



Bonner zoologische Beiträge

**Index
Volume 51**

Editor-in-chief

Michael Schmitt
Bonn, Germany

Managing Editor

Michael Schmitt
Bonn, Germany

Editors

Renate van den Elzen
Bernhard A. Huber
Gastav Peters
Bradley Sinclair
Dieter Stüning
Bonn, Germany

Bonner zoologische Beiträge vol. 51, index

AUBRECHT, Gerhard: Linking specimens and collectors - a pilot study (The Th. Angele bird collection and the database ZOBODAT).....	213-220
BARREIRO, Josefina: The scientific bird collections in Spain: The Museo Nacional de Ciencias bird collection	137-140
BAUERNFEIND, Ernst: The Vienna bird collection: History and main research focus.....	147-149
BOEV, Zlatozar: The ornithological collections of the National Museum of Natural History of the Bulgarian Academy of Sciences: Their history and scientific value	157-163
BOEV, Zlatozar: The ornithological collection of Emil Werner in the National Museum of Natural History of Sofia.....	193-195
BRAKE, Irina; BRAUN, W.; GROSS, E.; GUTTWEIN, D.; KLINGENSTEIN, F.; LAMPE, K.-H. & ROSCHER, S.: ZEFOD - register for biological research collections in Germany	226
BRUCKERT, Rémy : A relational database as a tool in ornithological taxonomy and comparative systematics ...	197-204
BUSSE, Klaus: Fortpflanzungsbiologie von <i>Rhinoderma darwinii</i> (Anura: Rhinodermatidae) und die stammesgeschichtliche und funktionelle Verkettung der einzelnen Verhaltensabläufe	3-34
DÖBERL, Manfred : Alticinae from India and Pakistan stored in the collection of the Texas A. & M. University, U.S.A. (Coleoptera, Chrysomelidae).....	297-304
FRAHNERT, S. & ADE, Manfred: Historical collection material - what information can it provide for the study of the change of biodiversity?	120
GLÜCK, Erich & DEUSCHLE, Jürgen: Habitat- und Feuchtepräferenz von Laufkäfern (Coleoptera, Carabidae) in Streuobstwiesen.....	51-69
GÜNTERT, Marcel: The Goeldi collection in Bern.....	192
HELBIG, Andreas J.: Molecular phylogenetics - what can museums contribute?.....	105-108
HINKELMANN, Christoph & VAN DEN ELZEN, Renate: Verwandtschaftsbeziehungen bei Schattenkolibris (Gattung <i>Phaethornis</i> , Aves, Trochilidae), ein Methodenvergleich	35-49
HOHORST, Behrend & VAN DEN ELZEN, Renate: The private bird collection of Dr. Peter Frey at the Naturkundliches Heimatmuseum Düsseldorf-Benrath.....	189-190
HROMADA, Martin; KUCZYNSKI, Lechoslaw; KRISTIN, Anton & TRYJANOWSKI, Piotr: Ecological studies in the museum: Great Grey Shrikes of different phenotype use different foraging niches.....	126
INGRISCH, Sigfrid & MURALIRANGAN, Madabushi C.: A new species of <i>Himertula</i> (Orthoptera, Tettigoniidae) and additional records of Tettigoniidae from Tamil Nadu (India).....	305-312
KALAICHELVAN, T.; VERMA, Krishna K. & SHARMA, N.: Experimental, morphological and ecological approach to the taxonomy of Oriental <i>Lema</i> species (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae)	255-260
KALYAKIN, Mikhail V. & TOMKOVICH, Pavel S.: History of the bird collections at the Zoological Museum of Moscow University and their role for Russian ornithology	167-172
KIREJTSHUK, Alexander G.: <i>Meligethes (Clypeogethes) roeri</i> sp.nov. (Coleoptera, Nitidulidae) from Namibia, and remarks on synonymy of the <i>amplicollis</i> species-group in the subgenus <i>Clypeogethes</i> Scholtz, 1932.....	75-78
KRYSTUFEK, Boris & PETKOVSKI, Svetozar: Annotated checklist of the mammals of the Republic of Macedonia	229-254
KUCZYNSKI, Lechoslaw; TRYJANOWSKI, Piotr; ANTCZAK, Marcin; SKORACKI, Maciej & HROMADA, Martin: Repeatability of measurements and shrinkage after skinning: the case of the Great Grey Shrike <i>Lanius excubitor</i>	127-130
LEISLER, Bernd & WINKLER, Hans: Morphological convergence in papyrus dwelling passerines.....	119

LOSKOT, Vladimir M.: The history and scientific significance of the ornithological collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg.....	156
LOUETTE, Michel: Biodiversity challenges for central Africa and the role of the Tervuren museum's program in data sharing.....	150
MARTENS, Jochen; ECK, S.; PÄCKERT, M. & SUN, Y.-H.: Methods of systematic and taxonomic research on passerine birds: the timely example of the <i>Seicercus burkii</i> complex (Sylviidae)	109-118
MASSETI, Marco & SARÀ, Maurizio: Non-volant terrestrial Mammals on mediterranean islands: Tilos (Dodecanese, Greece), a case study	261-268
MAYR, Gerald; RHEINWALD, Goetz & WOOG, Friederike: Ornithological databases at some German natural history museums.....	221-224
MEY, Eberhard : Bird collections - an essential resource for collecting ectoparasites, in particular chewing lice ...	131-135
MÖLLER, E. & NOTTMAYER-LINDEN, K.: Search for the Green Woodpecker from Schwennigsdorf - the early bird collecting of Alexander Koenig.....	191
PATOCKA, Jan: Die Puppen der Spanner (Lepidoptera, Geometridae) Mitteleuropas: Unterfamilie Sterrhinae ..	269-296
PAYNE, Robert B. & SORENSON, Michael D.: Museum collections as sources of genetic data.....	97-104
PETERSON, A. Townsend & NAVARRO-SIGÜENZA, Adolfo G.: Computerizing bird collections and sharing collection data openly: why bother?.....	205-212
POTAPOV, Roald L.: Bird species in avian collections - a unique source of information	121-125
REIJT, Lukasz & MAZGAJSKI, Tomasz D.: The bird collection in the Museum and Institute of Zoology (Polish Academy of Sciences).....	151-152
RIEDE, Klaus: Global Register of Migratory Species	227
SAVINICH, Irina & ILJINSKY, Ivan: The past and the present state of bird collections in the zoological museum of the department of vertebrate zoology, St. Petersburg University	164-166
SCHARLEMANN, Jörn P.W.: eBEAC - electronic Bulletin board for European avian curators	225
SCHMITT, Michael: Zum Tod von Hubert Franz Maria Roer, *19.11.1926 +17.11.2002.....	79-86
STEINHEIMER, Frank D.: Bamberg's natural history museum - the significance of small collections	141-146
STEINHEIMER, Frank D.: Darwin, Rüppell. Landbek & Co. - important historical collections at The Natural History Museum, Tring	175-188
TOMIALOJC, Ludwik: Main ornithological collections in southern Poland.....	153-155
UHMANN, Gerhard: Three new Anthicidae from Botswana (Coleoptera) - 66th contribution to the knowledge of Anthicidae	71-73
VAN DEN ELZEN, Renate: Bird collections and biodiversity - the scientific contribution of natural history museums	91-95
VIOLANI, Carlo G. & BARBAGLI, Fausto: The whereabouts of Salvadori's bird collections.....	196
VODOLAJSKAYA, Tatyana: The history of the bird collection of the Museum of Zoology, Kazan State University	173

Book Reviews/Buchbesprechungen:

HUTTERER, Rainer on/über Nonveiller, G. (1999) The Pioneers of the Research on the Insects of	70
MÖSER, Tobias on/über Koslowski, I. (2002) Die Buntbarsche Amerikas Band 2	88
NOWAK, Eugeniusz on/über Riede, K. (2001) Global Register of Migratory Species.....	74

Publication dates:

No. 1: 30.06.2003, Nos. 2/3: 01.09.2003, No. 4: 22.12.2003

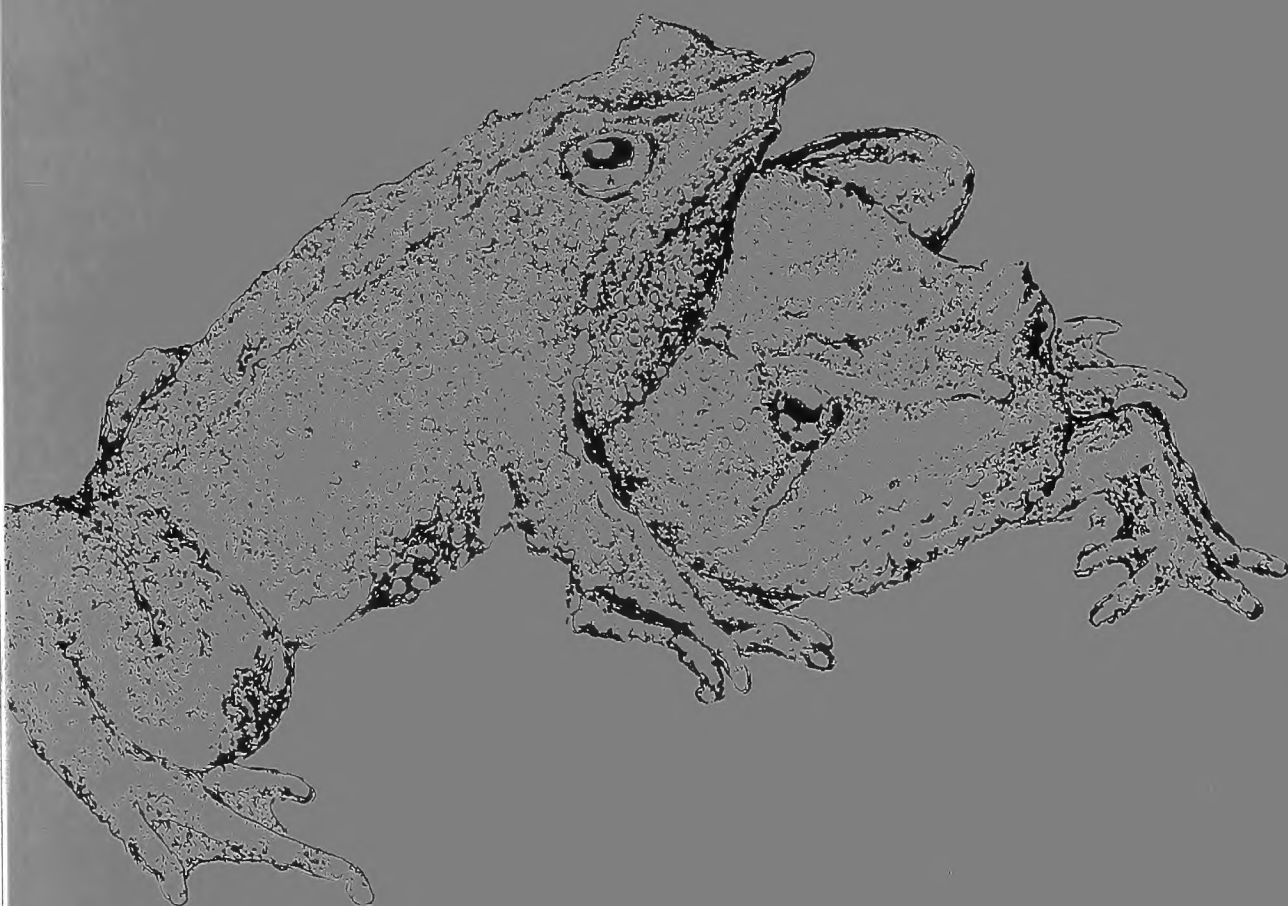
OL
1
B92
NH



museum
KOENIG

Bonner zoologische Beiträge

Herausgegeben vom
Zoologischen
Forschungsinstitut
und Museum
Alexander Koenig,
Bonn



Band
51
Heft 1
2003 (2002)

Bonner zoologische Beiträge werden publiziert im Eigenverlag Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany)

Die Zeitschrift erscheint mit vier Heften im Jahr, zum Preis von 11,50 € je Heft bzw. 46,- € je Band incl. Versand. Korrespondenz betreffend Abonnement, Kauf oder Tausch bitten wir zu richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany). E-mail: d.steinebach.zfmk@uni-bonn.de.

© Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn, Germany

ISSN 0006-7172

Druck: JF.Carthaus, Bonn

Bonner zoologische Beiträge

Editorial Board

(in brackets: editorial competence)

Prof. Dr. Michael SCHMITT (editor-in-chief, Coleoptera, theory), Tel./Fax: +49 228-9122 286, E-mail: m.schmitt@uni-bonn.de

Dr. Renate VAN DEN ELZEN (Vertebrata, except Mammalia), Tel. +49 228-9122 231, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: r.elzen.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Bernhard A. HUBER (Invertebrata, except Insecta), Tel. +49 228-9122 294, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.huber.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Gustav PETERS (Mammalia, bioacoustics), Tel. +49 228-9122 262, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: g.peters.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Bradley J. SINCLAIR (Diptera, language advisor), Tel. +49 228-9122 292, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.sinclair.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Dieter STÜNING (Insecta, except Coleoptera and Diptera), Tel. +49 228-9122 220, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: d.stuening.zfmk@uni-bonn.de

Editorial office:

Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany

Advisory Board

Prof. Dr. Miguel Angel ALONSO-ZARAZAGA, Museo nacional, Ciencias Naturales, E-28006 Madrid, E-mail: zarazaga@mncn.csic.es

Prof. Dr. Ulrike ASPÖCK, Naturhistorisches Museum, 2. Zoologische Abteilung (Insekten), Postfach 417, A-1014 Wien, E-mail: ulrike.aspoeck@nhm-wien.ac.at

Prof. Dr. Paolo AUDISIO, Università di Roma „La Sapienza“, Dip. Biol. Anim. e dell'Uomo (Zool.), Viale dell'Università 32, I-00185 Roma, Tel.: +39 6-49914744, E-mail: paolo.audisio@uniroma1.it

Prof. Dr. Aaron M. BAUER, Villanova University, Department of Biology, 800 Lancaster Avenue, Villanova, PA 19085-1699, USA, Tel. +1-610-519-4857, Fax +1-610-519-7863, E-mail: aaron.bauer@villanova.edu

Dr. Jürgen HAFFER, Tommesweg 60, D-45149 Essen, Tel.: +49 201-710426, E-mail: j.haffer@web.de

Dr. Andreas J. HELBIG, Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Vogelwarte Hiddensee, D-18565 Kloster, Tel.: +49 38300-212, Fax: +49 38300-212, E-mail: helbig@rz.uni-greifswald.de

Dr. Jeremy D. HOLLOWAY, The Natural History Museum, Department of Entomology, Cromwell Road, London SW7 5BD, U.K., E-mail: j.holloway@nhm.ac.uk

Dr. Marion KOTRBA, Zoologische Staatssammlung, Diptera, Münchhausenstr. 21, D-81247 München, Tel.: +49 89-8107 147, Fax: +49 89-8107 300, E-mail: marion.kotrba@zsm.mwn.de

Prof. Dr. Boris KRYŠTUFEK, Slovenian Museum of Natural History, P.O.Box 290, SI-1001 Ljubljana, E-mail: boris.krystufek@uni-lj.si

Prof. Dr. Sven O. KULLANDER, Swedish Museum of Natural History, Department of Vertebrate Zoology, P.O. Box 50007, SE-104 05 Stockholm, E-mail: sven.kullander@nrm.se

Prof. Dr. Steven PERRY, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Institut für Zoologie, Poppelsdorfer Schloss, D-53115 Bonn, Tel. +49 228-73 3807, E-mail: perry@uni-bonn.de

Dr. Wolfgang SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany, Tel. +49 711-8936 221, Fax +49 711-8936 100, E-mail: schawaller.smns@naturkundemuseum-bw.de

Dr. W. David SISSOM, Dept. of Life, Earth and Environmental Sciences, W. Texas A. & M. University, WTAMU Box 60808, Canyon, Texas 79016, USA, E-mail: dsissom@wtamu.edu/dsissom@wtamu-mathl.wtamu.edu

Dr. Miguel VENCES, University of Amsterdam, Zoological Museum, Mauritskade 61, PO Box 94766, NL-1090 GT Amsterdam, The Netherlands, Tel. +31 20-525 7319, E-mail: vences@science.uva.nl

PD Dr. Heike WÄGELE, Ruhr-Universität, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie, Gebäude NDEF 05/755, D-44780 Bochum, Tel.: +49 234-322 4585, p: +49 2325-61991, Fax: +49 234-322 4114, E-mail: heike.waegle@ruhr-uni-bochum.de

PD Dr. Erich WEBER, Eberhard-Karls-Universität, Zoologische Schausammlung, Sigwartstr. 3, D-72076 Tübingen, Germany, E-mail: erich.weber@uni-tuebingen.de

Editorial

Mit diesem Heft erscheinen die Bonner zoologischen Beiträge in neuem Format, mit neuen Richtlinien und unter neuer Schriftleitung. Wir akzeptieren Beiträge aus dem gesamten Gebiet der Zoologie, im Mittelpunkt sollen jedoch Arbeiten stehen aus den Bereichen Biodiversität, Biogeographie, Geschichte der Zoologie, Morphologie, Phylogenetik und Taxonomie. Alle formgerecht eingereichten Manuskripte werden von mindestens zwei Gutachtern geprüft. Wir würden uns freuen, wenn unsere neue editorische Linie in der Leserschaft Anklang fände, ganz besonders aber, wenn möglichst viele und möglichst gute Manuskripte eingereicht würden. Herausgeber und Berater werden ihr Möglichstes tun um dem Vertrauen der Autorinnen und Autoren gerecht zu werden.

Unser Anfang stellt auch ein Ende dar. Der bisherige Schriftleiter der Bonner zoologischen Beiträge, Dr. Rainer HUTTERER, hat mit dem Abschluß des 50. Bandes dieses mühevollen Amt abgegeben. Ihm gebührt der Dank und der Respekt ungezählter Autorinnen und Autoren, des Museum Koenig, in dessen Eigenverlag die Bonner zoologischen Beiträge erscheinen, und des neuen Herausgeber- und Beraterteams.

Die Bonner zoologischen Beiträge wurden begründet im Jahr 1950, ihr erster Schriftleiter war Günther NIETHAMMER, der diese Aufgabe vom Band 1 bis zum Band 24 (1973) wahrnahm, 1968 und 1969 (Band 19 und 20) gemeinsam mit Hans Edmund WOLTERS, der die Bände 25 (1974) bis 30 (1979) allein betreute (mit Ausnahme von Band 26, 1975, an dessen Herausgabe Hans ULRICH mitwirkte). Von Band 31 (1980) bis Band 34 (1984) oblag die Schriftleitung Hans ULRICH, von dem Rainer HUTTERER diese Aufgabe übernahm, die er bis Band 50 einschließlich erfüllte.

Wir danken Rainer HUTTERER herzlich und wünschen uns für die Bonner zoologischen Beiträge eine gedeihliche Entwicklung und eine hohe Qualität.

Für die Herausgeber, die Berater und das Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Michael SCHMITT

Beginning with the present issue, the Bonner zoologische Beiträge appear in new format, with new instructions, and under new editorship. We accept contributions from the entire area of zoology, however focussed on biodiversity, biogeography, history of zoology, morphology, phylogenetics, and taxonomy. All manuscripts meeting our formal standards will be peer reviewed by at least two referees. We would be pleased if our audience would accept our new editorial line, especially if we would receive many manuscripts of high quality. Editors and advisors will do their very best to cope with the trust of our authors.

Our start also marks an end. The previous editor-in-chief of the Bonner zoologische Beiträge, Dr. Rainer HUTTERER, has handed this task over with the release of vol. 50. Countless authors, the Museum Koenig as the publisher of the journal, and the new editors and advisors owe him a great debt of gratitude and respect.

The Bonner zoologische Beiträge were founded in 1950, the first editor was Günther NIETHAMMER, from volume 1 to volume 24 (1973), 1968 and 1969 (vols. 19 and 20) jointly with Hans Edmund WOLTERS, who edited volumes 25 (1974) to 30 (1979) alone (with the exception of vol. 26, 1975, which was co-edited by Hans ULRICH). From vol. 31 (1980) to vol. 34 (1984) Hans ULRICH was editor-in-chief, after whom Rainer HUTTERER carried out this task until completing vol. 50.

Sincere thanks again to Rainer HUTTERER, and we wish for a continued prosperous development and a high quality of the Bonner zoologische Beiträge.

On behalf of the editors, advisors, and Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig,

Michael SCHMITT



Fortpflanzungsbiologie von *Rhinoderma darwinii* (Anura: Rhinodermatidae) und die stammesgeschichtliche und funktionelle Verkettung der einzelnen Verhaltensabläufe

Klaus BUSSE

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany

Abstract. The reproductive biology of Darwin's frog, *Rhinoderma darwinii*, is described establishing an inventory of behaviour which is complemented by drawings. Hypotheses on co-adaptation of the courtship and its modifications functionally necessary to fit in with the special way of parental care, are discussed. A hypothesis is presented why oral brood care, other than in teleosts, is so rare among anurans. It is attributed to the problem of oxygen supply.

Key words. *Rhinoderma*, reproductive biology, parental care, courtship, behavioural releasers, evolution.

1. EINLEITUNG

Der Nasenfrosch *Rhinoderma darwinii* wurde von DUMÉRIL & BIBRON (1841) beschrieben, und zwar auf der Basis von Material, das DARWIN von seiner Weltumsegelung auf der Beagle mitbrachte. GUICHENOT (1848) bearbeitete in dem Werk des franco-chilenischen Gelehrten GAY, der „Historia Física y Política de Chile“, die Frösche und hielt die Exemplare von *Rhinoderma*, die Junge in sich trugen, verständlicherweise für ♀♀. JIMENEZ DE LA ESPADA (1872) (s.a. WELTNER 1896, WIEDERSHEIM 1900) erkannte aber beim Sezieren der Frösche, dass es sich um ♂♂ handelt, die ihre Nachzucht im Kehlsack tragen. Zu dieser Erkenntnis kam er anhand von zehn konservierten Exemplaren, die ihm R.A. PHILIPPI, der damalige Direktor am Naturhistorischen Museum in Santiago de Chile, überlassen hatte. Anhand dieser toten Tiere konnte JIMENEZ natürlich nur darüber spekulieren, wie und wann die Kaulquappen in den Kehlsack gelangen und auch wieder herauskommen.

BÜRGER (1905) untersuchte das Kehlsack-Epithel und wies auf Grund von histologischen Ähnlichkeiten auf die Möglichkeit einer Art rudimentärer „plazentaler“ Versorgung der Nachkommen im Kehlsack hin. Er stellte bereits fest, dass die Jungfröschen erst nach Beendigung der Metamorphose den Kehlsack verlassen. Das aber wurde 20 Jahre später durch KRIEG (1924) anders dargestellt. Dieser berichtete, dass Jungtiere in unterschiedlichen Entwicklungsstufen aus dem Kehlsack entlassen würden; er wies aber auch erneut auf Wissenslücken hin. Später stellte PFLAUMER (1933) seine „biologischen Untersuchungen“ an in Terrarien gehaltenen Nasenfroschen vor. Er zeigte, wie die Kaulquappen in die Kehlsacktasche des Vaters gelangen, und schilderte, wie das ♂ „wie gebannt“ vor dem Gelege mit den in

den Eihüllen zappelnden Kaulquappen sitzt und sie nacheinander aufschnappt. Damit hat er auch den Irrtum korrigiert, dass gleich nach der Eiablage Eier aufgenommen würden.

Ebenfalls in den 1930er Jahren machte JANVIER (1935) über mehrere Jahre hinweg Beobachtungen an freilebenden und auch an gefangen gehaltenen Rhinodermen; er beschrieb eine Art von Aggregation, bei der mehrere ♀♀ und ♂♂ sich zusammenfinden. Er vermittelte ein allgemeines Bild der Balz, wobei sich die Tiere gegenseitig anhüpfen sowie rückwärts einander annähern und über längere Zeiträume mit ihren Hinterenden berühren. In dieser Position soll die Befruchtung stattfinden (JANVIER 1935).

Die Kenntnis über verschiedene Aspekte der Biologie von *Rhinoderma* erweiterte sich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts erheblich in den Bereichen Embryonalentwicklung, Larvalentwicklung, Histologie, Stoffübertragung im Kehlsack etc. Hier sind die Arbeiten der Arbeitsgruppe um R. FORMAS zu nennen: GARRIDO et al. (1972, 1974); GARRIDO et al. (1975); FORMAS et al. (1975); JORQUERA et al. (1981). Hinzu kommt LAVILLA (1987).

Dieser Kenntniszuwachs gilt nicht für das Verhalten. Auch als die Ethologie sich als selbständige Disziplin etablierte, erfolgte kein Wissenszuwachs über das Balz- und Brutpflegeverhalten von *R. darwinii*. Die bereits vorhandenen Beobachtungen reichen zwar, um zu zeigen, dass das Fortpflanzungsverhalten von *R. darwinii* in ganz wesentlichem Maße von dem anderer Amphibien abweicht, lassen aber auch große Lücken im Verständnis der Ethologie erkennen. In dieser Arbeit wird versucht, diese Lücken zu schließen und zu zeigen, wieweit das von anderen Anuren stark abweichende Balzverhalten von *R. darwinii* in funk-

tionellem Zusammenhang mit seiner ebenfalls andersartigen Brutbiologie steht.

Seit über 15 Jahren wird ein Zuchtstamm von *R. darwinii* am Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Koenig (ZFMK) in Bonn gehalten, um ein möglichst vollständiges Verhaltensinventar dieser Art zu erstellen. Dies ist bei eingewöhnten Tieren im Terrarium leichter zu erreichen als im Freiland.

Im Ergebnisteil werden die arttypischen Verhaltensweisen detailliert beschrieben. In der Diskussion werden eigene Beobachtungen an *R. darwinii* Literaturangaben zu dieser Art und anderer nahe verwandter Arten gegenübergestellt, so etwa denen von Dendrobatiden, zu denen zeitweilig auch die Nasenfrosche als Unterfamilie Rhinodermatinae gerechnet wurden. Hierbei wurden insbesondere Arbeiten von WEYGOLDT (1980a, 1980b, 1984, 1986) sowie ZIMMERMANN & ZIMMERMANN (1988) berücksichtigt (dort jeweils weitere Literatur). Ferner wird diskutiert, wie das Verhalten von *R. darwinii* im Zuge allgemeiner Evolutionstrends im Vergleich mit diversen Froschlurchen aus anderen Gruppen entstanden sein könnte. Die nahe verwandte Art *Rhinoderma rufum* ist viel seltener und dementsprechend weniger gut untersucht. Auch für die vorliegende Arbeit konnten keine lebenden Exemplare beschafft werden, dennoch wird, wo möglich, ein Vergleich zwischen beiden Nasenfroscharten gezogen.

2. MATERIAL UND METHODE

Die Hauptmethode dieser Untersuchung ist die direkte Beobachtung. Sie konnte zeitweilig im Freiland an den Orten Nancul in einem Waldstück des Fundo San Clemente, zum Teil in der Umgebung von Valdivia und auch in Mehuin (alles Provinz Valdivia, Chile) gemacht werden.

Die meisten Beobachtungen wurden jedoch in 3 Terrarien gemacht, die in Bonn unter freiem Himmel im Park des ZFMK aufgestellt sind.

2.1. Untersuchung im Freiland

Beobachtungen wurden bei mehreren Exkursionen in den Lebensraum von *Rhinoderma darwinii* gemacht. Was im Freiland am meisten auffällt, ist die Rufaktivität der ♂♂. Hier wurde registriert, aus welchen Standorten man die Balzrufe vernahm, und die Abhängigkeit von Wetterlage und Tageszeit notiert.

Weitere Information wurde durch Sichtung der herumhüpfenden Exemplare gewonnen. Es wurde nicht immer aktiv nach den Tieren gesucht, sondern auch abgewartet, bis man darauf stieß oder bis Exemplare spontan am Beobachtungsansatz auftauchten.

Es wurden auch Exemplare aus dem Freiland entnommen, woraus sich die bestehende Zuchtgruppe in Bonn rekrutierte.

Es wurde natürlich auch im Freiland soweit wie möglich festgehalten, ob es sich um tragende ♂♂ oder juvenile Frösche handelt. Alle anderen Details der Tiere waren schwer

zu ermitteln. Es ist nicht möglich, die Geschlechter im Feld mit Sicherheit äußerlich zu unterscheiden. Die ♀♀ kann man nur dann leicht erkennen, wenn sie prall voll Laich sind, was sich in einem erweiterten Leibesumfang im Bereich der Lenden bemerkbar macht; die ♂♂ dagegen nur dann, wenn sie Junge tragen, wobei die Kehlund Bauchregion stark aufgetrieben wirkt. Der „Antipptest“ (=mit dem Finger die Bauchhaut berühren) worauf die Brut im Kehlsack mit heftigem Zappeln reagierte, erwies sich als sichere Bestätigung. Im Terrarium waren die Tiere individuell bekannt und damit auch ihr Geschlecht. Dieses erleichterte eine detaillierte Erfassung.

2.2. Untersuchung im Terrarium

Die meiste Zeit waren die Nasenfrosche als Zuchtgruppe auf drei Terrarien verteilt. Oft wurden aber auch kleinere Aushilfsterrien verwendet, in die übergangsweise Tiere eingesetzt wurden. Die Terrarien waren mit einer abnehmbaren Frontscheibe versehen, so dass ungehindert Beobachtungen, Fotografien, Videoaufnahmen und Tonaufnahmen gemacht werden konnten.

2.2.1. Terrarienanlage. Die Terrarien (120,0 x 41,5 x 50,0 cm) sind als Aquaterrarien gebaut (Abb. 1), in denen die gesamte Grundfläche bis zu ca. 8 cm Höhe mit Wasser gefüllt ist. In der hinteren Hälfte ist eine auf Stelzen stehende Plattform als Landteil (herausnehmbar) eingebaut. Darauf befindet sich ganz hinten ein flacher, von rechts nach links abfallender „Kanal“, der links in eine flache Schale einmündet. Der Überlauf dieser Schale ragt etwas über den Vorderrand der Plattform, so dass sich hier ein kleiner Wasserfall bildet. Der Landteil ist mit einer Lage Blähton versehen, worauf sich eine dünne Schicht Torf befindet. Bepflanzt ist er hauptsächlich mit Moos (*Mnium undulatum* und *Plagiothecium* sp.), aber auch andere Pflanzen (*Oxalis acetosella*) haben sich angesiedelt. Den Übergang vom Wasser- zum Landteil bilden vor allem an den Enden links und rechts befindliche, treppenförmig aufgemauerte Schiefersteine, die als Ausstiegsmöglichkeit für die Frösche dienen. Auch das Javamoos (*Vesicularia dubyana*) rankt daran empor und wächst außerhalb des Wassers auf dem Landteil weiter. Je eine kleine Aquariumpumpe pumpt das Wasser in jedem Terrarium vom Wasserteil in den Kanal. Von dort sickert auch ein erheblicher Teil des Wassers über Moos, Torf und Blähton wieder nach unten und hält den bewachsenen Landteil immer feucht genug für etwaige Eiablagen. Es ist wichtig, dass im Wasserteil, das sich unter dem Landteil erstreckt, kein Labyrinth entsteht, sondern dass von jedem Punkt aus ein leichtes Herauskommen der Frösche auf das freie Wasser möglich ist.

Die Vorderfront der Terrarien besteht aus einer unteren, fest eingeklebten 10 cm hohen Frontscheibe, die auch den Wasserteil nach vorne abschließt. Die oberen 40 cm der Front werden von einer abnehmbaren Glasscheibe gebildet. Die Grenze zwischen fester und abnehmbarer Frontscheibe dient als Überlaufmöglichkeit des Überschusses an Regenwasser.

Die Terrarien stehen ganzjährig draußen, so dass die Frösche, obwohl durch Bäume vor voller Sonneneinstrahlung geschützt, im Übrigen der Witterung ausgesetzt sind. Der Regen kann durch „Fliegendraht“ aus Aluminium oder Plastik, der als Terrarienabdeckung in einen Aluminiumrahmen eingespannt ist, direkt einfallen. Lediglich im Winter wird durch weitere Abdeckung mit einer Noppenfolie und durch einen Aquarienheizer im Wasserteil dem Einfrieren

Abb. 1. Terrarienanlage, in der eine Zuchtgruppe von *Rhinoderma darwinii* gehalten wird. Die Frontscheibe ist abnehmbar, um ungehindert Foto-, Video- und Tonaufnahmen machen zu können.

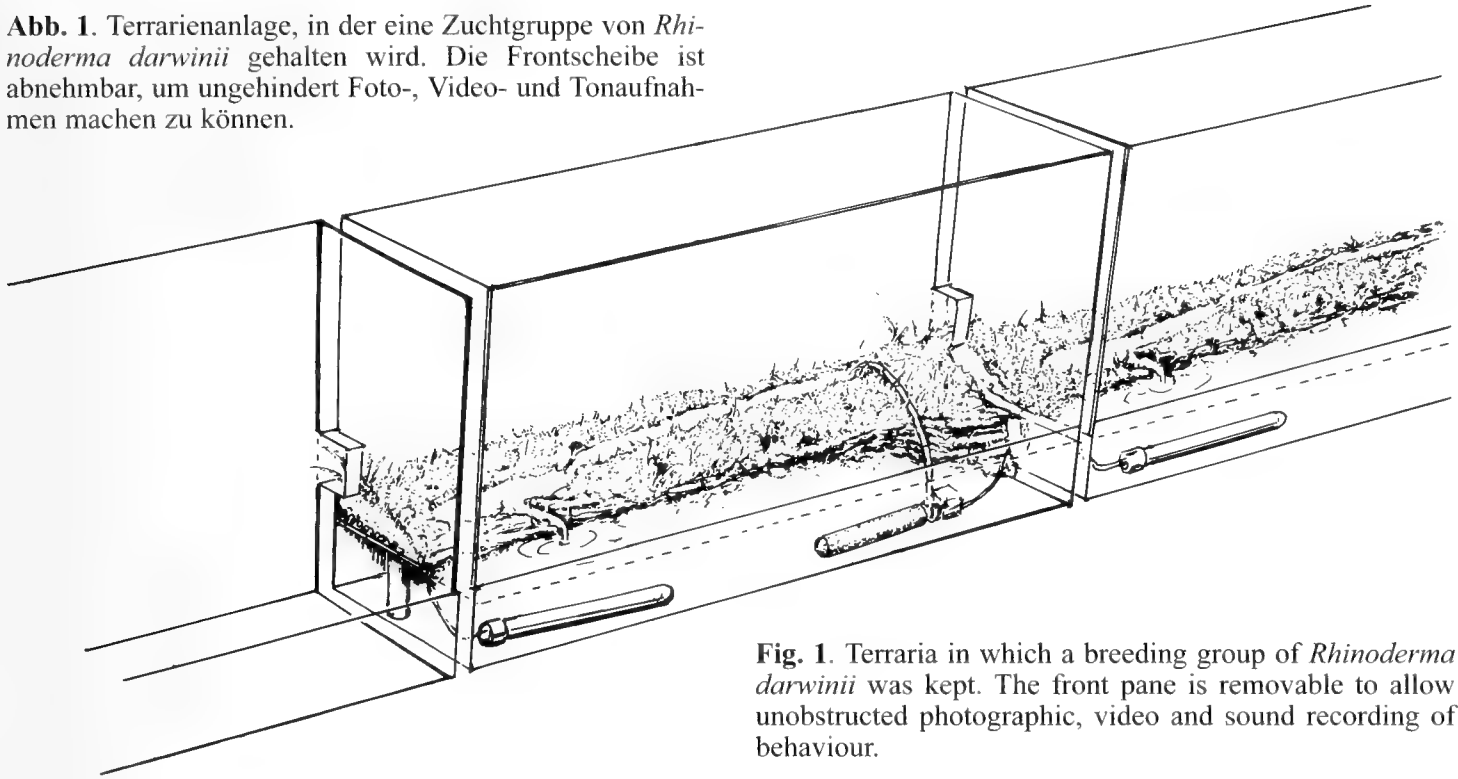


Fig. 1. Terraria in which a breeding group of *Rhinoderma darwinii* was kept. The front pane is removable to allow unobstructed photographic, video and sound recording of behaviour.

vorgebeugt. Die Aquarienheizer sind durch Drehen am Einstellknopf auf 2–3 °C heruntergeregelt. Bei neueren Heizern geht das leider nur, indem man gewaltsam den Regelknopf unter die untere Begrenzung herunterdreht und in einem Eimer Wasser mit schwimmenden Eiswürfeln justiert.

2.2.2. Fütterung. Gefüttert wird 1 bis 2mal wöchentlich mit „Wiesenplankton“ und/oder mit jungen Heimchen. Auch liegen meist Joghurtbehälter mit Obstabfällen, in denen sich halb wilde *Drosophila*-Zuchten befinden, in den Terrarien, was besonders den jungen Nasenfröschen zugute kommt. Speziell für junge Frösche wird mit dem Netz auch das in manchen Jahreszeiten gehäufte Aufkommen von Blattläusen unter Ahornbäumen genutzt. Schließlich spielen Kollimbolen, die im Terrarienboden natürlich heranwachsen, eine Rolle als Nahrung für frisch umgewandelte Jungfrösche.

2.2.3. Individuelle Registrierung der Frösche. Die Bauchzeichnung der verschiedenen Individuen ist sehr unterschiedlich und ändert sich im Leben eines jeden Individuums nur wenig. Fotokopien der Unterseite des in einem durchsichtigen Gefäß auf den Fotokopierer gelegten Frosches lieferten eine Art von Passbild für Karteikarten, die den jeweiligen Individuen zugeordnet, und in mit den wichtigsten Lebensdaten versehen wurden.

2.2.4. Foto-, Video-, Tonaufnahmen und Zeichnungen. Es wurden zahlreiche Fotoaufnahmen gemacht. Anfangs mit einer Zeiss Ikon Contaflex mit 45 mm Brennweite und verschiedenen Vorsatzlinsen. Ein auf Schärfen-Ebene einstellbares Distanz-Stäbchenpaar, das im Sucher fokussiert und gerade noch an den Bildkanten erkennbar ist, deutete den Bildausschnitt an. Der rechte Stab trug auch den Sensor für die Blitzsteuerung (Auflicht). Durch Probeaufnahmen konnte das System auf möglichst kleine Blende geeicht werden. Wenn die Kamera so gehalten wurde, dass das Objekt genau zwischen den Stäbchenenden lag, war es scharf. Die Stäbchen störten die Frösche wenig. So war es

nicht nötig, mit Kopf und Kamera den Tieren zu nahe zu kommen, was eine wesentlich größere Störung bedeutet hätte.

Später wurde nacheinander mit 2 verschiedenen Nikon Kameramodellen mit einem 105 mm Objektiv, Autofokus und TTL Blitzmessung gearbeitet. Die lange Brennweite hat wiederum den Sinn, nicht mit dem Kopf zu nahe kom-

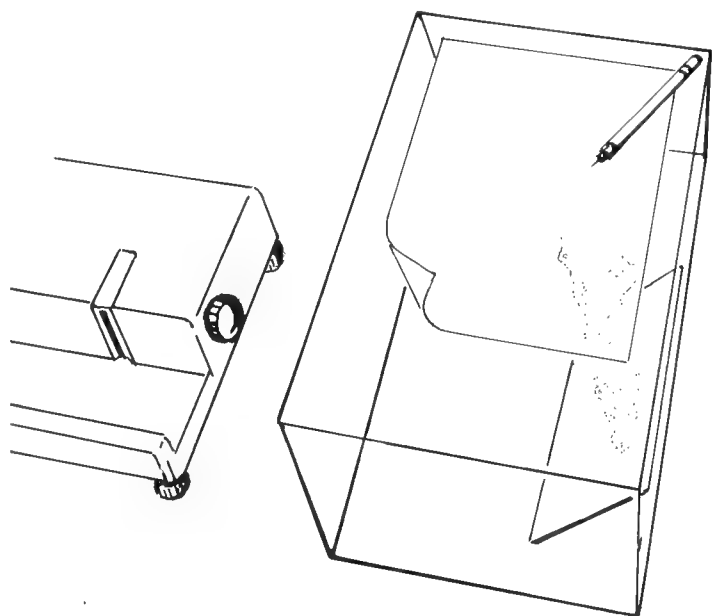


Abb. 2. Einrichtung zur Erstellung von Zeichnungen ausgehend von Dias oder Video-Prints. Der Diaprojektor ermöglicht, den geeigneten Vergrößerungsmaßstab zu wählen.

Fig. 2. Device to make drawings based on slides or video prints. The slide projector allows to choose the appropriate scale of magnification.

men zu müssen. Dieses erspart zwar den Einsatz von Distanzstäbchen, aber das Schärfentiefen-Ergebnis war nicht immer optimal.

Es wurde auch ein Video 8 Camcorder Sony mit Zoom-Objektiv (11–66 mm) und Autofokus eingesetzt. Die Vorsatzlinsen der Contaflex passen dazu und wurden verwendet, um nah genug an das Objekt heranzukommen. Ein spezielles Stativ, vor dem Terrarium aufgestellt, ermöglichte es, mit der Videokamera bei abgenommener Frontscheibe ein Stück in das Terrarium einzufahren. Es wurden etwa 15 Stunden Videoaufnahmen gedreht.

Oft geschehen die Vorgänge in einem Versteck zwischen dem Moos, so dass für Foto und Video kaum ein Zugang besteht. Gegebenenfalls konnten kleine Vegetationsteile vorsichtig entfernt werden. Die Möglichkeiten sind aber hier begrenzt, da man dadurch die Frösche verschrecken kann. Daher wurden die Illustrationen in dieser Arbeit durch Bleistiftzeichnungen ergänzt.

Ebenso wurden Tonaufzeichnungen angefertigt, und zwar sowohl mit einem Uher Tonbandgerät als auch durch die Simultan-Aufzeichnung der Videoaufnahmen (Video 8 Sony Camcorder). Die Bioakustische Auswertung soll jedoch anderweitig publiziert werden (BUSSE & PETERS in Vorb).

2.3. Auswertung

Es wurde angestrebt, eine deskriptive Darstellung aller Verhaltensweisen im Sinne eines Verhaltensinventars zu erstellen. Die Verhaltensweisen wurden benannt und charakterisierende Positionen abgebildet.

Die gesamten Bewegungsabläufe sind nicht ohne erheblichen Aufwand darstellbar, daher sind lediglich Standbilder in den jeweiligen Positionen, die den Bewegungsablauf am besten charakterisieren oder errahnen lassen, ausgewählt worden. Ausgegangen wurde von Farbdias, Video-Standbildern und Bleistiftzeichnungen. Zur Vereinheitlichung wurde jedoch alles mit Tusche abgezeichnet. Der Versuch, nur einfache Umrisszeichnungen anzufertigen, gab keine befriedigenden Ergebnisse, weil dadurch Details der Räumlichkeit wegfallen und einen stark verfälschten Eindruck vermitteln. Daher wurden möglichst gegenständliche, mit punktierten Schattierungen gezeichnete Abbilder der Foto- bzw. Videostandbilder wiedergegeben.

Es wurde bewusst auf abstrahierende Zeichnungen von Verhaltensweisen verzichtet. Protokollskizzen fanden nur Eingang nach Abgleich mit Foto- und Videomaterial, so dass die Abbildungen Standbilder tatsächlich da gewesener Stellungen darstellen. Zwei Verbesserungsmöglichkeiten wurden allerdings dabei genutzt: Unschärfen konnten korrigiert werden und durch Gegenstände verdeckte Körperteile konnten herausgearbeitet werden. Es wurde möglichst wenig ergänzt, so dass davon ausgegangen werden kann, dass, wenn etwa eine Extremität abgebildet ist, sie auch in der Tat der Original-Lage entspricht. Es zeigte sich, dass ohne nennenswerte Interpretation von fotografisch nicht optimalen Dias oder Videoprints recht gute Zeichnungen gemacht werden konnten.

Ein Hilfsmittel für das Auswerten von Diamaterial war ein auf eine der Frontseiten gestelltes kleines Aquarium. Ein Diaprojektor wirft ein Bild auf einen in 45° darin aufgestellten Spiegel, der es nach der oberen Frontseite umlenkt, wo es auf Pergamentpapier abgepaust werden kann (Abb.

2). Ein Dimmer an der Elektrozuleitung des Projektors erlaubt die Justierung der Helligkeit.

Für die Bearbeitung des Videomaterials stand ein Hitachi Videoprint Auswertgerät zur Verfügung. Hier konnte teils direkt in Originalgröße auf der Glasoberfläche des obigen auf der Seite liegenden Aquariums abgepaust werden, teilweise wurden über Zwischen-Fotokopien Maßstabsanpassungen vorgenommen.

Die Verhaltensabläufe wurden mosaikartig aus geschriebenen allgemeinen Protokollen zusammengestellt; natürlich geschah das auch immer wieder in Abgleich mit Videoaufnahmen. Auch die Karteikarten mit den individuellen Eckdaten leisteten gute Hilfe.

Es ist zwar eine große Anzahl an Einzelbeobachtungen vorhanden, trotzdem wurde auf rechnerische statistische Auswertung verzichtet, da jeder Fall in den Nuancen wiederum anders ist und keine Standardisierung von „Versuchsbedingungen“ zulässt. Dennoch sind statistische Überlegungen von Bedeutung: Wenn ein Fall nur ein oder sehr wenige Male auftrat, wurde er als „Zufall“ gewertet. Wenn andererseits bei einer bestimmten Situation ein Fall 5mal auftrat, der Alternativ-Fall jedoch kein Mal, dann wurde er als zufallsunabhängig gewertet und als erwähnenswert erachtet.

3. ERGEBNISSE

3.1. Die Verteilung im Gelände

Der Lebensraum von *Rhinoderma darwinii* ist der sommergrüne Laubwald und der immergrüne Regenwald der gemäßigten Klimazone des westlichen Südamerika (Terminologie nach SCHMITHÜSEN et al. 1956: 34ff). Der besondere Verbreitungsschwerpunkt liegt dabei in dem Bereich des valdivianischen Regenwaldes. Hier herrschen *Nothofagus*-Arten (Südbuchen) vor. Dieser Wald ist aber auch reich an anderen Bäumen wie Myrten- (Myrtaceae) und Lorbeergewächsen (Lauraceae). Ferner sind Vertreter der folgenden Familien für diese Pflanzengesellschaft charakteristisch: Proteaceae, Winteriaceae, Cunoniaceae. Die Verteilung von *R. darwinii* im Wald ist recht ungleichmäßig, so dass über längere Strecken keine Exemplare zu finden sind, obgleich einem der Biotop geeignet erscheint. Andererseits gibt es Bereiche, in denen eine Häufung auftritt. Dort findet man Besiedlungsdichten von bis zu mehreren Individuen je Quadratmeter. Dabei sind bisweilen alle Altersstufen von Juvenilen über Adulte bis zu bruttragenden ♂♂ vorhanden.

Eine Charakteristik dieser Fundorte ist, dass der Wald dort etwas lichter ist; etwa wo durch einen gefallenen Baumriesen ein Loch in das Blätterdach geschlagen wurde, so dass am Boden kriechende *Netrera*-Pflanzen genügend Licht zum Wachsen vorfinden und vermoderndes Holz, Baumstämme oder auch Steine umranken oder aber sich halb schwimmend über kleine Wasserrinnsale ausbreiten.

Eine wichtige Erscheinung ist, dass diese Aggregationen von Nasenfröschen nur in der Nähe von Oberflä-

chenwasser anzutreffen sind und seien die Wasserkörper noch so klein. Dabei kann es sich beispielsweise um das an einer Wegböschung herunterrieselnde Sickerwasser oder um von einem Rinnsal gespeiste Sumpfflächen handeln, welche von kleinen Wasserlöchern durchzogen sind, wie sie manchmal durch die Trittsuren von Rindern in dem humusreichen Boden entstehen.

Die Stellen gehäuften Auftretens der Nasenfrösche bleiben trotz einiger Veränderungen in der Vegetationsdecke über Jahre erhalten. Aber auch hier sind Grenzen gesetzt, bei deren Überschreitung die Frösche verschwinden. Mir sind einerseits Orte bekannt, die über mehrere Jahre besiedelt waren, bis sie in der Folge massiver anthropogener Eingriffe zu land- oder forstwirtschaftlicher oder gar baulicher Nutzung so weitgehend verändert wurden, dass sie von *Rhinoderma* verlassen wurden. Andererseits beobachtete ich auch eine Fläche von wenigen hundert Quadratmetern von 1962–1969, die eine Brutaggregation dieser Art beherbergte. Auch bei einem neuerlichen Besuch im Jahre 1985 war sie zahlreich besiedelt. Zwei Jahre später allerdings, 1987, war das Gebiet mit der autochtonen Vegetation vollkommen zugewuchert, wonach kein einziger Nasenfrosch mehr zu sehen oder zu hören war. Der Biotop darf demnach weder zu stark exponiert noch zu stark bewaldet sein, so dass immer noch genügend Licht für eine Bodenvegetation aus Gräsern, *Netrera* und Moosen vorhanden ist.

