ausgestorbenen Warane als große Carnivoren mit zwangsläufig großen home-ranges auch Körperleistungen vollbracht haben, die größerer Stoffwechselraten bedurften.

c. Stützgewebe aus Knorpel

Die Knorpelringe der Trachea und der extrapulmonalen Bronchi bilden ein regelmäßiges Knorpelskelett. Die Form der Ringe ist artabhängig, sie können breit oder schmal sein, dicht aufeinanderfolgen oder breite membranöse Abstände bilden. Im Bereich der dorsalen Verwachsung mit dem Oesophagus reicht die Form der Ringenden von lanzettlich-spitz über stumpf-abgerundet bis spitz gegabelt, je nach Art tritt die eine oder andere Form oder eine bestimmte Kombination vorzugsweise auf. Verwandte Arten zeigen in Ausbildung und Form der Knorpelringe deutliche Übereinstimmungen.

Parallel zur Rückwanderung des Bronchialhilus nach kranial verringert sich die Anzahl der Knorpelringe und verkürzt sich der extrapulmonale Bronchus, und zwar über das Maß der Hilusrückwanderung hinaus (Abb. 28). Nimmt man die Lage des Hilus als Referenzpunkt (bei umgerechnet einheitlichen Lungenmaßen) und setzt darüber die Längen des kranialen Lungenteils in der Folge der absteigenden Reihe, so entsteht eine gute Vergleichsmöglichkeit mit den abnehmenden Längen der Bronchi. Die Abhängigkeit zwischen beiden Reduktionsvorgängen ist offensichtlich.

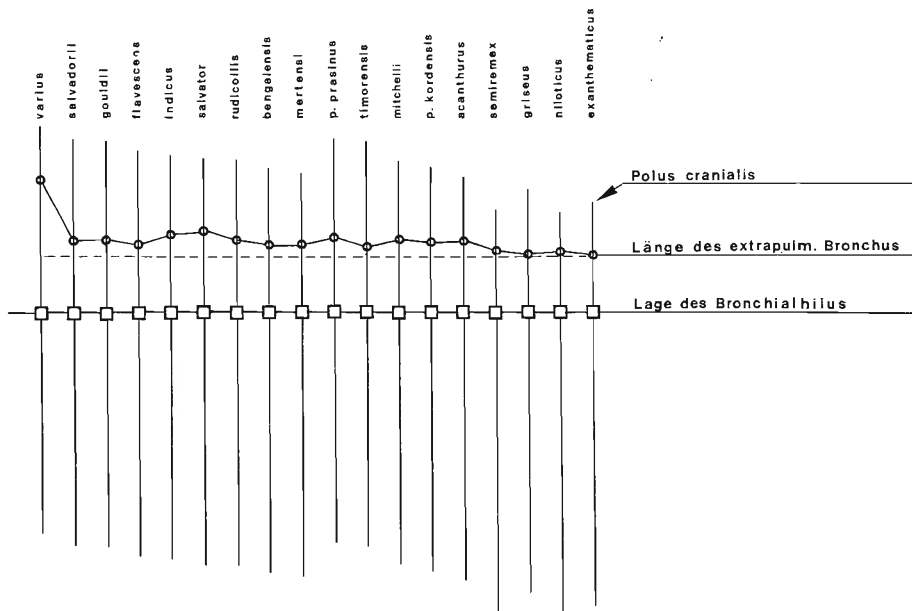


Abb. 28: Verkürzung des extrapulmonalen Bronchus im Verhältnis zur Hilusrückwanderung. Näheres s. Text.

Rückbildungen bei Knorpelgeweben mit Stützfunktion in sonst leicht kollabierenden intrapulmonalen Luftgängen stellte Gräper (1931) bei Schildkrötenlungen fest. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen sich auch in Waranlungen. In Tab. 1 Spalte 6 ist die abnehmende Reihe der Stützknochen im intrapulmonalen Bronchus dargestellt und zwar alle ohne Anfärbung sichtbaren Ringe, die zweifelsfrei an der Ausformung des inneren Luftrohres beteiligt sind. Abb. 29 macht deutlich, daß die Anzahl der Knorpelringe des intra- (ohne kranialen Ast) und extrapulmonalen Bronchus in einem bestimmten Verhältnis zueinander abnimmt, bei der überwiegenden Zahl der Arten schwankt es zwischen 1:1,58 und 1:1,77, bei *V. griseus* weicht es mit 1:1,18 und bei *V. salvadorii* mit 1:1,10 erheblich ab. Vorausgesetzt, die ursächlichen Bedingungen für die Knorpelbildung wären, wie bei der Ausbildung und Anordnung von Knochen, vom Auftreten bestimmter Zug- und Druckkräfte abhängig, so bedeutet dies, daß Stützknochen bei weiterer Komplizierung um- oder abgebaut werden, sobald die Funktion und die Stabilität dies erlauben. Wir vermögen nicht abschließend zu beurteilen, ob eine hohe Anzahl Knorpelringe im intrapulmonalen Bronchus ein ursprüngliches Merkmal ist (*Heloderma* 34, *V. salvadorii* 48, *V. griseus* 17), da die Lungen einiger vermutlich wenig fortgeschrittener Arten noch unbekannt sind, halten dies aber für wahrscheinlich. Dagegen scheint uns der allseitig geschlossene innere Bronchus von *V. salvadorii* und *V. varius*, der auch bei *Heloderma* auftritt, ein ursprüngliches Merkmal zu sein.