3.2. Allgemeine Balzaktivität und Rufe

In ihrem natürlichen Lebensraum fallen die Standorte der Frösche durch die Rufaktivität der ♂♂ auf. An einem kleinen Wasserlauf hört man die Einzelindividuen von ihren Standorten, die ein bis mehrere Meter voneinander entfernt liegen, rufen. Es wird jedoch viel weniger gerufen, als die Anzahl der tatsächlich vorhandenen ♂♂ erwarten lässt; ein relativ hoher Anteil schweigt, so dass nicht so intensiv rufende Chöre entstehen wie bei manchen anderen Froschlurchen. Das Rufen einzelner ♂♂ kann die Lautgebung anderer sowohl stimulieren als auch hemmen. Ältere und somit meist kräftigere ♂♂ rufen im Allgemeinen mehr, aber es sind auch einzelne, relativ schwächliche, viel rufende Exemplare beobachtet worden.

3.2.1. Aktivitätsschwankungen und äußere Faktoren. In der Rufaktivität ist eine Tagesperiodik zu beobachten. Als tagaktive Tiere sind sie während der ganzen hellen Tageszeit zu hören, in der Nacht jedoch wenig oder garnicht. Hierin decken sich die Befunde im Freiland und auch im Terrarium. Rufaktivitätsmaxima stellen sich jedoch in der Morgen- und in der Abenddämmerung ein.

In Bezug auf den jahreszeitlichen Wechsel wurde sowohl im Freiland als auch in Gefangenschaft fest-

gestellt, dass die Rufaktivität während der ganzen günstigen Jahreszeit mit gewissen Schwankungen anhält, sofern die Temperatur zwischen 8 und 25°C liegt. Es gibt jedoch momentane Wetterbedingungen, die die Rufaktivität beeinflussen: an kühlen regnerischen Frühlings- oder Sommertagen wird besonders viel gerufen; an trockneren und zu warmen Tagen lässt die Rufaktivität nach oder wird ganz eingestellt. In dem besonders warmen und trockenen Sommer 1995 in Bonn, bei dem die Tiere an den Rand ihrer Temperatur-Toleranzen kamen, waren sie besonders inaktiv. Während trocken-warmer Sommerphasen sind auch in ihrer Heimat keine Balzrufe zu hören. In den Terrarien wurde bei steigender Temperatur und trockener Witterung die Rufaktivität als erstes eingestellt. Die Tiere gingen dann aber immer noch der Futtaufnahme nach und waren tagsüber im Terrarium zu sehen. Erst in Zeitabschnitten, in denen die Tagesmaxima in die Nähe von 30°C kamen, blieben sie – zumindest tagsüber – versteckt. Die Haltungserfahrungen zeigten ebenfalls, dass die Tiere, die in Bonn unter Wohnraum- bzw. Laborbedingungen gehalten wurden, wenig riefen und sich auch nicht fortpflanzten, sondern vielmehr kränkelten und teilweise dahinstarben. Als die Überlebenden jedoch in die im Freiland stehenden Terrarien umgesetzt wurden und nun dem Regen sowie kühleren Temperaturen ausgesetzt waren, änderte sich ihr Verhalten sehr schnell: die Rufaktivität nahm stark zu, und bereits nach 14 Tagen fand die erste Eiablage statt.

Aus diesen Beobachtungen lässt sich schließen, dass das Aktivitäts-Optimum für *R. darwinii* bei Temperaturen unter 20°C und einer relativen Luftfeuchtigkeit möglichst nahe dem Sättigungspunkt liegt. Wenn diese Bedingungen gegeben sind, halten sich die Tiere viel im Freien außerhalb ihrer Verstecke auf. Sowohl im Gelände als auch im Terrarium gehen sie dabei ihren Aktivitäten wie Nahrungserwerb und/oder Balz nach. Ebenso wie an heißen Sommertagen verkriechen sie sich auch dann, wenn die nächtlichen Temperaturen unter 5°C absinken, in tieferen Verstecken. Sie können bedingt auch Temperaturen unter dem Gefrierpunkt vertragen, denen sie in ihrem natürlichen Lebensraum ebenfalls ausgesetzt sind. Ein Exemplar überlebte in einem Terrarium, dessen Wasserteil unter Bildung einer 5 cm dicken Eisschicht zufror.

3.2.2. Ungerichtetes Balzverhalten. Hier sollen zunächst die Verhaltensweisen der Balz angesprochen werden, die stattfinden, bevor zwei Tiere einander begegnen, und somit nicht auf bestimmte Individuen ausgerichtet sind, sondern ungerichtet erfolgen. Die Einzelheiten des Balzverhaltens konnten am besten im Terrarium beobachtet werden. Dort haben einige ♂♂ einen oder mehrere bevorzugte Aufenthaltsorte, an denen sie rufen. Dabei lassen sich verschiedene

Steigerungsphasen erkennen, die in den folgenden Abschnitten erläutert werden.

Balzplatz im Zusammenhang mit Ortsveränderungen und Fressaktivität. Zunächst sitzen die ♂♂ beispielsweise in wenige Zentimeter voneinander entfernten Unterständen oder leichteren Verstecken. Sie bewegen sich mal auf ihr jeweiliges Versteck zu und entfernen sich erneut; dabei lassen sie in Abständen ihren Balzruf hören. Das Versteck kann eine kleine Höhle im Gestein, oder ein kleiner freier Raum unter Holzstücken sein, meistens ist es aber nur ein kleiner Einschlupf in die dichtere bodendeckende Vegetation. Im Freien wurden die Tiere oft an Stellen gefunden, an denen sie hinter sich einen Bereich mit dichterem Bodenbewuchs und vor sich noch einige Zentimeter bemoostes Ufer vor einer kleinen Bodenvertiefung hatten, die mit Wasser gefüllt war. Manchmal saßen sie gerade dort, wo ein Sonnenstrahl den Waldboden erreichte.

Vor dem Versteck lassen sie in Abständen von einigen Sekunden bis zu mehreren Minuten zunächst ungerichtet ihre Rufe ertönen. Manchmal rufen sie auch – den Blick auswärts gewandt – direkt aus dem Versteck heraus. Während der Rufaktivitätsphasen sind sie durchaus auch bereit zu fressen und schnappen ein vorbeihuschendes Insekt in gewohnter Weise. Nach einer kleinen Pause wird dann erneut gerufen. Durch Futtergaben lässt sich die Balzaktivität nur kurzfristig unterbrechen. Es konnte festgestellt werden, dass Futtergaben insgesamt die Balzaktivität erhöhten, da nach Beendigung der Mahlzeit erneut und in verstärktem Maße gerufen wird.

In dieser Intensitätsphase des Balzverhaltens können die Tiere tagelang verbleiben. Es gibt dann aber auch immer wieder Zeiten, in denen die Rufaktivität wieder abnimmt, um danach wieder für einige Tage zuzunehmen. Hier lässt sich ein positiver Zusammenhang mit feuchtem Wetter feststellen. Eine Erhöhung der Rufaktivität, die bereits vor der Wetterveränderung eintritt, konnte ebenfalls beobachtet, aber nicht unzweifelhaft abgesichert werden. Es ist wahrscheinlich, dass die Rufaktivitätsphasen auch von endogenen Rhythmen gesteuert werden, welche sich mit den exogenen Faktoren überlagern.

Der Balzruf der ♂♂. Der Balzruf ist eine Abfolge von 3 bis 5 aufeinander folgenden Pfeiftönen, die in Abständen von etwa einer halben Sekunde abgegeben werden. PENNA & VELOSO (1990) zeigen ein Klangspektrogramm und Oszillogramm, welches sogar aus 7 Einzeleinheiten besteht. Jede Einheit oder Silbe ist der anderen sehr ähnlich und kann eine gewisse Zweiteilung aufweisen. Die Pause zur letzten Silbe kann gelegentlich etwas länger ausfallen (BUSSE & PETERS in Vorb.).

Ruf-Interaktion verschiedener Individuen. Es konnten wechselseitige Einflüsse im Zusammenwir-

ken verschiedener rufender ♂♂, deren Standorte meterweit auseinander liegen, festgestellt werden. Im Allgemeinen alternieren die Rufe; ein geschlossener Chor, wie bei manchen anderen Froschlurchen (vgl. BUSSE 1971) kommt nicht zustande. Eine Kommunikation der Tiere untereinander findet sicher statt; je nach Abstand ändert sich jedoch die Funktionsweise der Interaktion zwischen den Einzelindividuen.

Wenn zwei ♂♂ in einem Terrarium zusammengesperrt waren, konnte beobachtet werden, dass sie zwar anfangs beide riefen – ein Zustand, der mehrere Tage anhalten konnte. Auf die Dauer wurde jedoch eines davon „mundtot gemacht“, es stellte das Rufen ein.

Rufaktivität, Territorialität und Geschlechterverhältnis. Der beobachtete häufigere Standortwechsel der nicht-rufenden ♂♂ würde im Freiland dazu führen, dass sie einen größeren Abstand zu ihrem rufenden Rivalen erreichen, wo sie dann die Möglichkeit haben, sich erneut in ihre Rufaktivität hineinzusteigern. Wie aus dem Geschilderten hervorgeht, dürfte das Balzrufen eine wichtige Rolle bei der Regelung der Territorialität spielen. In der Enge des Terrariums funktioniert dies nur ansatzweise. Im Freiland jedoch wirkt dieser Vorgang sich in der Weise aus, dass es zu einem fließenden Gleichgewicht zwischen den die Individuen zusammenführenden und den die Individuen trennenden Tendenzen kommt, so dass auf diese Weise die Abstände zwischen den rufenden ♂♂ reguliert werden. Wahrscheinlich genügt zur Etablierung der momentanen Dominanzverhältnisse die Intensität des Rufverhaltens, die ihrerseits mit der jeweiligen momentanen Fortpflanzungsbereitschaft gekoppelt ist. Die Individuen wechseln in nicht genau vorgegebenen Zeitabständen und auch sehr ungleichen Zeitanteilen zwischen balz- bzw. rufaktiven Phasen und solchen ohne Rufaktivität.

Auch in den Terrarien konnte festgestellt werden, dass verschiedene ♂♂ zeitlich zueinander versetzt territorial wurden, was aber nicht bei allen Individuen auftrat. In der Natur sowie auch in unseren Nachzuchten ist das Geschlechterverhältnis generell zugunsten der ♂♂ verschoben, was womöglich in einem sinnvollen Zusammenhang mit ihrem durch die Brutpflege bedingten wesentlich größeren Zeitaufwand pro aufgezogener Brut steht als es bei den ♀♀ der Fall ist, die bald nach einer Eiablage potentiell wieder für eine weitere Brut zur Verfügung stehen können (siehe Diskussion).

3.2.3. Partiiell gerichtetes Verhalten. Diese Verhaltensphase spielt sich ab, solange zwar das ♀ eine Information erhält, die vom rufenden ♂♂ ausgeht, dieses aber umgekehrt noch keine Information vom ♀♀ hat, da es die potentielle Partnerin noch nicht sieht. Es gibt also keine Rückkopplung zum ♂, das noch unge-

richtet sendet, während das ♀ schon grob akustisch auf den Rufer ausgerichtet ist. Der Ruf-Suchvorgang kann mehrere Stunden dauern. Er läuft auch nicht immer mit der gleichen Intensität ab, sondern geschieht in Schüben. Zwischendurch ebbt entweder die Suchintensität des ♀ ab, oder auch das Rufen des ♂ lässt nach, um dann nach Stunden oder erst nach Tagen wieder einzusetzen. Hierbei spielen die Wetterbedingungen eine wichtige Rolle.

Es hat sich deutlich gezeigt, dass sich laichbereite ♀♀ in ihrer Reaktion auf die Balzrufe der ♂♂ stark von allen anderen Individuen unterscheiden.

Das Hüpfen des ♀ zum rufenden ♂. Wenn ein rufendes ♂ sich im benachbarten Terrarium befand, begaben sich laichbereite ♀♀ in die Nähe der Trennwand der Behälter und versuchten, diese zu überwinden. Wenn man sie dann umsetzte, brauchten sie nur wenige Minuten der Eingewöhnung, um das Suchverhalten fortzusetzen. Die Verhaltensfolge geschieht in der Form, dass unmittelbar nach einem Ruf das ♀ grob in die Richtung, aus der der Balzruf des ♂ kommt, hüpfte. Nicht jeder Ruf löst eine sichtbare Reaktion des ♀ aus. Manchmal vergehen einige Rufe, ehe das ♀ erneut durch Hüpfen reagiert. Die Wiederholung kann unter Umständen eine Richtungskorrektur oder auch eine Richtungs-Verschlechterung beinhalten, die dann erst bei einer der nächsten Aktionen wieder korrigiert wird.

Über das Ziel schießen und Richtungskorrektur. Manchmal bewegt sich das ♀ am Versteck des ♂ vorbei und korrigiert die Richtung erst dann, wenn es schon ein erhebliches Stück (10 bis 20 cm) über das Ziel hinausgehüpft ist. Dies kann sich unter Umständen mehrmals wiederholen. Gerichteter wird das Verhalten erst, wenn Sichtkontakt zustande gekommen ist.

3.2.4. Wechselseitiges Annäherungsverhalten. In diesem Kapitel wird das ganze Paarungs-Vorspiel und das agonistische Verhalten beschrieben, das abläuft, sobald die Tiere in Sichtkontakt stehen. Es besteht eine wechselseitige visuelle Rückkopplung. Sehr häufig ist dabei zu erkennen, dass Bewegungen eines Individuums die sofortige Reaktion des anderen auslösen. Im Freiland ist es praktisch nicht möglich, diesen Verhaltensablauf zu untersuchen, weil der Beobachter die Frösche stört. Aus diesem Grunde sind die in diesem Kapitel dargestellten Beobachtungen ausschließlich im Terrarium an eingewöhnten Tieren gemacht worden, was wiederum Artefakte durch die künstliche Situation der Gefangenschaft beinhalten kann.

Das Annäherungsverhalten besteht aus vielen Elementen, die sich wiederholen können; andererseits kann es sein, dass unter bestimmten Bedingungen ein-

zelne Elemente ausgelassen werden, so dass der Ablauf auf ein sehr frühes Stadium zurückfällt, dass der Ablauf auch völlig abgebrochen wird oder dass – falls bei ♂♂ und ♀♀ die Bereitschaft zum Ablachen erreicht ist – alle Handlungen bis zur Gametenabgabe in sehr verkürzter Form stattfinden. Der Ablauf kann auch dadurch modifiziert werden, dass die Tiere verschieden groß oder unterschiedlich sexuell motiviert sind.

Nach den vorliegenden Fakten erscheint es aber wahrscheinlich, dass alle Elemente des hier geschilderten Annäherungsverhaltens im Freiland tatsächlich vorkommen; sie werden hier in der Reihenfolge geschildert, in der sie am häufigsten vorkamen. Ihre Funktion wird später unter dem Blickwinkel der abweichenden Fortpflanzungsbiologie diskutiert.

Anhüpfen. Wenn ein ♀ in das Gesichtsfeld eines ♂ kommt, reagiert dieses in der Regel, indem es sich in Richtung auf die soeben wahrgenommene Veränderung ausrichtet und gegebenenfalls einmal darauf zuhüpft; dabei kann ein kurzer Laut (s.u.) auftreten. Bewegungen eines Tieres können dann Bewegungen des anderen auslösen, so dass eine kurze Reaktionskette von kleinen Sprüngen und gegenseitigen Ausricht-Bewegungen ablaufen kann, die aber meist schnell wieder zum Erliegen kommt (vgl. JANVIER 1935). Sowohl optische Wahrnehmung der Bewegung als auch taktile Reize lösen eine Reaktion des Partners aus. In den Hüpfpausen kann dann wieder der Balzruf des ♂ ertönen, der das ♀ wieder zu neuer Aktivität anregt, so dass wieder eine Serie von Anhüpf-Versuchen erfolgt, bis schließlich ein Exemplar das andere so trifft, dass es auf dessen Rücken gerät. Beide Geschlechter können die Aufsitzposition einnehmen. Wenn aber das ♀ oben sitzt, ist sie nur von kurzer Dauer, da sich das ♂ entweder sofort oder nach einigen Sekunden herauslöst, und das Anhüpfen von neuem beginnen kann. In dieser Phase des Verhaltens hat sich das ♂ durch sein Hüpfen mehr oder weniger weit von seinem Versteck entfernt, sofern sich überhaupt eines in der Nähe befand. Selbst wenn das ♂ bei dem Fortgang des Anhüpfens in geeigneter Position auf dem ♀ zu sitzen kommt und dieses nicht auskeilt (s. Auskeilen), so führt das ohne geeignetem Versteck nicht zum Ablachen und das Paar trennt sich wieder.

Anhüpf laut. Während des Anhüpfens oder auch bei den Positionskorrekturen äußern beide Geschlechter oft einen charakteristischen Laut, der aus einem kurzen einsilbigen Piepen besteht. Er ist nicht mit dem mehrsilbigen Balzruf (s. o.) zu verwechseln. Der Anhüpf laut ist zwar meist an die Bewegung gekoppelt, kann aber vor allem bei fortgeschrittenem Vorspiel auch ohne gleichzeitige Bewegungen abgegeben werden. Obgleich die ♂♂ den Anhüpf laut häufiger vorbringen, gibt es auch Situationen, bei denen ♀♀

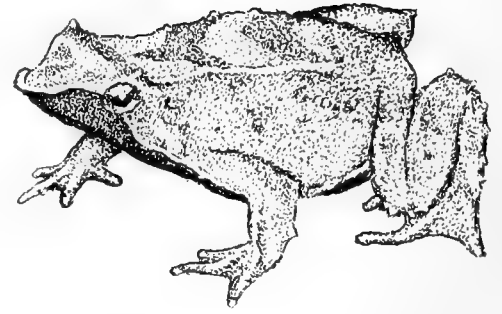
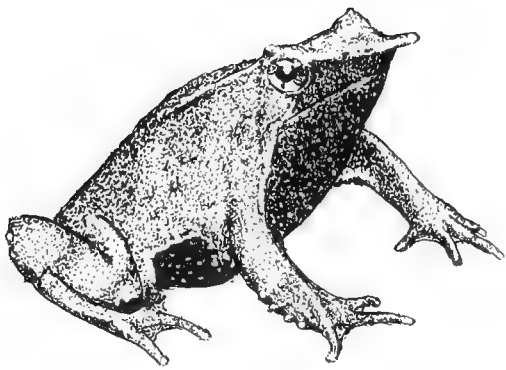
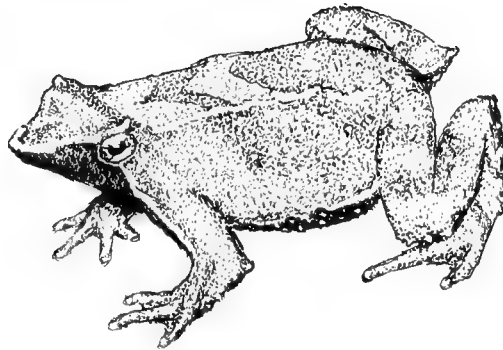
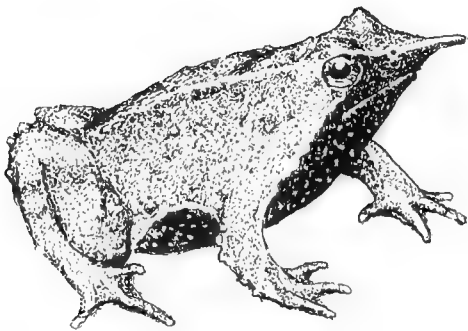
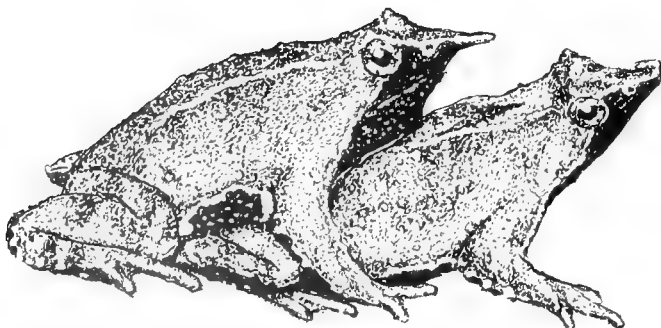
**a****b****c****d**

Abb. 3. Direktes Annäherungs- und Paarungs-Verhalten: In dieser Form findet die Annäherung nur dann statt, wenn das ♂ schon sehr stark auf sein Versteck fixiert ist, und das ♀ sich schon in sehr fortgeschrittener Ablaichbereitschaft befindet. (Dieses ♀ hatte sich zuvor, beim Versuch zum im Nachbarterrarium rufenden ♂♂ zu hüpfen, die Nase verletzt). **a** Gerichtete Annäherung des ♀ an das ♂, sobald es beim ersten Sichtkontakt dessen Bewegung wahrnimmt; **b** das ♂ richtet sich bei Wahrnehmung des ♀, indem es kleine Seitwärtsschritte mit den Vorderextremitäten macht, auf dieses aus, was ein erneutes Annähern des ♀ auslösen kann; **c** In einigen Fällen kommt es zu einem Kopfsprung des ♀ unter das ♂ und dabei einwärts in das Versteck; **d** Sobald das ♀ unter dem ♂ ist, dreht es sich wieder in Auswärtsrichtung, was durch das ♂ gegenkompensiert wird, und was zur Appositionsstellung führt, wobei beide aus dem Versteck heraus schauen. Nur wenn dies im Versteck geschieht, kann es schließlich zur Eiablage kommen.

gegenüber wenig aktiven ♂♂ den Anhüpf laut häufig äußern (dabei auch oft ohne Hüpfen). In einem Fall wurde er sogar bei zwei ♀♀, die sexuell hoch motiviert waren, durch das Tonband-Abspielen des männlichen Balzrufs ausgelöst, und zwar in dem Augenblick, als das eine ♀ das andere hüpfen sah. Als jenes wiederum die Bewegung eines in diesem Moment wenig sexualbereiten ♂ sah, äußerte es ebenfalls den Anhüpf laut. Sowohl beim ♂ als auch beim ♀ signalisiert dieser Laut einen hohen Grad an sexueller Erregung.

Anvisieren. Wenn das ♂ schon sehr auf sein Versteck fixiert ist, dann verlässt es dieses in der Regel nicht mehr. Falls nun durch Rufen ein ♀ in den Sichtbereich des ♂ gelangt, wird es aus dem Versteck heraus anvisiert (Abb. 3 a, b). Hierbei macht das ♂ Positionskorrekturen und richtet seine Längsachse auf das ♀ aus. Ausgelöst werden die Positionskorrekturen von Bewegungen bzw. Positionsänderungen des ♀. Die einzelnen Hüpfen des ♀ können vom Anhüpf laut begleitet sein, was möglicherweise die Wirksamkeit unterstreicht.

Stempeln. Auf Bewegungen des ♀ reagiert das ♂ durch immer erneutes frontales Anvisieren. Die Körperachse wird immer wieder auf die neue Position des ♀ ausgerichtet. Dazu macht das ♂ mit den Vorderbeinen kleine Schritte seitwärts. Wenn nun aber keine Positionskorrektur mehr nötig ist, weil das ♀ direkt vor dem Versteck steht, macht es manchmal diese Schrittbewegung mit den Vorderbeinen trotzdem. Es tritt auf der Stelle, ohne die Körperposition nennenswert zu verändern.

Auskeilen (Wegschleudern). Das Auskeilen ist das Wegschleudern eines anderen Individuums durch einen gezielten Tritt mit dem Hinterbein. Es tritt als Reaktion auf Berührung auf. Aus einer mehrfachen wechselseitigen Abfolge dieser Verhaltensweise ent-

steht das charakteristische Anhüpf-Auskeil-Verhalten. Typisch ist etwa folgender Ablauf: Ein ♀ sitzt am Wasser, zwei oder drei ♂♂ sitzen im Umkreis. Bei einer Bewegung des ♀ hüpf ein ♂ darauf zu, und nach einigen gerichteten Sprüngen berührt es das ♀. Eine mögliche Reaktion ist die Flucht. Eine andere Reaktion ist, dass das ♂ vom ♀ sofort weggeschleudert wird.

Der Bewegungsablauf des Auskeilens bzw. Wegschleuderns konnte erst genauer anhand von Videoaufnahmen beobachtet werden. Wenn das anhüpfende Tier mehr von hinten kommt, keilt das sitzende Individuum mit dem Hinterbein kräftig nach hinten aus; wenn es dagegen von der Seite kommt, führt es die Extremität mit etwas erhöhtem Fuß auf der Seite des Zudringlings nach vorn und schleudert ihn seitlich weg. Es zeigte sich auch, dass hier Korrekturen vorgenommen werden können. Wenn das Wegschleudern beim ersten Mal nicht gelingt, wird unmittelbar danach ein zweiter Tritt nachgesetzt. Auch ein mehrmaliges „Rudern“ mit der erhobenen Hinterextremität wurde von einigen ♀♀ gezeigt.

Wegschleudern ist immer als Antwort auf Anhüpfen oder Anstoßen (reduzierte Form des Anhüpfens s. jeweils dort) aufgetreten. Es wird besonders durch ♀♀ ausgeführt. Allerdings schleuderten nach einigen Wegschleuderaktionen eines ♀ auch ♂♂ das entsprechende ♀, wenn auch mit geringerer Intensität und weniger erfolgreich. Ein ♀ schleuderte auch zwei ♂♂ im Wechsel, wobei der jeweils vorletzte zurückkam und erneut geschleudert wurde (Abb. 4).

Nach länger anhaltendem Anhüpf-Auskeil-Verhalten kommt es manchmal zu Szenen, die schon jenen ähnlich sind, die die Kopula einleiten (z. B. Aufsitzen mit Kehlsack-Betrillern). Aber zum Ablachen kann es hier nicht kommen, weil das Anhüpfen-Auskeilen immer an einer für das Ablachen ungeeigneten Stelle stattfindet. Wenn amplexus-ähnliche Situationen vorkommen, kann auch hier das ♀ die obere oder die untere Position einnehmen.

Verminderung der Fluchtreaktionen. Nach einer längeren Balz nimmt die Hüpfaktivität ab. Meistens ist es dann das ♂, das sich einem Versteck nähert oder sogar in ein Versteck schlüpf. Dort immer ortsbeharrlicher werdend und immer wieder darin postiert, kann schließlich ein ♀ in das Versteck hereingelockt werden. Dann kann es zum Ablachen im Revier des ♂ kommen.

Auch abseits des Verstecks eines ♂ vermindern sich nach einiger Zeit der Balz die Fluchtreaktionen, was dort aber nicht zur Eiablage führen kann. Es muss dann vor der Gametenabgabe immer eine erneute Trennung der Partner geben, da die ♀♀ das ♂ nicht – wie bei manchen anderen Froschlurchen – huckepack zum Ablachplatz tragen (s. Diskussion).

Fig. 3. Direct form of approach and mating behaviour: This form of approach only occurs, when the male is already strongly attached to his hide and the female is ready to spawn. (This female had injured her nose earlier in trying to jump into the neighbouring terrarium where a male called). **a** Straight approach of the female towards the male, as soon as she sees his movement; **b** The male directs his body axis towards the female by doing small sideward steps with the forelegs. This might elicit a further approach reaction of the female; **c** Sometimes the female jumps into the male's hide under his belly performing a kind of head bouncer; **d** As soon as the female is under the male, she reorients herself to face outside the hide. This movement has to be compensated also by the male, so that both face outside coming into the apposition posture. Only if this occurs within the hide spawning will follow.

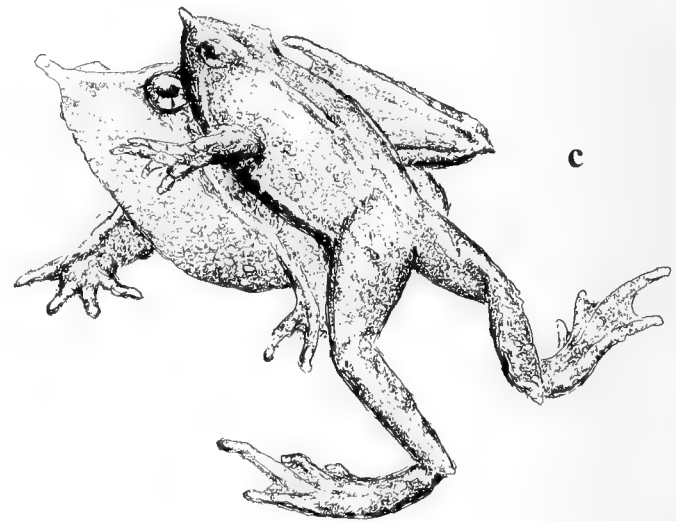
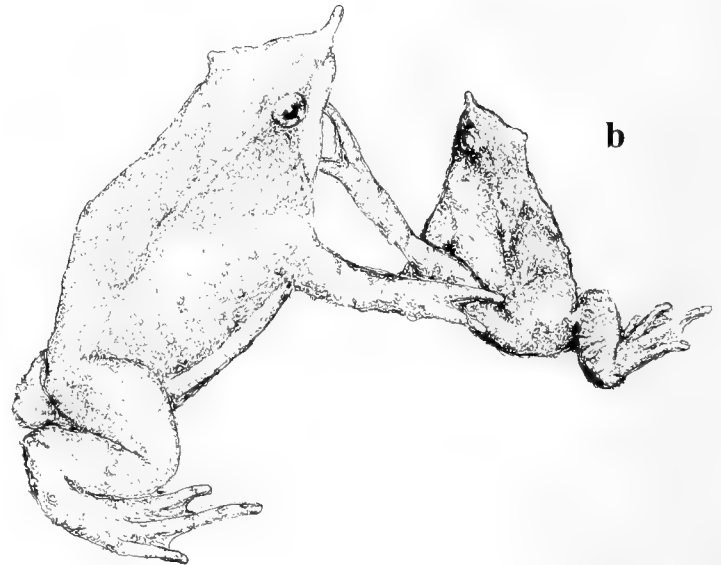
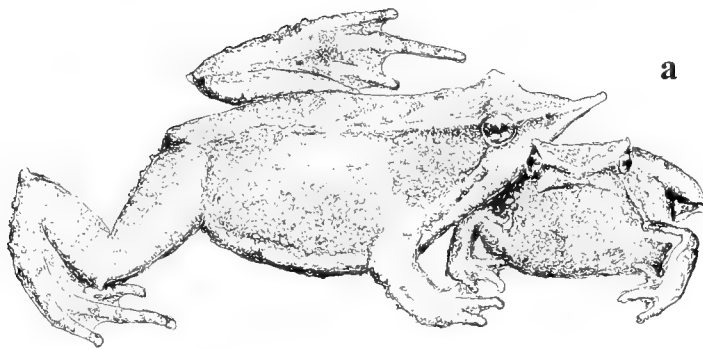


Abb. 4. Anhüpf-Auskeil-Verhalten: Wesentlich länger dauert das Annäherungsverhalten, wenn die $\sigma\sigma$ noch nicht so stark auf ihr Versteck fixiert sind und die ♀♀ noch nicht die volle Ablaichbereitschaft erreicht haben. Es können sich mehrere Individuen beiderlei Geschlechts daran beteiligen. **a** Ein ♀ hüpfte ein kleineres σ an, es hat soeben ein anderes, ebenfalls kleineres, σ weggeschleudert. Manchmal wird die Wegschleuderbewegung mit mehrmaligem Auskeilen der Hinterextremität (erhobenes Bein auf der abgewandten Seite) unterstrichen; **b** Auch die $\sigma\sigma$ keilen aus. Hier keilt ein kleines σ gegen das große ♀ aus, kann es aber kaum von der Stelle bewegen; **c** Ein σ hüpfte das große ♀ an, wobei letzteres gerade die Hinterextremität ansetzt, um das σ weit wegzuschleudern.

Fig. 4. Jump-onto-kick-off behaviour: The approach behaviour takes much longer when the male is not yet closely attached to his hide and the female is not yet ready to spawn. Several individuals of both sexes can take part in such behaviour. **a** A female jumps onto a smaller male, while she just kicked off another one with her left hind leg. Sometimes the kicking movement is emphasized by repeating it twice (note the raised hindleg of the female); **b** Males also kick. Here a small male kicks a larger female, but he is hardly able to move her; **c** A male jumps onto a large female at the same moment when she extends her leg to kick him off.

Handauflegen. Es hat auch Situationen gegeben, in denen bei Berührung durch das herannahende ♀ das σ (oder umgekehrt das herannahende σ das ♀) das berührte Vorderbein sofort anhebt und auf den Rücken des Partners auflegt; meistens trennen beide sich danach wieder und es kommt dann eventuell bei späterer Gelegenheit zum Unterschieben oder zum Kopfsprung (s.o.). Je nach Ausgangsposition kann die Hand auf ganz verschiedenen Körperteilen zu liegen kommen. Wenn das σ von der Seite kommt, kann es die Hand auch auf den Kopf des ♀ legen; recht häufig wird die Hand auf die Hand oder den Fuß des anderen gelegt (Abb.5) (s. auch: Umfassen der Nase). Das Handauflegen wurde bei beiden Geschlechtern beobachtet. Es kann von vornherein auch in der Lendengegend stattfinden, so dass es dem Erscheinungsbild eines schwachen Amplexus gleichkommt. Auch dies kann bei beiden Geschlechtern vorkommen. Manch-

mal führt Handauflegen durch Positionskorrekturen oder Übereinanderrutschen schließlich zur Apposition. Das Handauflegen kann nur dann funktionieren, wenn Fluchtreaktion oder Auskeilreaktion schon weit abgebaut ist.

Umfassen der Nase. Wenn sich das σ von der Seite dem ♀ nähert, wird oft die Hand nicht auf dessen Rücken gelegt, sondern zum vorderen Kopfende geführt und die Nase umfasst. Sie wird dabei ein wenig herabgedrückt, was zu einer Position des Kopfes des ♀ führen kann, die schon eine weitergehende Verhaltensphase andeutet, bei der das ♀ mit dem Kopf unter die Kehle des σ gebracht wird (vgl. Kopfsprung). Ausgeführt wurde das Naseumfassen nach den Protokollen nur vom $\sigma\sigma$. Diese Verhaltensweise wurde zu oft beobachtet, als dass man sie zu den „Zufallerscheinungen“ rechnen könnte. Eine Funktion des Nasenfortsatzes als „Anfasser“ ist denkbar.

Körperumfassen. Diese Verhaltensweise kann als Weiterentwicklung des Handauflegens interpretiert werden, bei der ein Individuum (σ oder ♀) versucht, das andere zu umfassen, was manchmal schon direkt auf die Lendenregion gerichtet ist. Es ist aber nicht nötig, dass dabei die Partner gleich ausgerichtet sind, weshalb das Körperumfassen deutlich von der eigentlichen Appositionsstellung unterschieden sein kann. Wenn beide Tiere sich in der gleichen Intention nähern, kann das folgende Verhaltenselement entstehen.

Gegenstemmen und Schulter-Umschlingen. Wenn ein σ vor einem ♀ sitzt, das ihm das Vorderbein um die Flanke legt (Appositionsandeutung), kann sich das σ gegen die Kehle des ♀ stemmen (Abb. 5a). Eine andere Position kann dann entstehen, wenn die Partner nebeneinander sitzen und sich gegenseitig das zugewandte Vorderbein auf den Rücken legen, wobei das jeweils abgewandte Vorderbein auf dem Boden bleibt.

Anstoßen. Wenn die Tiere einander nahe genug sind und vor allem, wenn das Fluchtverhalten stark abgebaut ist, wird das Anhüpfen minimiert, wobei die Tiere einander lediglich mit der Kehlpattie (σ oder ♀) oder Schnauzenspitze (♀) leicht anstoßen; dabei kann ebenfalls der Anhüpf laut geäußert werden. Diese Verhaltensweise leitet beim ♀ schon zu den nächsten Phasen des Vorspiels über, weil sie Tendenzen zum Unterschieben (s.u.) oder zum Kopfsprung (s.u.) erkennen lässt und dadurch zustande kommt, dass das ♀ bei seinen Annäherungen den Kopf senkt (Abb. 5 b).

Aufhüpfen. Nachdem es schon einige Berührungen durch Anhüpfen oder Anstoßen gegeben hat, kann es sein, dass das σ in appositions-ähnlicher Stellung auf dem Rücken des ♀ auftrifft (Aufhüpfen). Sofern das ♀ nicht sofort davonspringt oder auskeilt, kann es nach Positionskorrekturen zum Aufsitzen kommen. Dieses Aufsitzen unterscheidet sich von der „Kopula“ durch Apposition (s.u.) dadurch, dass das Paar sich nicht in einem zur Eiablage geeigneten Versteck befindet, weil es entweder nicht in der Nähe des Verstecks des σ war, oder weil es sich durch das vorausgegangene Anhüpfen-Auskeilen davon entfernt hat. In dieser Situation fällt das Pärchen bald wieder auseinander.

Aufsteigen. Manchmal tendieren beide Geschlechter nach einiger Zeit des gegenseitigen Anhüpfens dazu, sich im nahegelegenen Versteck oder in der Vegetation rückwärts zu verkriechen. In einigen Fällen bezogen beide Unterstände, die etwa 5 cm auseinander lagen, aus denen sie sich wechselseitig herauszulocken versuchten. In den Fällen, in denen das σ nicht so ortsberrlich war wie das ♀ , konnte beobachtet werden, dass das σ sich schließlich zum ♀ begab, das aus dem Versteck herausschaute. Es zwängte sich dann in das Versteck des ♀ und stieg von der Flanke

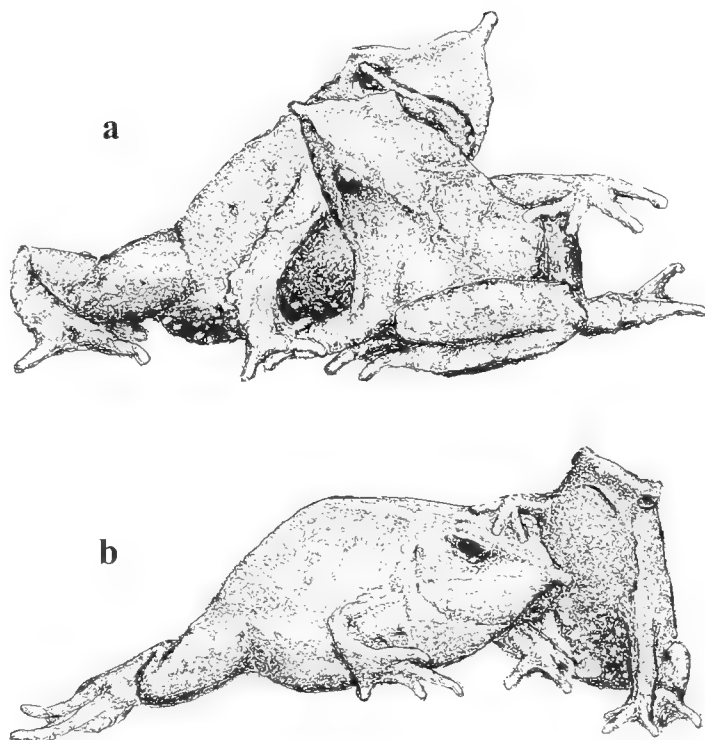


Abb. 5. Fortgeschrittenes Anhüpf-(Auskeil)-Verhalten: Bei fortgeschrittenerer Situation bewirkt nicht jede Bewegung und jede Berührung ein Auskeilen oder eine Flucht des Angehüpften, sondern die Tiere lassen sich vom potentiellen Partner berühren. **a** Hier versucht das große ♀ das kleinere σ zu klammern. Letzteres reagiert mit Gegenstemmen. Die Vorderextremität des ♀ ist auf der des σ . Diese Verhaltensweisen sind bei beiden Geschlechtern vorhanden; **b** Das große ♀ macht eine angedeutete Unterschlupf-Bewegung, welche schon einen Kopfsprung wie bei Abb. 3.c) andeutet, der aber wie hier außerhalb des Verstecks nicht zustandekommt. Währenddessen zeigt das σ das Handauflegen

Fig. 5. Advanced stage in the jump-onto-(kick-off) behaviour: At an advanced stage not each movement or touch by the partner results in a kick or flight of the other individual but they tolerate the touch of the partner. **a** Here the large female tries to embrace the male, he reacts with wrestling. The hand of the female rests on the male's hand. The behaviour of embracing and frontleg touch is shown by either sex; **b** The large female makes an intention movement to slip underneath the male's belly. This looks like an intention movement to perform a head bouncer similar to fig 3 c). Nevertheless, this is not done while the frogs are outside the hide. At the same time the male shows the frontleg touch.

her auf das ♀ und drehte sich vorwärts, so dass die Längsachsen beider Tiere übereinander lagen, womit die normale Appositions-Stellung erreicht war. Dies kann zur Eiablage führen, falls nicht das ♀ bereits bei der Berührung durch das σ aus dem Versteck herausspringt oder sich ein Partner nach einer Weile ohne ersichtlichen Grund entfernt.

Unterschieben. JANVIER (1935: 200) beschreibt, dass die Frösche sich „...à reculons...“, also rückwärts,

nähern. Dies geschieht aber nach unseren Protokollen erst nach vorausgegangenem Körperkontakt und höchstens als eine Art von Korrekturbewegung. Zunächst nähern sich die ♀♀ jedoch vorwärts. Eine Tendenz nach unten deutet sich durch Senken des Kopfes etwa unter die Kehle des ♂ an (Abb. 5 b). Dann kann es geschehen, dass entweder das ♂ aufsteigt oder dass das ♀ sich dreht und rückwärts unter das ♂ rutscht; es kann sich aber auch ein Stück vorwärts unterschieben und dann erst drehen.

Das Unterschieben kann auch nach dem Handauflegen stattfinden. Dazu muss das ♂ jedoch aktiv aufsteigen, wobei es seine Stellung so weit verändert, dass – selbst wenn alles bereits im Versteck geschieht – es wiederum nicht die optimale Position im Versteck einnimmt. Dazu ist ein erneutes Zentrieren in der Höhle notwendig. In einer weiter fortgeschrittenen Phase ist die Ortsbeharrlichkeit des ♂ so stark, dass es sich nicht mehr fortbewegt. In diesem Fall schiebt sich schließlich das ♀ unter das ♂, was auch rückwärts geschehen kann (JANVIER 1935: 200). Doch im Gegensatz zu Janviers Beschreibung sind es nicht beide Tiere, die sich bis zur Berührung ihrer Hinterenden rückwärts annähern, sondern es ist nur das ♀, das sich rückwärts ein wenig unter Kehle und Bauch des ♂ schiebt (s. Diskussion).

Kopfsprung. Die Art und Weise, wie das ♀ anrückt, hängt von der Intensitätsstufe der Abblanchbereitschaft des ♀ ab. Im Extremfall wurde beobachtet, dass das ♀ sich aktiv mit dem Kopf voran unter das ♂ schiebt. Die Aktion des Unterschiebens des ♀ war manchmal derart vehement, dass ich diesen Ablauf als „Kopfsprung“ bezeichnet habe. Der Kopfsprung wurde gezielt unter die Kehle und/oder den Bauch des ♂ ausgeführt, wobei sich das ♀ mit aller Kraft darunterstemmte, um sich anschließend um 180° zu drehen und dann, ebenfalls vorwärts aus dem Versteck herausschauend, die untere Appositionsstellung einzunehmen (Abb. 3 c und d). Dieser Kopfsprung leitete in einigen Fällen ohne nochmalige Trennung der Partner eine Eiablage ein, bedurfte dennoch meist einer Positionskorrektur (s. u.).

Der Kopfsprung steht meist am Ende eines Verhaltensablaufes mit hoher Abblanchbereitschaft und Synchronisations-Übereinstimmung beider Partner. Die Vorbedingungen wurden experimentell dadurch geschaffen, dass die Geschlechter getrennt in zwei Terrarien gehalten wurden. In einem rief das ♂ intensiv, im anderen versuchte das ♀ verstärkt, die Terrarienwand zum Behälter des ♂ zu überwinden. In einem Fall ging das so weit, dass das ♀ sich dabei den Nasenfortsatz beschädigte. Beim Umsetzen des ♀ in das Terrarium des ♂ kam es in wenigen Stunden zur Apposition und sogar zur Gamentenabgabe. Unter solchen Bedingungen werden viele der oben aufge-

zählten Elemente der Verhaltensabfolge stark reduziert oder fallen gar ganz weg. Anvisieren, Ausrichten, Anhöpf laut (ggfs. ohne Anhöpfbewegung des ♂) kann vorher kurz stattfinden. Das Auskeilen und damit das ganze Anhöpf-Auskeil-Verhalten findet hier überhaupt nicht statt, es ist hingegen ein Anzeichen von nur geringer Synchronisierung und ungleicher Abblanchbereitschaft der Partner.

Positionskorrektur. Nach dem Kopfsprung – der in die Abfolge von Elementen gehört, die bei hoher Abblanchbereitschaft beider Geschlechter gezeigt wird – bedarf es nur noch weniger Bewegungen, um in die richtige Appositionsstellung (Abb. 3 d) zu gelangen. Sie bestehen nur aus der Kompensation des ♂ gegen die Kehrtwendung des ♀, das sich um 180° unter ihm wegdreht, so dass beide schließlich in gleicher Richtung aus dem Versteck hinausschauen. Aus dieser Situation kommt es in der Regel zum Abblanchen, sofern das Paar nicht spontan durch Heraushüpfen eines oder beider Partner aus dem Versteck den Ablauf unterbricht. Die Verhaltensweise, die hier als Positionskorrektur bezeichnet wird, entspricht dem Übereinanderrutschen, wobei die Positionskorrektur die besser koordinierte, reduzierte (und daher unspektakuläre) Form bei einem gut synchronisierten Paar ist.

Übereinanderrutschen. Manchmal ist die Positionskorrektur beider Geschlechter ein schneller Ablauf von Bewegungen. Dabei kann der Positionsfehler überkompensiert werden, so dass das ♂ über das Ziel schießt und mit dem Vorderkörper wieder herunterrutscht. Da auch das ♀ kompensiert, wird daraus meist ein ungeordnetes Aufeinanderherumrutschen. Das führt in der Regel dazu, dass das Paar zunächst wieder auseinander fällt. Danach muss dann eine erneute Verhaltenskette ablaufen – etwa mit Anhöpfen, Handauflegen, Kehlsack-Betrillern, Unterschieben, erneutem Übereinanderrutschen etc. –, bis es zu einer beständigen Apposition kommt.

Kehlsack-Betrillern. Wenn ein Kontakt zwischen der Kehle des ♂ und dem Körper des ♀ stattfindet, der nicht sofort wieder durch eine andere Verhaltensweise unterbrochen wird, dann kann nach einer Weile das ♂ anfangen, in Abständen vibrierende Bewegungen des Kehlsackes gegen die Haut des ♀ zu machen. Es betrillert in dieser Weise zum Beispiel die Flanke des ♀ (Abb. 6 a). Dieses Verhaltensmuster kann in Kombination oder im Wechsel mit anderen Verhaltensweisen des fortgeschrittenen Vorspiels – also auch vor der Apposition – stattfinden. Besonders deutlich und regelmäßig ist es jedoch während der Apposition (s. u.) zu beobachten.

3.2.5. Das Zustandekommen des Abblanchaktes. Alle oben aufgeführten Verhaltensweisen führen nicht zur Eiablage, wenn sie außerhalb des Abblanchversteckes

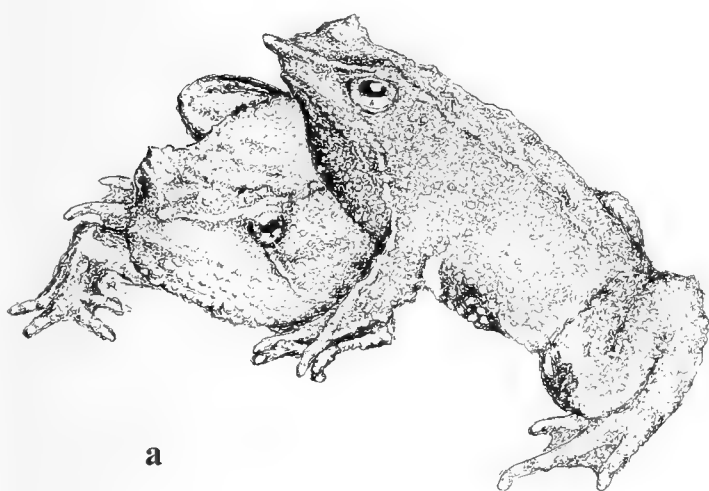
stattfinden. Erst von dem Moment an, wenn das Paar am richtigen Ablaichort ist, kann man – sofern es nicht spontan unterbricht – damit rechnen, dass zum richtigen Zeitpunkt die Gameten abgegeben werden. Es besteht offenbar ein Hemm-Mechanismus, der die Eiablage verhindert, solange die richtige Positionierung im Versteck nicht erreicht ist. Er bewirkt, dass das Paar eher wieder auseinander fällt, als dass es an ungeschütztem Ort ablaicht (s. Diskussion).

Bedingungen und Verhaltensabläufe des Aufsitzens. Aus dem vorigen Kapitel geht hervor, dass es mehrere Wege gibt, die zum Ablaichakt führen können, und dass sie vom Synchronisations-zustand der Geschlechter oder auch räumlichen Umständen beeinflusst werden. Die Gametenabgabe findet aber erst statt, wenn das Paar in zueinander passender Ablaich-Synchronisations-Stufe in seinem Unterstand zentriert sitzt. Aber selbst wenn diese Bedingungen gegeben sind, kann das Aufsitzen wieder abgebrochen werden, das Paar trennt sich ganz oder fällt auf eine relativ anfängliche Stufe der Balz zurück, von der aus sich das Geschehen erneut steigern kann, bis eventuell die für

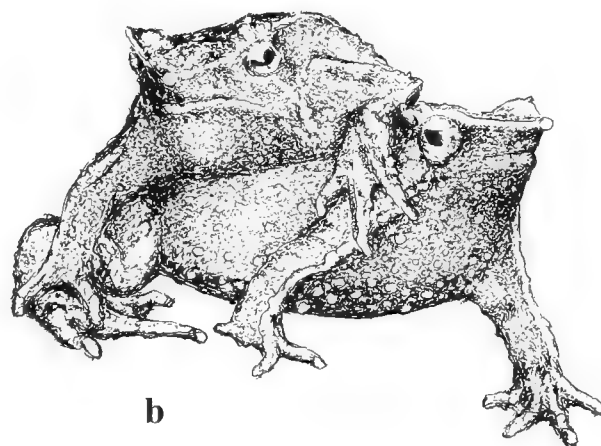
die Laichabgabe geeigneten Voraussetzungen gegeben sind.

Aufsitzen oder Apposition. Einen eigentlichen Amplexus oder Kopula mit Klammergriff nach allgemeiner Art der Froschlurche gibt es bei *R. darwinii* nicht. Es ist vielmehr ein Aufsitzen, wobei das ♂ die Vorderextremitäten von beiden Seiten an die Flanken des ♀ anlegt, ohne sich dabei festzuklammern. Die Hände werden am Boden abgestützt. Auch die Hinterextremitäten ruhen dabei auf dem Untergrund (Abb. 3 d). Da der „Amplexus“ als Festpunkt und Begriff im Verhalten der Froschlurche gilt, wird in dieser Arbeit der Ausdruck in Anführungsstrichen verwendet, ansonsten wird aber der Ausdruck: „Aufsitzen“ oder „Apposition“ bevorzugt. Er unterscheidet sich von der klassischen Form des Klammerns durch seine Schwäche. Die Verhaltensabläufe, die zum Aufsitzen führen, können wie oben geschildert in Abhängigkeit der Abstimmung und Synchronisation der Partner aufeinander sehr variabel sein.

Dieser Verhaltensabschnitt hingegen beinhaltet einen bereits hohen Grad an Abstimmung der Partner, was



a



b

Abb. 6. Kehlsack-Betrillern und Übereinanderrutschen. In dieser Phase sind Fluchtreaktionen und Auskeilen nicht mehr vorhanden. Diese Verhaltensweisen können sowohl im oder am endgültigen Eiablageversteck ebenso wie abseits davon stattfinden. **a** Bereits bei den ersten Kontaktaufnahmen ohne Flucht kann eine Berührung der Kehle des ♂ mit dem Rücken oder den Flanken des ♀ stattfinden. Dabei treten nach einiger Zeit der Kehlbewegung des ♂ mit normaler Atemfrequenz kurze Abschnitte mit einer zitternden Kehlbewegung gegen die Haut des ♀ auf. Dieses Kehltrillern findet in Intervallen während der ganzen Zeit des Zusammenseins des Paares bis zur etwaigen Eiablage statt; **b** Nachdem ein ♂ auf ein ♀ gehüpft ist, rutscht es darüber her und vollzieht Positionskorrekturen zur gleichsinnigen Parallelausrichtung. Auch das ♀ kompensiert, dadurch entsteht oft eine Überkompensierung, die zu einem hastigen Übereinanderrutschen führen kann, bei dem das ♂ meist wieder herunterfällt.

Fig. 6. Throat quiver and sliding over each other. At this stage flight reactions and kicking do no longer occur. This behaviour can occur inside or close to the definitive spawning site as well as away from it. **a** Already during the first contacts without flight of the female, the male's throat touches the back or the flanks of the female. After some time with throat movements of the male at the normal breathing frequency, his throat starts short bouts of quivering movements against the female's skin. Such specific throat movements of the male occur at intervals for the whole time the pair stays together until spawning; **b** After a male has jumped onto a female, he slides over her and adjusts his position to be parallel with her and have the same orientation of the body axis. As the female also tries to correct her body orientation these movements often result in an overcompensation so that a hectic series of movements begins and often the male falls off.

ein synchrones Abgeben der Gameten ermöglicht. Die im Folgenden beschriebenen Verhaltensweisen sind mit Ausnahme des Rufens im Zusammenhang mit einem erfolgreichen Ablaichen immer aufgetreten.

Rufen während des Aufsitzens. Während sich das ♂ auf dem ♀ befindet, reagiert es erneut besonders intensiv auf fremde Rufe. Es genügt hier, den Balzruf der Nasenfrösche nachzuahmen, und das in Paarung befindliche ♂ „fällt einem förmlich ins Wort“, noch bevor die Zeile beendet ist. Der unter diesen Umständen geäußerte Laut ist dem Balzruf gleich. In der Praxis erwies sich das Nachpfeifen des Rufes als gute Kontrolle, um festzustellen, ob sich in einem der Terrarien gerade ein Paar in Apposition befindet. Bei jedem Balzruf, der aus der Ferne vernehmbar ist, wird der eigene dagegengesetzt. Dabei ändert sich auch zwangsläufig das Bewegungsmuster des taktilen Reizes, den der Kehlsack des ♂ auf den Rücken des ♀ ausübt. Die Beobachtung des Paares zeigte, dass selbst wenn nicht sofort durch eine Lautgebung geantwortet wird, doch sogleich eine Veränderung der Atemfrequenz eintritt: der Atem stockt, als wolle das ♂ zum Ruf ansetzen. Dies ist nicht mit dem Kehlsack-Betrillern zu verwechseln.

Wie bereits erwähnt, hat der Ruf der Nasenfrösche auch territoriale Funktion (s. Diskussion), der die Distanz zwischen den einzelnen ♂♂ reguliert. Wenn nun schon an einem Platz abgelaicht wird, verhindert er so auch, dass in unmittelbarer Nähe ein anderes Gelege zustandekommt, welches für das spätere Auffindeverhalten der eigenen Brut und der Minimierung von Verwechslungen von Bedeutung ist (s. u.: Gelege-Standort).

Kehlsack-Betrillern während des Aufsitzens. Während der Apposition berührt der Kehlsack des ♂ den Rücken des ♀ im Rhythmus der Atmung. Nach einigen normalen Atemzügen folgt eine Serie von kurzen Vibrationen des Kehlsackes, wobei der Körper dichter angedrückt wird. Dies wird hier als Bestandteil der schließlich zur Eiablage führenden Stimulation des ♀ gedeutet. Unabhängig davon kann in Abständen ein kaum merklicher Tremor durch den ganzen Körper des ♂ gehen. Es ist nicht geklärt, ob dies ebenfalls der Stimulation des ♀ dient oder gar schon ein angedeutetes Vorpressen zur Samenabgabe ist. Das Kehltrillern ist nicht ausschließlich an die Apposition gebunden. Es wird bereits in einer viel früheren Phase des Verhaltens gezeigt. Es kann alle Verhaltensweisen mit etwas anhaltender Berührung zwischen ♂♂ und ♀♀ begleiten. Dem Kehlsack-Betrillern wird eine Bedeutung als Stimulans zur Eiablage beigemessen (s. Diskussion).

Aufrichten / Absenken und Flankendrücken. Gestützt auf die Vorderextremitäten, vergrößert oder ver-

kleinert das ♂ den Kontakt seiner Ventralfläche zum Rücken des ♀. Die Zeitabstände, in denen diese Umstellungen vorgenommen werden, betragen etliche Sekunden bis Minuten. Dabei wird zwangsläufig in diesen Abständen die Art und Weise und vor allem die Flächenbezogenheit der Stimulierung durch die Atembewegung und das Betrillern des Rückens verändert.

Ebenfalls in unregelmäßigen Abständen, aber unabhängig von den obigen Verhaltensweisen, drückt das ♂ mit einer zuckenden Bewegung die Vorderextremitäten beidseitig enger an die Flanken des ♀ an, was unabhängig von der Aufricht-Absenk-Bewegung geschieht.

3.2.6. Gameten-Abgabe. Das Aufrichten, das Absenken und das Flankendrücken haben mit einer schon fortgeschrittenen Situation in Vorbereitung der Gametenabgabe zu tun, aber selbst hier kann die Handlung noch abgebrochen werden. Daher wurden sie bereits im vorigen Kapitel abgehandelt. Es ist möglich, dass diese Bewegungen bereits die Eiabgabe einleiten. Letztlich wird diese aber erst durch das Kreuzdurchbiegen des ♀ deutlich.

Abdominalkontraktionen und Zehen-Klonus. Es konnten auch abdominale Kontraktionen des ♂ beobachtet werden, die möglicherweise eine Steigerung des oben erwähnten Tremors sind. Äußerlich ähneln sie aber auch den Kontraktionen bei einer Urinabgabe. Ob hier Sperma oder Urin zur generellen weiteren Anfeuchtung des Milieus abgegeben wird, konnte nicht geklärt werden.

In einer späteren Phase sah man auch weitergehende Kontraktionen, die krampfartiger wirkten, manchmal in die Extremitäten übergangen und schließlich zum Erzitern der Zehen führten.

Kreuzdurchbiegen und Abgabe der Eier. Der Moment des Abstoßens der Eier konnte im Terrarium bisher nicht auf die Stunde genau festgestellt werden, da die Hinterenden der Frösche beim Ablaichakt im Versteck verborgen sind. In einem Falle wurde jedoch beim Fotografieren ein Paar bei der Eiablage gestört, so dass das ♂ absprang. Hier wurde eine Ablaich-Position des ♀ mit bauchwärts durchgebogenem Rücken deutlich (Abb. 7). In dieser Lage verharrte es noch eine Viertelstunde bewegungslos, obgleich das ♂ nicht mehr dabei war. An der nachfolgenden Entwicklung der Eier konnte nachgewiesen werden, dass die Sperma-Abgabe des ♂ schon stattgefunden haben musste. das ♂ hat trotz der Störung später die Kaulquappen abgeholt, (s. u. Aufnahme der Kaulquappen, 2. Absatz).

3.2.7. Der Gelege-Standort. Das gegenseitige Anhüpfen zur Einleitung der Aufsitzens (s. o.: Ungerichtetes Balzverhalten und ff.) bewirkt Stand-

ortveränderungen, die dafür ausschlaggebend sind, wo am Ende das Gelege seinen Platz bekommen wird. Im Allgemeinen wird dies das Versteck (oder eine der anderen Unterschlupfmöglichkeiten) im Territorium des ♂ sein, in welches es sich zurückzieht, gefolgt vom ♀.

Meistens sind auf einem Raum von wenigen Quadratdezimetern mehrere Versteckmöglichkeiten wie überwachene Lücken im Gestein oder zwischen Holzstücken oder eine Art von Sasse, die mit Vegetation überdeckt ist, in welcher das Paar ablaicht. Der endgültige Gelegestandort braucht nicht unbedingt das Versteck zu sein, von dem aus das ♂ ursprünglich rief, sondern hängt von der wechselseitigen Lock- und Folge-Aktivität der Tiere vor dem Laichakt ab. Auch im Terrarium waren es in allen beobachteten Fällen entweder ganz oder zumindest zum großen Teil von Vegetation überdeckte Mulden.

Obgleich Wasserrinnsale in den Ablaichbiotop von *Rhinoderma darwini* gehören (s. o.: Verteilung im Gelände), wurden die Eier immer außerhalb des Wassers, ja sogar in gewisser Hinsicht annähernd überflutungssicher abgelegt. So wurden auch im Terrarium die Versteckmöglichkeiten bevorzugt, die 3 bis 5 cm über dem Spiegel des Wasserteils gelegen waren und sich sozusagen oberhalb der Uferböschung befanden. Obgleich das Anhüpfverhalten manchmal bewirkt, dass die Tiere einfach ins Wasser plumpsten, so kamen direkt im Wasser nie weiterführende Balzhandlungen zustande. Im Wasser abgelegte Eier wären für die Aufzucht verloren, da das ♂ sie später dort nicht aufnehmen kann. (s. Diskussion). Bezeichnenderweise ist das Aufsitzen eines ♀ auf einem ♂, und nicht umgekehrt!, schon einmal im Wasser beobachtet worden. Dieser Fall ist jedoch – im Sinne eines an falschem Ort abgelegten Geleges – belanglos, da es in dieser Art der Zusammensetzung nicht zur Eiablage kommen kann.

3.2.8. Die Zeit nach der Eiablage. Der Ablagetermin selbst konnte nur auf den Tag genau, nicht aber auf die Stunde genau ermittelt werden (s. o. Kreuzdurchbiegen und Abgabe der Eier), da der Eiaustritt verdeckt geschieht. Dennoch ist dies der Beginn eines wichtigen Lebensabschnittes, der bis zur Kaulquappenaufnahme dauert. Während dieser Zeit entwickeln sich die Eier im luftfeuchten Mikroklima im Inneren des Versteckes, also außerhalb des Kehlsackes, bis die Kaulquappen schlüpfen und vom ♂ aufgenommen werden. Bis dahin müssen sie 20 Tage oder mehr warten (s. u. Entwicklung der Eier). Eine Entwicklungstabelle wurde von JORQUERA et al. (1972) erarbeitet (vgl. auch JORQUERA et al. 1981).

Verhalten nach der Eiablage. Bis auf einen Fall, in dem das ♂ durch eine Störung verscheucht wurde

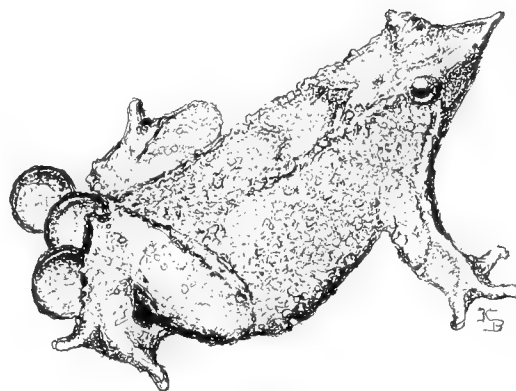


Abb. 7. ♀ mit abgelegten Eiern und durchgebogenem Rücken. Das Paar wurde beim Ablaichen gestört. Das ♂, das sich vorher noch in Appositionsstellung (vgl. Abb. 3 d) befand, ist gerade weggehüpft.

Fig. 7. Female with eggs and an overextended back. The pair was disturbed during spawning. The male formerly in apposition (see fig. 3 d) just jumped off.

(Abb. 7), war es immer das ♀, das den Ablaichplatz zuerst verließ. Das ♂ blieb dann auf den Eiern oder daneben sitzend zurück. In den nächsten Stunden oder am nächsten Tag verschwand es im Allgemeinen ebenfalls.

Auch das ♂ verhält sich dann wieder in einer sehr ähnlichen Weise, wie es bereits vor dem Paarungsakt war. Es können dann wieder Balzrufe auftreten. Es ist nicht geklärt, ob in dieser Zeit auch etwa mit einem anderen ♀ ein weiteres Gelege produziert werden kann. In den wenigen Fällen, in denen in den Terrarien ein weiteres ♀ zur Verfügung stand, geschah das jedenfalls nicht, was allerdings auch an mangelnder Bereitschaft des zweiten ♀ gelegen haben kann. Alle Tiere im Terrarium verhalten sich, als sei nichts geschehen, fressen normal weiter und machen ihre üblichen Exkursionen durch das Terrarium.

Erneutes Erscheinen der ♂♂ beim Gelege. Einige der ♂♂ wurden in unregelmäßigen Abständen wieder bei ihrem Gelege gesehen. Selten saß ein ♂ sogar mal darauf. Von einer regelmäßigen Bewachung oder Brutpflege kann hier nicht die Rede sein. Es konnte auch nicht nachgewiesen werden, ob diese erneute Kontaktaufnahme überhaupt etwas mit den Eiern zu tun hat oder sonst irgendwie mit der vorher erfolgten Eiablage ursächlich gekoppelt ist. Das ♂ befindet sich sowieso im Umkreis seines Revieres, so dass auch die Wahrscheinlichkeit, dass es sich direkt beim Gelege befindet, vorhanden ist. Oft konnte aber kein einziger Nachweis in dem Zeitabschnitt bis zum Schlupftermin für die Anwesenheit des ♂ beim Gelege erbracht werden. Als sicher kann gelten, dass ♂♂ und Brut über

längere Zeitabschnitte durch einen gewissen Abstand räumlich getrennt sind (Diskussion).

Entwicklung der Eier. Da JORQUERA et al. (1972, 1981) eine detaillierte Entwicklungstabelle veröffentlichten, brauchen hier keine Angaben zu den Einzelstadien gemacht zu werden. Diese Autoren beließen die Eier bei einer konstanten Temperatur von 18°C. In unserem Falle dauerte die Entwicklung etwa ebenso lang bei einer Temperatur von etwa 13 bis 15°C (mit Extremen zwischen 8 und 22°C). Es ist also festzustellen, dass eine um rund 5°C geringere Mitteltemperatur die Entwicklung nicht verlangsamte. Temperaturschwankungen können stimulierend sein und entsprechen überdies mehr den Verhältnissen in der Natur. Bei weiterem Absinken der Temperaturen allerdings (das heißt: im Mittel nur 7 bis 10°C), bedeutete das eine wesentliche Verzögerung: die Entwicklungszeit bis zum Schlüpfen wurde laut Protokollen bis auf 28 Tage verlängert.

Hier muss darüber hinaus auf ein weiteres Temperatur-Problem hingewiesen werden, das vielleicht mit den Besonderheiten der Terrarienhaltung in Zusammenhang stehen kann: Da die Tiere im Terrarium, wenn man die Geschlechter nicht trennte, im sehr zeitigen Frühjahr ablaichten, sobald etwas milderes Wetter eintrat, konnten aufkommende Temperaturstürze bewirken, dass die Eier sehr niedrigen Temperaturen ausgesetzt waren. Unter einem Mittel von 10°C konnte es geschehen, dass Schimmelpilze, die sich für gewöhnlich auf unbefruchteten Eiern entwickeln, nun auch ihr Wachstum auf die befruchteten Eier ausdehnten. In diesem Falle waren die Embryonen im Entwicklungswettlauf den Pilzen unterlegen und wurden schließlich von diesen überwuchert und getötet. Bei etwas höheren Temperaturen gewannen im Allgemeinen die Embryonen den Wettlauf. Es zeigte sich dann, dass die Hyphen der Pilze an den Hüllen der gesunden Eikapseln Halt machten. Sicherlich geht von den gesunden Eiern oder Embryonen eine antibiotische Wirkung auf die Pilze aus, wie sie auch vom Laich anderer Froschlurche bekannt ist.

Während der Entwicklung zappeln die Kaulquappen in den Eikapseln bereits lange vor dem Schlüpfen (vgl. JORQUERA et al. 1972: 3 und Abb. bzw. Stadium 10 der Embryonalentwicklung; dieses entspricht etwa dem Stadium 18 nach der Standardtabelle von LIMBAUGH & VOLPE 1957). Auch wenn sich das ♂ in der Nähe der Eier befand, konnte keine eindeutige Reaktion desselben auf die Bewegung im Inneren der Kapseln festgestellt werden. Auch in den Zeitabschnitten, in denen die Bewegung in den Eikapseln mehr und mehr zunahm, war das ♂ auch kaum einmal beim Gelege anwesend.

Schlüpfen der Kaulquappen. Der Schlüpfungsakt tritt durch Auflösung der Eihülle ein. Die Kaulquappen schwimmen dann in einer Substanz mit einer Konsistenz wie dünnflüssiges Gelee, welches die gesamte Brut in einer Masse zusammenhält und zunächst auch verhindert, dass die Feuchtigkeit in den darunterliegenden Boden absickert. Dieses bietet den Kaulquappen immer noch einen gewissen Schutz vor Austrocknung und wahrscheinlich auch ein geeignetes aquatisches Atem-Milieu. Dennoch nimmt die Viskosität des Gelees ständig ab, so dass, wenn die Brut nicht rechtzeitig „abgeholt“ wird, nach etwa 2 Tagen alles restlos im Boden versickert und die Tiere ungeschützt liegen bleiben. Meistens ist jedoch, sobald das Schlüpfen beginnt, das ♂ zur Stelle.

Das Kaulquappen-Zappeln. PFLAUMER (1933: 133) beschreibt sehr eindrucksvoll das Bild, das entsteht, wenn die Kaulquappen sich in den Eikapseln bewegen: Wenn sie sich dabei vor- und zurückwenden, würde abwechselnd ihre helle und ihre dunkle Seite sichtbar, welches wie ein Blinkfeuer erschiene. Das ♂ würde wie gebannt davorsitzen und danach schnappen und so die Brut aufnehmen. Diese auffällige Bewegung in den Eikapseln konnte auch ich beobachten. Wegen der Auffälligkeit könnte man darin ein geradezu ideales Signal vermuten, das das ♂ zum Zuspinnen veranlasst. Dennoch konnte ich nie eine Aufnahme beobachten, solange die Kaulquappen noch in der Eikapsel waren, sondern stets erst nach dem Schlüpfen. Aber auch dann weisen die Tiere auffällige Bewegungsmuster auf, welche Signalcharakter haben könnten. Wie bereits in den Kapseln wenden sich die Kaulquappen in Abständen von mehreren Minuten oder Stunden mehrmals hintereinander hin und her; danach tritt erneut eine Bewegungspause ein. Der Bewegungsablauf ist ein Schlängeln, bei dem der Schwanz mal an der rechten, mal an der linken Flanke entlanggeführt wird. Meistens sind die Tiere dabei in Bauchlage. Es kommen aber auch Drehungen vor, bei denen der Bauch mit dem hellen Dottersack kurzzeitig nach oben weist. Vor allem, wenn die Masse der Gelatine bereits stärker abgenommen hat, ragt manchmal in einer typischen S-Bewegung der nach oben abgewinkelte Schwanz der Larve, die sich dabei in Bauchlage befindet, aus der gallertartigen Masse heraus. Dieses ist aber nicht eine zur Aufnahme nötige Voraussetzung. Es dürfte vielmehr eine weitere Intensivierung des Signals darstellen, wenn das Individuum nach längerem Warten immer noch nicht aufgenommen wurde. Da nicht bekannt ist, ob dies ein spezifisches Sondersignal ist, wurde hier darauf verzichtet, dieser Bezeichnung einen eigenen Status zuzuordnen. Die Kaulquappen zappeln ausdauernd. Im Falle der Nichtaufnahme nimmt schließlich die Intensität und auch die Häufigkeit der Bewegung ab. Es tritt ein Erschöpfungszustand ein. Nur sich bewe-

gende Kaulquappen werden aufgenommen (vgl. folgende Abschnitte).

Die Schattenreaktion der Kaulquappen. Das Zappeln der Kaulquappen, sowohl innerhalb als auch bereits außerhalb der Eihülle, ließ sich leicht durch kurzes Beschatten mit der Hand auslösen oder durch einen schnellen Wechsel in der Lichtintensität, was sich auch beim Hantieren während des Fotografierens zeigte. Bei sukzessiven Wiederholungen der Lichtintensitätsänderung trat jedoch schnell ein Nachlassen der Reaktion ein. Die Annäherung des ♂ bewirkt ebenfalls einen optischen Reiz im Sinne einer Lichtintensitätsänderung, der die Kaulquappen zum Zappeln veranlasst. Dieses wiederum kann das Zupschnappen des ♂ auslösen, meistens aber zunächst nur das Anvisieren. Das Zupschnappen geschieht dann nach einer der nächsten spontanen Zappelaktionen der Kaulquappe.

Aufnahme der Kaulquappen. In unseren Terrarien erschien das ♂, soweit es dabei beobachtet werden konnte, meistens erst bei oder nach dem Schlüpfen der Brut erneut am Gelege. Selbst wenn es zu früheren Terminen einmal anwesend war, nahm es die noch in den Eiern befindliche Nachzucht nicht auf, auch dann nicht, wenn sich die Embryonen in den Eikapseln schon lebhaft bewegten. Ist der Schlüpfungsakt aber eingetreten, dann sitzt das ♂ oft stundenlang vor den Larven, die im viskosen Schleim der verflüssigten Eihüllen schwimmen.

Beim Beobachten ließ sich ein gewisses Maß an Störung der Tiere nicht vermeiden, zumal das Versteck oft durch Beiseitebiegen der Vegetation einsehbar gemacht werden musste. Einmal wurde festgestellt, dass – vielleicht auch störungsbedingt – sich das ♂ in zwei aufeinander folgenden Sätzen, die jeweils unter Abgabe des Anhüpflautes vorstatten gingen, vom Nest entfernte. Dennoch war dieses Tier innerhalb zwei bis drei Stunden wieder beim Nest und hat die letzte noch verbleibende Kaulquappe abgeholt. Normalerweise wird keine einzige zurückgelassen.

Der Zeitpunkt der Kaulquappenaufnahme in Bezug auf den Verflüssigungsgrad der Gelatine kann variieren. Auch Aufnahmen der Brut, wenn die Gelatine weitgehend verschwunden ist (s. o.: Das Kaulquappen Zappeln), konnten an unserer Zuchtgruppe belegt werden. Entgegen Angaben von PFLAUMER (1933) gab es keine Aufnahmen vor dem Schlupf. Andererseits können aber auch etwas ältere Kaulquappen, die schon einmal im Kehlsack waren, nach künstlicher Entnahme erneut aufgenommen werden (vgl. BUSSE 1971). Das Verhaltensmuster, das für den Vater als Auslöser wirkt, kann demnach eine relativ große Variationsbreite haben; es hat also weitgesteckte Grenzen, innerhalb derer es immer noch funktioniert (s. Diskussion).

Kaulquappen-Schnappen. Die Aufnahme der Brut erfolgt als momentane Reaktion auf die Bewegung der geschlüpften Kaulquappen. das ♂ stürzt sich dabei Kopf voran in die gallertartige Masse. Obgleich die Situation Ähnlichkeit mit dem Beutefangverhalten hat (Abb. 8), ist der Bewegungsablauf durch die hohe Viskosität des Mediums in der Form verändert und erheblich verlangsamt. Das Vorschnellen der Zunge funktioniert im Schleim nicht, so dass sich das ♂ mit dem Maul vielmehr überstülpen muss. Die dennoch vorhandene motorische Ähnlichkeit des Kaulquappen-Schnappens legt nahe, dass es evolutiv aus dem Beutefangverhalten entstanden ist (s. Diskussion).

Nach der eigentlichen Aufnahme jeder einzelnen Kaulquappe bleibt das ♂ mit seinem Maul relativ lange im Schleim eingetaucht (Abb. 8). Anschließend wird der Kopf wieder aus der zähen Masse herausgehoben, wobei die Maulspalte erst dann richtig geschlossen wird, wenn das breitfächerige Schleimband abgerissen ist. Die Atembewegung der Kehle des Vartieres ist in dieser Situation besonders unauffällig und von geringer Amplitude.

Überleitung der Brut in den Kehlsack. In dem Augenblick, wenn die Larve im Maul des ♂ ist, muss es eine gänzlich andere Steuerung der Bewegungsabläufe als beim Fressverhalten geben. Obgleich das Verschlucken einzelner Larven nicht ganz auszuschließen ist, so landen sie doch meistens im Kehlsack.

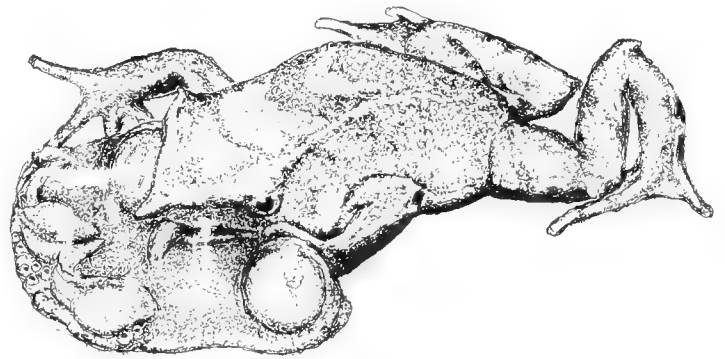


Abb. 8. Die in der Gallerte der sich auflösenden Eihüllen zappelnden Kaulquappen werden vom ♂ aufgenommen, wobei der Vorgang – bedingt durch den Schleim – langsamer als beim Beutefang vor sich geht. Aus dem Maul ragt noch das schleimüberzogene Schwanzende einer gerade aufgenommenen Kaulquappe heraus. Zwei Kaulquappen sind noch vor dem ♂. Links und rechts seines Kopfes sind zwei verdorbene (unbefruchtete) Eier.

Fig. 8. The tadpoles whiggling in the jelly of the dissolving egg capsules are taken up by the male. Due to the viscosity of the slime, the performance is slower than catching prey. The tail of one tadpole covered with slime is still protruding from the mouth. Two more tadpoles are still lying in front of him, a decomposing (unfertilized) egg can be seen on each side of the head.

sack, wo die Voraussetzungen für die Aufzucht gegeben sind. Nach der zahlenmäßigen Kontrolle fehlten manchmal einige der aufgenommenen Individuen bei der Endabrechnung der nach dem Austragen abgegebenen Jungfröschen. Trotzdem ist die physiologische Fehlerquote gering. Die Larvensterblichkeit ist selbstverständlich viel geringer als bei Arten mit freilebenden Kaulquappen.

3.2.9. Das Austragen der Brut. Nachdem die ♂♂ die Larven aufgenommen haben, verhalten sie sich ähnlich wie andere nichtreproduktive Tiere auch. Gelegentlich kehren sie zum Versteck zurück, aber die Neigung, zum Unterstand zurückzukehren, ebbt ab und die normalen Streifzüge durch das Terrarium werden wieder aufgenommen. Während der Entwicklung der Kaulquappen breitet sich der Kehlsack über die gesamte Bauchfläche aus (Abb. 9). Bei unserer Zuchtgruppe dauerte das Austragen etwa zwei Monate. FORMAS (1979) gibt mit 34 Tagen eine kürzere Tragzeit an (s. Diskussion). In den wenigen Fällen, in denen ♂♂ mit der Brut in die Winterruhe gingen, dauerte das Austragen ein Mehrfaches davon.

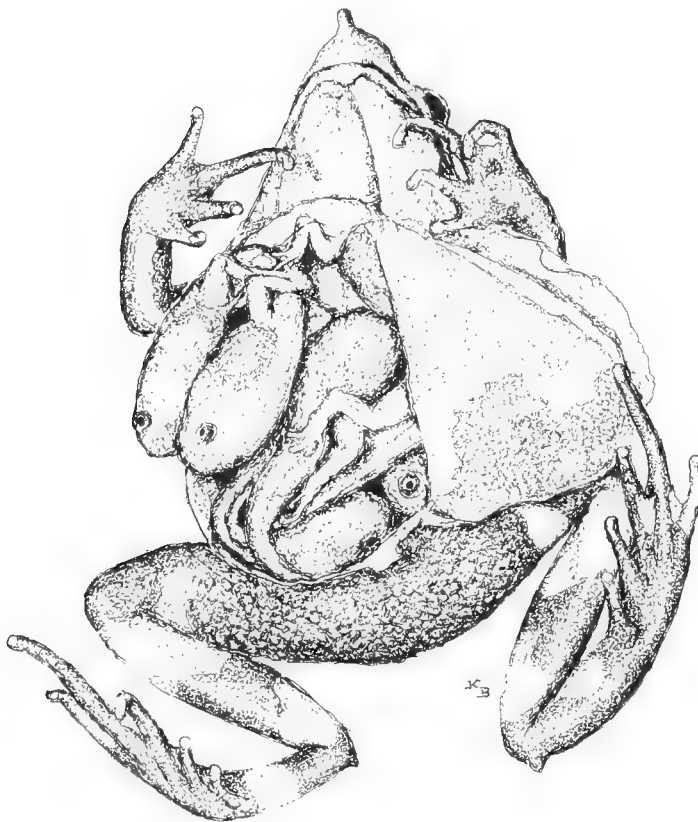


Abb. 9. Tragendes ♂ mit Kaulquappen in relativ fortgeschrittenem Entwicklungszustand. (Präparation eines lange nach der Konservierung aufgeschnittenen Exemplares).

Fig. 9. "Pregnant" ♂ with tadpoles in a relatively advanced state of development. (Collection specimen dissected long after preservation).

Nahrungsaufnahme tragender ♂♂. Da die aufgenommene Brut nicht etwa im Maul, wie bei einigen maulbrütenden Fischen der Familie Cichlidae, oder gar im Magen, wie etwa bei dem Froschlurch *Rheobatrachus silus* (vgl. TYLER 1983: 36ff.), sondern in der Kehlsacktasche ausgetragen wird, bleibt der Verdauungstrakt frei und der Futteraufnahme steht nichts im Wege. Tragende *R. darwinii* ♂♂ fressen normal weiter, was auch bei der langen Tragzeit von etwa 2 Monaten notwendig ist. Die Behauptung von KRIEG (1924: 160), tragende ♂♂ würden nichts fressen, ließ sich nicht bestätigen. Eine Beeinträchtigung der Nahrungsaufnahme ist, sofern überhaupt vorhanden, sicherlich nicht groß. Es konnte lediglich beobachtet werden, dass die Tiere manchmal nach Abgabe der Jungen recht „eingefallen“ aussehen, also bis zu einem gewissen Grade abgemagert sind.

Aktivitäten der Kaulquappen im Kehlsack. Die Kaulquappen sind durch die stark pigmentierte und undurchsichtige Kehl- und Bauchhaut des ♂ nicht direkt zu sehen. Das Antippen des Bauches eines tragenden Exemplares bewirkt aber manchmal, dass die Brut in der Tasche anfängt, wild umherzuzappeln, wobei eine Larve die andere mit der Bewegung ansteckt. Man kann die schwimmenden oder schlängelnden Bewegungen daran erkennen, dass sich die Oberflächen der Tiere durch die Ventralhaut reliefartig durchdrücken, so dass Körper und Schwanz und später auch die Extremitäten erkennbar werden. Position, Anzahl und Entwicklungsstand können auf diese Weise grob abgeschätzt werden.

Balzaktivitäten tragender ♂♂. Normalerweise lassen sich bei tragenden ♂♂ keine Balzaktivitäten mehr erkennen. Das Balzrufen wird generell eingestellt. Selten hört man aber auch von tragenden Exemplaren ein leises und etwas gequetschtes Piepen. Eine klare Ausnahme bildete nur ein Exemplar, welches unbeobachtet im sehr zeitigen Frühjahr 1988 an eine Brut, die aus nur 2 Kaulquappen bestand, kam. Die Tragzeit fiel in einen Jahresabschnitt, in welchem vornehmlich gebalzt wird; so ließ dieses tragende ♂ im Gegensatz zu anderen den Balzruf der nichttragenden Artgenossen hören. Ob es in dieser Situation auch zur erfolgreichen Zeugung und parallelen Zeitigung eines 2. Wurfes hätte kommen können, konnte nicht geprüft werden. In den Terrarien geschah es jedenfalls nicht, was auch an Gefangenschaftsbedingungen und der jeweiligen An- oder Abwesenheit von anderen ablaichbereiten Individuen gelegen haben kann. Selbst wenn unter natürlichen Bedingungen eine Aufnahme neuer Brut von ♂♂, die bereits Junge tragen, möglich wäre, so ist sie auch im Freiland selten, was daran zu ersehen ist, dass der Inhalt der Bruttasche eines Tieres (fast) immer aus gleichaltrigem Nach-

wuchs besteht (vgl. u.: Diskussion, Steuerung der Brutentlassung).

3.2.10. Das Entlassen der Brut. Ohne erkennbare vorherige Ankündigung tauchten in den Terrarien, in denen sich ein tragendes ♂ befand, ein oder mehrere Junge auf. Mit etwas Glück konnte dann gelegentlich noch gerade die Freigabe der restlichen noch im Kehlsack verbliebenen Brut beobachtet werden, welches durch charakteristische Bewegungsabläufe gekennzeichnet ist.

Ausspeien der Jungfrösche. Der Vater entledigt sich des Nachwuchses durch einen auffälligen motorischen Vorgang (Abb. 10). So gelangen die fertig umgewandelten Jungfröschen nacheinander ins Freie. Der Abstand zwischen einem und dem nächsten beträgt Minuten oder Stunden, ist aber, sofern der Vorgang beobachtet werden konnte, binnen eines Tages abgeschlossen.

Maulöffnen mit Rumpf-Kontraktionen. Bevor die Jungen in Erscheinung treten, öffnet der Vater einige Male das Maul, bei einer der Öffnungen treten krampfartige Kontraktionen des Rumpfes auf, bei denen jedes Junge einzeln ausgestoßen wird (Abb. 10a). Die Bewegung erinnert an das Sichwinden, das manchmal beim Schlucken schwieriger Beute auftritt. Im Gegensatz dazu wird aber das Maul weit geöffnet. Die Kontraktionen sind außerdem heftiger. Gelegentlich wird mit den Vorderextremitäten nachgeholfen, und zwar in gleicher Weise, wie auch andere Froschlurche sich etwa einer ungeeigneten Beute entledigen (vgl. JANVIER 1935: 202).

Herausgleiten bei wenig geöffnetem Maul. Noch bevor das herausschießende Junge ins Freie gelangt, wird das Maul wieder teilweise geschlossen, so dass es das letzte Stück auf dem Weg nach draußen zwischen den Kiefern des Vaters abgebremst wird und manchmal noch sekundenlang am Hinterbein vom Maul des Vaters herabhängt (Abb. 10b, c).

3.2.11. Das Verhalten nach der Jungenabgabe. Nachdem die Jungen entlassen wurden, war oft eine erhöhte Unruhe des ♂ zu beobachten, das sich dann viel im Terrarium bewegte, als wolle es das Gebiet verlassen, was sich aber nach einigen Tagen legte. Es trat wieder das Normalverhalten ein, bei dem die Streifzüge auf das für die Nahrungsaufnahme notwendige Maß eingeschränkt wurden.

Ende der Brutpflege und Standortwechsel. Wenn die Jungen entlassen sind, endet die eigentliche Brutpflege. Oft ist dies auch mit einer erhöhten Wanderaktivität des ♂ verbunden.

Kannibalismus-Hemmung. Anfangs hatte ich die Jungen immer gleich nach ihrer Entlassung vorsorglich aus dem Terrarium entfernt, weil ich befürchtete, dass die erwachsenen Tiere sie auffressen würden. Es

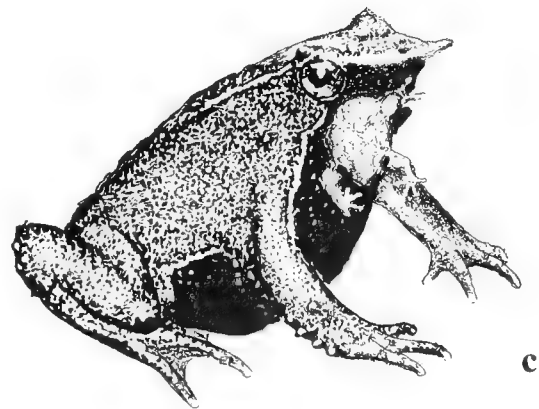
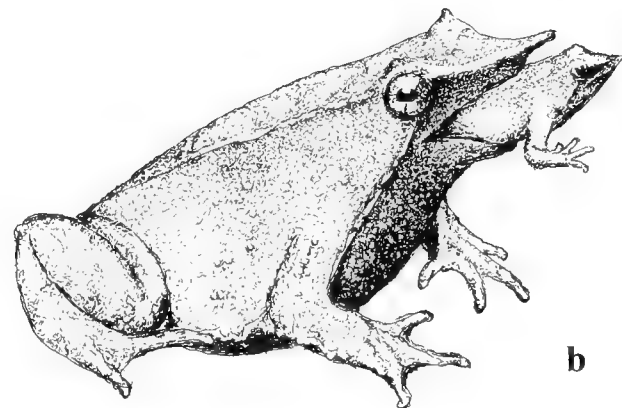
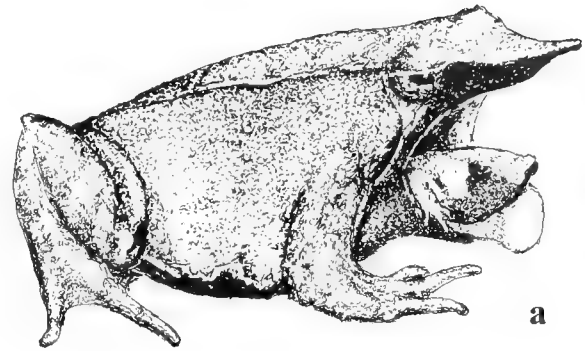


Abb. 10. Entlassung der fertig metamorphosierten Jungfrösche durch das ♂. **a** Das Ausstoßen der Jungfrösche wird durch vehemente Rumpfkontraktionen des ♂ mit gleichzeitigem extremen Maulaufreißen eingeleitet, bis ein Junges erscheint; **b** Das Junge schießt schnell heraus, aber bevor es ganz draußen ist, wird das Maul wieder annähernd geschlossen; **c** Manchmal hängt das Junge, bevor es auf den Boden fällt, noch an den Hinterbeinen kurz vorwärts oder seitwärts aus dem Maul herab. (das hier dargestellte ♂ ist ein anderes Exemplar als das von Abb. a und b).

Fig. 10. Release of fully metamorphosed froglets by the male. **a** The expulsion of the froglets is preceded by strong abdominal contractions and extremely wide opening of the mouth of the male until the froglets emerge; **b** The froglets emerge quickly, but the mouth is already nearly closed again before the froglet is fully emerged; **c** Sometimes froglets still hang from the mouth of the male being held by him. (The male figured here is another individual than the one figured in figs. a and b).

gibt viele Froschlurch-Arten, die andere Frösche fressen, wobei selbst Artgenossen oder gar die eigene Nachzucht nicht verschont werden. Diese Befürchtung war bei *R. darwinii* unbegründet: Obgleich sich die Jungfröschen sehr ähnlich wie kleine Grillen – eine Vorzugsbeute der Nasenfrösche – bewegen, werden sie von adulten Artgenossen beiderlei Geschlechts nicht angegriffen und können getrost im gleichen Behälter aufgezogen werden. Es muss eine Fähigkeit geben, Gestalt- und/oder Bewegungsmuster der Jungfröschen zu erkennen, die als Verhaltenssperre gegen ein auf junge Individuen gerichtetes Beuteschnappen dient und somit den Kannibalismus wirksam verhindert.

Verhalten der Jungfrösche. Gleich nach der Entlassung verhalten sich die Juvenilen sehr ähnlich wie nichtreproduktive adulte Tiere und unternehmen kleine Streifzüge durch das Terrarium. Nach wenigen Tagen bis zu einer Woche beginnen sie mit der Futteraufnahme, wobei in unseren Terrarien Collembolen, Blattläuse und *Drosophila melanogaster* sowie später auch die größere *D. funebris* eine wichtige Rolle spielen.

3.2.12. Das Aufwachsen und die Vervollständigung des Lebenszyklus. Bezüglich des zeitlichen Ablaufes der Jugendentwicklung, Erlangung der Geschlechtsreife und Lebenserwartung musste auf in den Terrarien gewonnene Daten zurückgegriffen werden. Diese können erheblich von den Freilandbedingungen abweichen. Dennoch könnten hier Aussagen zur Form und Färbungsänderung während der Entwicklung gemacht werden.

Jugendentwicklung und Wachstum. Frisch entlassene Jungfrösche sind in ihrer äußeren Form den Erwachsenen schon recht ähnlich. Die Nasenfortsätze sind im Verhältnis jedoch noch nicht voll ausgeprägt (Abb. 10). Es können auch manchmal noch mehr oder weniger starke Reste der Schwanzflosse vorhanden sein, die sich aber in wenigen Tagen zurückbilden. Bis ein Exemplar voll ausgewachsen ist, dauert es 3 bis 4 Jahre.

Entwicklung und Änderungen des Farbmusters. Die Jungfrösche haben zunächst noch eine wie bei den Kaulquappen etwas durchscheinende Bauchhaut. Daher ist auch das Bauchmuster zunächst diffus. Erst innerhalb der ersten Lebenswochen vermehrt sich die Einlagerung von Guanin und Melanin, die das kontrastreiche „plakative“ Aussehen der Bauchhaut entstehen lässt. Dieses verändert sich danach nur langsam. Die Rückenfärbung ist weniger konstant. Sie kann sich bei einem Individuum mehrmals im Leben von bräunlichen zu grünlichen Tönen in wechselnder Fleckung beider Farben ändern. Frappierend war hierbei das Beispiel eines Exemplares, das ursprünglich hellbraun war, sich dann aber eine Zeit vorwiegend in

einem Bereich mit vielen hellgrünen Teichlinsen *Lemna* sp. aufhielt. Es entwickelte auf der Rückenfläche hellgrüne Flecken. Die Flecken vermittelten den Eindruck, als wären einzelne Teichlinsen beim Auftauchen aus dem Wasser auf dem Rücken haften geblieben.

Erreichen der Geschlechtsreife. Ab dem zweiten Sommer kann man gelegentlich junge ♂♂ rufen hören. Der Ruf der jüngeren ist höher, aber auch leiser als der voll erwachsener Tiere. Im Allgemeinen ist aber erst nach dem dritten oder vierten Sommer eine nennenswerte Beteiligung eines jungen ♂ an den allgemeinen Rufinteraktionen im Terrarium feststellbar. Bei manchen Individuen konnte auch wesentlich später noch kein intensives Rufen vermerkt werden. Das erstmalige, äußerlich sichtbare Anlegen von Laich – an einer deutlichen Zunahme des Körpervolumens der ♀♀ zu erkennen – findet ebenfalls im dritten oder vierten Sommer statt. Aber auch hier kann es sich wesentlich hinauszögern. Alte Tiere, zum Teil über 10 Jahre, haben einen wesentlich höheren Anteil an der allgemeinen Ruf- und Balzaktivität als jüngere (s. o.: Allgemeine Balzaktivität und Rufe).

Lebenserwartung. Die ältesten Tiere erreichten im Terrarium ein Alter von 15 Jahren, wobei die Reproduktionsaktivität in der letzten Saison immer noch nicht nachgelassen hatte. Es gab aber in jedem Jahr einige wenige jüngere Tiere, die vorzeitig starben. Meistens war die genaue Todesursache unbekannt. Nur in einigen Fällen war es klar, dass einzelne an den Folgen zu hoher Temperaturen im Terrarium starben.

4. DISKUSSION

4.1. Allgemeines

Wir müssen davon ausgehen, dass die Evolution ein Vorgang ist, bei dem in jedem aktuellen historischen Moment der Organismus als Ganzes und im Speziellen seine Fortpflanzungs-Biologie eine funktionierende Einheit sein muss. Wenn sich eine bestimmte Modalität selektiv durchsetzt, ist das ein Zeichen dafür, dass sie unter den gegebenen Bedingungen noch besser als die vorausgegangene funktioniert. Das geht nur, wenn alle Teile der Physiologie, worunter hier auch die Verhaltens-Physiologie zu verstehen ist, zueinander passen. Es besteht also die Forderung, dass die Einzelteile sich wechselseitig einander anpassen müssen. Das ist eine Anpassung des Organismus an sich selber. Darüber hinaus ist zu betrachten, dass es Passungen (Präadaptationen) gibt, die manchmal der Ansatzpunkt sind, wo die Selektion ansetzen kann und die Evolution in eine gewisse Richtung gedrückt wird. In kleinen Schritten eines quantitativen Kontinuums lässt sich ein evolutiver Prozess gut verstehen. Problematisch ist jedoch heute nach wie vor, die Evolu-

tionsmechanik von „alles oder nichts“-Schritten zu begreifen, wie etwa Maulbrüten oder Nichtmaulbrüten, wo Zwischenstufen funktionell schwer vorstellbar sind. Auch Begriffe wie „systemische Mutationen“ helfen nicht weiter, denn der genetische Code ist zwar ein Ergebnis aus seiner Vergangenheit, weiß aber nichts von seiner Zukunft. So ist auch sehr unwahrscheinlich, dass bei großen Mutationen alle Teile ihres Ergebnisses auch physiologisch zusammenpassen werden. Obgleich im Verständnis der Entstehung des Maulbrütens bei *Rhinoderma* solche Unklarheiten bestehen, lässt sich partiell doch auf einige evolutiv notwendige, funktionelle Verquickungen verschiedener Verhaltensbereiche rückschließen.