Während die Knorpelringe der äußeren Luftwege eindeutig zählbar sind (Tab. 1. Spalt. 5 + 6), ist dies bei den inneren Luftwegen nicht der Fall. Dort werden gegen Ende der Knorpelaussteifungen die Halbringe plötzlich kleiner und gehen in Knor-

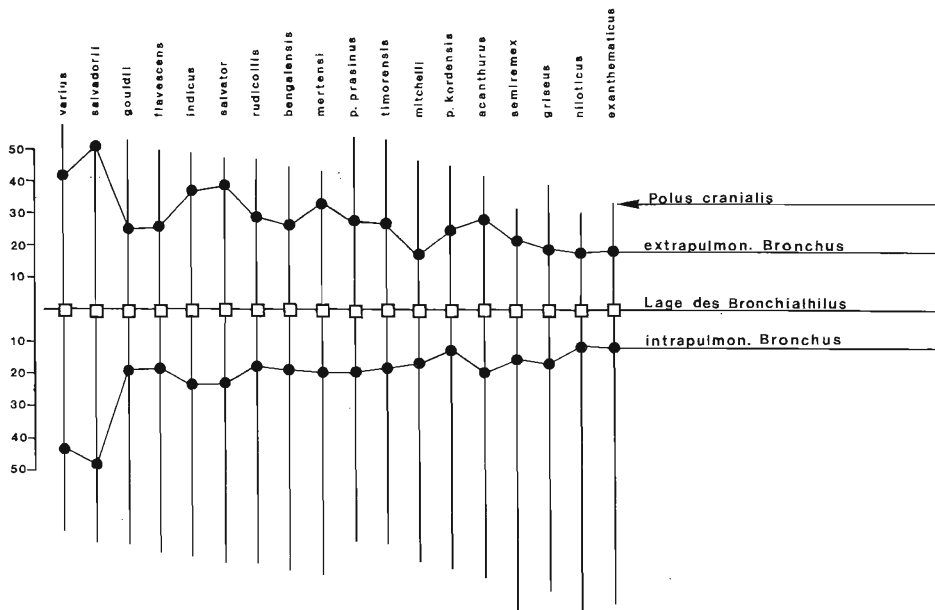


Abb. 29: Abnehmende Anzahl der Knorpelringe im extra- und intrapulmonalen Bronchus im Verhältnis zueinander. Näheres s. Text.

pelplaques über, die nicht mehr gezählt wurden. Den Übergang zu den Plaques bilden zumeist 1–2 kleinere Spangen, die die dorsolaterale Rinne noch mit ausformen und im Zweifelsfalle mit hinzuzuzählen sind (Tab. 1, Spalt. 7 + 8).

Die Verwachsungen der Bronchi bei *V. rudicollis* und *V. prasinus kordensis* lassen an Übereinstimmungen der Lebens- und Ernährungsweisen denken. Von *V. rudicollis* berichtet Mertens (1942), daß er sich hauptsächlich von baumbewohnenden Arthropoden ernähre. Da der Schlund kaum große Brocken zu bewältigen hat, kann die Lunge in dem Maße, wie der Nahrungstransport diese gestattet (der Oesophagus steigt zwischen den Bronchienästen in die Leibeshöhle ab), ihrer Tendenz folgen, sich an ihre Umgebung anzuheften. D. h., daß der Bronchus in die Facies einwachsen kann, weil wesentliche Verschiebungen gegeneinander durch den Nahrungstransport nicht mehr stattfinden.