In dieser Diskussion sollen zunächst die Eigenheiten der Biologie von *Rhinoderma* im Lichte eigener und fremder Ergebnisse verglichen werden, wobei auch auf Widersprüche aufmerksam gemacht wird. In der Hauptsache aber wird die oben angesprochene Verquickung der Einzelelemente im Hinblick auf ihre Funktionalität als physiologische Gesamtheit in jedem Punkt ihrer Entstehung diskutiert.

4.2. Zusammenhang zwischen Land-Ablaichen und Brutpflege bei Anuren

In den letzten Jahren sind unter den Amphibien immer mehr Fälle bekannt geworden, bei denen der Fortpflanzungszyklus von der Modalität mit einem wasserbewohnenden Kaulquappenstadium mehr oder weniger stark abweicht. Häufig werden im freien Wasser ablaufende Entwicklungsphasen der Embryonal- oder Larvalentwicklung reduziert, was bis zum gänzlichen Wegfall der wasserbewohnenden Entwicklungsetappen führen kann. Heute kann man die Anuren als die an unterschiedlichsten Fortpflanzungsweisen reichste Wirbeltiergruppe betrachten. Revisionen hierzu finden sich bei CRUMP (1995), DUELLMAN (1989, 1992), DUELLMAN & TRUEB (1986), LAMOTTE & LESCURE (1977), WUNDER (1932) und NOBLE (1931). Diese Übersichten zeigen darüber hinaus, dass Formen der Brutpflege hauptsächlich bei an Land (oder in sehr kleinen Wasserkörpern) ablaichenden Arten entstanden sind. Dies trifft auch für *Rhinoderma* zu. Auch bei Krabben der Familie Sesamidae zeigt sich ein Beispiel von Brutpflege an Land, das eine frappierende Ähnlichkeit zu dem der Dendrobatiden aufweist, und ebenfalls mit der Verlagerung der Fortpflanzung auf das terrestrische Milieu verbunden ist (DIESEL & SCHUBART 2000).

Es ist allgemein anerkannt, dass der Besitz von Larven, die sich einen ganz anderen Lebensraum und andere Nahrungsressourcen als die adulten Tiere erschließen, einen Schlüssel zum Erfolg darstellt. Dies mag auch allgemein für die Entwicklungsweise der Anuren mit aquatischen Kaulquappen zutreffen. Andererseits stellt aber der Gegensatz zwischen Land-

und Wasserleben von Adulten und Larven gleichzeitig eine räumliche Barriere für die Entstehung von Brutpflege dar, zumal die Brut auf diese Weise förmlich „in eine andere Welt“ entlassen wird. Bei Fischen fällt diese räumliche Barriere weg, da beide Lebensphasen meist aquatisch sind, so dass sich hier oft Brutpflege entwickeln konnte.

4.3. Abstimmung zwischen Land-Ablaichen, Austrocknungsschutz und Balzverhalten

Das Ablaichen an Land ist, wie oben erwähnt, mit dem Entstehen besonderer Brutpflegeformen wahrscheinlich als Präadaptation evolutiv gekoppelt eingegangen. Bei den meisten Landablaichern sind die Eier dabei nicht durch Schaumnester geschützt, auch nicht bei *Rhinoderma*. Das beinhaltet wiederum die physiologische Sonderbedingung, dass die Eier 20 Tage an der Luft überdauern müssen. Zum Schutz vor Austrocknung müssen sie bei annähernd 100% relativer Luftfeuchtigkeit aufgehoben werden. Dieses ist am besten möglich, wenn in einem tiefen Versteck in der Bodenvegetation abgelaiht wird. Hierauf muss das ganze Verhalten abzielen, was einen Komplex von Zwängen beinhaltet, was letztlich das besondere Balzverhalten bedingt, bei dem dem ♀ eine aktivere Rolle zukommt, als es bei anderen Froschlurchen der Fall ist. Nicht nur das ♂ folgt dem ♀, sondern auch umgekehrt. Es musste darüberhinaus ein Hemmmechanismus entstehen, der ein Ablaichen außerhalb des Versteckes oder gar im Wasser verhindert.

Bei anderen Froschlurchen gibt es ebenfalls Beispiele von Annäherungsverhalten von ♀♀ wie bei Wasserfröschen, *Rana* kl. *esculenta* (vgl. GÜNTHER 1990). Ansätze weiblichen Annäherungsverhaltens sind vielleicht bei Anuren weiter verbreitet als gemeinhin erkannt wird, so dass sich aus diesem Ansatz bei *Rhinoderma* das aktive Annäherungsverhalten der ♀♀ entwickelt haben könnte. das ♂ ist zwar auch balzaktiv, muss sich aber gleichzeitig auf das Versteck fixieren. Es braucht sich nicht das ♀ zu greifen, sondern muss es in das Versteck hereinlocken. Es besitzt zwar noch die klassischen Verfolgungs-, Anhüpf- und Klammer-Verhaltensweisen anderer Frösche, sie haben aber vornehmlich die Rolle eines Vorspieles übernommen und wurden von weiteren Verhaltenskomponenten überlagert und modifiziert.

4.4. Abstimmung zwischen Land-Ablaichen und Revierverhalten

Wenn ein räumlicher Bezug zwischen Brut (Gelege an Land) und einem brutpflegenden Elternteil besteht, bewirkt eine Abgrenzung der individuellen Reviere eine Minimierung der Verwechslungswahrscheinlichkeit mit Nachbargelegen. Als Beispiel dafür kann die Territorialität von *Eleutherodactylus cundalli* stehen, bei denen selbst experimentell fortgetragene ♀♀ zu

ihren Eiern zurückkehren (DIESEL et al., 1995). Bei vielen Brutpflegenden Froschlurchen werden die Reviere schon früh während der Balz festgelegt, so auch bei *R. darwinii* und Dendrobatiden.

Die Wirkung der Rufaktivität der *R. darwinii*-♂♂, entferntere Individuen zu aktivieren, aber näher platzierte oft zum Verstummen zu bringen, hat sicher eine territoriumsregulierende Wirkung (s. ungerichtete Balzverhalten, Ruf-Interaktion verschiedener Individuen und ff.). Dass nichtrufende öfter ihren Standort wechseln, bestärkt diese Annahme nur und bestimmt wahrscheinlich auch im Freiland die Verteilung am Ablaiplatz. Diese Erscheinung ist in ihrem Ergebnis vergleichbar mit der, die WEYGOLDT (1980a: 218) für *Phyllobates femoralis* beschreibt. Während im Nahbereich der Ruf des einen den anderen unterdrücken kann, scheint auf etwas größere Entfernung eher eine gegenseitige Stimulation stattzufinden und außerdem auch weitere Individuen anzulocken. Dieses kann auch als Erklärung dafür dienen, wie es in freier Natur zu den beobachteten Balzaggregationen kommt. Die Aggregationen rufender ♂♂ haben anlockende Wirkung auf ablaichbereite ♀♀ (s. o. Partiiell gerichtetes Verhalten, Hüpfen des ♀ zum rufenden ♂).

Tätliche Auseinandersetzungen nach Art einiger Dendrobatiden (vgl. DUELLMAN 1966, WEYGOLDT 1980a, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981, 1988) wurden bei unseren Nasenfröschen nicht erkennbar. Tatsächliche Berührungen zwischen rivalisierenden ♂♂ sind dennoch möglich, da die Tiere sich gegenseitig – ungeachtet des Geschlechts – anhüpfen, was ein einseitiges Ausweichen des Angehüpften bewirkt. Die Unterlegenen werden hierdurch möglicherweise ebenso wie durch das Rufen auf Distanz gebracht. Eine körperliche Beeinträchtigung wie bei Dendrobatiden scheint nicht stattzufinden, sehr wohl aber werden die Rivalen sexuell ausgeschaltet, da nicht rufende auch keine oder zumindest geringere Chancen haben, an ein ♀ zu kommen. Eine weitere Interaktion mit Körperberührungen ist das Anhüpf-Auskeil-Verhalten. Es kann zwar auch innergeschlechtlich stattfinden, wurde aber hauptsächlich in zwischengeschlechtlichen Interaktionen beobachtet (s. o. Wechselseitiges Annäherungsverhalten, Auskeilen).

4.5. Anhüpf-Auskeil-Verhalten und Brutpflege durch das ♂

Das Anhüpf-Auskeil-Verhalten (s. o.: Wechselseitiges Annäherungsverhalten) könnte dem ♀ die Möglichkeit geben, die Stärke der ♂♂ zu prüfen und dabei indirekt Einfluss darauf zu nehmen, wie viele Kaulquappen die Metamorphose erreichen werden. Im Zusammenhang mit der besonderen Brutpflege ist die Stärke (Größe und Gewicht) des ♂ sicher auch korreliert mit seinem Fassungsvermögen für Kaulquappen. Kleinere ♂♂ werden weiter weggeschleudert als größere. Hier fällt eine Parallele zu dem Verhalten auf,

bei dem Käferweibchen ihren potentiellen Partner „wiegen“. Bei der Tenebrioniden-Art (*Parastizopus armaticeps*) ist der Bruterfolg mit der von der Körpergröße abhängigen Fähigkeit zum Graben tiefer Bruthöhlen korreliert (RASA 1997; RASA et al. 1998), wobei die ♀♀ auch in der Tat die schwereren ♂♂ bevorzugen.

4.6. Verschiedene Wege und Intensitätsstufen der Balz

Je nach Intensität der sexuellen Motivation bzw. Synchronisationsstufe in der Ablaihbereitschaft der potentiellen Partner kann die Balz nach stark unterschiedenen Mustern ablaufen. Zwei Extreme sind die einfache oder direkte Annäherungsform und das komplexe Paarungsvorspiel. Dazwischen gibt es Übergänge.

Die einfache Form tritt dann auf, wenn beide Partner sich in fortgeschrittener Laichbereitschaft befinden. Beim ♂ drückt sich das dadurch aus, dass es bereits sehr stark auf sein Versteck zentriert ist und von dort ruft. Das sexuell stark motivierte bzw. voll ablaichbereite ♀ bewegt sich in diesem Fall direkt auf den Partner zu. Viele der im Ergebnisteil diskutierten Elemente des Annäherungsverhaltens sind reduziert oder fallen ganz weg. Im Extremfall reduziert sich alles auf das Herbeihüpfen (Anhüpfen) des ♀ (ggfs. mit Anhüpfplaut), beidseitiges Anvisieren – Anhüpfplaut des ♂ (ohne Anhüpfbewegung) – Kopfsprung – Positionskorrektur – Apposition. Das Kehlbettrillern tritt dann typischerweise erst nach Erreichen der Appositionsstellung auf (Abb. 3).

Die komplexe Form ist gegeben, wenn – bei geringer Ablaihbereitschaft beider Partner – das ♂ noch zwischen mehreren Verstecken wählt und das ♀ sich noch nicht für ein bestimmtes ♂ entschieden hat. Zwischen den ersten Sichtkontakten und der Gametenabgabe können dann viele Tage bis Wochen liegen. Ein herausragendes Merkmal bei solchen Bedingungen ist das Anhüpf-Auskeil-Verhalten (Abb. 4), das bei der einfachen Form nicht auftritt. Man findet dann folgende Elemente: Anhüpfen mit Anhüpfplaut – Auskeilen – allmähliche Verminderung der Fluchtreaktion – Stempeln – Handauflegen – Aufhüpfen – Anstoßen – Aufsteigen – Umfassen der Nase – Gegenstemmen und Schulterumschlingen – Unterschieben – Kehlsack-Betrillern bereits vor der Apposition – Übereinanderrutschen (Abb. 5, 6).

Das Kehlbettrillern vor der Apposition zeigt eine Parallele zu *Mantella laevis*, bei der Heying (2001) ein zumindest auf ersten Blick ähnliches Kehlberührungsverhalten beschreibt (s. u.: Besonderheiten des Amplexus).

4.7. Optische Auslöser

Ein heller Saum, der von der einen Vorderextremität über Augenlid, Canthus rostralis, Nase bis zur anderen

Vorderextremität verläuft, fasst die dunkle oder zumindest andersfarbige Kehlpattie ein und könnte eine Art von hell eingerahmter Höhlenatrappe darstellen (BUSSE 1991) oder einen Reizverstärker, der dem ♀ den Zielort des Unterschiebens oder des Kopfsprunges signalisiert (s. o. Wechselseitiges Annäherungsverhalten, Kopfsprung). Der helle Saum an der Vorderextremität, der sich beim Stempeln wie ein helles Wischen über die Bildfläche an beiden Seiten der Kehlpattie ausnimmt, könnte ebenfalls als Reizverstärker funktionieren.

4.8. Besonderheiten des Amplexus (Apposition)

Der Amplexus ist dem anderer Froschlurche auf erstem Blick ähnlich und als ventral oder inguinal einzustufen. Wegen seiner Schwäche wird er hier schlicht als Apposition bezeichnet, aber er wird daher möglicherweise durch das Kehlsack-Betrillern und durch das Rufen verstärkt und/oder ergänzt. Das Paar schaut aus dem Eingang des Verstecks hinaus, wobei das ♂ das ♀ mit den Vorderbeinen umspannt, aber ohne, wie andere Froschlurche, richtig zu klammern.

Die von JANVIER (1935: 200) beschriebene Verhaltensweise, die Geschlechtspartner würden sich „a recoulois“, also rückwärts einander annähern, sich mit den Hinterenden berühren und schließlich in dieser Situation ablaichen, konnte ich nicht bestätigen. Stattdessen ist hier das komplexe Verhalten des Unterschiebens, Aufsteigens, Übereinanderrutschens etc. und im Extremfall der Kopfsprung des ♀ beobachtet worden. Ebenso konnte bei *Rhinoderma* weder beim Paarungsvorspiel noch beim eigentlichen Ablaichen eine Position nachgewiesen werden, bei der sich die Tiere, in entgegengesetzter Richtung sitzend, kloakal berühren, wie sie von POLDER (1974), LAMOTTE et al. (1977: 272) und ZIMMERMANN et al. (1988) für Dendrobatiden beschrieben wird.

Von Mantellinen (*Gephyromantis* sp. und *Mantella* sp.) ist ebenfalls bekannt, dass sie keinen eigentlichen Klammergriff haben. So stellte BLOMMERS-SCHLÖSSER (1975, vgl. dort S. 23 u. 24) die Hypothese auf, dass es ein chemischer Reiz sei, der über die Haut vom ♀ wahrgenommen wird, und die Eiablage induziert. Dieser Reiz ginge von den drüsigen Unterseiten der Schenkel der ♂♂ aus. Bei *R. darwinii* ist die gesamte Bauchhaut drüsig granuliert. Ob es auch hier einen chemischen Reiz zur Eiablage gibt, ist ungeklärt. Vielleicht genügen jedoch die verschiedenen, im Ergebnisteil angesprochenen, taktilen Reize vom Kehlsack-Betrillern bis zum Flankendrücken (s. o. unter den entspr. Abschnitten). Bei *Mantella laevigata* wurde von HEYING (2001) eine Verhaltensweise beschrieben, bei der das ♂ das ♀ mit der Kehlpattie berührt, die dort mit „chinning“ benannt wird. Allerdings wird es von der genannten Autorin nur im Bereich von vorkopulatorischen Handlungen beschrieben. Auch das

Kehlbetrillern kann bei *Rhinoderma* bereits vorkopulatorisch auftreten. Ein gleichzeitiges Trillern mit der Kehlpattie beschreibt Heying nicht, aber der begleitende leise Ruf des ♂ ist sicher auch mit einer entsprechenden Kehlvibration verbunden.

Wenn man bedenkt, wie locker der Kontakt zwischen den Geschlechtern bei *R. darwinii* ist, andererseits aber berücksichtigt, wie stark das Piepen ablaichbereite ♀♀ anzieht und wie leicht ein ♀ wegspringen kann, muss hier ein anderer „psychischer Festhalte-Mechanismus“ angenommen werden. So wird hier die intensive Lautäußerung des ♂ während der Apposition als Sicherung gegen eine Abwerbung der ♀♀ durch andere ♂♂ gedeutet. Die Intensivierung der Rufaktivität während der Paarung und die sofortige Erwidlungsbereitschaft hebt *Rhinoderma* von anderen Froschlurchen ab. Bei letzteren ist dieses Verhalten, falls überhaupt vorhanden, nicht derart ausgeprägt. Bei diesen klammert das ♂ sich fest an das ♀ und wird bei Fortbewegung einfach mitgenommen.

Der im Ergebnisteil beschriebene Zehen-Klonus ist auch von anderen Froschlurchen bekannt (vgl. FIRSCHEIN 1951). Auch bei Dendrobatiden ist eine solche Erscheinung verbreitet (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1988: 154, 159). Sie ist eine Begleiterscheinung bei verschiedenen Erregungszuständen, sowohl vor dem Zuschnappen beim Beutefang als auch beim Klammern.

4.9. Bewachung oder Nichtbewachung des Geleges und rechtzeitiges Auffinden der Kaulquappen durch das ♂

Aus dem im Ergebnisteil gezeigten Verhaltensbild des ♂ geht hervor, dass es sich – anders als Dendrobatiden oder *Eleutherodactylus* – praktisch nicht um das Gelege kümmert. Es ist erstaunlich, dass das Auffinden der Kaulquappen überhaupt funktioniert und noch dazu so pünktlich, denn selbst in den Fällen, in denen das ♂ in der Zeit zwischen Ablage und Schlüpfen nicht bei den Eiern gesichtet wurde oder gar in einem anderen Bereich des Terrariums seinen Daueraufenthalt ausgesucht hatte, hat es trotzdem die Brut rechtzeitig aufgenommen. Die Mechanismen, die das Auffindeverhalten steuern, konnten bisher nur indizienweise und durch Ausschluss eingegrenzt werden. Vier hypothetische Möglichkeiten, die mir als denkbar erscheinen, seien erwähnt:

1. Regelmäßiges Absuchen des bekannten Revieres und dabei (zufälliges?) Finden der geschlüpften Kaulquappen. Diese Annahme ist wenig wahrscheinlich, da das ♂ das Revier nur unregelmäßig durchwandert und es viel zu selten so nahe an das Gelege gerät, als dass sich dadurch die hohe Eintreffquote zum genauen Schlupftermin auf diese Weise erklären ließe.

2. Endogene Zeitgeber. Denkbar wäre, dass ein endogener Zeitgeber vorhanden ist, der auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier synchronisiert ist und das ♂ zum richtigen Zeitpunkt wieder zum Versteck hinführt. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier wird durch die Temperatur verändert. Selbst wenn eine innere Uhr des ♂ vorhanden und in gleicher Weise wie die Eientwicklung thermisch verstellbar wäre, würde keine vollständige Synchronisation erfolgen, weil das ♂ bei den Ortsveränderungen anderen Temperaturen ausgesetzt wäre als das Gelege.

3. Akustische Kommunikation. Das Zappeln der Kaulquappen in der Gelatine erzeugt sicher niederfrequente Vibrationen sowohl in der Luft als auch im Boden darunter. Also ist es auch eine akustische Erscheinung. Ob diese aber vom ♂ als Signal wahrgenommen werden kann, ist fraglich. Die Übertragung über Boden und/oder Luft dürfte viel zu schwach sein. Aus diesem Grunde halte ich diese Möglichkeit ebenfalls für unwahrscheinlich.

4. Olfaktorische Kommunikation. Dieses wäre die Hypothese, der die größte Wahrscheinlichkeit zukommt. Einer Kommunikation über Pheromone käme möglicherweise ein höherer Grad an Findewahrscheinlichkeit zu und wäre biologisch denkbar, da bei Anuren auch im Bezug auf Beute- sowie auch Heimfindeverhalten der Geruchssinn eine Rolle spielen kann. (vgl. Duellman & Trueb 1986: 52 und 232, Sinsch 1990: 74; dort jeweils weitere Literaturangaben). Sie hätte zusätzlich den Vorteil, dass sie selbst bei stärkeren Veränderungen in der Vegetationsdecke während der Entwicklungszeit oder auch bei weiterer Entfernung des ♂ wirken könnte. Andererseits besteht aber wiederum das Problem, dass auch fremde ♂♂ angelockt werden könnten.

Die prompte Reaktion des ♂ legt eine Kommunikation nahe, die von den schlüpfenden Kaulquappen ausgeht und auf eine gewisse Entfernung wirkt, wie auch immer ihre Natur sein möge. Die laufenden Untersuchungen streben eine Klärung auf der Basis speziell angelegter Versuche an.

4.10. Optische Kommunikation zwischen Kaulquappe und ♂

Während der Vorgang, der das *Rhinoderma*-♂ zum Versteck mit der Brut führt, weitgehend ungeklärt ist und die spezifischen Auslöser oder Informationsübertragungsweisen unbekannt sind, sind die Vorgänge, die von dem Moment des Erreichens des Sichtumkreises des Geleges und in einem gegenseitigen Auslösemechanismus ablaufen, plausibel erklärbar und durch Beobachtung spezieller Verhaltensweisen belegt, da das ♂ direkt auf die Bewegung reagiert. Daher ist auch naheliegend, dass sich diese Form des Brutpflegeverhaltens stammesgeschichtlich aus dem

Beutefangverhalten entwickelt hat. Bei beiden löst die Wahrnehmung der Bewegung das Schnappen nach dem bewegten Objekt aus.

Aus der Sicht der optischen Reize, die auf die Kaulquappe wirken, ist Folgendes zu berücksichtigen: Dass Lichtreize Bewegung bei Embryonen oder Kaulquappen auslösen können, ist bei Froschlurchen eine verbreitete Erscheinung. Auch der Schatten des Vaters ist ein geeigneter Reiz, um ein Zappeln der Kaulquappen auszulösen, was wiederum die Wahrscheinlichkeit des Aufgeschnappt-Werdens erhöht. Es ist naheliegend, dass diese Erscheinung durch ihren positiven Selektionswert evolutiv verstärkt wurde.

4.11. Kaulquappen-Aufnahme

Im Ergebnisteil wurde gezeigt dass die optischen Auslöser, zur Aufnahme der Kaulquappen sowohl zeitlich wie optisch innerhalb weit gesteckter Grenzen noch funktionsfähig sind. Eine zu starke Einengung der Auslöser würde erwartungsgemäß die Aufnahme-wahrscheinlichkeit verringern. Zwei Angaben aus der Literatur muss hier jedoch widersprochen werden, da sie zu Fehlinterpretationen führen: Laut TYLER (1984: 31) sollen die Kaulquappen in das geöffnete Maul des ♂ hineinschwimmen, eine Formulierung, die ein falsches Bild vermittelt, da vielmehr der Vater aktiv die Kaulquappe aus der Gallerte aufnimmt. Nicht auszuschließen ist jedoch, dass die Eigenbewegung der Kaulquappen anschließend bei der Weiterleitung in den Kehlsack (s. nächster Abschnitt) eine Rolle spielen kann. Andererseits lässt sich aus der Arbeit von PFLAUMER (1933: 133) herleiten, dass die Kaulquappen bereits innerhalb der Eihülle zusammen mit derselben aufgenommen werden, was auch Eingang in weitere Literatur gefunden hat, sich aber nach unseren Ergebnissen nicht bestätigt. Die Aufnahme geschieht erst nach dem Schüpfen.

4.12. Überleitung der Kaulquappen in den Kehlsack

So weit wie die Grenzen der Auslöser, die zur Kaulquappenaufnahme führen, auch sein mögen, danach muss es einen eng eingegrenzten, trennscharfen Diskriminationsmechanismus geben, der das Abschlucken der eigenen Nachzucht einerseits auf ein Minimum herabsetzt, andererseits aber auf jeden Fall verhindert, dass ein Beutetier in den Kehlsack fehlgeleitet wird. Die Mechanismen, die dies steuern, können verschiedenartiger Natur sein:

1. Mechanische Reize: Form und Hautoberfläche der Kaulquappen könnten eine Rolle bei der „Erkennung“ als in den Kehlsack überzuleitendes Objekt sein.
2. Bewegung: Auch die spezielle Bewegungsart der Kaulquappe könnte eine Bedeutung haben, um die motorischen Abläufe des ♂ zu steuern.

3. Chemische Reize: Wenn, wie im o. Abschnitt (Diskussion; Bewachung oder Nichtbewachung...) angenommen, das Finden der Brut über geruchliche Kommunikation stattfindet, könnte die Steuerung in dieser Verhaltensphase auf einer verwandten Sinneswahrnehmung beruhen, nämlich geschmackliche Auslösemechanismen.

Die Steuermechanismen können natürlich auch aus einer Kombination der obigen bestehen. Es soll versucht werden, Genaueres über ihre Natur und Wirkungsweise zu erfahren; beispielsweise, indem Atrappen dargeboten werden, wie etwa artfremde Larven.

Wie das Weiterleiten in den Kehlsack funktioniert, konnte bisher anhand äußerlich feststellbarer Verhaltensweisen nicht geklärt werden. Vielleicht steht das relativ lange Verharren des ♂ mit dem Maul in der Schleimmasse auch im Zusammenhang mit einem während dieser Zeit stattfindenden „Umlenkungsmechanismus“ der Kaulquappen in den Kehlsack anstatt in den Magen.

4.13. Überleitung der Kaulquappen in den Magen anstatt in den Kehlsack

Anhand der Zählung der aufgenommenen Kaulquappen und abgegebenen Jungfrösche kann man ableiten, dass ein kleiner Anteil der Kaulquappen schlicht geschluckt wird. Fressen von Brut (oder Eiern) ist bei Anuren möglich. Eine Parallele zum Verhalten einiger Dendrobatiden fällt auf, bei denen das Aufnehmen der Eier die Funktion hat, durch fremde ♂♂ gezeugte Brut zu vernichten. Eine ovo- oder larvophile Prädisposition der ♂♂ könnte bei *Rhinoderma* hingegen der Ausgangspunkt für die Evolution des Brutpflegeverhaltens gewesen sein. Auch hier hätte ein Funktionswechsel einer homologen Verhaltensweise stattgefunden. Ein gelegentliches „Fehlverhalten“ der Nachzucht in den Magen von *Rhinoderma* bestärkt diese Annahme nur. Das könnte ein Hinweis sein, dass der Mechanismus – auch heute noch – nicht perfekt ist. Es kann aber auch zutreffen, dass er bereits auf diesem evolutiven Niveau bei den Nasenfröschen sein adaptives Optimum erreicht hat, denn eine kleine Nahrungszulage für den brutpflegenden Vater und somit für seine restliche Nachzucht kann, trotz des Verlustes an Einzelindividuen, durchaus einen positiven Wert für seine Gesamt-Nachkommensbilanz darstellen. Es käme einer trophischen Unterstützung des ♂ durch das ♀ gleich.

Diese Erscheinung kann nun wiederum indirekt mit dem Dazulegen unbefruchteter Eier verglichen werden, womit einige Dendrobatiden ihre Kaulquappen in ihren Bromelientrichtern füttern, welches bei einigen Arten eine positive Bedeutung oder gar Voraussetzung für den Bruterfolg darstellt (vgl. WEYGOLDT 1980b, 1984, 1986; WEYGOLDT & JUNGFER 1993). Ein Kanni-

balismus der Kaulquappen untereinander im Kehlsack von *R. darwinii* im Sinne einer echten Adelphophagie konnte nicht nachgewiesen werden, ist auch bei der geringen Mundbewehrung der Larven unwahrscheinlich. Als Ursache für die erwähnte gelegentliche Differenz in der Gesamtzahl zwischen aufgenommenen und entlassenen Jungtieren ist ein gelegentliches Verschlucken der Brut seitens des Vaters wahrscheinlicher.

4.14. Steuerung der Brut-Entlassung

In unseren Terrarien konnten nur Tiere beobachtet werden, die gleichaltrige Junge trugen; dementsprechend wurden diese auch etwa am gleichen Tag ausgestoßen. Es geschah in einem Entwicklungsstand gemäß Metamorphose-Stadium 14–15 nach JORQUERA et al. (1972), welches in der Standardtabelle von LIMBAUGH & VOLPE (1957) den Stadien 44–46 entspricht. Interessant wäre eine Untersuchung an ♂♂ mit einer altersmäßig heterogen zusammengesetzten Brut, was eher die Ausnahme ist. Dieses könnte Aufschlüsse darüber erbringen, ob der Zeitpunkt der Freigabe eher vom Vater oder von der Brut bestimmt wird.

4.15. Zwischenartlicher Vergleich der Tragzeit und der Brut-Entlassung

Rhinoderma darwinii ist die Art mit der längeren Kaulquappen-Tragzeit: Nach unseren Ergebnissen bis etwa zwei Monate; 34 Tage nach denen von FORMAS (1979: 359). Die zweite Art, *R. rufum*, hat mit nur etwa 14 Tagen eine wesentlich kürzere Tragzeit als *R. darwinii* (FORMAS 1979). Die Angaben von CRUMP (1995: 537) vermitteln den Eindruck, *R. rufum* würde seine Kaulquappen lediglich zum Wasser transportieren. Dies trifft in der Form nicht zu, denn die Brut entwickelt sich in den zwei Wochen im Kehlsack immerhin bis zu den Entwicklungsstadien 3–4 der Metamorphose nach Jorquera et al. 1974 (s. auch FORMAS et al. 1975); dieses entspricht etwa den Stadien 29–31 der Standard-Entwicklungstabelle nach LIMBAUGH & VOLPE 1957. Diese Art hat, entsprechend ihrer kürzeren Verweildauer im Kehlsack, einen wesentlich geringeren Dottervorrat, was der Kaulquappe ein gänzlich anderes Aussehen verleiht. Während der Lebensabschnitt einer freilebenden, fressenden und wachsenden Kaulquappe bei *R. rufum* zum normalen Lebenszyklus gehört, ist dies bei *R. darwinii* nicht der Fall. Die Brut bleibt bis gegen Ende der Metamorphose (Stadien 45–46 der Entwicklungstabelle nach L. & V.) im Kehlsack und verzichtet ganz auf die wasserbewohnende Kaulquappenphase. Die Larven können zwar – künstlich aus dem Kehlsack befreit oder spontan vorzeitig abgestoßen – ebenfalls die letzte Zeit der Umwandlung im Freien oder im Wasser überleben (PFLAUMER 1933: 134; KARBE 1989: 10). Trotzdem ist die Überlebenschance von im Kaulquappenzustand ausgestoßener Brut im Vergleich zu *R. rufum* gering,

und zwar um so mehr, je weiter die Kaulquappe noch entwicklungsmäßig vom Ende der Metamorphose entfernt ist. Die Zeitspanne, in der ein Überleben draußen möglich ist, ist daher in der Praxis kurz. Frühzeitig Entlassene haben alle Nachteile einer „Frühgeburt“.

Zur experimentellen Klärung der Mechanismen, die die Entlassung einleiten, soll versucht werden, Kaulquappen der einen Art durch die andere aufziehen zu lassen und den Abgabetermin zu kontrollieren.

4.16. Kannibalismus-Hemmung und Schutz der Nachzucht

Eine Art mit einer solch geringen Zahl von Nachkommen, die auch zunächst in unmittelbarer Nähe der Erwachsenen ihren Aufenthalt finden, kann sich keinen Kannibalismus leisten. So musste wahrscheinlich ein leistungsfähiger Differenzierungsmechanismus zur Erkennung der Jungfrösche als „Nicht-Beute“ evolutiv entstehen. Ganz im Gegensatz dazu steht das Verhalten des Helmkopf-Frosches *Caudiverbera*, der sich auf das Verschlingen seiner zahlreichen Kaulquappen und Jungfrösche in einem ansonsten an Beutetieren armen Lebensraum spezialisiert hat (vgl. CEI 1962: 108; BUSSE 1989: 62). Die erhöhte Wanderaktivität der ♂♂ nach Entlassen der Jungen kann auch von positiver Bedeutung für sie sein, da bei Weggang der Adulten die Nahrungskonkurrenz im Lebensraum herabgesetzt wird.

4.17. Versorgung der Kaulquappen mit Nahrung innerhalb des Kehlsackes.

GARRIDO et al. (1975) zeigten die sekretorische Natur des Innenepithels des Kehlsackes anhand histologischer Untersuchungen. Aus derselben Arbeitsgruppe wiesen GOIGOECHEA et al. (1986) den Übergang von Enzymen (Peroxydase) und radioaktiv markierten Aminosäuren auf die Kaulquappen nach. Auf der anderen Seite haben *Rhinoderma*-Eier einen reichlichen Dottervorrat, der bei *R. darwinii* besonders groß ist und bis in ein weit fortgeschrittenes Kaulquappenstadium in den Zellen der Darmwand persistiert. Der Darm ist deshalb während dieser Zeit für eine Aufnahme von Nahrung ungeeignet. Anfänglich kommt nur die Larvenhaut dafür infrage. GARRIDO et al. (1975: 142) beschreiben ein phagozytäres System der Kaulquappenhaut, die in der Lage sein soll, vom Innenepithel des elterlichen Kehlsackes sezernierte Nahrungsbestandteile aufzunehmen. Erst nach dem Aufbrauchen des Dotters könnte der Verdauungstrakt seine eigentliche Funktion übernehmen und durch den Mund aufgenommene Nahrung verwerten (vgl. JORQUERA et al. 1982: 212–213; GOIGOECHEA et al. 1986: 176). Dieser Zustand wird erst in einem relativ fortgeschrittenen Larvenstadium erreicht (Metamorphosestadium 10–11 nach JORQUERA et al. 1972; vergleichbar den Stadien 39–41 der Standardtabelle nach LIMBAUGH & VOLPE 1957).

Der reiche Dottervorrat spricht aber auch dafür, dass auch ihm eine wesentliche Rolle als Nahrungsreserve für die heranwachsende Kaulquappe zukommt. JORQUERA et al. (1981: 70, 1982: 212–213) nehmen eine gemischte Nahrungsversorgung der Kaulquappen an, bei der der Hauptanteil durch den Dottervorrat gewährleistet ist, die Larven aber zusätzlich auf spezielle Substanzen, die vom Innenepithel des Kehlsackes des Vaters stammen, angewiesen sind. Sie vergleichen das Ernährungsmodell mit dem, das GREVEN (1977) für die intrauterine Entwicklung des lebendgebärenden Alpensalamanders (*Salamandra atra*) beschreibt. Die Frage, ob die *Rhinoderma*-Larven auch oral Nahrung aus dem Inneren des Kehlsackes aufnehmen, wird von LAVILLA (1987: 87) verneint. Vorzeitig aus dem Kehlsack entnommene Kaulquappen nehmen dennoch beispielsweise Fisch-Trockenfutter auf (KARBE 1989: 10). Die Futterraufnahme wird dann aber bei Eintritt in die Klimax-Phase der Metamorphose – wie bei Froschlurchen üblich – eingestellt.

Ein wichtiges Indiz, dass der Hauptanteil der Nahrungsversorgung der Brut im Kehlsack durch den im Ei vorhandenen Dottervorrat abgedeckt wird, ergibt sich aus der Tatsache, dass *R. rufum*, die Art mit der kürzeren Verweildauer im Inneren, den geringeren Dottervorrat in den Eiern hat, während *R. darwinii*, entsprechend seiner längeren Verweildauer in der Bruttasche, den größeren Dottervorrat hat (vgl. JORQUERA et al. 1972 und 1974; In letzterer wird *R. rufum* noch als *R. darwini* [Concepción] geführt; vgl. auch FORMAS et al. 1975).

ZUG et al. (2001: 114; 119) betrachten *Rhinoderma* als den ersten unter den Anuren bekannt werdenden Fall, bei dem Stoffe vom Vater als Nahrung auf die Brut übergehen. Sie belegen den Vorgang mit dem Namen „patrotrophy“ (= Patrotrophie). Gemessen am Dottervorrat dürfte jedoch auch in diesem Falle der Lecithotrophie mengenmäßig eine wesentlich größere Bedeutung zukommen.

4.18. Versorgung mit Sauerstoff (internes Schaumnest)

Die starke Durchblutung der Kehlsack-Schleimhaut legt nahe, dass die Kaulquappen über den Blutkreislauf des Vaters mit Sauerstoff versorgt werden. GARRIDO et al. (1975: 141) deuten das Dünnerwerden des Epithels in der Nähe von Blutgefäßen als sinnvolle Strukturanpassung zur Erleichterung der Sauerstoffversorgung der Larven aus dem väterlichen Blutkreislauf. Nun muss aber trotzdem bedacht werden, dass in diesem Falle der Sauerstoff zweimal hintereinander im Hämoglobin gelöst und wieder dissoziiert werden muss, bis er am Ende in den Geweben der Kaulquappe zur Verfügung stehen kann (sekundäre Sauerstoffversorgung). Hieraus, und aus der Prämisse, dass der Sauerstoff sich nur abwärts im Partialdruck-Gradienten bewegt, muss gefordert werden, dass das Hämoglobin der Kaulquappe eine nach links verschobene

Dissoziationskurve haben muss (auch der Bohr-Effekt könnte hier von Bedeutung sein). Unterschiedlichkeit in der Sauerstoffaffinität der Hämoglobine ist eine Voraussetzung, wie sie bei Säugetieren vorliegt. Da aber die Verbindung der Kreislaufsysteme von Mutter und Fötus über die Plazenta viel inniger ist als bei den Fröschen, besteht bei letzteren erst recht die Notwendigkeit, dass ein solcher Unterschied der Dissoziationskurven der Hämoglobine zwischen Elterntier und Brut bestehen muss. Die bei Kaulquappen übliche Umschaltung der hämopoetischen Organe in den verschiedenen Lebensstadien (s. VIERTEL & RICHTER 1999) könnte eine Präadaptation sein, auch verschiedene Hämoglobine auszubilden. Dennoch bleibt die kaskadenartige Übertragung des Sauerstoffs von einem Hämoglobin auf das andere ein physiologisch problematischer Engpass, dessen Überbrückung mehrere gleichzeitige evolutive Umstrukturierungen erfordert.

Die effektivsten Blutsorten (der Warmblüter) können etwa soviel Sauerstoff in ihrem Blutvolumen haben wie Sauerstoff in dem gleichen Rauminhalt atmosphärischer Luft vorhanden ist. Bei Poikilothermen ist meist noch weniger Sauerstoff in einem Volumen Blut als im gleichen Volumen Luft. Noch weniger wird es durch den Umstand, dass das Hämoglobin unter normalen physiologischen Bedingungen nicht ganz gesättigt wird.

Auf der anderen Seite ist die Schallblase, wie beim Balzruf gezeigt wird, ein zumindest partiell mit Luft befüllbares Organ. Bereits JANVIER (1935: 202) berichtet, dass die Kaulquappen im Kehlsack von reichlich schaumigem Schleim umgeben sind. GOIGOECHEA et al. (1986: 171) zeigen ein aufpräpariertes tragendes *Rhinoderma*-♂. Auf dem Foto fällt auf, dass eine Vielzahl an Luftbläschen verschiedener Größe vorhanden ist, zwischen denen die Kaulquappen eingebettet sind. Insgesamt dürfte das Luftvolumen dieses Schaumes viel größer sein als das gesamte Blutvolumen der Kaulquappen und das am Kehlsack-Kreislauf beteiligte Blutvolumen des Vaters zusammen. Daher kann der Schaum viel mehr Sauerstoff enthalten als das genannte Blutvolumen und daher mehr Sauerstoff zu den Kaulquappen führen. Es wäre durchaus denkbar, dass ein erheblicher Teil – wenn nicht gar der Hauptteil – der Sauerstoff-Versorgung der Kaulquappen über diesen Schaum vonstatten geht. Ein weiterer Vorteil wäre, dass der Transport des Sauerstoffes durch Diffusion in der gasförmigen Phase (Diffusion Gas in Gas) um Größenordnungen schneller ist als in der flüssigen Phase (Diffusion von in Wasser gelöstem Gas). Daraus ergibt sich, dass die in den Bläschen vorhandene Luft durchaus ein Zuführungsweg des Sauerstoffes zu den Kaulquappen sein könnte, wobei die Rolle des Weges über den Blutkreislauf des Vaters eine untergeordnete Rolle spielen würde. Sie könnte sich im Extremfall gar umkehren,

wenn der Sauerstoff-Partialdruck in den Bläschen höher als im Blutkreislauf würde.

Über die Art und Weise, wie die Luft in dieses „interne Schaumnest“ des Kehlsackes hineingepumpt oder wie sie ausgetauscht wird, ist nichts bekannt. Aber allein das Vorhandensein der Bläschen legt nahe, dass über sie Sauerstoff zur Brut geführt werden kann. Dies stellt eine plausible Alternativhypothese zur Versorgung durch den Blutkreislauf dar, zumal die Modalität, dass Kaulquappen sich in (externen) Schaumnestern entwickeln, eine bei Anuren physiologisch funktionsfähige Möglichkeit ist, die Brut zu schützen, ohne die Diffusion von Sauerstoff zu sehr zu behindern.

4.19. Sauerstoff-Versorgung und Entstehen von Maulbrüten im Tierreich

Es ist erstaunlich, dass bei Fröschen nur ein Fall von Maulbrüten bekannt ist, während bei Fischen das Maulbrüten recht oft entstanden sein muss: Bei Cichliden (Haplochrominae), Apogoniden (*Pterapogon*), Welsen (*Galeichthys*, Aridae) etc. gibt es diese Fortpflanzungsmodalität. Hier herrschen aber auch sicher bessere Voraussetzungen, da die Eier (und/oder die Jungfische) sich in der durch das Atemwasser durchströmten Kiemenkammer befinden. Diese Art der Maulkonstruktion bewirkt, dass die erstmalige Aufnahme im Maul sicher in Bezug auf die Atmungsphysiologie keinen großen Unterschied zum freien Wasser in der Sauerstoffversorgung beinhaltet hat. Vielleicht war es, bedingt durch die regelmäßige Durchspülung, sogar eine Verbesserung. Ganz im Gegenteil dazu steht der Kehlsack eines Frosches. In dieser Kammer würde zunächst der Sauerstoff-Partialdruck durch das Atmen der Kaulquappen abfallen, bis die – eigentlich auf die Atmung im freien Wasser eingestellten – Kaulquappen ersticken. Der Kehlsack ist im Gegensatz zum Mundraum der Fische ein Blindsack, der nicht von Wasser durchströmt wird. Daher ist die Versorgung mit Luftblasen ein erster möglicher Weg, diesen evolutiven Schritt zu vollziehen. Vielleicht ist hier die Bedeutung der von GOIGOECHEA (1986) beschriebenen – aber nicht weiter interpretierten – Befüllung des Kehlsackes mit Luftblasen zu suchen. Ein Schaumnest ist bei Anuren im Gegensatz zum Kehlsackbrüten eine relativ häufige Erscheinung und könnte bei regelmäßigem Austausch der Bläschen auch in einem (Kehlsack)-Innenraum funktionieren.

4.20. Sauerstoff-Versorgung in Körper-Innentaschen im Vergleich zu anderen Froschlurchen

Wegen der Einzigartigkeit der Fortpflanzungsweise von *Rhinoderma* ist es schwer, Vergleichsfälle zu finden. Analog dazu aber brütet *Gastrotheca* ebenfalls in einer Körper-Innentasche die Nachkommen aus. Die Problematik der Sauerstoffversorgung ist hier ebenfalls gegeben. Demnach gibt es, wie bei *Rhinoderma*, auch bei *Gastrotheca* histologische Besonderheiten, die mit einer Sauerstoffversorgung der Brut durch den

elterlichen Blutkreislauf stehen dürften (DEL PINO 1980). Bei *Gastrotheca* kann man sich aber besser als bei *Rhinoderma* ein graduelles Evolutionsmodell vorstellen, bei dem eine anfangs offene Rückentasche sich in kleinen evolutiven Schritten schließt (DEL PINO 1980: 16) während sich gleichzeitig die Blutkreislaufsysteme von Elter und Brut gegenseitig anpassen. Hinzu kommt, dass es Modelle von „offenen“ Bruttaschen in der gleichen Familie auch heute noch gibt. Besonders eindrucksvoll ist der Fall von *Stefania evansi*. Bei dieser Art befindet sich die Brut bis zur Beendigung der Metamorphose offen auf dem Rücken des ♀. Sowohl die Embryonen als auch die Jungfrösche sind (zunächst über die Ei-Membran) der atmosphärischen Luft ausgesetzt. Die Entwicklung der Kiemen deutet darauf hin, dass sie nicht vom Elter, sondern direkt aus der Atmosphäre mit Sauerstoff versorgt werden (JUNGER & BÖHME 1991). Die sekundäre Sauerstoffversorgung, d. h. der Umweg der Atemgase über den elterlichen Blutkreislauf, wurde nicht notwendig. Vielleicht hatten Vorfahren von *Gastrotheca* eine ähnliche Organisation. Besonders problematisch erscheint in diesem Zusammenhang wiederum der Fall von *Rhinoderma*, weil – anders als für *Gastrotheca* – Übergangsformen zwischen einem Austragen der Kaulquappen außerhalb und innerhalb des Brutraumes nicht bekannt und auch nicht vorstellbar sind. Dieses ist ein Argument, das für das „Schaumnest im Kehlsack“ zumindest als Übergangsmodell sprechen könnte. Wie auch immer der Einzelfall von *Rhinoderma* entstanden sein mag: Die häufig vorhandenen Schallblasen der Anuren haben – wahrscheinlich wegen des anfänglichen Engpasses der Sauerstoffversorgung – nur selten als Präadaptation zur späteren Evolution als Brutkammern gedient.

4.21. Entsorgung der Stoffwechselrückstände

Der Abtransport des Kohlendioxyds ist mit Sicherheit viel unproblematischer als die Sauerstoffversorgung. Durch die bessere Löslichkeit des CO₂ in Wasser kann er sowohl durch den Blutkreislauf des Vaters als auch durch Abgabe über die Bläschen im Kehlsack erfolgen.

Über den Abtransport der Stickstoffverbindungen ist nichts bekannt. Hier muss aber sicher auch der väterliche Blutkreislauf eine Rolle spielen. Inwieweit feste Stoffe und Schleim aus dem Kehlsack entfernt werden, ist ebenfalls nicht bekannt. Wenn sie vom Kehlsack in den Mundraum gelangen, werden sie am wahrscheinlichsten vom Vater sofort verschluckt.

ZUSAMMENFASSUNG

Es werden Ergebnisse von Untersuchungen über die Fortpflanzungsbiologie von *Rhinoderma darwinii* vorgestellt, die in mehr als 15jähriger Terrarienhaltung erarbeitet und durch einige Freilandbeobachtungen ergänzt wurden. Es sind Verhaltensaspekte von Balz, Eiablage, Kaulquappenaufnahme, Brutpflege im Kehlsack bis zum Entlassen der Jungfröschen berücksichtigt. Es wird ein Verhaltens-

inventar dieser Art erstellt. Die Verhaltensweisen werden mit denen einiger anderer Brutpflegender und nichtbrutpflegender Froschlurche verglichen. Sie sind jenen gegenüber modifiziert.

Im Laufe der Balz verschiebt sich das Verhalten des ♂ von einer vornehmlich verfolgenden Aktivität zu einer stärker ortsbeharrlichen. Es zentriert sich zunehmend auf sein Versteck, in das es versucht, das ♀ hereinzulocken. Das ♀ muss nun stärker als ♀♀ anderer Froschlurche initiativ werden. Wenn die Ablaihbereitschaft stark genug angewachsen ist, sucht es das ♂ aktiv auf und begibt sich manchmal sogar mit einem Kopfsprung in das Versteck des ♂ unter dessen Bauch. Akustische Äußerungen, generelle Bewegung, Bewegung der Vorderextremitäten, Zeichnung der Kehle werden als in verschiedenen Etappen der Annäherung wirksame Reize zum Hereinlocken des ♀ beschrieben. ♂♂ haben 2 Lautäußerungen: den mehrsilbigen Territorialruf und den einsilbigen „Anhüpflaut“. ♀♀ äußern nur den zweiten.

Wenn ein „Amplexus“ außerhalb des Versteckes zustande kommt, ist er von kurzer Dauer und führt nicht zur Eiablage. Nur innerhalb des Versteckes, wo die Eier vor Austrocknung geschützt sind, wird abgelaicht. Der Amplexus ist schwach, er wird möglicherweise zur Verstärkung durch Stimmäußerung unterstützt und zwar vor allem dann, wenn ein fremdes ♂ aus gewisser Entfernung ruft. Zusätzlich betriillert das ♂ mit der Kehle den Rücken des ♀, was als einer der möglichen Ablaihbereitschafts-Auslöser interpretiert wird.

Die im Verhältnis zu anderen Anuren modifizierte Balz, einschließlich des relativ starken Initiative-Anteils des ♀, das ebenso wie das ♂ den potentiellen Geschlechtspartner mit Äußerung eines Lautes anhüpft und schließlich aktiv in das Versteck des ♂ eindringt, wird als Ergebnis einer gemeinsamen Evolution in wechselseitiger Anpassung mit der Entstehung der speziellen Brutpflege gedeutet. Verhaltensweisen wasserablaichender Arten sind noch vorhanden; einige haben aber jetzt eine Rolle im Paarungsvorspiel übernommen.

Fernab von dem Versteck eines bestimmten ♂ bilden sich manchmal Aggregationen mehrerer Individuen beiderlei Geschlechts. Hier kommt es zu sehr auffälligen Interaktionen, bei denen keines der Einzeltiere auf ein Versteck zentriert ist. Es ist das „Anhüpfl-Auskeil-Verhalten“. Hierbei hüpfen ein Tier ein zweites an. Dieses reagiert, indem es das erste mit einem Tritt mit dem Hinterbein wegschleudert. Diese Interaktionen finden sowohl innergeschlechtlich als auch zwischengeschlechtlich statt. Es gehört zum agonistischen Verhalten in weiterem Sinne, hat aber sicher auch eine Bedeutung bei der Balz. Eine mögliche Funktion könnte im Bemessen des Gewichtes des potentiellen Partners liegen, da kleinere Individuen effektiv weiter weggeschleudert werden.

Nach Ablage entwickeln sich die Eier etwa 20 Tage außerhalb des Kehlsackes, werden wenig oder gar nicht vom Vater bewacht. Danach erscheint er zur Aufnahme der schlüpfenden Kaulquappen am Gelege. Die Auslöser, die die Rückkehr des ♂ zum Nest bewirken, sind unbekannt. Bei der Aufnahme spielt die optische Wahrnehmung der zappelnden Kaulquappen eine Rolle. Sie läuft ähnlich dem Beute-Schnappreflex ab, durch den zähen Schleim der Gallerte ist sie verlangsamt und wird mehr durch Maul-Überstülpungen als durch Zuschlagen mit der Zunge erreicht.

Die Zeit innerhalb des Kehlsackes beträgt etwa 2 Monate. Das Ausspeien der Jungfrösche geschieht mit heftigen Kontraktionen und weitem Öffnen des Maules. Es gibt eine Kannibalismus-Hemmung, die die Brut nach Entlassung davor schützt, durch Adulte gefressen zu werden.

Größer als das Problem der Nährstoffversorgung ist die Versorgung der Kaulquappen mit Atemgasen im Kehlsack. Obgleich die Literatur eine Versorgung über die Blutkapillaren plausibel macht, wird hier eine wenigstens zusätzliche oder in den Anfängen der Evolution der Brutpflege notwendig gewesene Sauerstoffversorgung über Luftbläschen im Kehlsack angenommen, bis die Kreislaufsysteme von Vater und Brut sich ausreichend einander angepasst haben. Es wird eine „Schaumnest im Kehlsack“-Hypothese aufgestellt. Die Einzigartigkeit und, im Gegensatz zur Maulbrutpflege der Fische, sehr seltene Entstehung von Kehlsackbrutpflege der Anuren wird auf dieses Sauerstoff-Versorgungsproblem zurückgeführt. Die Konstant-Erhaltung des Sauerstoff-Partialdruckes nahe den Normalwerten in der Kiemenkammer, die dem ständigen Wasserdurchfluss offen steht, ist bei den Fischen gegeben. Im Gegensatz dazu wird im Blindsack der Kehltasche der Frösche der Sauerstoff-Partialdruck durch den Verbrauch durch die Kaulquappen absinken. Dies hat sicher eine erhebliche Einschränkung der evolutiven Möglichkeiten der Entstehung von Maulbrutpflege bei Froschlurchen beinhaltet.

SUMMARY

Results on research on the reproductive biology of *Rhinoderma darwinii* are presented. They were obtained during more than 15 years of observation in terraria complemented with some observations in the wild. Main points are a behavioural inventory from courtship, ovoposition, taking up of the tadpoles, parental care in the vocal pouch to the releasing of the froglets. The behaviour and other biological data related with reproduction are compared with other brood-caring as well as non-brood-caring anurans, discussing modifications in relation to them.

In the course of courtship, the male shifts from a female pursuing attitude like other anuran males do, to a more stationary behaviour where the male concentrates on his hide, here he tries to persuade the female to enter. Now she takes a more active role than females of other frog species do. When she is ready to spawn, she voluntarily moves to the male, in extreme cases even jumping by means of a "head bouncer" inside the hide and under the male's belly. Vocalizations, general motoric activity, movements of the arms, colour pattern of the throat are discussed as releasing or facilitating stimuli operating in different steps of approach. Males have two kinds of calls: the polysyllabic territorial call and the monosyllabic "hop-onto peep", the females utter only the second one.

If an "amplexus" occurs outside the hide or even in the water, it is only of short duration and never leads to ovoposition. Only inside the hide, where eggs are protected against drought, spawning may occur. The amplexus is weak. It is reinforced by vocalizations of the male, especially when another male is calling from some distance. Furthermore the male makes quivering movements with his throat against the back of the female, which represents one of the possible stimuli inducing ovoposition.

The modifications of courtship including the relatively ac-

tive role of the female, hopping onto the male, as well as her active entering the hide are considered to have evolved in co-adaptation with the special form of brood care. Behaviour patterns of water spawning anurans are still present in *Rhinoderma*, but they have been partly reduced to the role of a mating foreplay.

Apart from the territory of any male, sometimes peculiar interactions amongst several individuals occur, where none of them seems to be attached to a special hide or territory, it is the "jump-onto-kick-off behaviour". One individual bounces onto the other one, which reacts kicking off the first one vigorously with its hind leg. This takes place inter- and intrasexually as well. It is the most conspicuous part of agonistic behaviour, but probably it has also an importance in relation to courtship. A possible function might be, that individuals can test the weight of a potential mate. Smaller individuals effectively are thrown further away than larger ones.

After ovoposition, eggs develop outside the vocal pouch for about 20 days. In the meantime they are not or almost not attended by the father, but afterwards he appears near the clutch, where he takes the freshly hatched tadpoles. The stimuli conducting the male back to the nest are unknown. For the seizing of the fry, cues like perception of the wiggling movements of tadpoles play an important role. The process is similar to the snap reflex elicited by prey, but the movement is slowed down by the viscosity of the jelly of the dissolving egg capsules. It is more displaced to the motoric component of sliding with the opened mouth over the tadpole rather than to strike it with the tongue.

The time span inside the vocal pouch lasts about two months. The expulsion of the froglets occurs under strong contractions of the whole animal and with the mouth widely opened. Once released, a cannibalism inhibiting mechanism of adult frogs protects the young ones from being eaten by adults.

Studies on the problem of nourishment of the tadpoles inside the vocal pouch exist. But the more severe problem of their supply with respiratory gases has been paid less attention in literature. Although it makes plausible a providing of oxygen through the blood vessels, in the present study an additional supply by means of air bubbles is postulated to be or to have been necessary at least in a beginning step in the evolution of brood care, until the circulatory systems of father and fry have co-adapted in an appropriate manner. A hypothesis of a kind of a "foam nest inside the vocal pouch" is proposed. The fact that such a case of mouth brooding has evolved so rarely among anurans, although having originated frequently in several teleostean families, is considered to be linked with this problem of oxygen supply. Maintaining oxygen partial pressure constant and close to normal conditions is no problem in a fish's branchial chamber open to a flow through of water. Contrary partial oxygen pressure in the blind sac of the frog's vocal pouch will drop as a consequence of gas consumption of the tadpoles. This probably has been a severe constraint mostly preventing evolution of oral brood care in anurans.

RESUMEN

Se presentan los resultados de estudios de la biología de reproducción de *Rhinoderma darwinii*, las cuales fueron elaboradas durante más de 15 años de observación de un

grupo mantenido en cautiverio y complementadas con algunas observaciones hechas en el terreno. Se consideran aspectos del comportamiento comenzando con el cortejo, la ovipostura, la aprehensión de los renacuajos, la crianza dentro del saco vocal, hasta la expulsión de los juveniles metamorfoseados. Se establece un inventario del comportamiento de esta especie. Las pautas de comportamiento son comparadas con las de otros anuros tanto especies con neomelía como también sin cuidado parental.

El comportamiento está modificado con respecto a otros batracios. En el curso del cortejo el ♂ cambia de una actitud en que persigue o se dirige hacia la ♀ a una en la que se ciñe más a su territorio, centrándose más en su escondite o cueva, hacia donde trata de atraer a la ♀. Más que en otros anuros la ♀ tiene que tomar la iniciativa de acercamiento. Cuando la disposición a desovar ha crecido lo suficiente, ella en forma activa busca al ♂ y a veces por medio de un salto de cabeza se introduce bajo su vientre. Manifestaciones acústicas, movimientos en general y en especial de las extremidades anteriores, dibujo de la parte gular y brazos son descritos como estímulos que cumplen un papel en las diversas etapas de la atracción de la ♀. Los ♂♂ tienen dos gritos: El canto o advertencia territorial polisilábico, y uno monosilábico que acompaña al salto hacia otro individuo. Las ♀♀ emiten sólo este último.

Cuando un amplexo sucede fuera del escondite siempre es de corta duración y nunca conduce a la ovoposición. Sólo dentro de este se produce la expulsión de los óvulos. El amplexo es débil siendo más bien una aposición. Probablemente como refuerzo es acompañado de manifestaciones vocales del ♂ especialmente cuando otro individuo canta a cierta distancia. Además el ♂ a intervalos hace movimientos vibratorios con la parte gular sobre el dorso de la ♀, lo que posiblemente representa un estímulo para la ovoposición.

La modificación del cortejo, incluyendo el rol importante de iniciativa de apareamiento de la ♀, que igual que el ♂ da saltos hacia su potencial pareja, incluso produciendo vocalizaciones similares, son interpretadas como mecanismos de comportamiento, que han evolucionado en co-adaptación con la particular forma de neomelía. Las pautas de comportamiento de especies de ovoposición acuática todavía están presentes pero su función ha pasado a limitarse a la etapa pre-copulatoria.

A cierta distancia del territorio de algún ♂ se forman agregaciones de varios individuos de ambos sexos. En este caso se producen interacciones en las cuales ningún individuo está centrado en su cueva, es el „juego de salto y patada“. Un individuo salta hacia otro, al ser tocado este reacciona con una vigorosa patada que lanza lejos al primero. Estas interacciones tienen lugar tanto inter- como intrasexualmente. Seguramente es parte de un comportamiento agonístico en su sentido amplio, pero a la vez tienen importancia en el cortejo. Una probable función puede ser, la de como un individuo puede estimar el peso de la posible pareja. En efecto individuos más pequeños son lanzados más lejos.

Después de la ovipostura los huevos se desarrollan, teniendo una permanencia fuera del saco vocal de aproximadamente 20 días, durante los cuales el ♂ les da poca o nula atención. A continuación, cuando los renacuajos ya se encuentran en proceso de eclosión, él reaparece cerca del nido. Los mecanismos que conducen al retorno del ♂ se desconocen. Una vez cerca del nido, la percepción del movi-

miento de los renacuajos es un estímulo clave que conduce a su aprehensión por el padre. El proceso tiene semejanza con el reflejo de captura de preza, pero el movimiento es retardado debido a la viscosidad de la gelatina en vías de liquidificación, dentro de la cual flotan los renacuajos. Además la componente motora de proyectarse sobre ellos con la boca abierta es más pronunciada que la protrusión de la lengua, que es la componente más pronunciada en la captura normal de una preza.

El tiempo dentro del saco vocal es de aproximadamente 2 meses. La expulsión de los jóvenes recién metamorfoseados sucede bajo contracciones violentas y con la boca ampliamente abierta. Después de su liberación los jóvenes no son atacados por individuos adultos, ya que hay una inhibición etológica que impide el canibalismo.

Mayor que el problema de la provisión de alimento de los renacuajos en el saco vocal es el problema de su abastecimiento con gases respiratorios. A pesar de que la literatura hace probable el intercambio de gases por medio de los capilares sanguíneos, aquí se da cierta importancia a un abastecimiento de oxígeno por medio de burbujas de aire, que al menos en una etapa temprana de la evolución debe haber sido necesario, antes de que los sistemas circulatorios de padre y progenie se hubieran coadaptado: Hipótesis del „nido de espuma dentro del saco vocal“. La singularidad del caso de neomelía oral de *Rhinoderma* y su rareza entre los anuros, frente a su relativa frecuencia en peces es atribuida a que en estos últimos es fácil mantener la presión parcial de oxígeno constantemente a niveles cercanos a los normales, porque la cámara branquial es un sistema abierto a la circulación continua de agua, mientras en el saco vocal ciego de los anuros la presión parcial necesariamente tenderá a descender debido al consumo de gas por los renacuajos. Esto seguramente ha reducido las posibilidades para que pudiera evolucionar neomelía oral en anfibios.

Danksagung. Für Literaturbeschaffung: Prof. J. Lescure, Museum d'Histoire Naturelle, Paris; Prof. Dr. W. Böhme, Herrn W. Bischoff, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK); Dr. M. Vences, Universiteit van Amsterdam; Dr. R. Formas, Instituto de Zoología Universidad Austral de Chile, Valdivia; Dr. A. Veloso und Dr. M. Penna, Universidad de Chile Santiago; Dr. J. C. Ortiz und Dr. H. Ibarra, Universidad de Concepción, Chile.

Für tatkräftige Hilfe bei der Betreuung der Frösche: Herrn H. Caspari, Frau K. Schmidt und Frau U. Bott, ZFMK. Für Hilfestellung bei der Anfertigung der Foto- und Videoaufnahmen, die als Grundlage für die Abbildungen dienen, ebenfalls Frau U. Bott. Für die Beschaffung von lebenden Tieren: Herrn D. Karbe, Zoo Köln, den Kollegen Ortiz und Ibarra (s. o.), meinen Verwandten Frau G. Sloman, Wettenbostel, ebenso wie Frau O. B. de Ribera, Temuco und Frau A. B. de Echeñique, Santiago, Chile.

Für das Redigieren der englischen Kurzfassung und Bildlegenden, Dr. G. Peters. Alle genannten Personen haben auf verschiedenste Weise mit wertvollen Anregungen beigetragen. Ihnen sei hier verbindlich gedankt.

LITERATUR

- BELL, T. (1843): Reptiles 5: 1–51. In: DARWIN, C. (Hrsg.): The Zoology of the Voyage of HMS Beagle, under the Command of Capt. Fitzroy, R. N. During 1832–1836. Smith Elder Publ., London
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R. M. A. (1975): A unique case of mating behaviour in a malgasy tree frog, *Gephyromantis liber* (Peracca, 1893) with observations on the larval development (Amphibia, Ranidae). *Beaufortia* **23** (296): 15–25.
- BÜRGER, O. (1905): Brutpflege von *Rhinoderma darwinii* D. & B. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* **82**: 230–251.
- BUSSE, K. (1970): Care of the young by male *Rhinoderma darwinii*. *Copeia* 1970: 395.
- BUSSE, K. (1971): Desarrollo de *Batrachyla leptopus* Bell con notas sobre su ecología y comportamiento (Anura: Leptodactylidae). *Investicaciones Zoológicas Chilenas* **15**: 5–64.
- BUSSE, K. (1989): Zum Brutpflegeverhalten des Nasenfrosches *Rhinoderma darwinii* (Anura: Rhinodermatidae). *Tier und Museum* **1**: 59–63.
- BUSSE, K. (1991): Bemerkungen zum Fortpflanzungsverhalten und zur Zucht von *Rhinoderma darwinii*: Balz bis Eiablage. *Herpetofauna* **13**: 11–21.
- BUSSE, K. & PETERS, G. (In Vorb.): Bioacoustic studies in the genus *Rhinoderma*. Anura: Rhinodermatidae.
- CEI, J. M. (1962): Batracios de Chile. 236 S., Editorial Universidad de Chile, Santiago de Chile.
- CRUMP, M. L. (1995): Parental care. Pp. 518–567 in: HEATWOLE, H. & BARTHALMUS, G. (Hrsg.): Amphibian biology. Surrey Beatty & Sons PTY Ltd., Norton N.S.W.
- DEL PINO, E. M. (1980). Morphology of the Pouch and Incubatory Integuments in Marsupial Frogs (Hylidae). *Copeia* 1980: 10–17.
- DIESEL, R., BÄUERLE, G. & VOGEL, P. (1995): Cave Breeding and Froglet Transport: A Novel Pattern of Anuran Brood Care in the Jamaican Frog, *Eleutherodactylus cundalli*. *Copeia* 1995: 354–360.
- DIESEL, R., & SCHUBART, C. D. (2000): Die außergewöhnliche Evolutionsgeschichte jamaikanischer Felsenkrabben. *Biologie in unserer Zeit* **30**: 136–147.
- DUELLMAN, W. E. (1966): Aggressive behaviour in dendrobatid frogs. *Herpetologica* **22**: 217–221.
- DUELLMAN, W. E. (1985): Reproductive modes in anuran amphibians: Phylogenetic significance of adaptive strategies. *South African Journal of Science* **81**: 174–178.
- DUELLMAN, W. E. (1992): Reproductive strategies of frogs. *Scientific American* July 1992: 80–87.
- DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. (1986): Biology of Amphibians, 670 S. McGraw-Hill, Inc., New York.
- DUMÉRIL, A. M. C. & BIBRON, C. (1841): *Erpétologie générale* **8** (3), 792 S., Roret, Paris.
- FIRSCHEIN, I. L. (1951): A peculiar behavior pattern in a Mexican toad, *Bufo nayaritensis* during amplexus. *Copeia* 1951: 73–74.
- FORMAS, J. R. (1969): Histología de la piel de *Rhinoderma darwinii* D. & B. en relación con su color y variabilidad. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natatural Chile* **24** (11): 153–163.
- FORMAS, J. R. (1979): La Herpetofauna de los bosques temperados de Sudamerica. Pp. 341–369 in DUELLMAN, W. (Hrsg.): The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal. Monograph Museum of Natural History Kansas **7**.
- FORMAS, J. R., PUGIN, E. & JORQUERA, B. (1975): La identidad del batracio chileno *Heminectes rufus* Pilippi, 1902. *Physis Buenos Aires, Sección C* **34**(89): 147–157.
- GARRIDO, O., PUGIN, E. & JORQUERA, B. (1975): Correspondance ultrastructurale entre la bourse gutturale du *Rhinoderma darwinii* et le tégument des larves. *Bolletino di Zoologia* **42**: 133–144.
- GOIGOECHEA, O., GARRIDO, O. & JORQUERA, B. (1986): Evidence for a trophic paternal-larval relationship in the frog *Rhinoderma darwinii*. *Journal of Herpetology* **20**: 168–178.
- GÜNTHER, R. (1990): Die Wasserfrösche Europas. 288 S., Die neue Brehm-Bücherei, Ziemsen-Verl. Wittenberg-Lutherstadt.
- GREVEN, H. (1977): Comparative ultrastructural investigation of the uterine epithelium in the viviparous *Salamandra atra* Laur. and the oviparous *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Urodela). *Cell and Tissue Research* **181**: 215–327.
- GUICHENOT, A. (1848): Reptilia et Pisces . 370 S. in: GAY, C. (Hrsg.): *Historia Física y Política de Chile*; Zool. 2, en casa del autor, Paris.
- HEYING, H. E. (2001): Social and reproductive behaviour in the Madagascan poison frog *Mantella laevisgata*, with comparisons to the Dendrobatids. *Animal Behaviour* **61**: 567–577.
- JIMÉNEZ DE LA ESPADA, D. M. (1872): Sobre la reproducción de *Rhinoderma darwinii*. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* **1**: 139–151.
- JANVIER, H. (1935): Observations biologiques sur les *Rhinoderma darwini*. *Annales des Sciences Naturelles* **10**(18): 179–294.
- JORQUERA, B., PUGIN, E. & GOIGOECHEA, O. (1972): Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini*. *Archivos de Medicina Veterinaria* **4**(2): 5–19.
- JORQUERA, B., PUGIN, E. & GOIGOECHEA, O. (1974): Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini* (Concepción). *Bol. Soc. Biol. Concepción* **48**: 127–146.
- JORQUERA, B., PUGIN, E., GARRIDO, O., GOIGOECHEA, O. & FORMAS, R. (1981): Procedimiento de desarrollo en dos especies del género *Rhinoderma*. *Medio Ambiente* **5**(1/2): 58–71.
- JUNGFER, K.-H. & BÖHME, W. (1991): The backpack strategy of parental care in frogs, with notes on froglet-carrying in *Stefania evansi* (Boulenger, 1904) (Anura: Hylidae: Hemiphractinae). *Revue Française d'Aquariologie* **18**(3): 91–96.
- KARBE, D. (1989): Künstliche Aufzucht des Darwin- oder Nasenfrosches *Rhinoderma darwinii*. *Berichte der DGHT-Arbeitsgruppe Anuren Juni 1989* (2): 9–11.
- KILIAN, E. (1965): Das Farbkleid von *Rhinoderma darwini* D. & B. Zeichnungsmuster und Variabilität. *Beiträge zur Neotropischen Fauna* **4** B: 180–190.
- KRIEG, H. (1924): Biologische Reisestudien in Südamerika: II. *Rhinoderma* und *Calyptocephalus*. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* **3**: 150–168
- LAMOTTE, M. & LESCURE, J. (1977): Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. *La Terre et la Vie* **2**: 225–312.
- LAVILLA, E. O. (1987): La larva de *Rhinoderma darwinii* D. & B. (Anura: Rhinodermatidae). *Acta zoologica Lilloana* **39**: 81–88.
- LIMBAUGH, B. & VOLPE, E. P. (1957): Early Development of the Gulf Coast Toad *Bufo valliceps* Wiegmann. *American Museum Novitates* **1842**: 1–31.

- NOBLE, G. K. (1931) The Biology of the Amphibia. 577 S., McGraw-Hill, New York & London.
- PENNA, M. & VELOSO, A. (1990): Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. *Journal of Herpetology* **24**: 23–32.
- PFLAUMER, K. (1933): Biologische Beobachtungen an *Rhinoderma darwini* D. & B. *Der Zoologische Garten* **7**: 131–134.
- PHILIPPI, R. A. (1902): Suplemento a los Batraquios Chilenos descritos en la Historia Física y Política de Chile de don Claudio Gay. 161 S., Librería Ivens, Santiago de Chile.
- POLDER (1974): Over Verzorging en Voortplanting in Gevangenschap van *Dendrobates azureus* en enkele andere Dendrobatidae. *Het Aquarium* **44**: 16–22; 186–191; 324–330; **45**: 122–128.
- RASA, O. A. E. (1997): Female mate assessment tactics in a subsocial desert beetle: a test of Janetos's models. *Ethology, Ecology and Evolution* **9**: 233–240.
- RASA, O. A. E., BISCH, S. & TEICHNER, T. (1998): Female mate choice in a subsocial beetle: male phenotype correlates with helping potential and offspring survival. *Animal Behaviour* **56**: 1213–1220.
- SCHMITHÜSEN, J., KLAPP, E. & SCHWABE, G. H. (1956): Forschungen in Chile. 189 S. + Abb., Selbstverlag des Geographischen Instituts der Universität, Bonn.
- SINSCH, U. (1990): The orientation behaviour of three toad species (genus *Bufo*) displaced from the breeding site. *Fortschritte der Zoologie* **38**: 75–83.
- TINBERGEN, N. (1958): Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report. *Behaviour* **15**: 1–70.
- TUNNER, H. G. (1976): Aggressives Verhalten bei *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* und der Hybriden *Rana esculenta*. *Zoologischer Anzeiger* **196**: 67–79.
- TYLER, M. J. (1983): The gastric brooding frog. 163 S., Croom Helm, London & Canberra.
- TYLER, M. J. (1984): There's a frog in my (throat) stomach. 52 S., Collins, Sydney.
- VIERTEL, B. & S. RICHTER (1999): Anatomy, Viscera and Endocrines. In: Mc Diarmid, R. W. & R. Altig (Hrsg.), Tadpoles, The Biology of anuran larvae. 444 S., Chicago Press, Chicago.
- WELTNER, W. (1896): *Rhinoderma darwini* Dum. & Bibr., eine Brutpflegende Kröte. *Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde* **7**(12): 137–140 zusätzl. Tafel 11; (14): 159–161.
- WIEDERSHEIM, R. (1900): Brutpflege bei niederen Wirbeltieren (Schluss). *Biologisches Zentralblatt* **20**: 321–343.
- WEYGOLDT, P. (1980a): Zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllobates femoralis* (Boulenger) im Terrarium. (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). *Salamandra* **16**: 215–226.
- WEYGOLDT, P. (1980b): Complex brood care and reproductive behavior in captive poison arrow frogs *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **7**: 329–332.
- WEYGOLDT, P. (1984): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Dendrobates pumilio* Schmidt, 1857 im Terrarium (Salientia: Dendrobatidae). *Salamandra* **20**: 112–120.
- WEYGOLDT, P. (1986): Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **25**: 51–67.
- WEYGOLDT, P. & JUNGFER, K. - H. (1993): Vom Fünfstreifenbaumsteiger und anderen Fröschen: Neue Beobachtungen zur Brutpflege in den Tropen. *Forschung. Mitteilungen der Deutschen Forschungsgemeinschaft* **93**(2): 4–6.
- WUNDER, W. (1923): Nestbau und Brutpflege bei Amphibien. *Ergebnisse der Biologie* **8**: 180–220.
- ZIMMERMANN, H. & ZIMMERMANN, E. (1981): Sozialverhalten, Fortpflanzungsverhalten und Zucht der Färberfrösche *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni* sowie einiger anderer Dendrobatiden. *Zeitschrift des Kölner Zoo* **24**(3): 83–99.
- ZIMMERMANN, H. & ZIMMERMANN, E. (1988): Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae). *Salamandra* **24**(2/3): 125–160.
- ZUG, G. R., VITT, L. J. & CALDWELL, J. P. (2001): Herpetology, An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Academic Press, San Diego.

Anschrift des Autors:

Dr. Klaus BUSSE, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig; Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Deutschland.
E-mail: k.busse.zfmk@uni-bonn.de

Eingegangen: 01.06.2001

Angenommen: 12.03.2002

Korrespondierender Herausgeber: R. HUTTERER/M. SCHMITT

Verwandtschaftsbeziehungen bei Schattenkolibris (Gattung *Phaethornis*, Aves, Trochilidae), ein Methodenvergleich

Christoph HINKELMANN¹⁾ & Renate VAN DEN ELZEN²⁾

¹⁾ Lüneburg

²⁾ Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany.

Abstract. Computer-based phylogenetical analyses of the 26 hermit hummingbird species and 2 allospecies of the genus *Phaethornis* are compared with a cladogram arranged by hand. Differences resulted mainly from obscure character evaluation and coding. By omitting plesiomorphic characters and rechecking homoplasies in the PAUP analysis, both methods resulted in similar species arrangements. These differ from previous classifications of *Phaethornis* species, but are confirmed by ecological, behavioural and biogeographical arguments as well as by models of speciation events.

Key words. Hermit hummingbirds, phylogenetical analyses, cladogram, computer cladistics.

1. EINLEITUNG

Der Einsatz von Computerprogrammen für wissenschaftliche Analysen ist heute in allen Disziplinen zur Selbstverständlichkeit geworden. Während sich, vor allem im englischsprachigen Raum, Computerberechnungen auch für biosystematische Untersuchungen immer mehr durchsetzen und breite Akzeptanz finden (FOREY et al. 1992), sind in der deutschsprachigen Wissenschaftsszene Stimmen laut geworden, die sich kritisch mit der Art der Anwendung der „Computerkladistik“ auseinandersetzen (WÄGELE 1994, 1995).

Weil der Disput um die Methoden der Programme vielfach auf wissenschaftstheoretischer und mathematischer Ebene ausgetragen wird (PLATNICK 1987, 1989; LUCKOW & PIMENTEL 1985; SANDERSON 1990; WÄGELE 1994 präsentiert eine Fallstudie), will die vorliegende Arbeit das Problem „Computerkladistik“ an einem praktischen Beispiel allgemeinverständlich darstellen: Eine Verwandtschaftsstudie an Schattenkolibris (HINKELMANN 1988; HINKELMANN & SCHUCHMANN im Druck) wurde anhand der verwendeten morphologischen Merkmale am Computer wiederholt. Daneben liegt für einen Teil der Arten eine Stammbaumrekonstruktion nach biochemischen Daten vor (GILL & GERWIN 1989), die zu einer anderen Artengruppierung führt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen miteinander verglichen, die aufgetretenen Unterschiede und mögliche Ursachen diskutiert werden. Arten sind hier im Sinne des Biologischen Artkonzeptes (MAYR 1942, 1963, 1982) aufgefasst und schließen auch gut unterscheidbare Subspezies mit ein, die im Sinne des Phylogenetischen Artkonzeptes (CRACRAFT 1983; MCKITRICK & ZINK 1988) eigenständige Arten darstellen. In seiner Aussagefähigkeit bei der Ermittlung von Verwandtschaftsverhältnissen zwischen Vogelarten erscheint uns das Biologische Artkonzept dem Phylogenetischen deutlich überlegen.

Bis auf die zwei morphologisch gut differenzierten Unterarten *Phaethornis (griseogularis) porcellae* und *P. (syrmatophorus) columbianus*, denen auch bei Anwendung des Biologischen Artkonzeptes möglicherweise Artstatus zukommt, wurden keine weiteren Subspezies in die Analysen einbezogen.

Die Analyse von HINKELMANN (1988) stützte sich ausschließlich auf morphologische Merkmale, weil nur diese Daten für alle Arten lückenlos zur Verfügung standen. Ethologische, bioakustische und biochemische Merkmale liefern zwar, wie mehrere Untersuchungen verschiedener Verhaltensweisen, Lautäußerungen (ARP 1957; DAVIS 1934, 1958; GRANTS AU 1968; HARGER & LYON 1980; HILTY 1975; HILTY & BROWN 1986; MOBBS 1971; NICHOLSON 1931; RUSCHI 1982, 1986; SCHUCHMANN 1987, 1995; SICK 1993; SKUTCH 1951, 1964; SNOW 1968, 1973, 1974, 1977, 1981; STILES & WOLF 1979) sowie molekularbiologische Ergebnisse (BLEIWEISS et al. 1994, GILL & GERWIN 1989) schließen lassen, interessante Hinweise zur Verwandtschaft, sind aber bisher nur für wenige Arten verfügbar.

Schattenkolibris bilden innerhalb der Familie der Kolibris (Trochilidae) eine monophyletische Gruppe, d. h. alle Arten lassen sich auf einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren zurückführen. Das Monophylum wurde aber auch schon anhand seiner morphologischen Merkmale – wie der Ausformung des Operculum nasale und anderer Schädel- bzw. Humerus-Merkmale (ZUSI 1980), des Tensor-propatagialis-brevis-Muskels (ZUSI & BENTZ 1982) und der Form des Nestes (JOHNSGARD 1983) – als Einheit zusammengefasst und entsprechend als eigene Unterfamilie (Phaethornithinae) klassifiziert (CABANIS & HEINE 1860; GOULD 1861; HINKELMANN 1988; GILL & GERWIN 1989). BLEIWEISS et al. (1994) erstellten nach Schmelzpunktmittelemwertmatrizen von DNA-DNA

Hybridisierungen verschiedener Kolibri-Arten mit dem Fitch-Programm von PHYLIP Bäume genetischer Ähnlichkeiten. Auch dort erscheinen die untersuchten Schattenkolibri-Arten als geschlossene Artengruppe, denen eine zweite Gruppe aus allen anderen untersuchten Arten gegenübersteht. Acht Arten der Phaethornithinae entsprechen wiederum kleinen, in ihrer Morphologie übereinstimmenden und jeweils monophyletischen Einheiten, die in den Gattungen *Ramphodon* (1 Art), *Eutoxeres* (2 Arten), *Glaucis* (3 Arten) und *Threnetes* (2 Arten) klassifiziert sind. Sie sollen, weil ihre Beziehungen zur hier untersuchten Artengruppe geklärt sind, nicht weiter berücksichtigt werden. Die verbleibenden 28 Taxa (26 Arten und 2 morphologisch stark differenzierte Subspecies *P. griseogularis porcellae*, *P. syrmatophorus columbianus*) waren (und werden) in bisherigen Klassifikationen (PETERS 1945; WOLTERS 1975-1982; SIBLEY & MONROE 1990) alle in der Gattung *Phaethornis* zusammengefasst. HINKELMANN (1988) wertete einige Subspezies zu selbständigen Arten auf und ordnete weitere Subspezies anderen Arten zu, als dies in den gängigen Publikationen gehandhabt wurde. Die Art *gounellei* stellte er in eine eigene Gattung *Anopetia*. *Phaethornis longuemareus* erwies sich als ein polyphyletisches Taxon (HINKELMANN 1990a), d. h. es setzt sich aus Populationen unterschiedlicher Arten zusammen. Als Ergebnis seiner Untersuchungen stellt HINKELMANN (1988) ein Kladogramm der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der (und zwischen den) *Phaethornis*-Arten vor (Abb. 1). Es weist zwei Schwestergruppen aus, denen eine Art, *Anopetia gounellei*, gegenübergestellt ist. Nur in wenigen Fällen konnte die Anordnung nach morphologischen Merkmalen nicht zweifelsfrei geklärt werden (Abb. 1; Buchstaben A-D, s. Diskussion). Dieses Kladogramm war daher unsere Arbeitshypothese, die durch die Computeranalysen getestet werden sollte.

Es ist nicht unumstritten, Unterarten in phylogenetischen Untersuchungen zu bearbeiten. Da jedoch der Status der einbezogenen Unterarten unklar ist und sie als allopatrische Populationen auch genetisch isoliert sind, wurden sie in die computergestützten Analysen mit einbezogen. Im "empirischen" Kladogramm sind daher nur 26 statt 28 Taxa dargestellt.

2. MATERIAL UND METHODE

Grundlage der Kladistik ist die Festlegung der Lesrichtung (=Polarität) homologer Merkmale. Hierfür bieten sich neben dem hier eingesetzten Außengruppenvergleich (Vergleich mit Taxa eines anderen Monophylums) der ontogenetische Vergleich und der Komplexitätsgrad der Merkmale an (WÄGELE 1995): Übereinstimmungen in Merkmalen (z. B. Säume bei Oberschwanzdeckenfedern ausgebildet) bzw. Merkmalsausprägungen (z. B. Farbe dieser Federsäume) mit den Außengruppen oder mit Jugendstadien bzw. einfache Strukturen gegenüber komplexeren, sind mit größ-

ter Wahrscheinlichkeit plesiomorph (Symplesiomorphien) und waren auch schon beim gemeinsamen Vorfahren zu finden. Apomorphe Merkmalszustände (vgl. Abb. 2) dagegen sind in den Außengruppen nicht zu finden. Sie sind stammesgeschichtlich jünger und nur sie informieren darüber, dass (und wo) Kladogenese (Artaufspaltung) stattgefunden hat.

Etwa zeitgleich mit der HENNIG'schen Methode der Kladistik (HENNIG 1982) in Europa entwickelte W. H. WAGNER in den USA nach dem Prinzip der Sparsamkeit (parsimony) eine Methode, phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse mathematisch zu erfassen, die so genannten Wagner-Bäume (WAGNER 1961). FARRIS (1970) schrieb das erste Computerprogramm zur Berechnung von Phylogenien. Der zugrunde liegende Algorithmus (Manhattan-Distanz, Häuserblock-Metrik, Farris-Distanz) entspricht dem Gedanken, dass die Evolution ihr Ziel – (Transformation) von Merkmalen – auf dem kürzesten Weg (= der geringsten Anzahl von Änderungsschritten) erreicht. Dabei ist die Richtung der Entwicklung offen gelassen, die Möglichkeit von Rückentwicklungen (in der Computerkladistik reversals genannt) ebenso wie Parallelentwicklungen (convergencies) sind bei den mathematischen Berechnungen einkalkuliert. Rück- und Parallelentwicklungen werden unter dem Begriff Homoplasien zusammengefasst.

Die klassische HENNIG'sche Analyse baut das Kladogramm (im Folgenden als traditionelles Kladogramm im Gegensatz zu den Computerbäumen bezeichnet) nur auf Synapomorphien auf; Symplesiomorphien dürfen nicht als konstituierende Merkmale herangezogen werden. Arten werden nach ihren Synapomorphien gruppiert, d. h. Merkmale und ihre

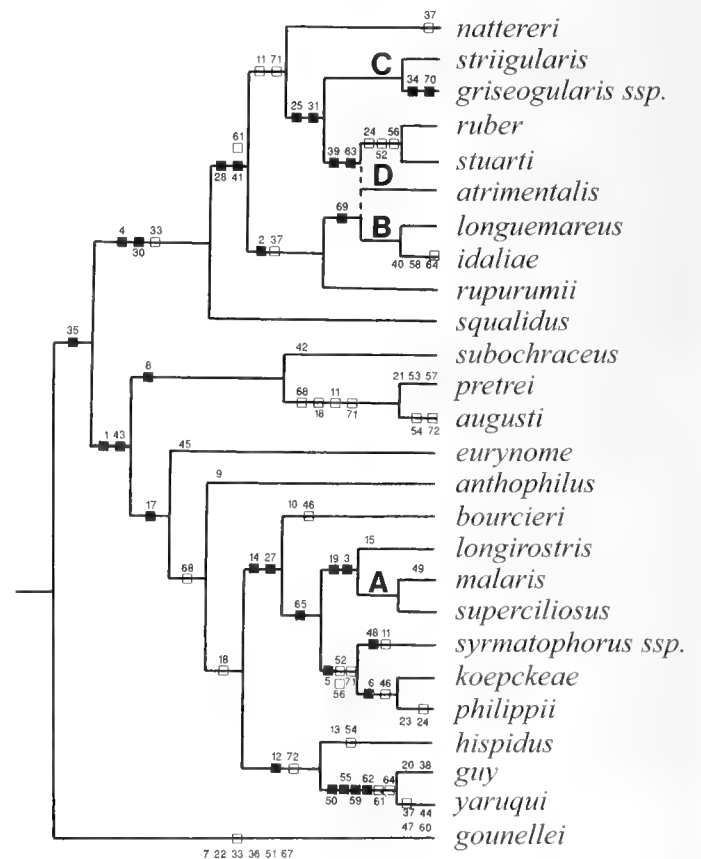


Abb. 1: Kladogramm von 26 Kolibri-Arten; geschlossene Symbole bezeichnen Synapomorphien, offene Homoplasien, Zahlen ohne Symbole Autapomorphien.

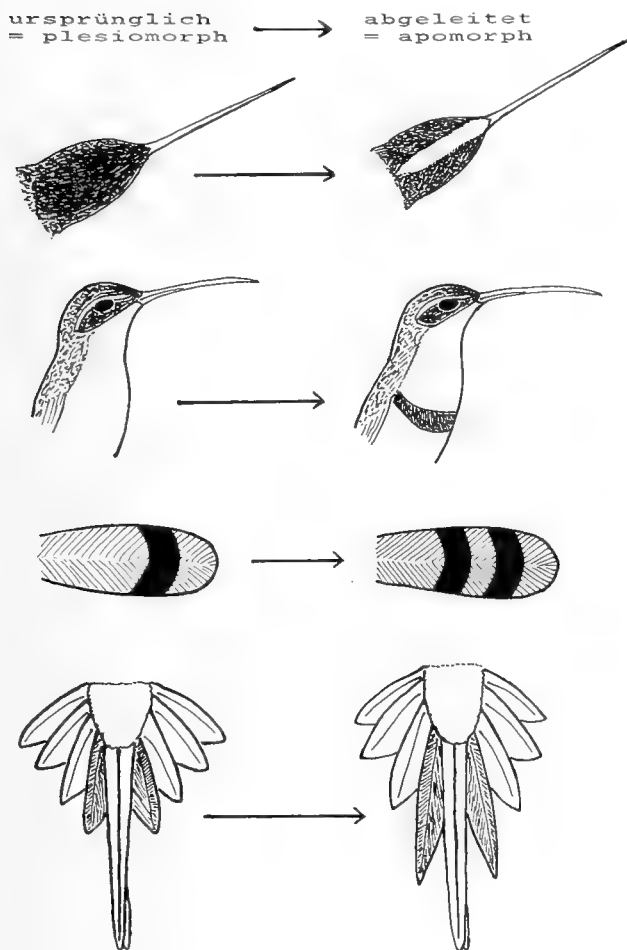


Abb. 2: Beispiele für Gefiedermerkmale bei Schattenkolibris (Gattung *Phaetornis*) in ursprünglichen (plesiomorphen) und abgeleiteten (apomorphen) Zuständen. Die Ziffern beziehen sich auf Merkmalsnummern in Abb. 1 und Tab. 1. Von oben: Ausbildung eines Kehlstreifs (18); Entwicklung eines Brustbands (39); Zeichnung der Oberschwanzdeckenfedern (14); Proportionen der Steuerfedern (8).

Zustände werden qualitativ beurteilt und danach die Arten zusammengestellt. Die Computerkladistik hingegen verwendet ein quantitatives (Distanz-) Maß, das Arten nach der geringsten Zahl von Änderungsschritten ihrer Merkmale und der Merkmale ihrer (hypothetischen) Vorfahren systematisiert (WILEY 1981; FOREY et al. 1992).

Für die Computeranalyse werden üblicherweise alle Merkmale bzw. Merkmalszustände ohne vorherige Auswahl oder Wertung in einer Datenmatrix kodiert. Es hat sich eingebürgert, alle ursprünglichen Merkmalszustände mit 0, alle abgeleiteten mit 1 (oder >1, falls eine Transformationsreihe vorliegt, d. h. ein Merkmal in mehreren Merkmalszuständen auftritt), zu beziffern, möglich ist jedoch jede Zahlenkombination. Durch die Berechnung des kürzesten Weges durch die Veränderungen der Merkmale bei den einzelnen Taxa und ihren (hypothetisch konstruierten) Vorfahren ergeben sich die Verzweigungen der Computerbäume. Findet das Programm durch Umkehr der Merkmalspolarisierung (z. B. von 0→1→>1 auf >1→0→1) einen kürzeren („sparsameren“) Weg durch die Datenmatrix, wird dieser gewählt. Als Ergebnis entsteht nur im Idealfall ein einzelner Baum. Meistens werden mehrere Bäume gleicher Länge, aber mit

anderer Topologie ausgegeben. Diese Bäume können nach einem programminternen Summierungsverfahren (strict consensus) zu einem einzigen Baum, dem „consensus tree“ (Summierungsbaum) zusammengefasst werden. Er gibt darüber Auskunft, wo Arten eindeutig zugeordnet werden konnten und wo es mehrere alternative Zuordnungsmöglichkeiten gibt.

Bis heute haben sich von mittlerweile zahlreich verfügbaren systematischen Computerprogrammen für den PC drei (PHYLIP, PAUP und HENNIG86) durchgesetzt. Von diesen gelten PAUP und HENNIG86 allgemein als die zuverlässigsten (LORENZEN & SIEG 1991, SANDERSON 1990). Wir haben unsere Berechnungen mit PAUP MSDOS-Version 2.4.1. für den PC (SWOFFORD 1985) durchgeführt (s. a. Diskussion).

An 4234 Balgexemplaren aller 26 Arten (bzw. 28 Taxa) aus wissenschaftlichen Sammlungen Europas, Nord- und Südamerikas (siehe Appendix) waren 72 morphologische Merkmale (Gefiedermuster, -farben, Körperfarben, Proportionen) zu ermitteln (Tab. 1; weitere Einzelheiten s. HINKELMANN 1988).

Dreißig der 72 Merkmale fanden als Synapomorphien für den Aufbau des Kladogramms Verwendung (Abb. 1). Hier wurde das Grundmuster der übrigen vier Gattungen der Schattenkolibris für die Merkmalspolarisation verwendet (HINKELMANN 1988). Bei den Computeranalysen erfolgte die Bewurzelung der Bäume nach einem „hypothetischen Vorfahren“ mit ausschließlich plesiomorphen Merkmalszuständen (Hypothese 1; Abb. 3, Tab. 2). In weiteren Durchläufen wurden *Ramphodon naevius*, (Hypothese 2 und 3), danach die stets als Schwesterart ausgewiesene *Anopetia gounellei* als outgroup herangezogen (Hypothese 4-7, Tab. 2).

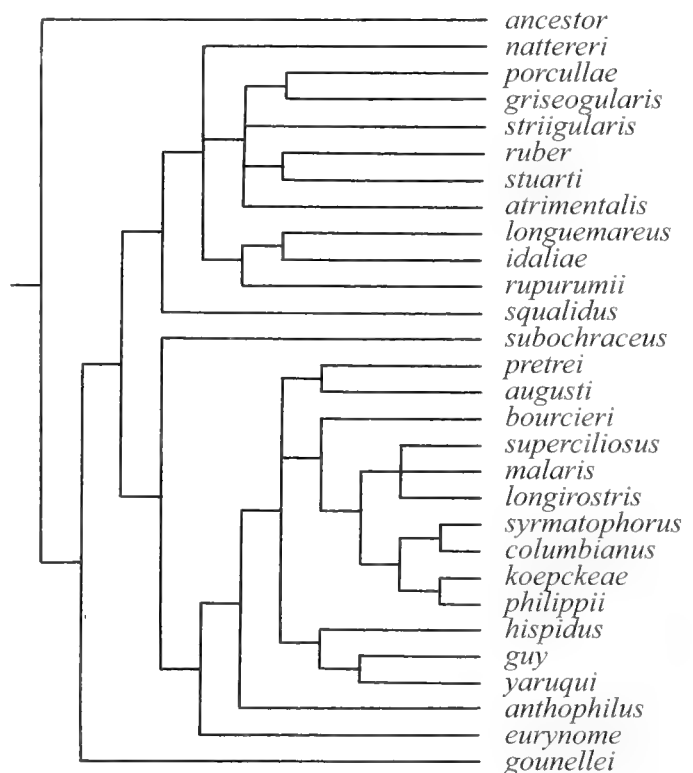


Abb. 3: Summierungsbaum von 86 gleich sparsamen Bäumen; 29 Taxa, 72 Merkmale, Bewurzelung hypothetischer Vorfahr (Hypothese 1 der PAUP Analysen).

Tabelle 1: Morphologische Merkmale zur Charakterisierung von Schattenkolibri-Arten der Gattung *Phaethornis* und von *Anopetia gounellei*. Die Nummern entsprechen denen in Abb. 1; die Polarität ist mit (0) für plesiomorph und (1) für apomorph angegeben.