Auffällig sind die von Art zu Art wechselnden Querschnittweiten der Tracheen und Bronchi, die sich voraussichtlich mit der Beibehaltung günstiger laminarer Strömungsverhältnisse erklären lassen. Dies wäre auch von der Leistungsfähigkeit des low-work-Systems her verständlich, denn turbulente Strömungen erfordern einen viel größeren Energieaufwand. Grob-überschlägige Berechnungen haben dies bestätigt, verwendbare Daten liegen indes noch nicht vor, weil sich aus den vorhandenen Präparaten, der genannten Schwierigkeiten wegen, keine nativen Atemzugvolumen errechnen lassen. Wir schließen nicht aus, daß sich annehmbare Korrekturfaktoren ermitteln lassen, wenn die Daten wenigstens einiger frischtoten Lungen zur Verfügung stehen.

d. Stockwerke

In seiner Schemazeichnung hat Milani (1984) deutlich gemacht, daß sich das Prinzip des Stockwerks auch im Bereich des Nebenbronchus wiederfindet (Abb. 2), im Gegensatz zu Kirschfeld (1970), die sämtliche vor dem Bronchialhilus gelegenen Luftkammern einem einzigen Stockwerk zuordnete.

Wir wollen uns zunächst auf die Feststellung beschränken, daß besonders großwüchsige Formen mehr kraniale Stockwerke besitzen, insbesondere dann, wenn der Lungenabschnitt vor dem Bronchialhilus sehr groß ist. Die kleinwüchsigen *Odatria*-Arten bestätigen dies insofern, als sie ihre zumeist großen kranialen Lungenabschnitte mit nur einem Stockwerk, zumeist mit einer überdimensional großen Endkammer ausfüllen.

Der Längsschnitt Milanis (l. c.) vermittelt den Eindruck, daß die einzelnen Kammern unter Bildung solider Wände vorstoßen und Blindsäcke bilden, die nur über den intrapulmonalen Bronchus Verbindung haben. Tatsächlich sind alle Kammerwände sehr dünn und i. d. R. mit zahllosen Kommunikationen versehen, so daß ein Gewirr enger Kammern entsteht, die den Hauptsitz der Respiration darstellen und um so ungeordneter und spongioser werden, je lockerer das Parenchym angeordnet ist. Diese durchaus komplizierten Verhältnisse lassen sich nur vereinfacht und schematisiert darstellen. Eine Art Rückbau des Kammersystems läßt auf veränderte Stoffwechselraten schließen. Erwartungsgemäß werden solche Anpassungen durch Veränderungen der Diffusionsschranken und der Parenchymoberfläche (die nur an frischtoten Lungen morphometrisch zu bestimmen sind) kompensiert, erst dann „entschließt“ sich die Lunge zu Bauplanänderungen.

Die Art der Parenchymdichte und -verteilung steht nach unserer Auffassung in Abhängigkeit zur Lebensweise. Laufaktive Großwarane haben in der Regel sehr dicht gelagertes Atmungsgewebe. Auffallend ist dagegen das sehr locker angeordnete Parenchym der Wasserwarane *V. mertensi*, *V. niloticus* und *V. mitchelli*. Da die Ediculae eine gute Ausnutzungsrate haben, scheint es in erster Linie auf eine wirkungsvolle Umwälzung der Luft während des Tauchvorganges anzukommen. Nach Cowles (1930) kann *V. niloticus* länger als eine Stunde ohne Unterbrechung unter Wasser bleiben. Lockeres, sehr durchlässiges Parenchym besitzen auch die länger tauchenden Wasserschildkröten *Emys* und *Chelydra* (Perry unpubl.).

e. Lage der Blutgefäße

Bei ursprünglichen Arten sitzen die ventralen Ein- und Austrittsstellen der großen Blutgefäße dicht am Bronchialhilus. Vermutlich behielten sie aus Stabilitätsgründen ihre enge Nachbarschaft auch dann bei, als dieser seine Lage weit nach kaudal veränderte. Ihre ursprüngliche Lage an der Lungenoberfläche haben die großen Lungengefäße im Laufe der Stammesgeschichte aufgegeben und sind über longitudinale Septen bis in Bronchusnähe eingewandert (Kirschfeld 1970). Denkbar wäre, daß in Organen mit heterogen verteiltem Parenchym und infolgedessen großen Volumenänderungen in den Bereichen der ventrolateralen Kammern die Gefäße die Tendenz zeigen, aus statischen Gründen die Zonen der größten Compliance zu verlassen und in volumenkonstantere Bereiche einzuwandern. Dies würde erklären, daß die Gefäßpforten die stammesgeschichtliche Rückwanderung des Bronchialhilus nach kranial nicht mehr unmittelbar nachvollziehen und die Abstände größer werden können.