-
- 01 Unterschwanzdeckenfedern: einfarbig (0); entlang der Rachis dunkler als außen (1).
- 02 Unterschwanzdeckenfedern: ockerfarben (0); weiß (nur ausnahmsweise hellocker getönt) (1).
- 03 Steuerfedersäume: weiß (0); weiß mit Ockeranteil bzw. ockerfarben mit Weißanteil, wechselnde Zusammensetzung (1).
- 04 Steuerfedersäume: weiß (0); Säume der 2 äußeren Steuerfederpaare obligat ockerorange; Säume der 3 inneren Paare weiß, ockerorange oder zweifarbig (1).
- 05 Steuerfedersäume: schmal und weiß (0); breit und ockerorange (1).
- 06 Steuerfedersäume: ockerorange (0); orangerot (1).
- 07 Äußere Anteile der Steuerfedern: schmal und weiß (0); flächig weiß (1).
- 08 Submedianes Steuerfederpaar: etwas länger als das nächstäußere, aber deutlich kürzer als das mittlere und mit schmalen Säumen (0); gegenüber den äußeren deutlich verlängert mit weißen Säumen und den Spitzen flächig weiß (1).
- 09 Steuerfedersäume: weiß (0); sehr hell (blass) braun (1).
- 10 Steuerfedersäume: weiß (0); sehr hell (blass) ockerfarben (1).
- 11 Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hell ockerfarbenem Endsaum (0); ohne dunkle Binden (reduziert) (1).
- 12 Endsaum der Oberschwanzdeckenfedern: hell ockerfarben (0); grau (nur immature Vögel mit obligat ockerfarbenen Säumen) (1).
- 13 Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hellem Endsaum (0); zusätzliche helle Binde im äußeren Bereich tritt häufig auf (1).
- 14 Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hellem Endsaum (0); mit 2 hellen (ockerfarben) und 2 dunklen Binden (beide inneren oft undeutlich) (1).
- 15 Oberschwanzdeckenfedern: mit 2 dunklen und 2 hellen Binden (0); mit 3 hellen und 2 dunklen Binden (3. dunkle kann innen angedeutet sein) (1).
- 16 Kehlregion dunkler als die Brust (kann bei ♀ fehlen), außer streifenartig erscheinenden, hellen Federsäumen keine Zeichnung (0).
- 17 Kehlregion: einheitlich dunkel (0); Auflösung durch schuppen-, seltener streifenartig angeordnete helle Federsäume (1).
- 18 Kehlstreif: nicht ausgebildet (0); ausgebildet (1).
- 19 Kehlstreif: uneinheitliche Färbung (0); einheitlich ockerfarben (1).
- 20 Kehlstreif: weiß (0); orangefarben (1).
- 21 Kehlregion: einheitlich dunkel ockerfarben (0); mit undeutlich abgegrenztem, weißlich bis blass ockerfarbenem Kehlstreif (1).
- 22 Kehlregion: einheitlich (dunkel) ockerfarben (0); im Zentrum rötlichbraun, distal heller, sonst ohne Zeichnung (1).
- 23 Kehle: dunkel mit hellerem Kehlstreif (0); orangefarben, ohne Kehlstreif (reduziert) (1).
- 24 Kehlregion: dunkel ockerfarben mit weißem Kehlstreif (0); einheitlich orangefarben mit weißem Kinn (1).
- 25 Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: gleich lang wie das der ♀ und zugespitzt (0); deutlich kürzer als das der ♀ und abgerundet (1).
- 26 Mittleres Steuerfederpaar der ♂ breiter als das der ♀ (0).
- 27 Mittleres Steuerfederpaar in beiden Geschlechtern gleich breit (1).
- 28 Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: gleich lang mit dem der ♀ (0); etwas kürzer als das der ♀ (1).
- 29 Flügel der ♂ länger als die der ♀ (0).
- 30 Flügel bei ♂ etwa ebenso lang wie bei ♀ (1).
- 31 Flügel: bei ♂ und ♀ etwa gleich lang (0); bei ♂ kürzer als bei ♀ (1).
- 32 Schnäbel der ♂ länger (und meist schwächer gebogen) als die der ♀ (0).
- 33 Schnäbel in beiden Geschlechtern gleich lang (und kein Unterschied in der Form) (1).
- 34 Mittleres Steuerfederpaar: mit Ausnahme der Säume einheitliche Färbung (0); mit subterminaler grauer Binde (1).
- 35 Mittleres Steuerfederpaar: gleich lang wie submedianes Paar, terminal gleich breit wie basal (0); Länge aller 5 Steuerfederpaare abgestuft, mittleres Paar am längsten und terminal schmaler als basal (1).
- 36 Mittleres Steuerfederpaar terminal ebenso breit wie basal und ebenso lang wie das submedianes (0).
- 37 Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: leicht abgerundet (0); dreieckähnlich zugespitzt (1).
- 38 Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: lang und schmal, leicht abgerundet (0); schreibfederartig verjüngt (1).
- 39 Brustregion: einheitliche Färbung (0); Brustband ausgebildet (dunkle Federn auf hellem Grund; können auch fleckartig vorhanden sein) (1).
- 40 Unterseite, besonders Brustregion, der adulten ♂: (dunkel) ockerfarben (0); tiefdunkelbraun (1).
- 41 Steuerfedersäume der adulten ♂: gleich breit wie bei ♀ (0); schmaler als die der ♀ (1).
- 42 Bartstreifen: schmal (0); breiter als bei übrigen Arten (1).
- 43 Mittleres Steuerfederpaar: weiße Spitze wenig ausgedehnt (0); in beiden Geschlechtern mit ausgedehnter weißer Spitze (kann bei adulten ♂ fehlen) (1).

- 44 Mittleres Steuerfederpaar: ausgedehnte weiße Spitze (0); kaum ausgedehnte weiße Spitze (reduziert) (1).
- 45 Oberkopf: dunkelgrüne bis olivgrüne Federn (0); ockerfarbene Federsäume (Jugendmerkmal) bleiben zeitlebens erhalten (1).
- 46 Schnabel: gebogen, bei ♀ meist etwas stärker als bei ♂ (0); gerade (allenfalls bei ♀ ist eine sehr leichte Biegung wahrnehmbar) (1).
- 47 Schnabel: gebogen (0); deutlich weniger gebogen als derjenige nah verwandter Arten, besonders bei ♂ (1).
- 48 Schnabel: gebogen (0); deutlich stärker gebogen als derjenige nah verwandter Arten (1).
- 49 Kehlstreif: in beiden Geschlechtern gleich deutlich ausgebildet (0); bei ♀ deutlicher als bei ♂ (1).
- 50 Steuerfedersäume an den äußeren 4 Paaren: vorhanden (0); bei adulten ♂ reduziert (1).
- 51 Oberschnabelbasis: nicht unterschieden vom übrigen Oberschnabel (0); verbreitert, Unterschnabelbasis ist seitlich umschlossen (1).
- 52 Bauch: ockerfarben bis grau (0); orangefarben (1).
- 53 Bauch: hell ockerfarben (0); rötlich zimtfarben (1).
- 54 Bauch: hell ockerfarben (0); weißlich bis hellgrau (1).
- 55 Bauch: ockerfarben bis grau (0); dunkelgrau bis grau-ocker (1).
- 56 Brust: ockerfarben (0); orangefarben (1).
- 57 Brust: hell ockerfarben (0); rötlich zimtfarben (1).
- 58 Brust adulter ♂: (dunkel) ockerfarben ohne irisierende Federn (0); dunkelbraun mit einzelnen irisierenden Federn (1).
- 59 Brust adulter ♂: ockerfarben bis grau (0); dunkelgrau mit irisierenden Federn, deren Zahl mit dem Alter zunimmt (1).
- 60 Brust mit irisierenden Federn: nur adulte ♂ (0); auch bei adulten ♀ (1).
- 61 Brustregion adulter ♂: gleiche Färbung wie bei ♀ (0); dunkler (bzw. intensiver) gefärbt als die der ♀ (1).
- 62 Unterschwanzdeckenfedern: Färbung wie Bauchgefieder (0); Auftreten einzelner irisierender Federn neben normal gefärbten (1).
- 63 Oberseitenfärbung: dunkelgrün bis olivgrün irisierend (0); intensiver irisierend als bei nah verwandten Arten und obligat dunkelgrün (1).
- 64 Oberseitenfärbung: dunkelgrün bis olivgrün irisierend (0); intensiver irisierend als bei nah verwandten Arten und obligat bläulichgrün (1).
- 65 Kehlseiten beiderseits des Kehlstreifs: gleiche Färbung wie Brust (0); dunkler als die Brust (1).
- 66 Unterschnabelbasis gelb (kann leicht orangefarben sein) (0).
- 67 Unterschnabelbasis: gelb (0); grünlichgelb; Oberschnabel kann teilweise ebenfalls hell sein (1).
- 68 Unterschnabelbasis: gelb (0); orangefarben bis rot (1).
- 69 Kehlgion: Färbung wie Brust, (dunkel) ockerfarben, nur etwas intensiver (0); intensiv dunkelbraun (besonders bei ♂) (1).
- 70 Äußere Handschwingen: leicht abgerundet (0); zugespitzt (1).
- 71 Oberschwanzdeckenfedern: klein, dunkelgrün (irisierend) (0); auffällig verlängert, mit breiten orangefarbenen Säumen (1).
- 72 Kehlstreif: uneinheitliche Färbung (0); weiß (1).

Tabelle 2: Daten und Ergebnisse aller PAUP Analysen (gleichbleibende Parameter: OPT = FARRIS, SWAP = Global, ADDSEQ = Closest, MULPARS, ROOT = Hypanc bzw. Outgroup).

Analyse	Zahl der Taxa	Zahl der Merkmale	Bewurzelung	Vorgabe eines Kladogramms	Anzahl der Lösungen	Baumlänge	CI
Hypothese 1	29	72	hypothetischer Vorfahr	nein	86	110	0,655
Hypothese 2	29	72	Außengruppe = <i>Ramphodon</i>	nein	96	109	0,661
Hypothese 3	29	72	Außengruppe = <i>Ramphodon</i>	ja	94	109	0,661
Variante 1)	28	24	Außengruppe = <i>gounellei</i>	nein	98	37	0,838
Variante 2)	28	24	Außengruppe = <i>gounellei</i>	nein	99	26	0,923
Variante 3)	28	24	Außengruppe = <i>gounellei</i>	ja	99	26	0,923
Variante 4)	28	24	Außengruppe = <i>gounellei</i>	nein	9	66	0,894

3. ERGEBNISSE

Zunächst wurden alle 72 Merkmale, in denen sich die Arten voneinander unterscheiden ließen, in die Analyse einbezogen und kodiert. Dies ergab, je nach Bewurzelung (hypothetischer Vorfahr oder Schwestergruppe), 86 bis 96 gleich sparsame Lösungen (Tab. 2). Ihre Summierungs bäume unterscheiden sich deutlich vom Kladogramm (Abb. 1, 3–6). Der Summierungsbaum der Analyse mit dem hypothetischen Vorfahren z. B. lässt an mehreren Stellen (alle Mehrfachgabelungen in Abb. 3) eine eindeutige Aufspaltung in Schwestergruppen nicht zu; es wurden jeweils mehrere Lösungen (alle denkbaren dichotomen Gabelungen) gefunden. Grundsätzliche Übereinstimmungen mit dem traditionellen Kladogramm bestehen in der Platzierung aller *Phaethornis*-Arten in zwei Schwestergruppen, denen *A. gounellei* gegenübersteht. Unterschiede bestehen in der Zuordnung einzelner Arten innerhalb der Schwestergruppen: Bei den größeren *Phaethornis*-Arten (*P. yaruqui* bzw. *P. eurynome* bis *P. subochraceus*, obere Gruppe in Abb. 1, 3) ordnete PAUP *P. anthophilus*, *P. eurynome*, *P. augusti*, *P. pretrei* und *P. subochraceus* anders zu. Bei den Arten mit geringerer Körpergröße (*P. squalidus* bis *P. nattereri*, untere Gruppe in Abb. 1, 3) fällt als wesentlichster Unterschied die Anordnung von *P. striigularis* auf. *P. atrimentalis* kann auch vom Computerprogramm nicht eindeutig eingegliedert werden.

Wie lassen sich die Unterschiede zwischen den Ergebnissen der beiden Analysen erklären? Können die Ergebnisse der Computerkladistik als zusätzliche Möglichkeiten, als Alternativhypothesen zum Kladogramm aufgefasst werden? Uns haben diese ersten Computer-Ergebnisse noch nicht befriedigt. Als Qualitätsmaße können der Consistency Index und der Retention Index (CI und RI; FARRIS 1989), das sind Maße für die Folgerichtigkeit der Polaritäten, bzw. das Ausmaß von Parallelentwicklungen) herangezogen werden. Auch die Anzahl der gefundenen „gleich sparsamen“ Bäume kann als Maßstab für die hierarchische Information des Datenmaterials gelten (SWOFFORD 1985; ALROY 1994). Mit 0,655 ist der CI vergleichsweise niedrig, die Bäume sind mit 110 Schritten für die vorgegebenen Daten zu lang, 86 Bäume als Alternativhypothesen deuten auf widersprüchliche Daten in der Matrix hin.

In der Einzelbetrachtung der Bäume finden sich auch Schwestergruppenverhältnisse, die in Widerspruch zu Erklärungsmöglichkeiten ihrer Verbreitungsgeschichte und Artbildung stehen. *P. hispidus/guy/yaruqui* sind bei fast der Hälfte der Bäume als Schwestergruppe zu *P. pretrei/augusti* gestellt; als Alternative ist – in Übereinstimmung mit dem Kladogramm – eine Zuordnung dieser drei Arten zu den Schwestergruppen *P. pretrei/augusti* einerseits und *P. bourcieri/*

superciliosus/longirostris/malaris/syrmatophorus/columbianus/koepckeae/philippii gefunden worden, allerdings als Polytomie. Weiter stehen *P. eurynome* und *anthophilus* jeweils als Seitenäste zu allen „großen Arten des Kladogramms“ (untere Gruppe in Abb. 1, 3). Die von HINKELMANN (1988) (nach Synapomorphie 8 und einer für die übrigen Arten der Gattung untypischen Anpassung an trockenere Lebensräume) als zusammengehörig ausgewiesenen *P. subochraceus*, *P. pretrei* und *P. augusti* sind auseinander gerissen. Erstere steht als Seitenast zu den „großen“ Arten (untere Gruppe Abb. 1, 3, s. a. Diskussion).

Ein weiteres Argument gibt uns wiederum das Computerprogramm aus seinen in einer Liste vorgeschlagenen Merkmalstransformationsreihen und Homoplasien. Bei Hypothese 1 (Tab. 2) waren 27 der 72 Merkmale als Homoplasien ausgewiesen, d. h. als Synapomorphien verblieben 45 Merkmale, in der kladistischen Analyse 30. Von diesen stimmten aber nur 17 mit den vom Computer als Synapomorphien bestimmten Merkmalen überein.

Variante 1

Nach dem HENNIG'schen Argumentationsschema dürfen nur Synapomorphien für den Aufbau eines Kladogramms herangezogen werden. Sie sind nach WÄGEL (1994) „gute Merkmale“, da sie als vom gemeinsamen Vorfahren geerbte Neuerwerbungen phylogenetische Information enthalten. Da aber in den ersten Analysen alle konstituierenden Merkmale verwendet wurden, haben wir im nächsten Schritt geprüft, ob bei alleiniger Eingabe von Synapomorphien der Computerbaum mit dem Kladogramm übereinstimmt. Alle Merkmalszustände von *gounellei* wurden mit 0 kodiert und bei allen übrigen Arten 0 für plesiomorphe, 1 für apomorphe Zustände bzw. 2 bei Merkmalsstransformationsreihen vergeben. Die 30 Synapomorphien wurden, da es mehrere redundante Merkmale gab, auf 24 reduziert (Hypothese 4, Tab. 2).

Das Programm fand immer noch sehr viele (98) gleich sparsame Lösungen, aber (dem verringerten Datenmaterial entsprechend) mit einer geringeren Länge von 37 (gegenüber 110) Schritten und mit einem verbesserten CI (0,838), d. h. mit weniger Homoplasien. Zwei der vorgeschlagenen 98 Lösungen gleichen dem Kladogramm, an 4 Punkten konnte PAUP die Verzweigungen nicht dichotom auflösen (Abb. 4): 1.) Die Verzweigungen bei den Subspezies von *P. griseogularis* (Nominatform und *porcullae*) und *striigularis* waren nicht zu trennen, 2.) *atrimentalis* wurde zwar eindeutig dem Artenpaar *ruber/stuarti* zugeteilt, aber in einer trichotomen Verzweigung. 3.) die Verzweigungen von *subochraceus/pretrei/augusti* sowie von 4.) *superciliosus/longirostris/malaris* waren ebenfalls nicht dichotom aufzulösen.

Varianten 2 und 3

Bei einer vereinfachten Kodierung der Matrix mit nur 2 Ziffern, nämlich 0 für plesiomorphe Merkmalszustände und 1 für alle Apomorphien, verkleinerte sich die Zahl der benötigten Verknüpfungen auf 26 Schritte, der CI erreichte 0,923. Die Zahl der Bäume, also der Alternativhypothesen, erhöhte sich aber um eine auf 99 und das Programm konnte zusätzlich zu den vier Polytomien bei der vorhergegangenen Analyse eine weitere für die Unterarten von *syrmatophorus* (Nominatform und *columbianus*) nicht auflösen und stellte sie gleichwertig zum Artenpaar *koepckeae/philippii* (Abb. 5). Die übrigen Anordnungen entsprechen Variante 1 (Abb. 4).

In einem nächsten Schritt haben wir geprüft, wie PAUP das „empirische“ Kladogramm bewertet und es als Startpunkt für die Computeranalyse (topology-Befehl) eingegeben. Diese Methode wird als „heuristische Methode“ von KITCHING (1992) generell zur Bearbeitung größerer Datensätze (mehr als 25 Taxa) mit einem großen Anteil an Homoplasien vorgeschlagen. Die Vorgabe des Kladogrammes als Startpunkt für eine PAUP-Analyse (Hypothesen 3 und 6) veränderte das ursprünglich errechnete Ergebnis nicht (Tab. 2).

Variante 4

So trugen wir der Möglichkeit Rechnung, dass die bis dahin eingesetzten Datenmatrizen (Analyse aller 72 Merkmale bzw. der 24 Synapomorphien) nicht richtig strukturiert waren. Dies konnte sowohl an der Wahl ungeeigneter Merkmale (falscher Einschätzung der Synapomorphien), an Merkmalskonflikten, d. h. Überschneidungen in den konstituierenden Merkmalen für monophyletische Gruppen, aber auch an der geringen Zahl an Merkmalen liegen. Für mathematisch-statistische Verfahren ist nachgewiesen, dass sich das Verhältnis von der Zahl der Merkmale zur Zahl der Taxa (OTUs) auf die Qualität der Analysen auswirkt. Je höher die Zahl der Merkmale, desto stabiler und genauer ist das zu erwartende Ergebnis (ROHLF & WOOTEN 1988; ROHLF et al. 1990). MOOERS et al. (1995) bestätigten die Arbeit von GUYER & SLOWINSKI (1991), nach der jede Abzweigung in einem Baum von 5 Merkmalen gestützt sein sollte. Diese Voraussetzungen sind bei unserem Zahlenverhältnis 72 Merkmale zu 28 Taxa bei 54 bis 56 Knoten nicht erfüllt. Darüber hinaus ist denkbar, dass bei der Analyse des kompletten Datensatzes von 72 Merkmalen das Merkmalsmosaik durch das geringe Verhältnis von Synapomorphien zu Symplesiomorphien, Homoplasien und Autapomorphien nicht genügend hierarchische Information enthält (ALROY 1994). Da die Zahl der Homoplasien und Autapomorphien die Zahl der Synapomorphien im Datensatz übersteigt, können sie

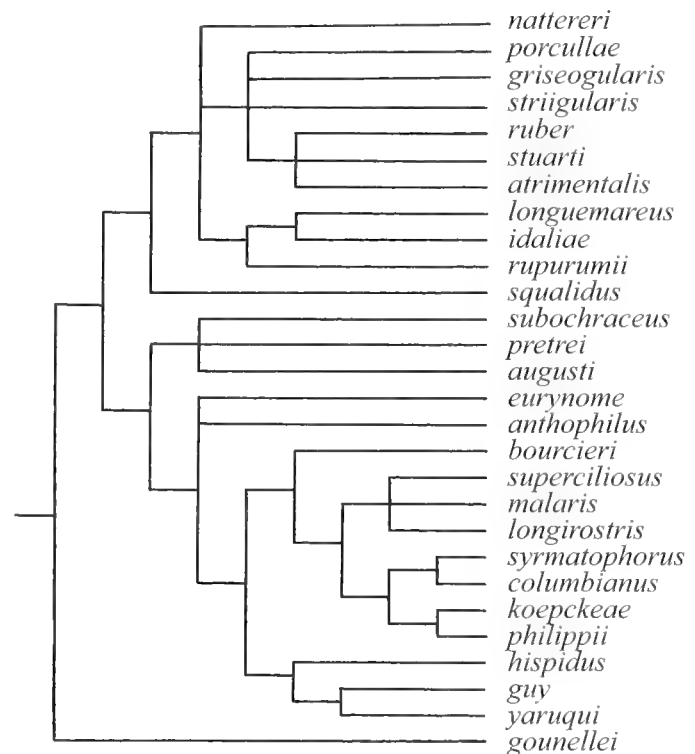


Abb. 4: Summierungsbaum von 50 der 98 gleich sparsamen Bäume; 28 Taxa, 24 Merkmale, Bewurzelung Außen-gruppe *gounellei* (Hypothese 4 der PAUP Analysen).

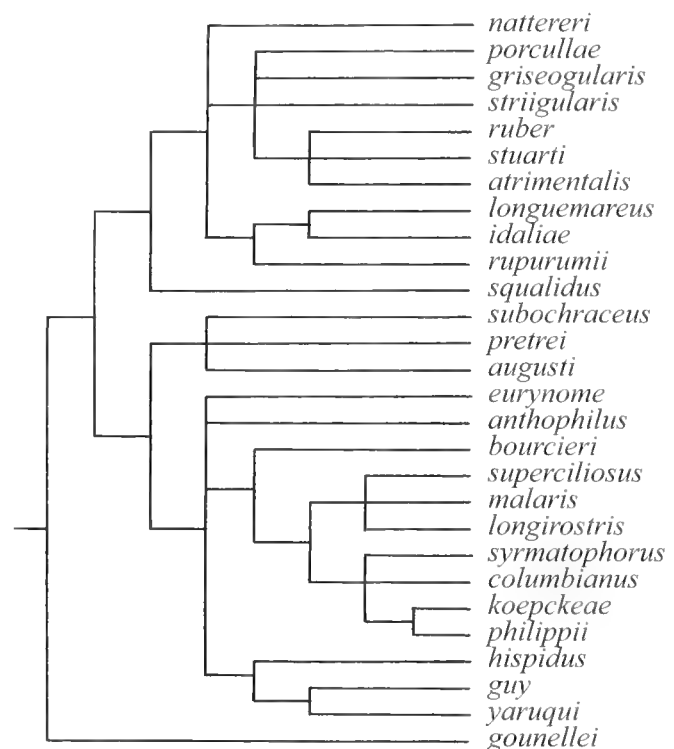


Abb. 5: Summierungsbaum von 50 der 99 gleich sparsamen Bäume; 28 Taxa, 24 Merkmale, Bewurzelung Außen-gruppe *gounellei*, mit und ohne Vorgabe des Kladogrammes aus Abb. 1 (Hypothesen 5 und 6 der PAUP Analysen).

das Ergebnis „verrauschen“. Beim verringerten Datensatz wiederum ist die Voraussetzung des Zahlenverhältnisses Merkmale zu Taxa noch ungünstiger und die geringe Zahl der Synapomorphien reicht nicht

einmal für jede der notwendigen Verzweigungen aus. Dies gilt auch für das (klassische) Kladogramm (Abb. 1, s. a. Diskussion).

Beim Auftreten von Merkmalskonflikten (Homoplasien) schlägt SIEBERT (in FOREY et al. 1992) vier Lösungswege vor: Eine Neubewertung der Merkmale, Gewichtung von Merkmalen, Analyse der Transformationsreihen (TSA) und Summierungs bäume. Da Summierungs bäume keine Konflikte lösen, sondern diese einfach als Mehrfachverzweigungen an den kritischen Knotenpunkten darstellen, blieben nur eine Neubewertung (und damit auch Analyse der Transformationsreihen) oder Gewichtung der Merkmale als Lösung. Durch ihre Bezifferung mit 1 (gegenüber 0 für den plesiomorphen Merkmalszustand) sind nach WHEELER (1986) Synapomorphien schon „gewichtet“, bzw. ist durch den Ausschluss von Plesiomorphien eine gewichtende Auswahl der Merkmale bereits getroffen. Deshalb verblieben wir dabei, die Merkmale der Grundmatrix neu zu bewerten: Von den 72 Merkmalen war in den 30 (bzw. 24 bei Ausschluss der Redundanzen) Synapomorphien eine eindeutige Hierarchie vorgegeben. Von den verbleibenden 45 Merkmalen waren in der kladistischen Analyse bei Berücksichtigung von 28 Taxa 5 als Sympleiomorphien (Merkmale 16, 26, 29, 32, 66), 23 als Autapomorphien (Merkmale 9, 10, 13, 15, 20, 21, 23, 34, 38, 40, 42, 44, 45, 47, 48, 49, 53, 57, 58, 60, 70 der *Phaethornis*-Arten sowie 7, 22, 36, 51, 67 bei *Anopetia gounellei*) und 14 als Homoplasien (11, 18, 24, 33, 37, 46, 52, 54, 56, 61, 64, 68, 71, 72) ausgewiesen.

Bei der Suche nach „schlechten“ Merkmalen, das heißt solchen Merkmalen, die keine monophyletischen Gruppen ausweisen, wurden zunächst Sympleiomorphien aus der Grundmatrix entfernt. Die Merkmale 29 bis 31 z. B. halten Sexualdimorphismus in den Flügelproportionen fest, nur wurde der plesiomorphe Zustand der Merkmale 30 und 31 – Flügel der $\sigma > \text{♀}$ – als eigenes Merkmal (29) kodiert. Ähnliches lag bei den übrigen 4 Sympleiomorphien vor. Auch Autapomorphien (abgeleitete Merkmale, die nur innerhalb einer taxonomischen Ebene auftreten) wurden wegen ihrer fehlenden phylogenetischen Aussagekraft nicht mehr in die Matrix eingetragen.

Eine genauere Analyse aller 14 zuvor als Homoplasien definierten Merkmale ergab, dass sich einige in den vermuteten Abstammungseinheiten in morphologischen Details voneinander unterscheiden lassen und damit als Synapomorphien auszuweisen sind.

Unter den Synapomorphien befinden sich auch einige, deren phylogenetischer Aussagewert von weiteren ökologischen oder biologischen Merkmalen dieser Arten untermauert wird. Eine weiße Färbung der Unterschwanzdeckenfedern (Merkmal 2) charakterisiert vier der kleinsten Arten der Gattung (obere Kla-

de in Abb. 1), deren Verbreitungsgebiet sich auf Teilbereiche (Randgebiete und trockenere Zonen) des Tieflandregenwalds beschränkt.

Eine auffällige Verlängerung des zweiten Steuerfederpaars (das dem mittleren nächste) kennzeichnet die Arten *P. subochraceus*, *P. pretrei* und *P. augusti* (Merkmal 8, Tab. 1; Merkmal 7, Tab. 3). Sie alle besiedeln trockenere Lebensräume außerhalb der geschlossenen Regenwaldgebiete, *P. pretrei* und *P. augusti* weichen auch durch von allen übrigen Schattenkolibris unterschiedliche Konstruktion und Standort ihrer Nester ab (von *P. subochraceus* liegt keine verlässliche Nestbeschreibung vor).

Weiterhin hat die Artengruppe *P. syrmatophorus*, *P. philippii* und *P. koepckeae* deutlich breitere und ockerorangefarbene Steuerfedersäume (Merkmal 5) neu ausgebildet. Diese Arten stimmen in der ökologischen Beschränkung auf besonders feuchte Waldgebiete und in der Abweichung der Schnabelform vom Grundmuster überein: *P. syrmatophorus* hat einen deutlich stärker gebogenen Schnabel und lebt in höheren Zonen, *P. philippii* und *P. koepckeae* dagegen haben einen (fast) geraden Schnabel und besiedeln das Tiefland bzw. isolierte Vorgebirge der Anden.

Eine ähnliche Situation findet sich in der Artengruppe *P. hispidus*, *P. guy* und *P. yaruqui*, die im Adultgefieder graue Endsäume der Oberschwanzdeckenfedern (Merkmal 12, Tab. 1, Merkmal 11, Tab. 3) neu erworben hat. Nur dieses eine Merkmal teilt das durch Synapomorphien (Merkmale 50, 55, 59, 62, Tab. 1; Merkmale 24 und 37, Tab. 3) gut charakterisierte Artenpaar *P. guy/P. yaruqui* mit *P. hispidus*. Auch diese drei Arten sind auf besondere Teilbereiche des Feuchtregenwaldes beschränkt: *P. yaruqui* besiedelt besonders feuchte Gebiete (westlich der Anden), *P. guy* höhere Zonen und *P. hispidus* ausschließlich die flussbegleitende Vegetation.

Es darf allerdings nicht außer Acht gelassen werden, dass Verbreitungsmuster und Vorkommen in bestimmten Lebensräumen auch auf Konkurrenzvermeidungsstrategien und damit Parallelentwicklungen zurückzuführen sein könnten (HINKELMANN 1990b). Deshalb haben wir in der PAUP-Analyse auf eine Gewichtung einzelner Merkmale (weights command) bewusst verzichtet.

Die jetzt sowohl in der Auswahl der Merkmale als auch in der Zahlen-Strukturierung verbesserte Matrix mit 50 statt nur 24 Synapomorphien (Tab. 3) ergab nach Berechnung mit dem als Außengruppe eingesetzten *gounellei*, dessen Merkmalszustände als plesiomorph vorgegeben waren, nur noch neun Bäume als mögliche Verwandtschaftsverhältnisse, deren Summierungsbaum (consensus tree) Abb. 6 darstellt. Mit einer Länge von 66 Schritten und einem CI von 0.894 halten wir das Ergebnis dieser Analyse für das beste. Die Topologie der Arten stimmt auch weitge-

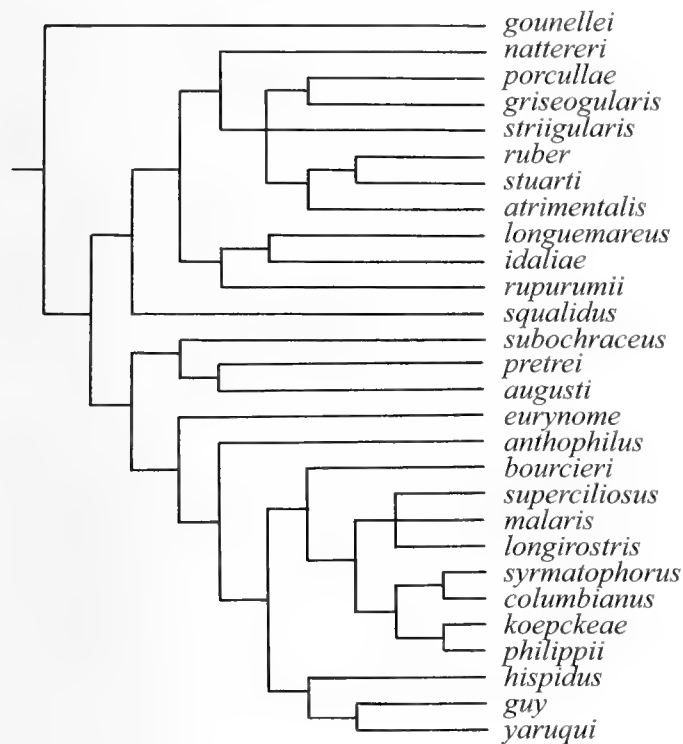


Abb. 6: Summierungsbaum von 9 gleich sparsamen Lösungen; 28 Taxa, 50 Merkmale, Bewurzelung Außengruppe *gounellei*, ohne Vorgabe eines Kladogrammes (Hypothese 7 der PAUP Analysen).

hend mit dem empirisch ermittelten Kladogramm überein. Als gemeinsames Ergebnis der morphologischen Methoden bleibt bestehen:

– Alle Bäume, gleich welcher „Bewurzelung“ – durch ein reales Taxon als Außengruppe (*Ramphodon naevius*, *Anopetia gounellei*) oder einen hypothetischen Vorfahren – weisen *gounellei* als Schwesterart aller übrigen Arten aus. Bei einer Bewurzelung der Bäume mit *gounellei* als Außengruppe respektive gelingt eine Topologie der verbleibenden Taxa als monophyletische Innengruppe. Dies spricht für die Sonderstellung der Art *gounellei*, die bereits von SIMON (1921) aus der Gattung *Phaethornis* abgetrennt und in eine eigene Gattung *Anopetia* überstellt wurde.

– Die „großen“ und die „kleinen“ Arten bilden ihrerseits monophyletische Einheiten.

– *P. bourcieri* und *P. philippii*, die auf Grund des (fast) geraden Schnabels als Schwesterarten eng verwandt zusammengestellt wurden, sind nur weitläufig miteinander verwandt.

– *P. hispidus* ist die Schwesterart von *P. yaruqui/guy*.

– *P. syrmatophorus* und *P. philippii* gehen auf eine gemeinsame Stammart zurück (der phänotypisch vermittelnde und ebenfalls zu dieser Artengruppe gehörende *P. koepckeae* wurde erst 1977 beschrieben).

Tabelle 3: Morphologische Merkmale (Synapomorphien und neu kodierte Homoplasien) zur Charakterisierung von *Phaethornis*-Arten. Plesiomorphien und Autapomorphien sind vernachlässigt, deshalb fehlen auch Merkmale von *Anopetia gounellei* (Nr. alt bezeichnet die jeweilige Position in Tabelle 1; Nr. neu entspricht den in Hypothese 7 kodierten Merkmalen).

Nr. neu	(Nr. alt)	
1	(1)	Unterschwanzdeckenfedern: einheitliche Färbung (0); entlang der Rachis dunkler als außen (1).
2	(2)	Unterschwanzdeckenfedern: ockerfarben (0); weiß (nur ausnahmsweise hellocker getönt).
3	(3)	Steuerfedern: weiß (0); weiß mit Ockeranteil bzw. ockerfarben mit Weißanteil, wechselnde Zusammensetzung (1).
4	(4)	Steuerfedersäume: weiß (0); Säume der 2 äußeren Federpaare obligat ockerorange; Säume der 3 inneren Paare weiß, ockerorange oder mit Anteilen beider Farben (1).
5	(5)	Steuerfedersäume: schmal und weiß (0); breit und orangefarben (1).
6	(6)	Steuerfedersäume: weiß (0); orangerot (1).
7	(8)	Submedianes Steuerfederpaar: wenig länger als nächstäußeres Paar, deutlich kürzer als mittleres (0); gegenüber den äußeren deutlich verlängert; Säume und äußere Anteile flächig weiß (1).
8	(11)	Oberschwanzdeckenfedern: grün mit hell ockerfarbenem Endsaum (0); rötlich orangefarben (1).
9	(11)	Oberschwanzdeckenfedern: grün mit hell ockerfarbenem Endsaum (0); zimtrot (1).
10	(11)	Oberschwanzdeckenfedern: grün mit hell ockerfarbenem Endsaum (0); orangerot (1).
11	(12)	Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hell ockerfarbenem Endsaum (0); mit 1 dunklen Binde und grauem Endsaum (nur immature Vögel mit obligat ockerfarbenen Säumen) (1).
12	(14)	Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hell ockerfarbenem Endsaum (0); mit 2 hellen (ockerfarben) und 2 dunklen Binden (beide innere oft undeutlich) (1).
13	(17)	Kehlregion: einheitlich dunkel gefärbt (0); Ausbildung schuppen-, seltener streifenartig angeordneter heller Federsäume (1).
14	(18)	Kehlregion: Schuppen- oder Streifenzeichnung (0); Ausbildung eines Kehlstreifs: weiß, ocker- oder orangefarben, bei brauner, irisierend dunkelgrüner, ocker- oder orangefarbener Unterseite; bei grauer Unterseite prominent und/oder deutlich abgegrenzt (1).

- 15 (19) Kehlstreif: uneinheitliche Färbung (0); ockerfarben (1).
- 16 (21) Kehlregion: einheitlich dunkel ockerfarben (0); Ausbildung eines Kehlstreifs: weißlich bis blaßocker, bei zimtroter oder grauer Unterseite, undeutlich abgegrenzt (1).
- 17 (72) Kehlstreif: uneinheitliche Färbung (0); weiß (1).
- 18 (24) Kehle und Kinn: (dunkel) ockerfarben (0); orangerot, Kinn weiß (1).
- 19 (65) Kehlseiten beiderseits des Kehlstreifs: gleiche Färbung wie Brust (0); dunkler als die Brust (1).
- 20 (69) Kehlregion: (dunkel) ockerfarben, gleiche Färbung wie Brust, aber etwas intensiver (0); intensiv dunkelbraun (besonders bei ♂) (1).
- 21 (39) Brust: einheitliche Färbung (0); Brustband ausgebildet (dunkle Federn auf hellerem Grund; können auch fleckartig ausgebildet sein) (1).
- 22 (56) Brust: ockerfarben (0); hell orangefarben (1).
- 23 (56) Brust: ockerfarben (0); orangerot (1).
- 24 (55, 59, 62) Brust und Bauch ockerfarben bis grau, Unterschwanzdeckenfedern wie Bauch gefärbt (0); Brust adulter ♂ dunkelgrau mit irisierenden Federn (Zunahme proportional zum Alter); Bauch dunkelgrau bis grau-ocker; Auftreten irisierender Unterschwanzdeckenfedern neben normal gefärbten (1).
- 25 (61) Brustregion: Färbung bei ♂ und ♀ gleich (0); Färbung adulter ♂ etwas intensiver (braun, ocker, orangefarben, orangerot, grau) gefärbt als die der ♀ (1).
- 26 (61) Brustregion: Färbung bei ♂ und ♀ gleich (0); Färbung adulter ♂ deutlich intensiver (dunkelgrün) gefärbt als die der ♀ (1).
- 27 (52) Bauch: ockerfarben bis grau (0); orangefarben (1).
- 28 (52) Bauch: ockerfarben (0); orangerot (1).
- 29 (25) Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: zugespitzt (0); abgerundet, zur Spitze hin nicht verjüngt (1).
- 30 (27) Mittleres Steuerfederpaar: bei ♂ breiter als bei ♀ (0); in beiden Geschlechtern gleich breit (1).
- 31 (28) Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: gleiche Länge wie ♀ (0); kürzer als das der ♀ (1).
- 32 (35) Mittleres Steuerfederpaar: terminal gleich breit wie basal, gleichlang wie submedianes (nächstäußeres) Paar (0); terminal schmaler als basal, Längen aller Federpaare abgestuft (1).
- 33 (37) Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: leicht abgerundet (0); dreieckähnlich zugespitzt und ohne Blauglanz (1).
- 34 (43) Mittleres Steuerfederpaar: mit kleiner weißer Spitze (0); mit ausgedehnter weißer Spitze (1).
- 35 (41) Steuerfedersäume der adulten ♂: gleiche Breite wie bei ♀ (0); schmaler als die der ♀ (1).
- 36 (34) Mittlere Steuerfedern: abgesehen von hellen Endsäumen einheitlich gefärbt (0); subterminale graue Binde (1).
- 37 (50) Steuerfedersäume an den 4 äußeren Paaren: vorhanden (0); bei adulten (alten) ♂ reduziert (1).
- 38 (71) Oberschwanzdeckenfedern: klein, grün mit schmalem, hellen Endsaum (0); orangerot gefärbt, deutlich verlängert (1).
- 39 (71) Oberschwanzdeckenfedern: klein, grün mit schmalem, hellen Endsaum (0); zimtrot gefärbt, deutlich verlängert (1).
- 40 (71) Oberschwanzdeckenfedern: klein, grün mit schmalem, hellen Endsaum (0); rötlich orange gefärbt, deutlich verlängert (1).
- 41 (30) Flügel: bei ♂ länger als bei ♀ (0); bei ♂ ebenso lang wie bei ♀ (1).
- 42 (31) Flügel: bei ♂ " ebenso lang wie bei ♀ (0); bei ♂ kürzer als bei ♀ (1).
- 43 (70) Äußere Handschwingen: abgerundet (0); zugespitzt (1).
- 44 (33) Schnabel: bei ♂ länger als bei ♀ (0); in beiden Geschlechtern ♀ gleich lang und ohne Verbreiterung der Oberschnabelbasis (1).
- 45 (46) Schnabel: (leicht) gebogen (0); gerade (bei orangefarbener Unterseite) (1).
- 46 (48) Schnabel: (leicht) gebogen (0); deutlich stärker gebogen als derjenige nah verwandter Arten (besonders bei ♂ deutlich) (1).
- 47 (68) Unterschnabelbasis: gelb (0); orange(gelb) bis rot (bei grauer Gefiederfarbe der Unterseite orangefarben, aber nicht rot) (1).
- 48 (68) Unterschnabelbasis: gelb (0); orangerot bis rot (bei zimtrotgrauer Gefiederfärbung der Unterseite) (1).
- 49 (63) Oberseitenfärbung: dunkelgrün bis olivgrün irisierend (0); intensiver irisierend als bei nah verwandten Arten und obligat dunkelgrün (1).
- 50 (64) Oberseitenfärbung: dunkelgrün bis olivgrün irisierend (0); intensiver irisierend als bei nah verwandten Arten und obligat bläulichgrün (kann auch auf den Steuerfedern auftreten) (1).

– *P. squalidus* ist die Art mit den meisten ursprünglichen Merkmalen innerhalb der „kleinen“ Arten der Gattung (obere Artengruppe, *nattereri* bis *squalidus* in Abb. 1, 3) und gehört nicht zu den „großen“, eigentlichen *Phaethornis*-Arten.

Eine Zuordnung von *P. atrimentalis* gelingt auch dem Computerprogramm nicht. Seine morphologischen Merkmale lassen mehrere gleichwertige Lösungen zu, eindeutige Synapomorphien fehlen.

4. DISKUSSION

Das von HINKELMANN (1988, HINKELMANN & SCHUCHMANN im Druck) vorgeschlagene Kladogramm sowie die hier vorgestellten Computerbäume unterscheiden sich in einigen Punkten von bisher gebräuchlichen Auffassungen (SIMON 1921, PETERS 1945), auf denen auch heute noch alle Auflistungen der Kolibris basieren (z. B. HOWARD & MOORE 1980, WOLTERS 1975–1982, SIBLEY & MONROE 1990). Daher erschien eine Bestätigung dieser Ergebnisse durch weitere Methoden wünschenswert.

Vergleich mit biochemischen Daten

In neuester Zeit haben GILL & GERWIN (1989) die Allozym-Verteilungsmuster für 43 Loci von 12 *Phaethornis*-Arten untersucht. Sie entsprechen den hier genannten *P. yaruqui*, *guy*, *hispidus*, *malaris* (bei GILL & GERWIN 1989 der Schwesterart *P. superciliosus* zugeordnet), *philippii*, *koepckeae*, *syrrhatophorus*, *bourcierii*, *subochraceus*, *ruber*, *griseogularis* und *atrimentalis* (bei GILL & GERWIN 1989 der polyphyletischen „Art“ *P. longuemareus* zugerechnet). An einigen dieser Arten wurden zusätzliche 36 bzw. 38 Loci verglichen. Die Computerbäume dieser Analysen weichen an einigen Stellen nicht nur vom Kladogramm (HINKELMANN 1988, HINKELMANN & SCHUCHMANN im Druck) sowie den Computerbäumen unserer Studie ab, sondern differieren je nach Art der Auswertung auch ganz erheblich untereinander. Da weiterhin mehr als die Hälfte der *Phaethornis*-Arten ebenso wie *Anopetia gounellei* nicht in die Untersuchung mit einbezogen werden konnten, ist eine direkte Vergleichbarkeit nicht gegeben. Die biochemischen Untersuchungen verbinden *P. ruber/griseogularis/atrimentalis* und *P. yaruqui/guy/malaris/syrrhatophorus* bei allen Bäumen stets in gleicher Anordnung. Die Positionen von *P. bourcierii*, *P. hispidus*, *P. philippii* und *P. koepckeae* variieren demgegenüber erheblich. *P. subochraceus* erscheint in allen Bäumen als Schwesterart von *P. ruber/griseogularis/atrimentalis*.

Im Vergleich mit den morphologischen Untersuchungen zeigt sich, dass *P. ruber/griseogularis/atrimentalis*, die als einzige Vertreter der „kleinen“ Arten (untere Artengruppe in Abb. 1, 3–6) in die Untersuchung von GILL & GERWIN (1989) einbezogen wurden, in

gleicher Position erscheinen. Auch das Artenpaar *P. yaruqui/guy* ist als solches ausgewiesen. Alle übrigen Positionierungen weichen von unseren Ergebnissen ab. Die Autoren selbst geben für die Differenzen zwischen ihren Bäumen keine Erklärungen.

Verwandtschaft oder Artefakt?

Die Übereinstimmungen zwischen den Ergebnissen der kladistischen Analyse (Kladogramm, Abb. 1) und den durch den Computer errechneten Bäumen (Abb. 3–6, Tab. 2) nahmen nach der neuerlichen Überprüfung der Merkmale und ihrer Neukodierung deutlich zu.

Unterschiede blieben in den Verzweigungen auf höherer systematischer Ebene bestehen, d. h. bei weiter zurückliegenden Entwicklungsschritten, den HTUs (hypothetical taxonomic units; gleichbedeutend mit Vorfahren). Hier fehlen morphologische Informationen von Zwischenformen in Transformationsreihen (etwa bei der Ausbildung und sekundären Reduktionen zusätzlicher Binden in den Oberschwanzdeckenfedern, Merkmale 11, 14, 15, Tab. 1; 8, 9, 10, 12, Tab. 3) und eine geringe Zahl von Synapomorphien, vermutlich als Folge von langfristig nur wenig oder gar nicht veränderten Lebensräumen, die eine eindeutige Zuordnung erschweren bzw. mehrere mögliche Lösungen zulassen.

Auch im empirisch ermittelten Kladogramm konnte in einigen Fällen die Anordnung der Arten nicht alleine auf der Basis von morphologischen Synapomorphien erfolgen (Abb 1; Buchstaben A–D):

A. *P. superciliosus* und *P. malaris* zeigen gegenüber *P. longirostris* keine morphologischen Synapomorphien und die Nominatformen beider Arten sind in einem begrenzten Gebiet sympatrisch verbreitet. Ihre dort deutlich verschiedenen Körpermassen weisen außerdem auf unterschiedliche Nahrungsnischen hin. Die Einstufung von *P. superciliosus* und *P. malaris* als Schwesterarten erfolgte hier aufgrund ihrer Biogeographie. Beide sind auf das ostandine Tiefland beschränkt, während ihre gemeinsame Schwesterart *P. longirostris* in den Tieflandgebieten Mittelamerikas und des westandinen Südamerika weit verbreitet ist.

B. *P. idaliae* und *P. longuemareus* teilen eine einzige Autapomorphie (69; Tab. 1) mit *P. atrimentalis*, bei dem sie aber auch als Konvergenz entstanden sein könnte. Die Anordnung der beiden erstgenannten Taxa als Schwesterarten erklärt sich in erster Linie aus der Merkmalsübereinstimmung der ♀ in allen Gefiedermerkmalen, sie unterscheiden sich lediglich in der Körpermasse (*P. idaliae* ist signifikant kleiner als *P. longuemareus*). Während die ♂ bei *P. longuemareus* sich im Gefieder kaum von den ♀ unterscheiden, weisen die ♂ von *P. idaliae* drei Autapomorphien (Merkmale 40, 58, 64, Tab. 1) auf.

C. Innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *P. (atrimentalis)/ruber/stuarti/griseogularis/striigularis* weist das letzte Artenpaar keine morphologischen Synapomorphien auf, doch liefern Biogeographie und Ökologie deutliche Hinweise: Während *P. ruber/stuarti* das ostandine Tiefland besiedeln, lebt *P. striigularis* in entsprechenden Habitaten in Mittelamerika und im tropischen Südamerika westlich der Anden. Das Verbreitungsgebiet von *P. griseogularis* grenzt in höheren Lagen der Anden an das von *P. striigularis* und erstreckt sich bis zu den südvenezolanischen und guyanischen Tafelbergen. Im ostandinen Tiefland kommt die Art nur in niederschlagsarmen Gebieten vor, wo *P. ruber/stuarti* fehlen.

D. *P. atrimentalis* ist auf der alleinigen Basis von morphologischen Kriterien nicht eindeutig zuzuordnen, sondern verbindet Synapomorphien von *P. idaliae/longuemareus* (69) sowie *P. ruber/stuarti* (39, 63) miteinander.

Die Verbreitungsgebiete der übrigen Arten, ihre jeweiligen Habitate, ihre spezifischen ökologischen Nischen, ihre Höhenpräferenzen und ihre Artbildungsmuster stehen widerspruchsfrei im Einklang mit diesem Ergebnis (HINKELMANN 1990 b).

WÄGELE (1994) setzt eine Rekonstruktion des morphologischen Grundmusters der jeweils untersuchten monophyletischen Einheit als a-priori-Entscheidung für eine Merkmalskodierung voraus. Wir möchten ergänzend eine umfassende Kenntnis der Biologie aller zu analysierenden Arten (bzw. Taxa) und ihrer nächsten, ggf. auch weiteren Verwandten fordern, da nur in einem holistischen Ansatz die Lesrichtung von Merkmalsveränderungen eindeutig festzulegen wäre. In der Praxis scheitert dies jedoch (nicht nur bei den hier untersuchten Kolibri-Arten) daran, dass von vielen Organismen kaum Einzelheiten ihrer Biologie, insbesondere ihrer Ethologie, bekannt sind (für *Phaethornis*: HINKELMANN & SCHUCHMANN im Druck).

Das Problem der Merkmalsauswahl und der Polarisierung von Merkmalszuständen lässt sich auch nicht generell durch den (unkritischen) Einsatz von phylogenetischen Computerprogrammen lösen. Bei der Ermittlung der Verwandtschaftsverhältnisse können zwar prinzipiell alle Merkmale und auch alle Lesrichtungen für Merkmalszustände „naiv“ vorgeschlagen werden (offen zu sein für die Änderung von Merkmalszuständen in allen Richtungen, ist gerade bei PAUP das zugrunde liegende Prinzip) und die Programme machen auch Vorschläge zur Lesrichtung von Merkmalsveränderungen, nehmen dem Anwender aber nicht die kritische Entscheidung bzw. die Überprüfung dieser Vorschläge ab. Auch außerhalb des Datenmaterials liegende, z. B. biogeographisch begründete Entscheidungen, welche Merkmale als (Syn)Apomorphien oder Homoplasien zu bewerten

sind, kann ein Computerprogramm nach einer Matrix aus morphologischen Diagnosemerkmalen nicht treffen. Es ist der Plastizität des Erkennens und Wissens um Nebenumstände, die bei der Erstellung eines traditionellen Kladogramms oft unbewusst mit in die Analyse einfließen, unterlegen, weil es alle Alternativen, selbst „unsinnige“ als Möglichkeiten mitberücksichtigt.