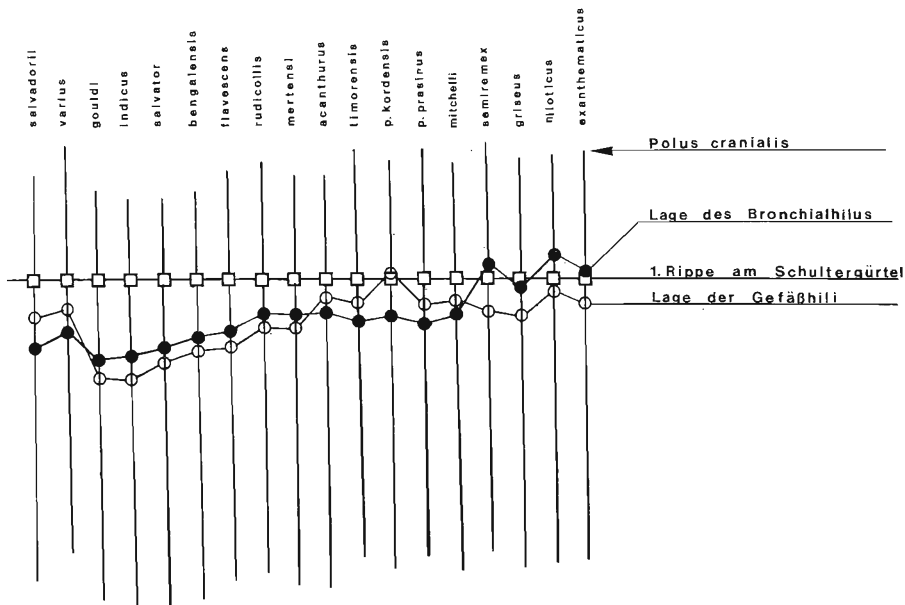


Abb. 30: Lage der Gefäßhilii im Verhältnis zum Bronchialhilus. Näheres s. Text.

Bei einigen, offenbar ursprünglicheren Arten aus der Notogaea (Australien und Neuguinea) ist die kranial vom Lungenhilus gelegene Ein- und Austrittsstelle der Lungengefäße eine auffällige Besonderheit. Der Außengruppenvergleich hat uns in der Annahme, daß sich die großen Blutgefäße in der Waranlunge offenbar recht konservativ verhalten, zu der Auffassung verholfen, daß die Lage der Gefäßporten vor dem Hilus ein ursprüngliches Merkmal ist (Abb. 30).

f. Kommunikationen in Septen

In den Lungen einiger Warane treten in den häutigen Septen der distalen Kammern kreisrunde Löcher unterschiedlicher Größe auf, die es der Atemluft ermöglichen, von den distalen Kammern direkt zum respiratorischen Teil der Lunge ohne Umwege über den Bronchus zu gelangen. Wolf (1933) verglich sie mit den Saccobronchien der Vogellunge. Kirschfeld (1970) sah in ihnen keinen notwendigen Bestandteil des Luftwegesystems, sondern den möglichen Beginn von Reduktionen aus solchen Septen, die für die Stabilität der Lungen keine oder nur eine geringe Rolle spielen. Unsere Befunde vermögen einen solchen Septenumbau nicht zu bestätigen, zumal es sich gerade um solche Kammerwände handelt, die in den Bereichen mit der größten Compliance eine wichtige statische Bedeutung haben. Immer sind solche Löcher von Strängen aus glatter Muskulatur eingerahmt, was auf besondere Zugspannungen hinweist. Wir denken deshalb an eine spezielle Art der Luftführung, ohne uns den Wolfschen Vergleichen mit der Vogellunge anzuschließen.

Systematisch-phylogenetische Aspekte

Die von Mertens (1942, 1958, 1959, 1962) begründete und noch heute akzeptierte Klassifikation der Warane in eine Gattung mit 10 Untergattungen basierte ganz überwiegend auf externmorphologischen Merkmalen (Stellung des Nasenlochs, Komprimierung des Schwanzes etc.), die daher adaptiver Selektion durchaus unterliegen dürften. Sein Konzept sowie die davon abweichenden moderneren Befunde von King & King (1975) an Chromosomen, von Holmes & al. (1975) an Enzymen, von Branch (1982) und Böhme (1988) an Hemipenes sowie von Gaulke (1988) am Verhaltensinventar sind in diesen Quellen in extenso dargestellt worden, so daß hier eine kurze Zusammenfassung genügt. Es zeigte sich, daß zwar die kleinwüchsigen Warane der *Odatria*-Gruppe eine natürliche Verwandtschaftseinheit bilden, plus *V. mitchelli*, der trotz seines komprimierten Schwanzes eine echte *Odatria* ist, und minus *V. prasinus*, dessen Affinitäten bei Großwaranen liegen; es zeigte sich jedoch umgekehrt, daß die Sammelgruppe *Varanus* s. str. (Mertens 1942, 1963) ein paraphyletisches Gebilde diverser Evolutionslinien ist, deren Beziehungen teils aus dieser Gruppe herausweisen (*V. indicus*, *V. salvator*). Umgekehrt erwiesen sich einige der Mertensschen (l. c.) mono- oder oligotypischen Subgenera (*Empagusia*, *Indovaranus*, *Tectovaranus*, *Dendrovranus*, *Polydaedalus*) als invalid oder aber falsch umgrenzt. Jüngst demonstrieren darüber hinaus Pregill & al. (1986) erneut die Monophylie der Varanoidea, bewerteten aber die Varanidae als den Taubwaran einschließend (Lanthanotinae), maßen also den eigentlichen Waranen nur Unterfamilienrang zu (Varaninae).

Was kann nun die Lungenmorphologie zu diesen Fragen aussagen? Wie im Abschnitt „Außengruppenvergleich“ dargestellt, ist die Lunge von *Lanthanotus* zweifellos ursprünglicher als die von *Heloderma* (vgl. Abb. 25, 26), so daß die engere Ver-

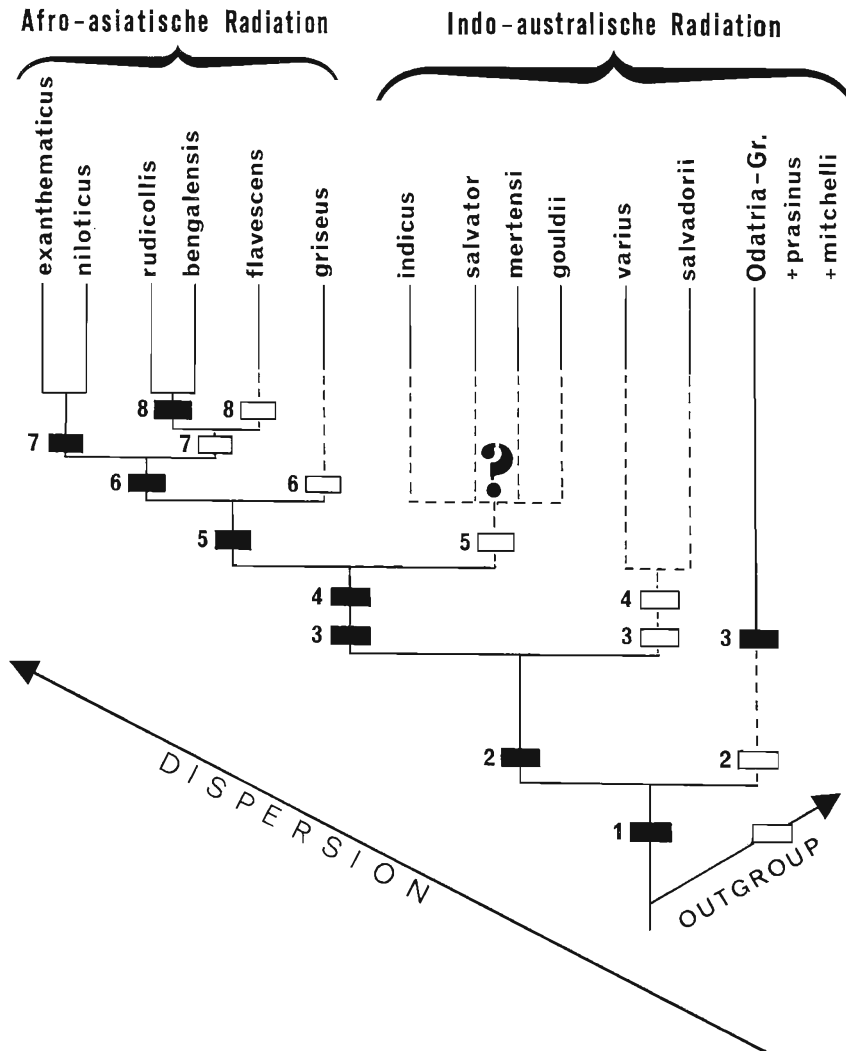


Abb. 31: Kladogramm der phylogenetischen Beziehungen der Warane, konstruiert nach den untersuchten Lungenmerkmalen. Offene Rechtecke: Plesiomorphien, schwarze Rechtecke: Aut- oder Synapomorphien.