Dies sind nicht nur die unbegründeten Verzweigungen, die sog. Nullwertannahmen (LORENZEN 1992), sondern auch fehlende Logik bei der Umkehr von Merkmalen (Reduktionsreihen). Beispielsweise war die monophyletische Einheit von *P. subochraceus*, *P. augusti* und *P. pretrei* aufgrund mehrerer offensichtlicher Parallelentwicklungen (Merkmale 11, 68, 71, Tab. 1) aus den vorgegeben morphologischen Daten vom Programm nicht abzulesen. Es schlug zwangsläufig *P. subochraceus* als Schwesterart zur Gruppe der 15 „großen“ Arten (vgl. Abb. 3) vor. Diese Abtrennung basierte auf zwei Merkmalen: Während Merkmal 8 (Farbe und Form der submedianen Steuerfedern) im empirischen Kladogramm als Synapomorphie aller drei Arten zum Tragen kam, bewertete es der Computer als Homoplasie, die einmal bei *P. subochraceus* und wiederum beim gemeinsamen Vorfahren der Artengruppe *P. augusti* und *P. pretrei* entstanden sein sollte. Merkmal 42 (Form des Bartstreifens) ist hingegen als Autapomorphie von *P. subochraceus* ein von PAUP überbewertetes „schlechtes“ Merkmal ohne phylogenetischen Aussagewert. Jedoch führte erst die nach den eingangs erwähnten tiergeographischen Überlegungen unsinnige Topologie zur erneuten kritischen Merkmalsüberprüfung und Entdeckung neuer, versteckter Synapomorphien (Aufspaltung der Merkmale 11 aus Tabelle 2 in die Merkmale 8, 9, 10 der Tabelle 4; 68 in 47 und 48; 71 in 38, 39, 40), die letztlich auch bei PAUP zu einem deckungsgleichen Baum führten. Ergebnisse der Computerkladistik stehen und fallen, wie auch diese Arbeit zeigen kann, mit der Auswahl, empirischen Bewertung und Kodierung ihrer Merkmale, der Anzahl verfügbarer Merkmale und sind ebenfalls auf eine vorausgehende Arbeitshypothese angewiesen. Wie WÄGELE (1994) und ALROY (1994) betonen, baut die Verwandtschaftshypothese stets auf der hierarchischen Information aus den Merkmalen bzw. der Datenmatrix auf. Werden im Sinne der HENNIG'schen Methode der Kladistik nur Synapomorphien, also Merkmale mit phylogenetischer Aussagekraft berücksichtigt, ist es also letztlich gleich, ob diese von einem Computer oder dem Wissenschaftler per Hand ausgewertet werden.

Die im HENNIG'schen Sinne ad-hoc-Gewichtung von Merkmalen (a priori sensu NEFF 1986) zu Synapomorphien wird vielfach, wie wir meinen fälschlicherweise, kritisiert (CROWSON 1982). Nach der Methode der wechselseitigen Erhellung im Sinne des angel-

sächsischen "checking, correcting, rechecking" (HENNIG 1982) müssen alle Teile der Verwandtschaftsbeziehung, nämlich Morphologie, Ökologie, Ethologie, Biogeographie usw., in denen sich die phylogenetische Verwandtschaft ihrer Träger widerspiegelt, bereits bei der Merkmalsaufbereitung mit herangezogen werden. Nach dem „Wahrheitskriterium“ (HENNIG 1982) ergeben alle Teilstücke eines Puzzles (alle Teile der Verwandtschaftsbeziehungen) erst in richtiger Lage (nach mehrmaligem "checking, correcting, rechecking") das vollständige und korrekte Bild.

Trotz aller in dieser Arbeit geschilderten Probleme haben computergestützte kladistische Analysen einen großen heuristischen Wert: Sie können zwar keine Arbeitshypothese, also eine der Analyse vorausgehende kritische Beurteilung der Merkmale ersetzen, bieten aber ein objektives Hilfsmittel zur selbstkritischen Bewertung der Daten und können auf Fehlbewertungen aufmerksam machen, wie diese Arbeit belegt. Ihre Ergebnisse sind jederzeit wiederholbar und damit auch von anderen überprüfbar, die keine oder nur geringe Kenntnisse der betreffenden Organismengruppe besitzen. Computer sind zwar objektiver und arbeiten präziser, unterliegen aber ihren eigenen Fehlerquellen (siehe z.B. COLLESS 1995), die im jeweils verwendeten Algorithmus begründet sind. Gerade das von uns eingesetzte Computerprogramm PAUP 2.4.1. ist deswegen in die Kritik geraten (LORENZEN 1992). Eine neue, in diesem Punkt verbesserte Version 3.0 stand bis zur Fertigstellung des Manuskriptes für den PC nicht zur Verfügung.

Danksagung. Wir danken den Kustoden der im Appendix genannten Institutionen für die Bereitstellung von Balgmaterial aus ihren Sammlungen. Für kritische Anregungen und Durchsicht des Manuskriptes danken wir Herrn M. Schmitt, K.-L. Schuchmann und zwei anonymen Referenten. Die Grafiken gestaltete Frau S. Rick.

LITERATUR

- ALROY, J. (1994): Four Permutation Tests for the Presence of Phylogenetic Structure. *Systematic Biology* **43**: 430–437.
- ARP, W. (1957): Observaciones sobre el comportamiento en grupo del *Phaethornis* (sic) *longuemareus* (Aves-Trochilidae). *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* **17**: 156–168.
- BLEIWEISS, R., KIRSCH, J. A. W. & MATHEUS, J. C. (1994): DNA-DNA hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds. *Auk* **111**: 8–19.
- CABANIS, J., & F. HEINE (1860): *Museum Heineanum*. Verzeichnis der ornithologischen Sammlung des Oberamtmann Ferdinand Heine auf Gut St. Burchard vor Halberstadt. III. Halberstadt.
- COLLESS, D. H. (1995): Relative Symmetry of Cladograms and Phenograms: An Experimental Study. *Systematic Biology* **44**: 102–108.
- CRACRAFT, J. (1983): Species Concepts and Speciation Analysis. *Current Ornithology* **1**: 159–187.
- CROWSON, R. A. (1982): Computers versus imagination in the reconstruction of phylogeny. 245–255 in: JOYSEY, K. A. & FRIDAY, A. E. (eds.) *Problems of phylogenetic reconstructions*. Academic Press, London.
- DAVIS, T. A. W. (1934): Notes on displays in the hummingbirds *Phaethornis superciliosus* (Linn.) and *Pygmornis ruber* (Linn.). *Ibis* **13.4**: 732–738.
- DAVIS, T. A. W. (1958): The displays and nests of three forest hummingbirds of British Guiana. *Ibis* **100**: 31–39.
- FARRIS, J. S. (1970): Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* **28**: 200–214.
- FARRIS, J. S. (1989): The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* **5**: 417–419.
- FOREY, P. L., HUMPHRIES, C. J., KITCHING, I. J., SCOTLAND, R. W., SIEBERT, D. J. & WILLIAMS, D. M. (1992): *Cladistics. A Practical Course in Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- GILL, F. B. & GERWIN, J. (1989): Protein relationships among hermit hummingbirds. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **141**: 409–421.
- GOULD, J. (1861): *An introduction to the Trochilidae or family of humming-birds*. Taylor and Francis, London.
- GRANTSAU, R. (1968): Uma nova espécie de *Phaethornis* (Aves, Trochilidae). *Papéis avulsos de Zoologia São Paulo* **22**: 57–59.
- GUYER, C. & SLOWINSKI, J. B. (1991): Comparison of observed phylogenetic topologies with null expectations among three monophyletic lineages. *Evolution* **45**: 340–350.
- HARGER, M. & LYON, D. (1980): Further observations of lek behaviour of the Green Hermit hummingbird *Phaethornis guy* at Monteverde, Costa Rica. *Ibis* **122**: 525–530.
- HENNIG, W. (1982): *Phylogenetische Systematik*. Paul Parey, Berlin – Hamburg.
- HILTY, S. L. (1975): Year-round attendance of White-whiskered and Little Hermits, *Phaethornis* spp. at singing assemblies in Colombia. *Ibis* **117**: 382–384.
- HILTY, S. L. & BROWN, W. L. (1986): *A guide to the birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- HINKELMANN, C. (1988): *Taxonomie, geographische Variation und Biogeographie der Gattung Phaethornis* (Aves, Trochilidae). Inaugural-Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn.
- HINKELMANN, C. (1990a): Biogeographie und Systematik tropischer Kolibris. pp. 25–30 in VAN DEN ELZEN, R., SCHUCHMANN, K.-L. & SCHMIDT-KOENIG, K. (eds.) *Current topics in avian biology*. Proceedings of the International 100. DO-G Meeting Bonn 1988.
- HINKELMANN, C. (1990b): Importance of ecological factors in hermit hummingbird (Aves: Trochilidae) biogeography. pp. 373–380 in: PETERS, G. & HUTTERER, R. (eds.) *Vertebrates in the Tropics*. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.
- HOWARD, R., & MOORE, A. (1980): *A complete checklist of the birds of the world*. Oxford University Press, Oxford etc.
- JOHNSGARD, P. A. (1983): *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- KITCHING, I. J. (1992): The determination of character polarity. pp. 22-43 in: FOREY, P. L. et al. (eds.) *Cladistics, a practical course in systematics*. Clarendon Press, London.
- LORENZEN, S. (1992): PHYLIP, PAUP, and HENNIG86 need improvement. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutions-Forschung* **30**: 249–255.
- LORENZEN, S. & SIEG, J. (1991): PHYLIP, PAUP, and HENNIG86 how reliable are computer parsimony programs used in systematics? *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutions-Forschung* **29**: 466–472.
- LUCKOW, M. & PIMENTEL, R. A. (1985): An Empirical Comparison of Numerical Wagner Computer Programs. *Cladistics* **1**: 47–66.
- MAYR, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- MAYR, E. (1963): *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- MAYR, E. (1982): *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- MCKITRICK, M. & ZINK, R. M. (1988): Species Concepts in Ornithology. *Condor* **90**: 1–14.
- MOBBS, A. J. (1971): Notes on the Reddish Hermit hummingbird. *Aviculture Magazine* **77**: 160–163.
- MOOERS, A. O., PAGE, R. D. M., PURVIS, A. & HARVEY, P. H. (1995): Phylogenetic noise leads to unbalanced cladistic tree reconstructions. *Systematic Biology* **44**: 332–342.
- NEFF, N. A. (1986): A rational basis for a priori character weighting. *Systematic Zoology* **35**: 110–123.
- NICHOLSON, E. M. (1931): Communal display in hummingbirds (sic). *Ibis* **13.1**: 74–83.
- PETERS, J. L. (1945): *Check-list of birds of the world*. 5. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- PLATNICK, N. I. (1987): An Empirical Comparison of Microcomputer Parsimony Programs. *Cladistics* **3**: 121–144.
- PLATNICK, N. I. (1989): An Empirical Comparison of Microcomputer Parsimony Programs, II. *Cladistics* **5**: 145–161.
- ROHLF, F. J. & WOOTEN, M. C. (1988): Evaluation of the restricted maximum likelihood method for estimating phylogenetic trees using simulated allele-frequency data. *Evolution* **42**: 581–595.
- ROHLF, F. J., CHANG, W. S., SOKAL, R. R. & KIM, J. (1990): Accuracy of estimated phylogenies: Effects of tree topology and evolutionary model. *Evolution* **44**: 1761–1684.
- RUSCHI, A. (1982): *Beija-flores do Estado do Espírito Santo*. Editora Rios, São Paulo.
- RUSCHI, A. (1986): *Aves do Brasil*. 4. *Beija-flores*. Editora Rios, Rio de Janeiro.
- SANDERSON, M. J. (1990): Flexible Phylogeny Reconstruction: A Review of Phylogenetic Inference Packages Using Parsimony. *Systematic Zoology* **39**: 414–420.
- SCHUCHMANN, K.-L. (1987): First record of the Grey-chinned Hermit (*Phaethornis griseogularis*) west of the Colombian Andes with notes on the display of the species. *Wilson Bulletin* **99**: 122–124.
- SCHUCHMANN, K.-L. (1995): Lek-Verhalten von *Phaethornis guy* in Südwestkolumbien. *Journal für Ornithologie* **136**: 213–217.
- SIBLEY, C. G. & MONROE, B. L. (1990): *Distribution and taxonomy of birds of the world*. Yale University Press, New Haven – London.
- SICK, H. (1993): *Birds in Brazil*. Princeton University Press, Princeton, N.J..
- SIMON, E. (1921): *Histoire naturelle des Trochilidae (synopsis et catalogue)*. Encyclopédie Roret, L. Mulo, Paris.
- SKUTCH, A. F. (1951): Life history of Longuemare's Hermit hummingbird. *Ibis* **93**: 180–195.
- SKUTCH, A. F. (1964): Life histories of hermit hummingbirds. *Auk* **81**: 5–25.
- SNOW, B. K. (1973): The behavior and ecology of hermit hummingbirds in the Kanaku (sic) Mountains, Guyana. *Wilson Bulletin* **85**: 163–177.
- SNOW, B. K. (1974): Lek behaviour and breeding of Guy's Hermit hummingbird *Phaethornis guy*. *Ibis* **116**: 278–297.
- SNOW, B. K. (1977): Comparison of the leks of Guy's Hermit hummingbird *Phaethornis guy* in Costa Rica and Trinidad. *Ibis* **119**: 211–214.
- SNOW, B. K. (1981): Relationships between hermit hummingbirds and their food plants in eastern Ecuador. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* **101**: 387–396.
- SNOW, D. W. (1968): The singing assemblies of Little Hermits. *Living Bird* **7**: 47–55.
- STILES, F. G. & WOLF, L. L. (1979): Ecology and evolution of lek mating behavior in the Long-tailed Hermit hummingbird. *Ornithological Monographs* **27**.
- SWOFFORD, D. L. (1985): PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 2. 4. Illinois Natural History Survey, Champaign.
- WÄGELE, J. W. (1994): Review of methodological problems of "Computer cladistics" exemplified with a case study on isopod phylogeny (Crustacea: Isopoda). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutions-Forschung* **32**: 81–107.
- WÄGELE, J. W. (1995): On the information content of characters in comparative morphology and molecular systematics. *Journal of zoological Systematics and evolutionary Research* **33**: 42–47.
- WAGNER, W. J. (1961): Problems in the classification of ferns. *Recent Advances in Botany* **1**: 841–844.
- WHEELER, Q. D. (1986): Character Weighting and Cladistic Analysis. *Systematic Zoology* **35**: 102–109.
- WILEY, E. O. (1981): *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley Interscience, New York.
- WOLTERS, H. E. (1975-82): *Die Vogelarten der Erde*. Paul Parey, Hamburg – Berlin.
- ZUSI, R. L. (1980): On the subfamilies of hummingbirds. Abstract 98th AOU meeting. Colorado.
- ZUSI, R. L. & G. D. BENTZ (1982): Variation of a muscle in hummingbirds and swifts and its systematic implications. *Proceedings of the biological Society of Washington* **95**: 412–420.

Anschriften der AutorInnen: Dr. Christoph HINKELMANN: Eisenbahnweg 5a, D-21337 Lüneburg; Dr. Renate VAN DEN ELZEN (Korrespondenz): Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. E-mail: r.elzen.zfmk@uni-bonn.de

Eingegangen: 02.01.1998

Angenommen: 01.05.2002

zuständiger Herausgeber: R. HUTTERER (M. SCHMITT)

Appendix

Nachweis des untersuchten Materials; Arten nach Sammlungen und Anzahl untersuchter Individuen aufgeschlüsselt. AMNH: American Museum of Natural History, New York; ANSP: The Academy of Natural Sciences of Philadelphia; BMNH: British Museum (Natural History), Tring; CMNH: Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh; FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago; LACM: Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles; LSUMNS: Louisiana State University, Museum of Natural Sciences, Baton Rouge; MCZ: Museum of Comparative Zoology, Harvard; MNHB: Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin; NHMW: Naturhistorisches Museum Wien; NMFS: Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/Main; NMNH: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.; PMNH: Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven; RNHL: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; ROM: Royal Ontario Museum, Toronto; SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; SMTD: Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden; UMMZ: Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor; UNIFEM: Inderena, Bogotá; ZFMK: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn; ZMUC: Zoologisk Museum København (Zoological Museum, University of Copenhagen); ZSM: Zoologische Staatssammlung München.

Phaethornis squalidus (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. rupurumii* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. longuemareus* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. idaliae* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. atrimentalis* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. stuarti* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. ruber* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. griseogularis* ssp. (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH

1. – *P. (g.) porcellae* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. striigularis* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. nattereri* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. subochraceus* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. pretrei* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. augusti* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. eurynome* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. anthophilus* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. bourcierii* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. longirostris* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. malaris* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. superciliosus* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. syrmatophorus* ssp. (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. (s.) columbianus* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. koepckeae* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. philippii* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. hispidus* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. yaruqui* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. guy* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *Anopetia gounellei* (8): AMNH 4, FMNH 3, NHMW 1.

Habitat- und Feuchtepräferenz von Laufkäfern (Coleoptera, Carabidae) in Streuobstwiesen

Erich GLÜCK ¹⁾ & Jürgen DEUSCHLE ²⁾

¹⁾Donzdorf (Germany)

²⁾Köngen (Germany)

Abstract. During the vegetation seasons 1995–1997, mapping, registration and measurements of land use, vegetation and carabid fauna were carried out in orchards of the Limburg area (South West Germany). 17 test plots were chosen where specific land use had been unchanged for up to 25 years. Landuse forms were: meadows mowed thrice, meadows mowed twice, mulching, fallow land, horse pasture, sheep pasture and a 1994 abandoned sheep pasture. 68 carabid species were collected in the 6 pitfall traps settled on each plot. On meadows mowed twice and thrice and pastures more active species were counted than on mulched and fallow plots. The diversity and activity densities of the sample plots decrease with decreasing land use intensity. Most of the species on the plots belong to the fresh grassland species, whereas the typical wet grassland species occurred more rarely. Species belonging to dry and half dry grassland were registered only in low densities. The percentage of forest species increased with decreasing land use intensity, while the percentage of wet grassland species decreased. The influence of farming and land use systems is briefly discussed.

Key words. Ground beetle, abundance, grassland, habitat choice, land use systems, species diversity, species community, orchards.

1. EINLEITUNG

Streuobstwiesen prägen weite Landschaftsteile Süddeutschlands. Insbesondere im mittleren Albvorland finden sich noch ausgedehnte Bestände dieser ehemals extensiv genutzten Kulturlandschaft. Die ökologische Bedeutung fand in den letzten Jahrzehnten zunehmend Beachtung (REICH 1995; SCHAAB 1991; WELLER 1996; BRIEMLE et al. 1991). Zoozönosen in Streuobstwiesen wurden bislang nur aspektartig anhand einzelner Artengruppen untersucht. Die Avizönosen standen dabei zumeist im Zentrum der Untersuchungen (GLÜCK 1987; MADER 1984; ZWYGART 1984) und begründeten in der Regel auch ihre Bewertung im Rahmen naturschutzfachlicher und raumrelevanter Planungen (BAUMHOF-PREGITZER et al. 1997; WELLER 1996).

Arthropodenzönosen in Streuobstwiesen sind bislang nur in wenigen Gebieten anhand einzelner Untersuchungen dokumentiert (FUNKE et al. 1984; FUNKE 1995; HOLSTEN 1995; REICH et al. 1984, 1985; MADER 1984; SIMON et al. 1992). Weitere Arbeiten befaßten sich mit Zönosen in Intensivobstanlagen (GILGENBERG-HARBURG 1990; HOLLIDAY & HAGLEY 1978, 1984; ZELENKOVA & HURKA 1990). Die Zönosen planungsrelevanter Tierartengruppen wurden in Streuobstwiesen im direkten Managementvergleich bislang nicht explizit analysiert. Auch über detaillierte managementspezifische Einflüsse auf die Arthropodenzönosen anderer extensiver Grünlandökosysteme finden sich vergleichsweise wenig Untersuchungen, dies betrifft insbesondere Mulchnutzungsformen, während

Beweidungsauswirkungen häufiger dokumentiert wurden (CLABEN et al. 1993; HANSEN & HINGST 1995; KOLSHORN & GREVEN 1995; MAELFAIT et al. 1988; RUSHTON et al. 1989; SCHNITTER 1994; VOWINKEL 1998; WALTHER 1996).

Auf Feldaufnahmen basierende Erfahrungsberichte zur Lebensraumpräferenz einzelner Arten beschrieben früher nur grobe Gradienten in der Habitatpräferenz von Arten (BAEHR 1980a, 1980b, 1985, 1988; LINDROTH 1945; NIEMANN 1963; SCHERNEY 1959). Parallel dazu wurden zahlreiche Laborversuche zum differenzierenden Einfluß abiotischer Faktoren durchgeführt (z.B. Licht, Temperatur, Feuchtigkeit; vgl. BAUER 1989; NEUDECKER 1974; PAARMANN 1966; SOWIG 1986; THIELE 1964b, 1967). Diese deckten sich aber nur teilweise mit den Freilandbeobachtungen. Mikroklimatische Ansprüche der Arten an die bodennahe Luftschicht sollen dabei für die Habitatbindung von Carabiden entscheidend sein. Dem Faktor Feuchtigkeit wird hierbei die höchste Bedeutung zugesprochen (GIERS 1973; LAUTERBACH 1964; LINDROTH 1945; PAARMANN 1966; RUSHTON et al. 1989; SCHMID 1957; TIETZE 1973d, 1974; THIELE 1964a, 1964b; THIELE & LEHMANN 1967; THIELE & WEISS 1976).

Die Strukturen im Grünland von Streuobstwiesen werden im Wesentlichen von der Zusammensetzung der Vegetation gebildet. Die Vegetationsstrukturen einzelner Managementvarianten unterscheiden sich ebenso wie die darin enthaltenen Ressourcen in ihrer Ausprägung und Verfügbarkeit (DEUSCHLE & GLÜCK 2001).

Ziel dieser Arbeit ist, bei nahezu identischen standörtlichen Gegebenheiten die Carabidenzönosen der ausgesuchten Parzellen zu erfassen. Bei der Auswahl der Parzellen/Probeflächen war vorrangig, daß diese nachweislich langjährig (bis zu 25 Jahren) gleichartig genutzt wurden. Der Einfluss des Nutzungsregimes auf die Artenzusammensetzung wird beschrieben. Die klimatischen Bedingungen des Arealen werden aufgezeigt und die Präferenzen der gefundenen Arten hinsichtlich des Parameters „Feuchte“ im Flächenvergleich vorgestellt und diskutiert. Im holistischen Vergleich der Carabidenzönosen bezüglich der beobachteten Managementvarianten (Mähwiesen: zwei und dreischürig, Weiden: Pferde und Schafe in Stand- und Umtriebsbeweidung, Mulchwiesen, Bracheflächen, Wald) werden die managementabhängigen Habitatpräferenzen herausgearbeitet.

1.1. Die Limburg

1.1.1. Standort. Das Naturschutzgebiet „Limburg“ bei Weilheim/Teck (48.38N/9.23E) wird dem „Schwäbischen Albvorland“ zugeordnet (Abb. 1). Der Bereich gilt als „mäßig warm“ (Wintergetreide – Obstklima), die Jahresmitteltemperatur der Luft beträgt $>8,5-9^{\circ}\text{C}$. An durchschnittlich 225–231 Tagen liegt die mittlere Lufttemperatur über 5°C . Die ökologische Feuchte der Böden – als Maß für das Wasserangebot der Pflanzen während der Vegetationszeit – wird als „frisch“ bezeichnet, die hierfür charakteristische Wiesengesellschaft ist eine typische Glatthaferwiese. Das Areal der Streuobstwiesen an der Limburg umfaßt eine Fläche von 161,5 ha.

In den Standortskomplex fällt auch die 1997 beprobte Referenzfläche außerhalb der Limburg. Sie liegt etwa 2,5 km nordwestlich von Weilheim im Gewann „Innere Birken“ (zentrale Koordinaten 3.541004/5.387521).

1.1.2. Strukturtypen

- Halbtrockenrasen des Gipfelbereichs (ca. 550–598 mNN)

Vorherrschender Vegetationstyp im Gipfelbereich ist ein Halbtrockenrasen (Mesobrometum), der nach unten zumeist in einen kleinen Wald- und Gebüschgürtel übergeht.

Um eine Verbuschung zu verhindern, wird der Bereich im Rahmen der Umsetzung eines Pflege- und Entwicklungsplanes zweimal jährlich für eine Woche mit Schafen beweidet. Diese Einheit ist vor allem auf dem Hochplateau des Gipfels durch die Nutzung als Naherholungsgebiet bereits stark trittgeschädigt.

- Gebüsch- und Waldgürtel (500–550 mNN)

Dieser Bereich zeigt je nach Exposition einen sehr unterschiedlichen Charakter. Auf der Südostseite überwiegt ein dichter Bestand aus wärmeliebenden

Sträuchern. Direkt nach Osten schließt ein Eichen – Hainbuchenwald an. Dessen Ausprägung deutet auf eine ehemalige Niederwaldnutzung hin. Der Nordostbereich des Waldgürtels wird von einem Haselhain geprägt, der nach Nordwesten hin wieder in einen Eichen-Hainbuchenwald mit einzelnen ungenutzten Streuobstparzellen übergeht. Kleinere Bereiche des Südhangs werden noch als Weinberge landwirtschaftlich genutzt, wenngleich hier bereits einzelne Parzellen aufgelassen sind und zur Zeit brachliegen.

- Streuobstgürtel (390–500 mNN)

Der größte Teil der Limburg wird von Streuobstwiesen eingenommen. Sie ziehen sich am unteren Hangbereich rund um den Vulkankegel, lediglich im südlichen Teil ist der Bestand lückiger. Hier treten erstmals große freie Wiesen ohne nennenswerten Baumbestand auf. Diese werden vergleichsweise intensiv bewirtschaftet und gedüngt. Der Baumbestand besteht vorwiegend aus Apfel (ca. 44%) und Birne (ca. 18%). Weitere häufige Arten sind Zwetschge und Kirsche. Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt in den frostgeschützteren Gebieten des oberen Hangbereichs. Die Bäume gehören überwiegend einem hohen Ertragsalter an, auf zahlreichen Grundstücken wurden aber umfangreiche Neupflanzungen durchgeführt.

Die Parzellen sind vor allem am Nordhang überwiegend langgestreckt und schmal, im Untersuchungsgebiet überwiegen kleine bis sehr kleine Grundstücke unter 20 Ar. Einzelne Flurstücke sind eingezäunt oder werden von Zierhecken umgeben und als Kleingarten genutzt. Ackerflächen sind nur vereinzelt an den äußersten Randbereichen des Streuobstgürtels eingelagert. Der überwiegende Teil der Streuobstwiesen wird mehrmals jährlich gemulcht. Einige Parzellen werden beweidet, das Spektrum umfaßt sowohl Stand- (Schafe, Pferde) als auch Umtriebsweiden. Im Gegensatz zur früheren traditionellen Bewirtschaftung als Futter- oder Heuwiesen existieren derzeit nur noch wenige Flächen dieser Managementvariante. Einzelne Areale werden nur noch im Abstand von mehreren Jahren gemäht, einige Flächen liegen vollständig brach und sind teilweise bereits stark verbuscht. Entsprechend der Nutzungs- und Standortverhältnisse erstreckt sich die Vegetation auf ein breites Spektrum von Frischwiesen unterschiedlichster Feuchtigkeits- und Nährstoffverhältnisse. Sehr mager und trockene Frischwiesen sind allerdings kaum noch vorhanden.

Diese unterschiedlichen Nutzungs- und Standortverhältnisse bilden ein kleinräumiges Mosaik unterschiedlicher Lebensbedingungen entlang zeitlicher und räumlicher Gradienten. Diese grenzen die Limburg deutlich von der sie umgebenden Landschaft ab.

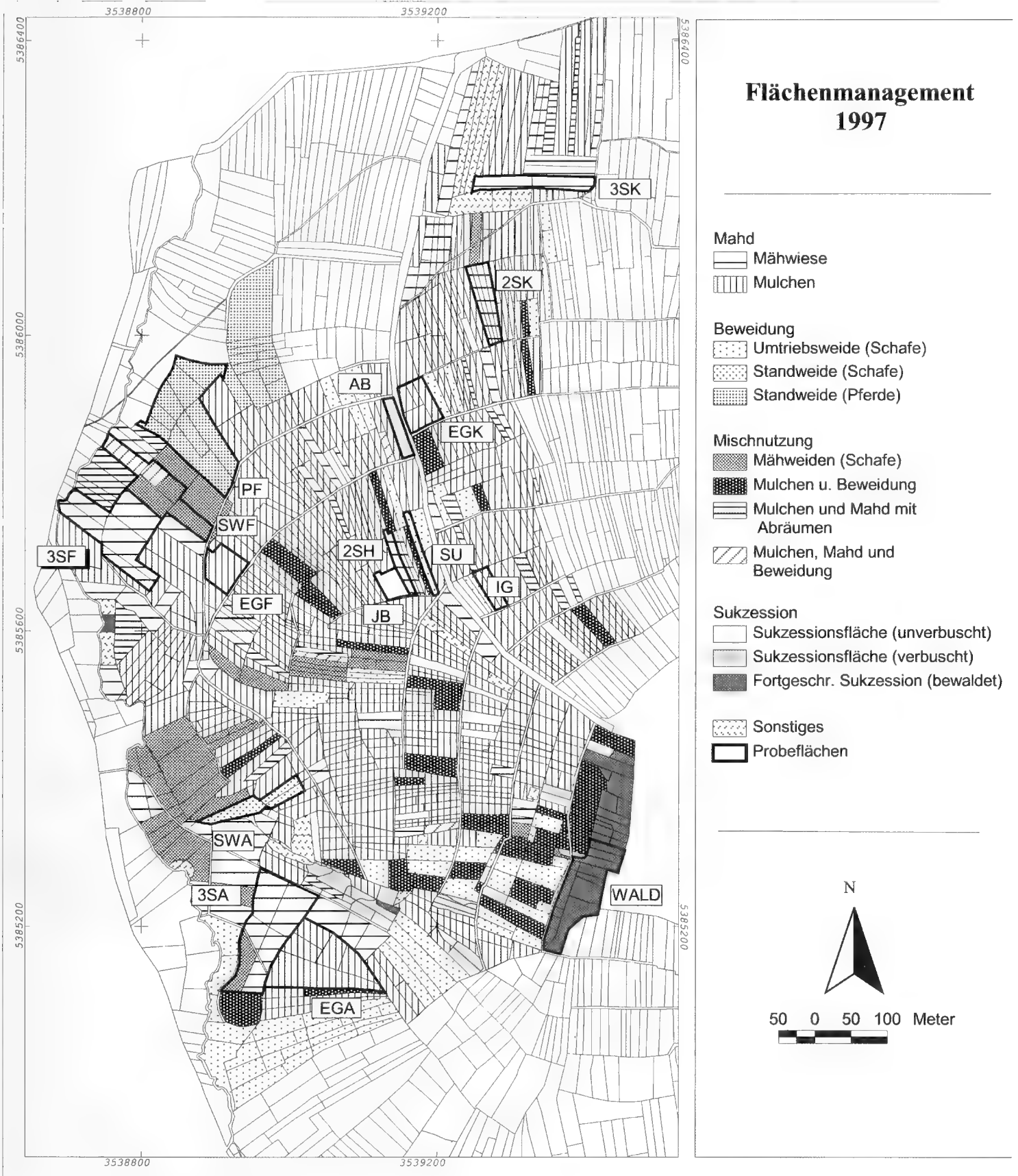


Abb. 1: Flächennutzung im Untersuchungsraum Limburg bei Weilheim/Teck und Probeflächen.

Tab. 1: Morphologie und Nutzung der Probeflächen.

Fläche	Nutzung	Nutzungs- type	Fläche (Ar)	Umfang (m)	Höhe (mNN)	Beschattung	Nutzung Rang	Untersuchungs- jahre
3SF	3-sch. Mähwiese	Mähwiese	26	209	405	20	2	'97
3SA	3-sch. Mähwiese	Mähwiese	51	287	425	20	2	'97
3 SK	3-sch. Mähwiese	Mähwiese	16	204	392	20	2	'95, '96, '97
2 SR	2-sch. Mähwiese	Mähwiese	40	446	415	80	5	'97
2SH	2-sch. Mähwiese	Mähwiese	10	218	445	60	5	'95, '96, '97
2SK	2-sch. Mähwiese	Mähwiese	15	250	410	60	5	'97
SWF	ehemalige Schafe- Standweide, S. Text	Weide	34	234	405	60	7	'95, '96, '97
SWA	Schafe-Standweide	Weide	15	213	415	80	8	'97
PW	Pferdeweide	Weide	124	580	400	20	9	'95, '96, '97
SU	Schafe-Umtriebsweide	Weide	11	259	445	20	10	'95, '96, '97
IG	4-6-sch. Mulchwiese	Mulchwiese	12	162	455	20	11	'95, '96, '97
BGA	3-sch. Mulchwiese	Mulchwiese	47	380	440	100	12	'97
EGK	2-3-sch. Mulchwiese	Mulchwiese	29	217	420	60	13	'95, '96, '97
EGF	1-sch. Mulchwiese	Mulchwiese	25	206	517	80	14	'97
JB	4-jähr. Wiesenbrache	Sukzession	13	153	445	0	15	'95, '96, '97
AB	10-jähr. Wiesenbrache	Sukzession	13	202	420	100	16	'95, '96, '97
Wald	Waldfläche	Sukzession	13	222	520	100	17	'97

2. MATERIAL UND METHODE

2.1. Klima

Zur Charakterisierung des Witterungsverlaufs im vorliegenden Untersuchungsjahr wurden die Daten der nächstgelegenen amtlichen Wetterstationen des Deutschen Wetterdienstes in Ebersbach an der Fils (Landkreis Göppingen; 9.31E/48.44N; 280 m NN) und Kirchheim/Teck (Landkreis Esslingen; 9.27E/ 48.39N; 310 m NN) verwendet.

2.2. Auswahl der Probeflächen

1995 wurden die Probeflächen so ausgewählt, um möglichst viele angewendete Managementvarianten zu beproben und schon langjährig (mindestens 25 Jahre) dem gleichen Bewirtschaftungssystem unterlagen (vgl. Abb 1, Tab. 1).

2.2.1 Bestandserhebung der Carabiden. Die Erfassung der Laufkäferfauna erfolgte auf den ausgewählten Flächen mit Bodenfallen nach Barber (1931). Zu Beginn der Untersuchung wurden 165 mm hohe Metallhülsen mit einem Innendurchmesser von 92 mm ebenerdig in den Boden eingegraben. In diesen Metallhülsen wurden etwa 10 cm hohe Fanggläser (Inhalt 500 ml) versenkt. Eine Gummidichtung am Glasoberrand verhinderte die Entstehung von Lücken zwischen Fanggefäß und Metallhülse. Dieser Aufbau gewährleistete bei der regelmäßigen Entleerung der Fallen eine leichte Entnahme des Fanggefäßes, ohne das direkte Umfeld des Fallenstandortes zu verändern.

Fang- und Konservierungsmittel war eine 50%ige Ethylenglykollösung mit einer Detergenzzugabe zur Verminderung der Oberflächenspannung. Mit ihr wurden die Fanggläser etwa zur Hälfte aufgefüllt. Eine 120 mm x 120 mm große Plexiglasabdeckung – im Abstand von 30–50 mm über der Bodenoberfläche angebracht – verhinderte eine Verdünnung des Fangmittels durch Niederschläge. Die Fallen, n = 6 je Fläche, wurden linear im Abstand von 10 m angeordnet. Das Fallentransekt wurde möglichst zentral in den Untersuchungsflächen platziert.

Die Fallenkontrolle und -leerung erfolgte 1995 regelmäßig im Abstand von acht Tagen, so daß sich die gesamte Untersuchung in genau 30 gleichlange Fangperioden einteilen

läßt. 1996 und 1997 wurden exakt 14-tägige Kontrollen und Leerungen durchgeführt, was insgesamt 12 bzw. 15 Fangperioden entspricht.

Die Anzahl der am Standort gefangenen Individuen ist sowohl von der art- und flächenspezifisch unterschiedlichen Aktivität der Tiere als auch von ihrer Populationsgröße abhängig (GREENSLADE 1964; LUFF 1975). Sie ermöglicht daher keinen unmittelbaren Rückschluß auf die flächenbezogene Siedlungsdichte, erlaubt aber einen direkten Vergleich von Artenzahl und Aktivitätsdichte der Carabiden auf verschiedenen Probeflächen.

Die Aktivitätsabundanz der Bodenfallen wird beeinflusst von ihrer Anwendung, Expositionszeit, Fallengrößen und -abständen sowie von Fang- bzw. Konservierungsflüssigkeiten.

2.2.2. Auslese und Bestimmung der Carabiden. Die Auslese der wöchentlichen bzw. 14-tägigen Fallenleerungen erfolgte im Labor. Die darin enthaltenen Laufkäfer wurden in Scheerpeltz'sche Lösung (LOMPE 1989), die Beifänge in 70%ige Ethanollösung überführt. Die Bestimmungsliteratur bestand aus FREUDE (1976) bzw. LOMPE (1989), TRAUTNER et al. (1988a), HUBER & MARGGI (1997), HURKA (1996), LINDROTH (1985), SCIAKY (1991). Falls erforderlich wurden bei allen Arten zur exakten Artbestimmung Genitaluntersuchungen durchgeführt, bei den Gattungen *Amara*, *Badister* und *Ophonus* erfolgten sie grundsätzlich. Die Nomenklatur richtet sich nach LOMPE (1989) sowie TRAUTNER et al. (1997).

2.2.3. Ökologische Charakterisierung der Arten. Die Grünland- und Feuchtepräferenzen der einzelnen Laufkäferarten sind aus BAEHR (1980a, b, 1981, 1985, 1988), BASEDOW et al. (1990), BARNDT et al. (1991), DEN BOER (1970, 1985), DEN BOER et al. (1980), DESENDER & POLLET (1987), FAZEKAS et al. (1997), HORION (1941), KADAR & SZEL (1989), KIRCHNER (1969), KRAUSE (1974), KREHAN (1970), LARSON (1939), LINDROTH (1945), MATALIN (1994), NELEMANS (1987), NOVAK (1972), SCHERNEY (1959), SCHIÖTZ-CHRISTENSEN (1966), THIELE (1962, 1964a, 1971, 1977), TIETZE (1973a-d, 1974), TRAUTNER 1986, 1991, TRAUTNER et al. (1988a, b), TURIN et al. (1977, 1991), TURIN & DEN BOER (1988), und WEIDEMANN (1971) entnommen.

Einer Reihe von Arten konnte dennoch keine eindeutige Habitatpräferenz zugeordnet werden, sei es aufgrund widersprüchlicher Angaben einzelner Autoren oder aufgrund eines tatsächlich sehr eurytopen Verbreitungsmusters. Diese Literatursammlung enthält überwiegend Angaben aus Freilandbeobachtungen, da im Labor ermittelte Präferenzen Konkurrenzphänomene sowie jahreszeitlich und räumlich bedingte Veränderungen im Dispersions- und Aktivitätsmuster nicht berücksichtigen (vgl. THIELE 1964b; THIELE & LEHMANN 1967; THIELE 1968). Ebenso wurden Angaben aus süddeutschen Untersuchungsgebieten bevorzugt verwendet.

2.3. Datenanalyse und statistische Verfahren

Alle registrierten Daten zu Flächenmanagement, Vegetation, Boden und Carabidenbestand wurden in eine hierfür angelegte Datenbank integriert und zur Analyse in ein Tabellenkalkulationsprogramm überführt. Nach Überprüfung der jeweiligen Voraussetzungen wurden folgende Tests durchgeführt: U-Test von MANN & WHITNEY (MWU-Test), P2-Test. Rangkorrelationen wurden nach SPEARMAN ermittelt, die errechneten Koeffizienten auf ihre Signifikanz überprüft (SACHS 1992; ZÖFEL 1992).

3. ERGEBNISSE

3.1. Klima

3.1.1. Niederschläge. Der langjährige Mittelwert für die Niederschlagsmenge bei Kirchheim/Teck wird mit 840 mm angegeben, für Weilheim beträgt er 882 mm. Dieser Wert kann, bedingt durch einen luvseitigen Wolkenstau am nordwestexponierten Teil der Limburg, noch höher liegen und innerhalb der Untersuchungsfläche ebenfalls einem Höhengradienten folgen (vgl. Häckel 1993).

Von Januar bis Dezember 1995 wurde bei Kirchheim/Teck ein Niederschlag von 974 mm gemessen, das entspricht knapp 100 mm mehr als 1994 (879 mm) und liegt über dem langjährigen Mittel. 1996 betrug der Wert 840 mm und entsprach exakt diesem Durchschnitt, während 1997 mit 678 mm nur etwa 81 % der Vorjahresniederschlagsmenge niederging. Deutlicher werden die Unterschiede während der Aktivitätsmaxima der Laufkäfer: 1996 regnete es in den Monaten Mai und Juni mit 299 mm mehr als im gleichen Zeitraum des Vorjahres (262 mm), gegenüber 1997 (158 mm) war es doppelt soviel (Abb. 2). In den Monaten August und September 1995 fiel dagegen mit 233 mm zweimal soviel Regen wie 1996 (129 mm) und dreimal mehr als 1997 (81 mm).

1995 gab es 184 Tage ohne Niederschlagsereignis, 1996 waren es 208 und 1997: 228 Tage (Abb. 3). Im Mai 1996 blieben nur 10 Tage ohne Niederschläge, während 1995 immerhin 17 Tage und 1997: 22 Tage ohne Niederschlag waren. Im Juni kehrten sich die Bedingungen um: 1995 und 1997 waren 8 bzw. 10 Tage, 1996 dagegen 19 Tage ohne Niederschläge. Mit 33 bzw. 35 niederschlagsfreien Tagen regnete es in

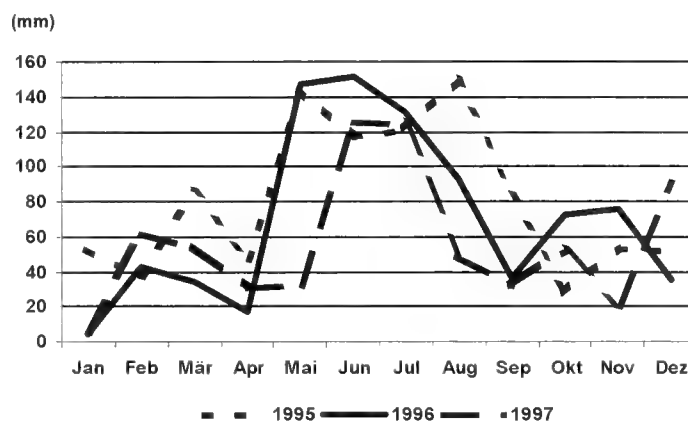


Abb. 2: Monatsmittel der Niederschläge in den Jahren 1995–1997 (Station Kirchheim/Teck).

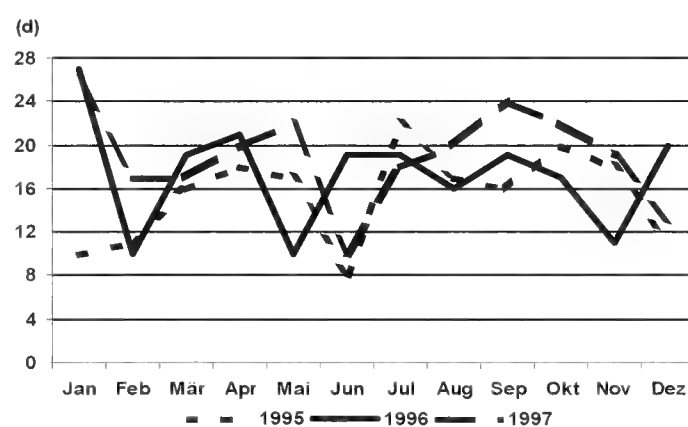


Abb. 3: Anzahl der Tage ohne Regenereignis in den Jahren 1995–1997 (Station Kirchheim/Teck, Monatssummen).

den Monaten August und September 1995 und 1996 wesentlich häufiger als 1997 (44 Tage).

3.1.2. Temperaturen. Die jährliche Durchschnittstemperatur der Station Ebersbach betrug 1995 und 1997 jeweils 10,0°C, 1996 war mit 8,7°C kälter (Tab. 2). Im Mai unterschieden sich die Monatsmitteltemperaturen in allen drei Untersuchungsjahren kaum (1995: 13,5, 1996: 12,9°C, 1997: 14,1°C). Dagegen war der Juni 1996 (17,7°C) und 1997 (16,7°C) wärmer als 1995 (14,4°C). In den Monaten August und September war es 1996 (17,8 bzw. 11,6°C) durchweg kühler als 1995 (18,3 bzw. 12,7°C) und insbesondere 1997 (20,2 bzw. 15,2°C). 1995 und 1997 gab es je 76 Tage mit Temperaturen unter 0°C (Frosttage). 1996 waren es mit 109 Tagen etwa ein Drittel mehr, wobei vor allem die Monate Januar, Februar und März deutlich kälter waren und mehr Frosttage aufwiesen als 1995 und 1997. Die Zahl der Tage mit einem Temperaturmaximum über 20°C war 1996 nur geringfügig niedriger als 1995 (101 bzw. 106 Tage), 1997 kam es mit 130 Tagen häufiger zu Temperaturen über 20°C. Während der Hauptaktivitätszeit der Carabiden im Mai und Juni lagen die Verhältnisse anders: 1995 hatte an 20, 1996 an 32 und 1997 an 38 Tagen Temperaturmaxima über 20°C. Im August und September

betragen die entsprechenden Werte 35, 32 und 55 Tage.

Meteorologische Sommertage (Tagesmaximum über 25°C) gab es 1995: 56, 1996: 43 und 1997: 63. Wiederrum waren die Bedingungen im Mai und Juni mit 11 bzw. 13 und 14 Sommertagen anders, während die Verteilung in den Monaten August und September den Gesamtjahresverhältnissen entsprach.

Das Jahr 1995 war demzufolge zwar regenreich, aber dennoch vergleichsweise warm. 1996 war dagegen insgesamt und teilweise auch während der Aktivitätsmaxima der Carabiden kühler. Hinzu kamen längere Frostperioden in den Monaten Januar bis März mit vergleichsweise tiefen Temperaturen. Wenngleich der Gesamtniederschlag unter Vorjahresniveau blieb, regnete es im ersten Aktivitätsmaximum der Carabiden (Mai und Juni) – trotz höherer Temperaturen – wesentlich mehr als im Vorjahr. 1997 war dagegen ein ausgesprochen warmes und trockenes Jahr mit vergleichsweise hohen Temperaturen und geringen Niederschlägen während beider Aktivitätsmaxima.

3.2. Die Arten der Flächen

In den Bodenfallen waren während der Fangperioden von 1995–1997 5229 Individuen aus 68 Laufkäferarten enthalten. 18 Arten (26%) wurden innerhalb der Gesamtuntersuchung nur in Einzelexemplaren nachgewiesen (Tab 3).

1995 wurden auf den beiden Mähwiesen 2SH und 3SK 24 bzw. 23 Arten vorgefunden, die Pferdeweide beherbergte 23 Arten. Die wenigsten Arten waren auf den beiden Brachen JB und AB (17 bzw. 12 Arten). Die Mulchwiesen (IG, EGK) und beide Schafweiden (SU, SWF) besitzen mit 19 bzw. 18 Arten vergleichbare Artenzahlen.

1996 waren auf der Mähwiese 2SH und auf den beiden Weiden PW und SWF je 20 Arten aktiv. Die

wenigsten Arten wurden auf der Fläche AB (7 Arten) und auf den beiden Mulchwiesen IG und EGK registriert (16 bzw. 15 Arten). 1996 wurden auf den meisten Flächen weniger Arten erfaßt als im Vorjahr, die stärksten Rückgänge verzeichneten die Flächen 3SK (-6 Arten) und AB (-5 Arten). Auf der jüngeren Sukzessionsfläche JB und der Weide SU blieb die Artenzahl konstant, demgegenüber stieg sie auf der aufgelassenen Schafweide SWF von 18 auf 20 an.