1: mehrkammrige Lunge mit kranialen Nebenbronchus; 2: gelappte Lungen; 3: intrapulmonaler Bronchus geöffnet; 4: Gefäßhili kaudal von Bronchialhilus; 5: medianer Zipfel auf der rechten Lunge; 6: Enden der trachealen Knorpelringe lanzettlich zugespitzt; 7: Enden der trachealen Knorpelringe gegabelt; 8: zusätzlich je ein bis in die Axilla reichender Lungenzipfel auf den Margines ventro-laterales.

knüpfung *Varanus/Lanthanotus* versus *Heloderma*, gar als gemeinsame Familie, von uns nicht unterstützt werden kann. Auch die Zeiträume der Fossilgeschichte sprechen gegen solch ein Konzept. Die nur den Waranen zukommende Ausbildung eines kranialen Nebenbronchus in der mehrkammrigen Lunge bleibt in jedem Fall als ein-

drucksvolle, in der bisherigen Literatur nicht gewürdigte Synapomorphie der Gruppe (hier Varanidae ohne *Lanthanotus*, im Unterschied zu Pregill & al. l. c.) festzuhalten (Ziffer 1 in Abb. 31).

Übrigens stellt sich beim Vergleich der Waran- mit der paucicameralen *Lanthanotus*-Lunge die Frage nach der Bauplantransformation. Sehr wahrscheinlich ist die erste Ansatzstelle für die Bildung des intrapulmonalen Luftrohres die dorso-lateral entspringende Trennwand, die das Lungenvolumen in einen pars cranialis und einen pars caudalis unterteilt. Nennenswerte Septen, die dem Hilus entgegenwachsen, entsendet nur die dorsolaterale Wand. Die mit fortschreitender Komplizierung einsetzende ventrale Septierung müßte durch bronchifugales Wachstum erfolgt sein. Dies würde die Vorstellung Kirschfelds (1970) von der abgeleiteten zentrifugalen Komplizierung im Ventralbereich und der ursprünglichen bronchipetalen Septenbildung im Dorsalbereich verifizieren.

Im Vergleich zu anderen Waranlungen sind die Organe der untersuchten *Odatria*-Arten durchweg schlank und ungelappt (Ziffer 2 in Abb. 31). Die ventralen Ein- und Austrittstellen der Lungengefäße liegen kranial vom Bronchialhilus, also wie dies auch bei *V. salvadorii* und *V. varius* der Fall ist. Da auch der Außengruppenvergleich die Topographie der Gefäßpforten entsprechend darstellt, erweist sich *Odatria* auch lungenmorphologisch als sehr ursprüngliche Gruppierung, in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von King & King (1975), Holmes & al. (1975) und Böhme (1988). Ein schwer deutbares Ergebnis ist der subspezifische Unterschied in der Einwachsung des Bronchus innerhalb der Art *V. prasinus* (vgl. die einzelnen Beschreibungen sowie Abb. 13–15). Der Unterschied könnte adaptiver Natur sein (vgl. die Verhältnisse bei *V. rudicollis*), müßte dann aber auf eine verschieden starke arboreale Spezialisierung beider Formen hindeuten. Im Unterschied zu den Befunden von Böhme (l. c.) läßt sich *V. prasinus* lungenmorphologisch nicht gut von *Odatria* absetzen.

In Übereinstimmung mit den anderen Bearbeitern (vgl. Böhme l. c.) stellt sich dagegen die Merkmalsbewertung bei *V. V. mitchelli* dar. Er besitzt eine typische *Odatria*-Lunge (Abb. 9), die Form der trachealen Knorpelringe zeigt die größte Übereinstimmung mit *V. semiremex*. Der offene intrapulmonale Bronchus läßt für *Odatria* auch hier eine synapomorphe Kennzeichnung zu (Ziffer 3 in Abb. 31).

Die bereits als plesiomorph gedeuteten Übereinstimmungen zwischen *V. salvadorii* und *V. varius* (vollständig geschlossener intrapulmonaler Bronchus) erhärten sich durch den Außengruppenvergleich (*Heloderma*). Die Form der bei beiden zahlreichen Knorpelringe zeigt jedoch, daß untereinander keine näheren Beziehungen bestehen, sondern daß *V. varius* näher zur *V. gouldii*-Gruppe rückt. Doch fehlen hier die Daten zur Lungenmorphologie von *V. giganteus* und *V. spenceri*, aber auch die von *V. komodoensis*, bevor präzisere Aussagen gemacht werden können. Die isolierte Stellung von *V. salvadorii* (vgl. Böhme 1988) widerlegt sich jedenfalls lungenmorphologisch nicht.

Auch *V. gouldii* ist in seinen Lungenmerkmalen ursprünglich. Der Abstand zwischen Hilus und Apexspitze ist besonders groß, und die extrapulmonalen Bronchien sind lang ausgezogen. Der zur selben Artengruppe zählende aquatische *V. mertensi* entspricht dem, darüber hinaus auch in der Form der trachealen Knorpelringe (Ziffer 7 in Abb. 31). Unsere Befunde bestätigen die Hypothese von King & King (1975) sowie Holmes & al. (1975) einer Ableitung der *V. gouldii*-Gruppe aus *Odatria* nicht.

Die Übereinstimmungen im Lungenbau (äußere Form, Verlauf des intrapulmonalen Hauptbronchus, tracheale Knorpelringe) zwischen *V. salvator* und *V. indicus* stehen im Widerspruch zu Böhmes (1988) Ergebnis, daß *V. salvator* genitalmorphologisch hoch abgeleitet und isoliert, *V. indicus* dagegen mit *V. prasinus* synapomorph verbunden ist. Die Interpretation der Lungenmerkmale (adaptiv, plesiomorph?) ist hier weniger sicher, so daß eine Bewertung zunächst zurückgestellt wird.

Günstigere Interpretationsmöglichkeiten ergeben sich bei den Arten der „afro-asiatischen Radiation“ sensu Böhme (1988). Eine Gemeinsamkeit aller Arten ist ein medianer Zipfel auf der rechten Lunge (Ziffer 5 in Abb. 31), eine hochwichtige Synapomorphie, die die Monophylie dieser Westgruppe erstmals tatsächlich belegen kann (vgl. Kladogramm bei Böhme l. c.)! *V. bengalensis* und *V. rudicollis* besitzen jeweils zusätzliche Zipfel auf den Margines ventro-laterales, die sich in situ bis tief in die Axillae fortsetzen (Ziffer 9 in Abb. 31). Die Form der trachealen Knorpelringe liefert auch bei diesen Waranen weitere Hinweise auf monophyletische Artenbündel (Ziffern 6 und 8 auf Abb. 31).

Aus dem nur auf den hier untersuchten Lungenmerkmalen basierenden Kladogramm (Abb. 31) ist ersichtlich, welche Gruppen als monophyletisch deutbar sind, und wo fehlende Synapomorphien den Monophyliebeleg bislang verweigern. Insgesamt ergibt sich jedoch auch hier bereits ein Bild, das durch die zeitliche Staffelung einer indo-australischen und einer afro-asiatischen Radiation zoogeographisch plausibel, daher als Test für andere Kladogramme geeignet ist, die auf anderen Merkmalsgruppen basieren.

Danksagung

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danken wir Herrn Drs. C. J. J. Klaver, Groningen, für die Ausführung der Graphik Abb. 31 Frau U. Bott (ZFMK Bonn).

Zusammenfassung

Die Lungenmorphologie von 17 Waranarten aus 8 von 10 Untergattungen (sensu Mertens 1963) wird beschrieben. Trotz einer grundlegenden Bauplanübereinstimmung konnten in den Lungen der untersuchten Arten spezifische Merkmale gefunden werden, speziell in der äußeren Form oder in unterschiedlichen Reduktionsgraden der Septen und der Knorpelringe der intrapulmonalen Bronchen, auch in den Eintrittstellen der Blutgefäße, und Luftwege und der Lage der Hili. Die gefundenen Merkmale wurden hinsichtlich ihrer funktionellen Signifikanz und ihres systematisch-phylogenetischen Aussagewertes diskutiert. Die Merkmalspolarität wurde durch einen zusätzlichen Außengruppenvergleich bestimmt. Ein auf Lungenmerkmale gegründetes hypothetisches Kladogramm für die Varanidae wird konstruiert.

Literatur

- Böhme, W. (1988): Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. — Bonn. zool. Monogr. 27: 1–176.
 Branch, W. R. (1982): Hemipeneal morphology of platynotan lizards. — J. Herpetol. 16: 16–38.
 Cowles, R. B. (1930): The life history of *Varanus niloticus* (Linnaeus) as observed in Natal, South Africa. — J. entom. Zool. 22: 1–31.
 Duncker, H. (1978): Funktionsmorphologie des Atemapparats und Coelomgliederung bei Reptilien, Vögeln und Säugern. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1978: 99–132.
 Gräper, L. (1931): Zur vergleichenden Anatomie der Schildkrötenlunge. — Morphol. Jahrb. 68: 325–374.

- Gaulke, M. (1988): Zur Biologie des Bindenwaran, unter Berücksichtigung der paläogeographischen Verbreitung und der phylogenetischen Entwicklung der Varanidae. — Diss. Univ. Kiel, 242 S.
- Holmes, R. S., M. King & D. King (1975): Phenetic relationships among varanid lizards based upon comparative electrophoretic data and karyotypic analyses. — *Biochem. Syst. Ecol.* 3: 257–262.
- King, M. & D. King (1975): Chromosomal evolution in the lizard genus *Varanus* (Reptilia). — *Aus. J. Biol. Sci.* 28: 89–108.
- Kirschfeld, U. (1970): Eine Bauplananalyse der Waranlunge. — *Zool. Beitr. NF* 16: 401–440.
- Klaver, C. J. J. (1973): Lung anatomy: aid in chameleon taxonomy. — *Beaufortia* 20: 155–177.
- (1977): Comparative lung morphology in the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768 (Sauria: Chamaeleonidae) with a discussion of taxonomic and zoogeographic implications. — *Beaufortia* 25: 167–199.
- (1979): A review of *Brookesia* systematics with special reference to lung morphology (Reptilia: Sauria: Chamaeleonidae). — *Bonn. zool. Beitr.* 30: 162–175.
- (1981): Lung-morphology in the Chamaeleonidae (Sauria) and its bearing upon phylogeny, systematics and zoogeography. — *Z. zool. Syst. Evolutionsf.* 19: 36–58.
- & W. Böhme (1986): Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. — *Bonn. Zool. Monogr.* 22: 1–64.
- McDowell, S. B. & C. M. Bogert (1954): The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of anguimorph lizard. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 105: 1–142.
- Meckel, J. F. (1818): Über das Respirationssystem der Reptilien. — *Deutsch. Arch. Physiol.* 4: 61–89.
- Mertens, R. (1942): Die Familie der Warane. — *Abh. senck. naturf. Ges.* 462: 1–116, 465: 117–234, 466: 235–391.
- (1958): Bemerkungen über die Warane Australiens. — *Senck. biol.* 39: 229–264.
- (1959): Liste der Warane Asiens und der Indo-australischen Inselwelt mit systematischen Bemerkungen. — *Senck. biol.* 40: 221–240.
- (1962): *Papusauros*, eine neue Untergattung von *Varanus*. — *Senck. biol.* 43: 331–333.
- (1963): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Helodermatidae, Varanidae, Lanthanotidae. — *Das Tierreich* 79: 1–26.
- Milani, A. (1894): Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. I. Lacertilia. — *Zool. Jahrb. Anat.* 7: 545–593.
- Moser, F. (1902): Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlungen (Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger). — *Arch. mikrosk. Anat.* 60: 587–668.
- Perry, S. F. (1983): Reptilian lungs, functional anatomy and evolution. — *Adv. Anat. Embryol. Cell. Biol.* 79: 1–81.
- & H. R. Duncker (1980): Interrelationship of static mechanical factors and anatomical structure in lung evolution. — *J. comp. Physiol. B* 138: 321–334.
- Pregill, G. K., J. A. Gauthier & H. W. Greene (1986): The evolution of helodermatid squamates, with description of a new taxon and an overview of Varanoidea. — *Trans. San Diego Soc. nat. Hist.* 21: 167–202.
- Remak, F. (1855): Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. — Berlin.
- Remane, A., V. Storch & U. Welsch (1976): Systematische Zoologie. Stämme des Tierreichs. — Stuttgart (G. Fischer).
- Werner, F. (1911): Beiträge zur Anatomie einiger seltenerer Reptilien mit besonderer Berücksichtigung der Atmungsorgane. — *Arb. zool. Inst. Univ. Wien* 19: 373–424.
- Wolf, S. (1933): Zur Kenntnis von Bau und Funktion der Reptilienlunge. — *Zool. Jahrb. Anat.* 57: 139–190.

Dipl.-Biol. Hans-Otto Becker, Bröckerskamp 18, 4513 Belm; Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn 1; Prof. Dr. Steven F. Perry, Universität Oldenburg, Fachbereich 7 (Biologie), Ammerländer Heerstr. 114–118, 2900 Oldenburg.