1997 war die erstmals beprobte dreischürige Mähwiese (3SA) im Gewinn Adelesfeld die artenreichste der Gesamtuntersuchung (30 Arten). Auf den nur 1997 beprobten Mähwiesen (3SF, 2SI, 2SK) wurden zwischen 19 und 22 Arten registriert. Die Weide SWA war mit 27 Arten deutlich artenreicher als die über drei Jahre untersuchten Weiden (PW, SWF, SU). Dagegen sind die entsprechenden Artenzahlen der Mulchwiesen EGA und EGF (13 bzw. 19 Arten) wieder denen der von 1995 bis 1997 beprobten Mulchwiesen (IG, EGK) angenähert.

1997 war die Pferdeweide mit 24 Arten die artenreichste Fläche der über drei Jahre beprobten Areale. Auf den Arealen 3SK, 2SH, SWF waren 21 bzw. je 20 Arten aktiv, auf allen anderen Flächen wurden 1997 weniger Arten registriert (z.B. AB: 11 Arten; JB, IG, EGK je 16). Im Vergleich zum Vorjahr wird kein einheitlicher Trend in der Entwicklung der Artendichte auf den Flächen ersichtlich: Auf einigen Flächen, in denen von 1995 bis 1996 ein Rückgang registriert wurde, stieg die Artendichte um jeweils vier Arten an (3SK, PW, AB), auf den restlichen Arealen blieb sie weitgehend konstant (2SH, SWF, IG, EGK) oder ging zurück (SU, JB). Während der gesamten Untersuchung wurden auf Mähwiesen mehr Arten registriert als auf Weiden (kumulative Artendichte 1995–1997). Diese waren wiederum artenreicher als Mulchwiesen und vor allem Sukzessionsflächen (Tab. 3).

Tab. 2: Zusammenstellung untersuchungsrelevanter Temperaturdaten der Jahre 1995, 1996 und 1997 (Datenquelle: DEUTSCHER WETTERDIENST; Klimastation Ebersbach/Fils).

	Mittlere Monatstemperaturen (°C)			Tage mit einem Min. unter 0 °C (Frosttage)			Tage mit einem Max. über 20 °C			Tage mit einem Max. über 25°C (Sommertage)		
	1995	1996	1997	1995	1996	1997	1995	1996	1997	1995	1996	1997
Januar	1,0	-0,4	-1,4	19	27	24	–	–	–	–	–	–
Februar	5,7	-0,3	4,9	7	26	13	–	–	–	–	–	–
März	4,2	3,1	7,4	15	19	3	–	–	2	–	–	–
April	10,1	9,9	7,9	1	7	8	5	9	2	1	4	–
Mai	13,5	12,9	14,1	–	–	–	9	11	18	5	3	6
Juni	14,4	17,7	16,7	–	–	–	11	21	20	6	10	8
Juli	21,5	17,7	17,6	–	–	–	31	24	27	24	13	14
August	18,3	17,8	20,2	–	–	–	29	28	29	16	12	25
September	12,7	11,6	15,2	–	–	–	16	4	26	1	1	9
Oktober	12,8	10,0	9,0	–	–	5	6	3	6	3	–	1
November	3,8	5,5	5,2	10	5	9	–	1	–	–	–	–
Dezember	0,3	-1,0	3,0	24	25	14	–	–	–	–	–	–
Mittel	10,0	8,7	10,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Σ	–	–	–	76	109	76	109	101	130	56	43	63

3.3. Habitatpräferenzen

3.3.1. Arten der Trocken- und Halbtrockenrasen.

Grünlandarten trockener Lebensräume waren nur auf den 1995–1997 beprobten Flächen 3SK, 2SH und PW in allen drei Untersuchungsjahren konstant vertreten, während sie die restlichen Flächen nur diskontinuierlich in einzelnen Jahren besiedelten. Stenotope Arten

mit einem Grünlandverbreitungsschwerpunkt in Halbtrockenrasen wurden auf diesen Flächen nur 1995 registriert und blieben auf die Areale 3SK, PW und JB beschränkt (Abb. 4).

Auch auf den 1997 neu beprobten Flächen waren typische Arten von Halbtrockenrasen nahezu durchweg vertreten, lediglich auf der Mähwiese 2SI außer-

Tab. 3: Gesamtaufstellung der in den Bodenfallen enthaltenen Laufkäferarten und -individuen (Coleoptera: Carabidae).

Art	Probeflächen																		Σ
	3SK	2SH	SW	PW	SU	IG	E GK	JB	AB	3SF	3SA	2SI	2SK	SWF	EGA	EGF	Wald		
	95/96/97	95/96/97	95/96/97	95/96/97	95/96/97	95/96/97	95/96/97	95/96/97	95/96/97	97	97	97	97	97	97	97	97		
<i>Abax parallelopedus</i>	-/1/-	-/1/-	-/-	1/-/1	-/-	-/-	3/3/5	1/1/1	10/6/5	-	1	3	-	4	-	24	123		
<i>Abax parallelus</i>	-/-	-/1	-/1	-/-	-/-	-/-	9/2/30	1/1-	30/11/14	-	-	-	-	6	-	41	64		
<i>Agonum mülleri</i>	4/-	-/-	-/-	3/3/5	-/1-	-/-	-/-	-/-	-/-	12	26	4	-	3	-	-	-		
<i>Amara aenea</i>	47/7/4	-/2/1	-/2/-	2/2/5	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	2	-	2	-	-	-	-		
<i>Amara convexior</i>	1/-	4/3/4	-/1	-/1	3/3/2	1/-/1	5/2/1	6/2/1	2/1/2	-	-	2	6	-	2	-	-		
<i>Amara familiaris</i>	-/2/5	1/-/2	-/-	2/-/1	-/1-	1/5/-	-/1/1	-/-	1/-/1	2	1	-	1	1	-	-	-		
<i>Amara lunicollis</i>	-/-	-/-	-/1	-/2	-/-	-/-	1/-	-/-	-/-	-	-	6	1	-	6	-	-		
<i>Amara montivaga</i>	3/3/3	3/2/1	-/-	1/-	-/2	-/1	2/-	-/-	1	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Amara nitida</i>	4/-	5/3/3	-/1-	-/-	1/1/1	-/-	4/3/-	1/1/1	-/-	-	-	2	-	-	-	-	-		
<i>Amara ovata</i>	-/-	2/-	1/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	5	8		
<i>Amara plebeja</i>	-/-	-/-	-/-	5/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	5		
<i>Amara similata</i>	-/-	1/-	-/-	-/-	1/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	1	-	-	2	-	5		
<i>Anisodactylus binotatus</i>	60/10/39	13/3/11	8/3/25	25/17/15	8/9/7	3/-/4	3/4/1	11/6/5	1/2	71	30	37	17	27	2	9	485		
<i>Anisodactylus signatus</i>	-/-	2/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	2		
<i>Badister bullatus</i>	-/2/-	2/-	-/-	-/-	-/-	1/-/3	-/1/-	1/-/1	-/-	1	1	-	-	-	-	-	13		
<i>Badister lacertosus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	1	1		
<i>Badister meridionalis</i>	-/-	-/1	-/1-	-/-	-/1	-/-	-/-	1/2/2	-/-	-	-	1	2	-	-	-	11		
<i>Bembidion biguttatum</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	1	-	3	-	-	-	4		
<i>Bembidion lampros</i>	-/1	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	1	1	-	-	-	-	-	3		
<i>Bembidion lumulatum</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	1	-	-	-	-	-	1		
<i>Bembidion obtusum</i>	3/-/5	2/-/1	-/1	2/1-	3/3/4	4/-/6	5/2/1	9/18/11	3/	-	-	19	-	-	-	-	103		
<i>Bembidion properans</i>	7/3/3	-/-	-/1-	15/3/-	-/1	-/-	-/-	-/-	-/-	16	19	-	-	1	-	-	69		
<i>Brachinus crepitans</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	1	1		
<i>Calathus fuscipes</i>	1/-/4	8/2/5	2/1/2	7/8/13	1/1/1	7/2/1	-/-	1/-/1	-/-	35	23	4	2	7	4	-	142		
<i>Carabus auratus</i>	-/1	1/-	-/-	-/3/4	3/1/-	-/-	2/3/7	-/-	-/-	1	1	16	1	2	1	1	43		
<i>Carabus convexus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	1/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	1		
<i>Carabus coriaceus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	23	23		
<i>Carabus granulatus</i>	1/-/1	-/1	4/1/5	1/1/2	1/-	-/-	-/-	-/-	-/-	11	2	-	1	1	-	-	33		
<i>Carabus nemoralis</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	61	61		
<i>Carabus ullrichi</i>	4/2/8	13/7/16	1/2/6	3/-/11	24/13/16	5/4/21	12/2/25	5/3/2	4/2/3	2	5	41	3	16	17	13	311		
<i>Carabus violaceus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	3	3		
<i>Chlaenius nigricornis</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	1		
<i>Clivina fossor</i>	20/6/14	4/5/4	26/18/27	36/13/29	4/5/7	32/9/20	1/-/2	13/6/6	4/-/1	80	31	9	8	4	-	5	449		
<i>Diachromus germanus</i>	3/3/3	1/-	-/4	-/1	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	1	3	-	2	1	1	1	24		
<i>Dychirius globosus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	1	-	-	-	-	-	1		
<i>Epaphius secalis</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	1	-	-	1		
<i>Harpalus affinis</i>	1/-/1	-/-	-/-	-/2-	-/-	-/1-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	1	-	1	-	8		
<i>Harpalus latus</i>	6/5/-	45/13/11	2/1/1	5/4/3	9/4/12	1/4/4	25/12/32	14/20/18	11/6/14	-	2	4	2	3	4	13	311		
<i>Harpalus rubripes</i>	-/-	-/1-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	1		
<i>Laemostenus terricola</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	1		
<i>Leistus ferrugineus</i>	-/1	-/2/1	1/3/1	-/2	-/5	-/3/22	1/2/2	-/2/1	2/-/9	-	-	1	4	6	1	19	93		
<i>Leistus rufomarginatus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	1	1		
<i>Loricera pilicornis</i>	-/-	-/-	2/-	-/1-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	2	2	2	-	1	-	-	10		
<i>Molops elatus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	1/-	-/1-	1/-/1	-/-	7/2/7/6	-	-	-	-	-	-	-	8		
<i>Nebria brevicollis</i>	15/2/-	4/-/2	64/6/-	22/11/7	3/2/3	10/1/3	3/1/1	-/-	-/-	5	15	110	3	29	1	-	323		
<i>Notiophilus biguttatus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	1		
<i>Notiophilus palustris</i>	1/-	-/-	-/-	-/-	-/-	1/	1/	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	2		
<i>Ophonus cf. partitollis</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	1	1		
<i>Ophonus rufibarbis</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	3/1/-	-	-	-	-	-	-	4		
<i>Panagaeus hipustulatus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	1		
<i>Panagaeus crax-major</i>	-/-	3/-	-/-	-/-	2/	1	1-	2/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	10		
<i>Platynus assimilis</i>	-/-	-/-	-/1-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	1		
<i>Poecilus cupreus</i>	4/3/16	1/3/1	2/9/10	19/14/26	3/12/-	2/1/3	1/1-	-/1-	-/-	141	45	8	3	1	-	2	330		
<i>Poecilus versicolor</i>	1/-/1	-/2/-	2/-	-/-	2/1/-	-/-	1/-	-/1-	-/-	1	15	14	-	-	1	-	42		
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	1/1/-	5/1/-	1/1/1	4/8/8	-/1-	1/1-	-/1-	-/1-	-/-	-	-	-	-	1	-	1	38		
<i>Pterostichus anthracinus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	1	1	-	-	-	-	2		
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	1/1	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	1		
<i>Pterostichus macer</i>	-/-	8/1/3	8/1-	-/-	1/1	1/1	1/1	2/1-	-/1-	2	3	-	-	41	2	-	73		
<i>Pterostichus melanarius</i>	-/-	-/-	89/21/156	2/11/68	1/	-/-	-/-	-/1	-/-	397	17	64	-	53	-	10	890		
<i>Pterostichus melas</i>	-/-	-/-	-/2	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	-	2		
<i>Pt. oblongopunctatus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	1	1		
<i>Pterostichus ovoideus</i>	29/9/7	10/4/3	4/5/15	15/7/10	5/5/16	10/7/7	5/2/1	14/11/6	4/3/-	5	9	14	9	33	-	7	291		
<i>Pterostichus vernalis</i>	9/4/5	5/1/3	6/2/6	28/18/15	2/5/6	12/6/4	2/-/1	1/5/1	-/-	16	12	5	2	2	-	-	184		
<i>Stomis pumicatus</i>	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-	-/-	-/-	-/2	-/-	-	1	1	-	-	-	5	10		
<i>Synuchus vivalis</i>	-/1	1/1/1	3/-/1	1/2/2	-/3	-/2/5	1/1/2	-/1	-/1	2	2	7	5	4	-	1	50		
<i>Tachys bistriatus</i>	1/-/2	-/-	-/-	1/1/1	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	1	-	-	-	-	-	7		
<i>Trechus quadristriatus</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	1	-	-	-	-	1		
<i>Trichotichnus nitens</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-	-	-	1	1		
Σ Individuen:	226/64/125	144/64/125	226/64/267	200/130/234	76/69/87	95/49/106	86/41/113	84/82/60	81/56/58	804	274	353	87	267	37	163	341		
Σ Arten:	23/17/21	24/20/20	18/20/20	22/20/24	18/18/16	19/16/16	19/15/16	17/17/16	12/7/11	21	30	22	19	27	13	19	18		

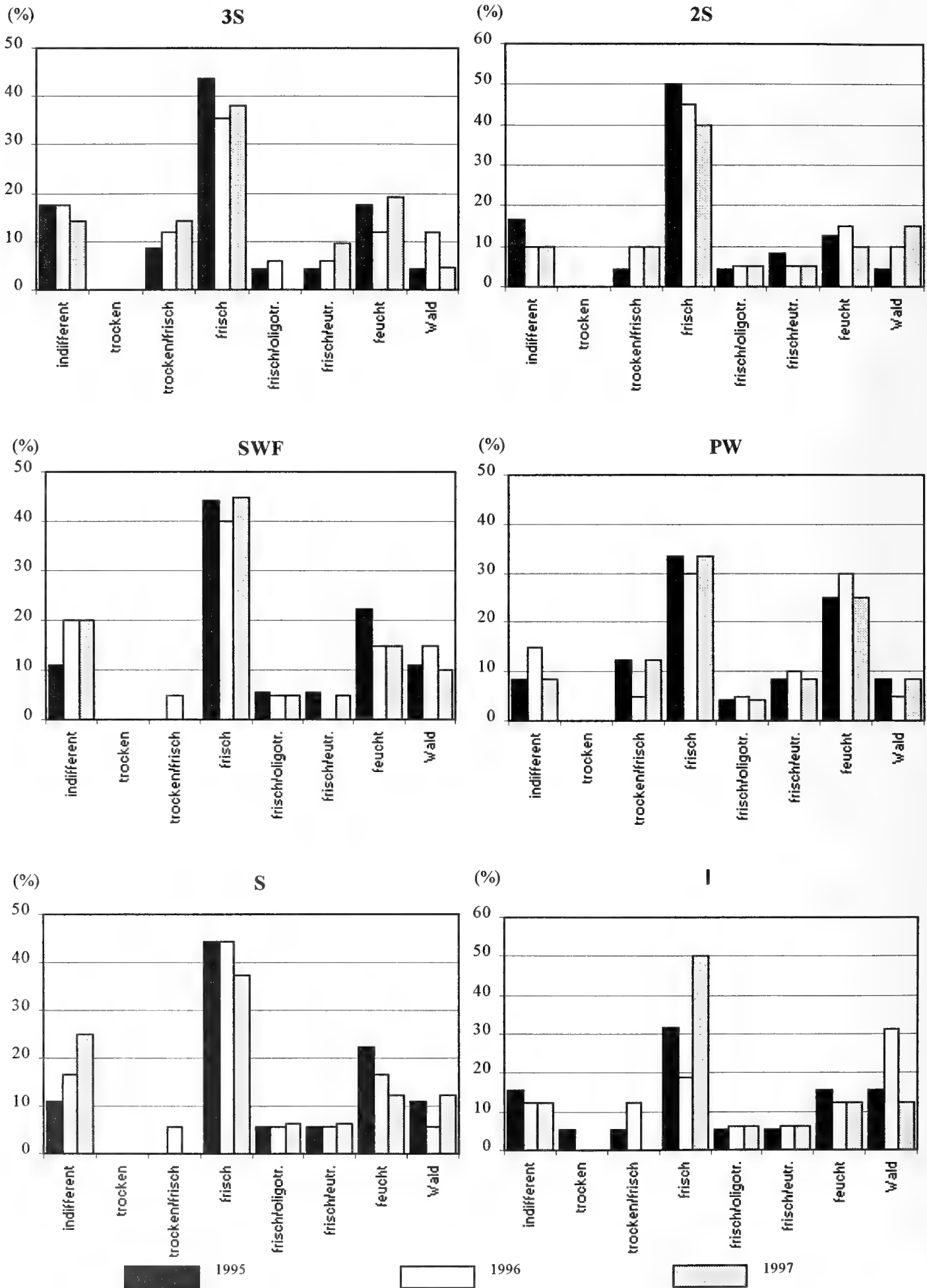


Abb. 4a: Artenanteile der Habitatpräferenzen der Carabiden auf den unterschiedlich bewirtschafteten Probestellen 3SK, 2 SH, SWF, PW, SU und IG in den Jahren 1995–1997.

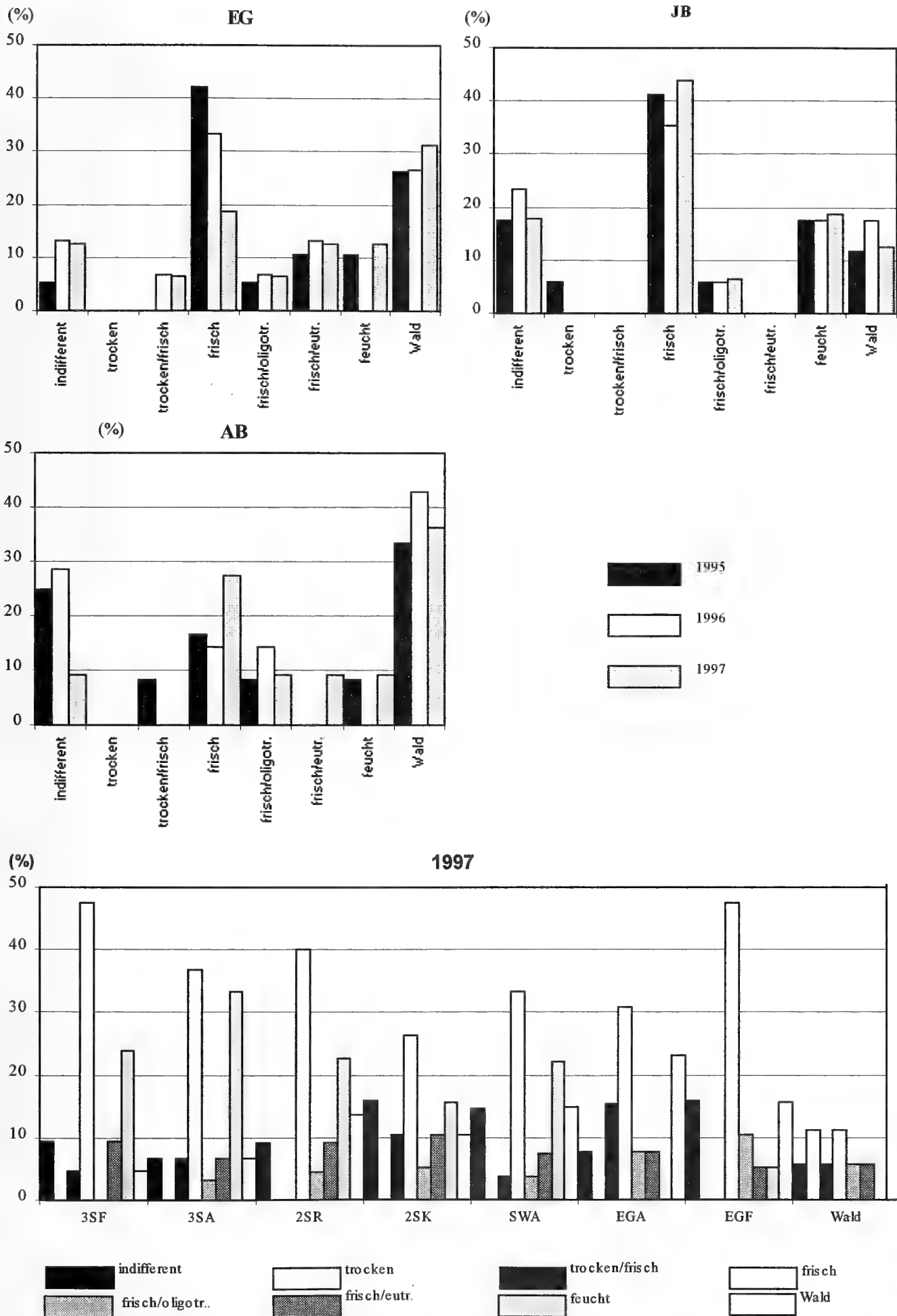


Abb. 4b: Artenanteile der Habitatpräferenzen der Carabiden auf den unterschiedlich bewirtschafteten Probeflächen EGK, JB und AB in den Jahren 1995–1997, sowie auf den 1997 zusätzlich beprobten Flächen.

halb der Limburg fehlte diese Gruppe. Stenotope Arten wurden ausschließlich im untersuchten Waldbereich gefangen, offensichtlich strahlten die Individuen einiger xerothermer Arten wie *Brachinus crepitans* (L. 1758) oder *Ophonus puncticollis* (PAYKULL 1798) aus dem angrenzenden Halbtrockenrasen des Gipfelbereichs in die Fläche ein (Abb. 4).

Arten der Trocken- und Halbtrockenrasen kamen auf den Flächen durchweg mit geringen Artenanteilen und zumeist nur mit wenigen Individuen vor. Eine Ausnahme bildete die dreischürige Mähwiese 3SK im Jahr 1995, hier lag der Individuenanteil dieser Arten über 20%. Offensichtlich können viele charakteristische Arten sehr trockener Lebensräume also mehr oder weniger zufällig und in geringer Abundanz die Streuobstwiesen des Untersuchungsgebietes zeitweilig besiedeln (vgl. Tietze 1973d).

3.3.2. Arten der Frischwiesen. Frischgrünlandarten stellten auf den meisten Probeflächen den Hauptanteil aller Arten und Individuen. Lediglich auf der Sukzessionsfläche AB und im Wald waren sie nur mit vergleichsweise geringen Anteilen vertreten (Abb. 4).

Innerhalb dieser Gruppe waren eurytope Arten die häufigsten. Der Verbreitungsschwerpunkt dieser Arten erstreckt sich im Grünland auf ein breites Spektrum unterschiedlicher Feuchtigkeits- und Nährstoffverhältnisse. Ihr Artenanteil schwankte zwischen 50% auf der zweischürigen Mähwiese 2SH im Jahr 1995 sowie der Mulchwiese IG im Jahr 1997 und 11,1% auf der Waldfläche 1997. Die Werte unterscheiden sich auf den mehrjährig beprobten Flächen 3SK, 2SH, PW, SWF, SU, JB und AB von Jahr zu Jahr nur geringfügig. Auf der Fläche EGK sank der Anteil typischer Frischgrünlandarten von 1995–1997 kontinuierlich, während die Anteile der Waldarten durchweg anstiegen. Der Anteil an Frischwiesenarten auf der gemulchten Fläche IG stieg 1997 nach einem Rückgang von 32% auf 18% in den Jahren 1995 und 1996 wieder auf 50 an (Abb. 4).

Frischgrünlandarten besaßen auf Mähwiesen und auch auf den meisten Mulchwiesen und Weiden durchweg Anteile zwischen 35% und 45%. Lediglich die Pferdeweide PW, die Schafweide SWF und der Mähwiese 2SK wurden von weniger Arten dieser Gruppe besiedelt. Hier besitzen Feuchtgrünlandarten höhere Anteile am Artenspektrum (Abb. 4).

Harpalus latus (L. 1758) ist die einzige Art der Untersuchung, deren Verbreitungsschwerpunkt in oligotrophen Frischwiesen liegen soll (TIETZE 1973d). Entsprechend war der Artenanteil dieser Gruppe durchweg gering, dennoch war *H. latus* auf allen mehrjährig beprobten Flächen vertreten, von den 1997 neu beprobten Arealen wird nur die Mähwiese 3SF nicht von ihm besiedelt (Tab. 3).

Arten deren Verbreitungsschwerpunkt in eutrophen Frischwiesen (*Carabus auratus*, L. 1761, *Synuchus vivalis* Illiger, 1798, und *Notiophilus palustris* Duftschmid, 1812) liegen soll, fehlten im Spektrum der beiden Sukzessionsflächen nahezu vollständig. Auf den verbleibenden Arealen kamen sie zumeist nur in geringen Dichten vor. Eine Affinität zu nährstoffreichen Flächen läßt sich nicht ableiten.

3.3.3. Arten des Feuchtgrünlands. Typische Arten des Feuchtgrünlands sind auf nahezu allen Flächen vertreten. Knapp 20% aller Arten der Fallenfänge gehören dieser Gruppe an. Höchste Arten- und Individuenanteile wurden in allen drei Untersuchungsjahren auf der Pferdeweide registriert. Auf den anderen Weiden SU und SWF sank ihr Anteil von 1995 bis 1996 ab, auf den restlichen mehrjährig beprobten Flächen blieben ihre Artenanteile über die einzelnen Jahre vergleichsweise konstant (Abb. 4).

Auf allen 1997 untersuchten dreischürigen Mähwiesen 3SK, 3SKF und 3SA wurden hohe Anteile dieser Gruppe registriert, mit 33,3% besaß letztere Fläche sogar den höchsten Wert der Gesamtuntersuchung. Aber auch auf der Schafweide SWA und der zweischürigen Mähwiese 2SI kamen sie häufiger vor als auf den restlichen Probeflächen. Eine hohe Diskrepanz zwischen Arten- und Individuenanteil von Feuchtgrünlandarten zeigt sich auf der intensiv gemulchten Mähwiese IG. Während insgesamt nur drei typische Feuchtgrünlandarten angetroffen wurden, stellten sie knapp die Hälfte aller gefangenen Individuen (Tab. 3).

Mit abnehmender Nutzungsintensität der Probeflächen sinkt 1997 der Anteil typischer Feuchtgrünlandarten signifikant ab. Ein vergleichbarer Trend zeigt sich auch 1995 ($r_s = -0,5$, n.s., Tab. 4), bei geringerer Anzahl der Probeflächen ($n = 9$). Die Beschattung der Probeflächen scheint die Anwesenheit von Feuchtgrünlandarten zu beeinflussen. Mit zunehmender Beschattung sinkt ihr Anteil ab, 1997 ist die entsprechende Korrelation signifikant (Tab. 4).

3.3.4. Arten der Wälder. Bevorzugt Wälder besiedelnde Arten waren auf allen Probeflächen in jedem Jahr vertreten. Ihr Anteil am Gesamtartenspektrum schwankte zwischen 4,2% auf der Mähwiese 2SH im Jahr 1995 und 55,6% auf der 1997 beprobten Waldfläche. Gerade hier wird natürlicherweise das Spektrum der dominanten Arten überwiegend von Waldarten geprägt, während Arten anderer Gruppen zwar durchweg vorkommen, aber nur in geringen Dichten vertreten sind (Abb. 4).

Die entsprechenden Anteile auf den mehrjährig beprobten Flächen schwankten zwischen den einzelnen Untersuchungsjahren nur wenig. Mähwiesen hatten durchweg geringere Artenanteile aus dieser Gruppe als Weiden, Mulchwiesen oder gar Sukzessionsflä-

chen. Insbesondere die beiden Mulchwiesen EGK und IG werden von zahlreichen Arten der Wälder besiedelt, die Sukzessionsfläche AB beherbergt überwiegend Arten aus dieser Gruppe.

Auf den Probestellen innerhalb des Streuobstgürtels treten nahezu ausschließlich eurytope Waldarten oder Waldrandarten wie *Nebria brevicollis* (Fabricius, 1792) oder *Abax parallelepipedus* (Piller & Mitterpacher, 1783) auf. Die einzige stenotope Waldart, *Pterostichus burmeisteri* (Heer, 1841), wurde nur einmal auf der Mulchwiese IG nachgewiesen (Tab. 3).

Die flächenspezifischen Anteile an Waldarten nehmen in allen drei Jahren mit abnehmender Nutzungsintensität signifikant zu (Tab. 4).

Insgesamt bieten die Streuobstwiesen des Untersuchungsgebietes einem breiten Spektrum von Carabidenarten unterschiedlicher Anspruchstypen ausreichende Lebensmöglichkeiten. Lediglich Arten, deren Verbreitungsschwerpunkt in extrem nassen oder extrem trockenen Standorten liegt, fehlen in den Fallenfängen der Flächen (vgl. TIETZE 1973d).

3.4. Feuchtepräferenzen

Die charakteristischen Feuchtigkeitsansprüche der Arten lassen sich drei Gruppen zuordnen. Der Anteil hygrophiler Arten war auf den beiden Mähwiesen 2SH und 3SK am niedrigsten, durchweg hohe Anteile besaßen die Areale AB, JB und PW. Auf den verbleibenden Flächen SWF, IG und EGK variieren die Artenanteile von Jahr zu Jahr teilweise erheblich.

Einen gleichgerichteten Trend zeigten die Sukzessionsflächen AB und JB sowie die Mähwiese 2SH, hier stiegen die Anteile hygrophiler Arten im Untersuchungszeitraum beträchtlich und kontinuierlich an (Abb. 5).

Auf den Mähwiesen war der Anteil der xerophilen Arten relativ hoch, auf den beweideten Arealen SWF, PW und SU dagegen gering. Auf einigen Flächen stiegen die Anteile xerophiler Laufkäferarten von 1995 bis 1997 an (3SK, SWF, SU, IG), auf den beiden Brachflächen JB und AB sanken sie dagegen zugunsten der meso- und hygrophilen Arten stark ab.

Die Anteile mesophiler Arten an der jeweiligen Carabidenzönose lagen durchweg niedriger als die entsprechenden Anteile der hygro- oder xerophilen. Die Schafweide SU besaß im Untersuchungszeitraum das ausgeglichene Verhältnis hygro-, meso- und xerophiler Arten.

Auf den beiden Mähwiesen 3SK und 2SH und auf der Mulchwiese nahmen die Werte xerophiler Arten von 1995 bis 1997 kontinuierlich ab, auf den Brachen und der Pferdeweide stiegen sie dagegen an.

Die Feuchtigkeitsansprüche der Zönosen auf den 1997 erstmals beprobten Flächen lassen sich nur teilweise den entsprechenden Nutzungsformen der mehrjährig beprobten Flächen zuordnen. Dagegen besaß die Waldfläche einen den Sukzessionsbereichen vergleichbar hohen Anteil hygrophiler und geringen Anteil xerophiler Arten (Abb. 5).

Tab. 4: Rangkorrelationskoeffizienten der Artenanteile unterschiedlicher Verbreitungsschwerpunkte der Carabidenzönosen mit Flächenparametern (1995/96: n = 9; 1997: n = 17; Signifikanzniveau: * = p < 0,05, ** = p < 0,01, *** = p < 0,001).

	Artenanteile	Nutzung	Fläche	Umfang	Höhenstufe	Beschattung
1995	Frischgrünlandarten	-0,55	-0,35	0,38	0,15	0,12
	Feuchtgrünlandarten	-0,50	0,35	0,61	-0,35	-0,55
	Waldarten	0,90***	0,10	-0,49	0,28	0,25
1996	Frischgrünlandarten	-0,54	-0,24	0,60	0,04	-0,02
	Feuchtgrünlandarten	-0,19	-0,01	0,39	0,09	-0,63
	Waldarten	0,67*	-0,05	-0,78*	0,29	0,35
1997	Frischgrünlandarten	-0,21	0,03	-0,14	-0,06	-0,21
	Feuchtgrünlandarten	-0,69**	0,46	0,22	-0,57*	-0,60*
	Waldarten	0,77***	-0,31	-0,10	0,57	0,77***

Tab. 5: Rangkorrelationskoeffizienten der Artenanteile unterschiedlicher Feuchtigkeitsanspruchstypen der Carabidenzönosen mit Flächenparametern (1995/96: n = 9; 1997: n = 17; Signifikanzniveau: * = p < 0,05, ** = p < 0,01, *** = p < 0,001).

	Artenanteile	Nutzung	Fläche	Umfang	Höhenstufe	Beschattung
1995	Hygrophil	0,33	0,82**	0,37	-0,43	0,16
	Mesophil	-0,43	-0,39	0,15	0,14	-0,04
	Xerophil	0,14	-0,30	-0,34	0,24	0,28
1996	Hygrophil	0,46	0,35	-0,13	0,12	-0,30
	Mesophil	-0,70*	-0,30	0,33	-0,11	-0,04
	Xerophil	0,04	-0,12	-0,26	0,18	0,46
1997	Hygrophil	0,40	-0,06	0,03	0,23	0,16
	Mesophil	0,42	-0,30	0,18	0,06	0,16
	Xerophil	-0,69**	0,07	0,14	0,19	0,37

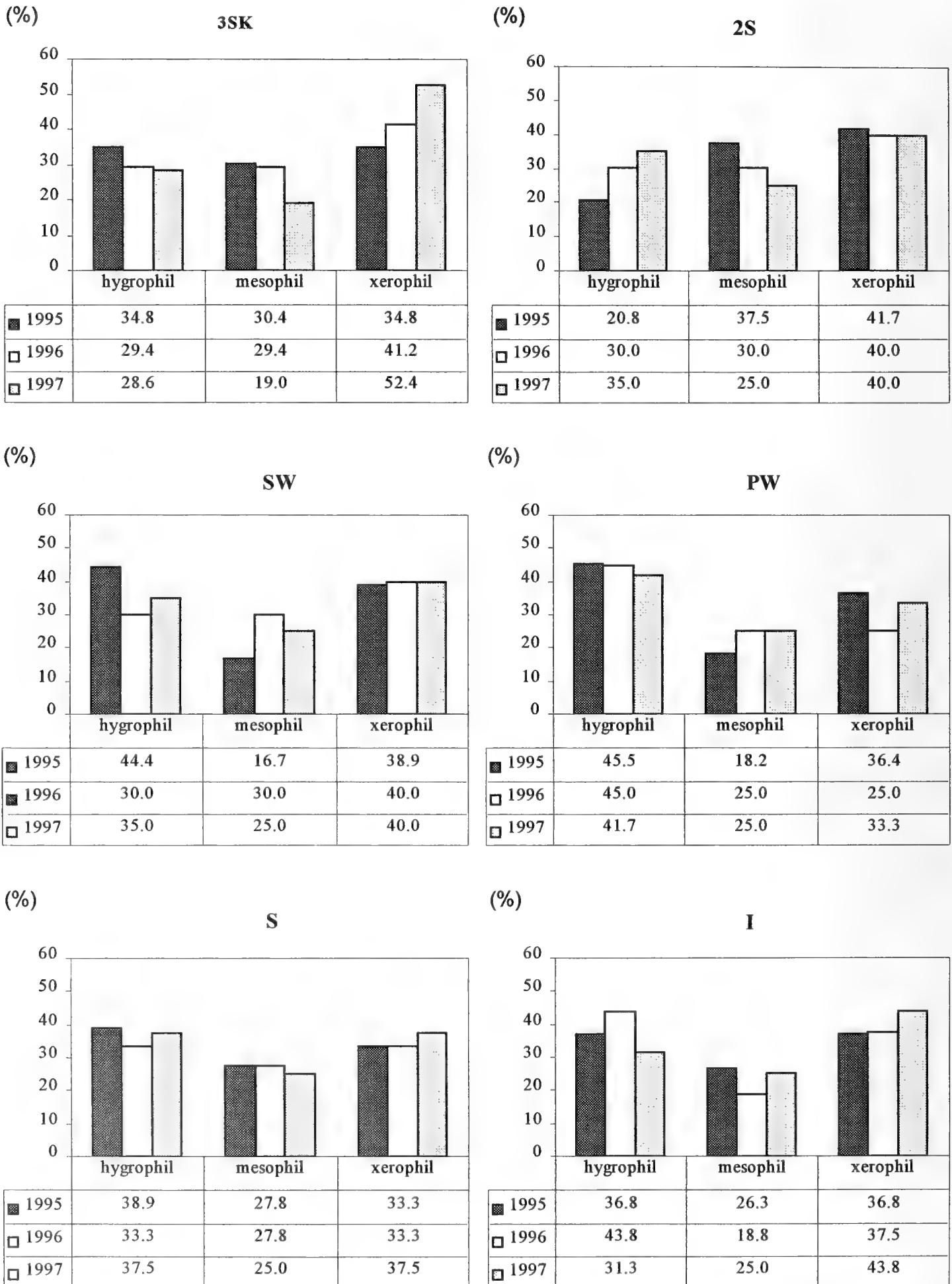


Abb. 5a: Artenanteile der Feuchtigkeitspräferenzen der Carabiden auf den unterschiedlich bewirtschafteten Probeflächen 3SK, 2SH, SWF, PW, SU und IG in den Jahren 1995–1997.

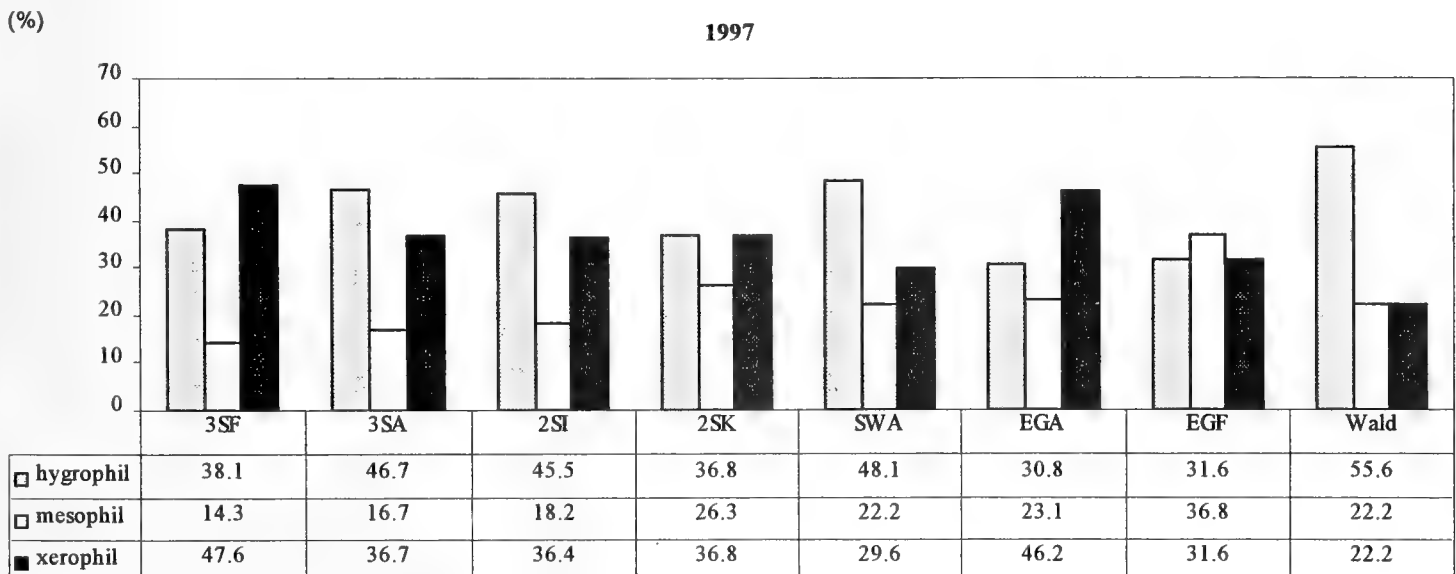
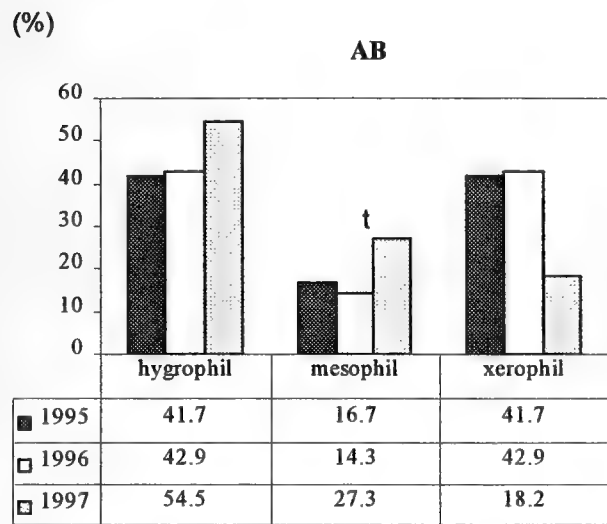
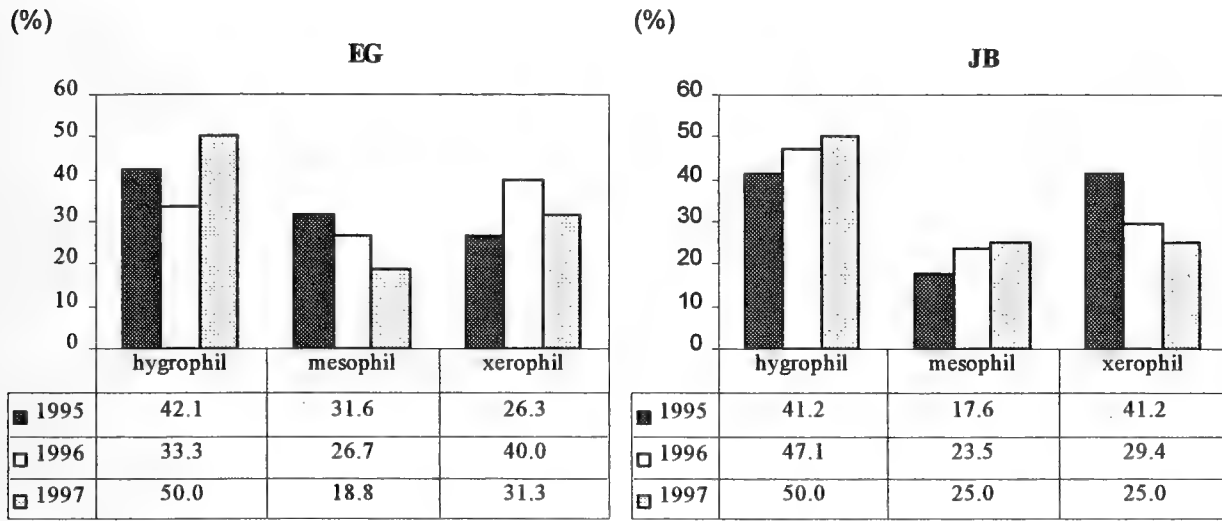


Abb. 5b: Artenanteile der Feuchtepräferenzen der Carabiden auf den unterschiedlich bewirtschafteten Probestellen EGK, JB und AB in den Jahren 1995–1997, sowie auf den 1997 zusätzlich beprobten Flächen.

Mit abnehmender Nutzungsintensität sank der Anteil xerophiler Arten 1997 signifikant ab. Sukzessionsflächen und Mulchwiesen hatten damit in diesem Untersuchungsjahr geringere Anteile xerophiler Arten als Mähwiesen und Weiden. Im Gegensatz dazu nehmen mesophile und hygrophile Arten entlang des Nutzungsgradienten in allen drei Untersuchungsjahren nur tendenziell zu, die entsprechenden Korrelationen sind nicht signifikant (Tab. 5). Die Beschattung der Probestflächen durch die Obstbäume hatte keinen meßbaren Einfluß auf die Präsenz unterschiedlicher Feuchtigkeitsanspruchstypen. Gleiches gilt für den Höhengradienten der Probestflächen.

4. DISKUSSION

Im NSG Limburg wurden 82 Laufkäferarten nachgewiesen. Sie repräsentieren etwa 20% der baden-württembergischen Carabidenfauna, die 68 Arten der Probestflächen etwa 17% (vgl. TRAUTNER & MÜLLER-MOTZFELD 1995; TRAUTNER et al. 1997).

Bedeutender als die Gesamtartenzahl ist die ausgeprägte Abnahme der Artenzahl entlang des Bewirtschaftungsgradienten (drei- und zweischürige Mähwiesen, Weiden, intensive und extensive Mulchwiesen, Flächen mit junger und fortgeschrittener Sukzession) in allen drei Untersuchungsjahren.

Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in frischem Grünland waren auf den Arealen die häufigsten. Sie besitzen auf annähernd allen Flächen den Hauptanteil an der Carabidengemeinschaft und charakterisieren mit ihrer Habitatpräferenz die wesentlichen Lebensbedingungen von Carabiden in Streuobstwiesen. Arten, denen eine vergleichsweise stenotope Bindung an den Trophiegrad von Grünland zugesprochen wird (*H. latus*, *C. auratus*, *N. palustris*, *S. vivalis*, vgl. TIETZE 1973a-d), besiedeln die Probestflächen zwar in wechselnder Dichte, eine Präferenz für bestimmte Trophiestufen wird nicht unmittelbar erkennbar. Dennoch lassen sich entsprechende Tendenzen für einzelne Arten (*H. latus*, *C. auratus*) durchaus verifizieren. Die Anteile typischer Frischgrünlandarten nehmen von drei- und zweischürigen Mähwiesen über Weiden, Mulchwiesen zu Sukzessionsflächen in den einzelnen Untersuchungsjahren nicht ab (Tab. 5). Sie werden offensichtlich trotz ihrer flächenspezifisch wechselnden Zusammensetzungen von den jeweiligen Bewirtschaftungsformen nicht wesentlich beeinflusst.

Zu diesen typischen Frischgrünlandarten kommen auf allen Probestflächen Carabiden, deren Verbreitungsschwerpunkt entweder im feuchten Grünland oder in Wäldern liegt. Hierzu gehören überwiegend häufige und verbreitete Arten, während stenotope Carabiden dieser Lebensräume (z.B. *P. burmeisteri*, *Panagaeus*

cruxmajor L., 1758) selten und oft nur in Einzelexemplaren auf den Probestflächen registriert wurden (Tab. 3, Abb. 4).

Feuchtgrünland- und Waldarten flankieren die typischen Arten frischen Grünlands mit entsprechend geringeren Anteilen (Feuchtgrünlandartenanteile: 0–33%, Waldartenanteile: 4–42%). Die Arten beider Anspruchstypen reagieren wesentlich stärker auf die Form der Flächenbewirtschaftung: Feuchtgrünlandarten besitzen in den untersuchten Streuobstwiesen nur geringe Anteile an der Gesamtzönose. Dieser Lebensraum bietet ihnen damit scheinbar keine optimalen Bedingungen. Veränderungen im Management wirken sich auf diese Arten offensichtlich stärker aus als auf typische Arten des mesophilen Grünlandes (Abb. 4, Tab. 4). Im Sukzessionsverlauf der Gehölzentwicklung gingen insbesondere seltene Feuchtgrünlandarten zurück (vgl. auch BUTTERFIELD et al. 1995).

Relativ hohe Anteile an Feuchtgrünlandarten finden sich auf den weitgehend baumfreien dreischürigen Mähwiesen und auf der gering beschatteten Pferdeweide, die Häufigkeit nimmt entlang des Nutzungsgradienten von Mähwiesen über Weiden, Mulchwiesen und Sukzessionsflächen aber nur tendenziell ab. Mit zunehmender Beschattung der Flächen durch Obstbäume gehen die Anteile an Feuchtgrünlandarten ebenfalls tendenziell zurück, die entsprechenden mittleren Korrelationen sind zumindest für 1997 signifikant (Tab. 5). Offensichtlich überlagern neben dem Management der Areale weitere Faktoren die Präsenz von Feuchtgrünlandarten auf den Probestflächen.

Die Anteile von Waldarten nehmen entlang des Nutzungsgradienten in allen drei Jahren signifikant zu. Der nutzungsspezifische Einfluß ist für ihre Präsenz daher wichtiger als eine Beschattung durch Obstbäume oder die Nähe zu „Ursprungspopulationen“ in Waldflächen. Einige – durchaus häufige – Waldarten mit großen Aktionsradien wurden ausschließlich im Wald erfaßt (*Carabus coriaceus* L., 1758, *Carabus nemoralis* Müller, 1764, Tab. 3), obwohl beide Arten auch außerhalb bewaldeter Areale angetroffen werden können (z.B. GLÜCK et al. 1996; RIECKEN & RATHS 1996). Waldarten reagieren damit besonders auf die verschiedenen Formen des Flächenmanagements. Sie sind aber auf allen Probestflächen zumindest mit eurytopen Arten präsent. Dieses Reaktionsvermögen scheint typisch für Waldarten zu sein: Größe und räumliche Anordnung von Waldstücken in einer Agrarlandschaft beeinflusste auch Häufigkeit und Zusammensetzung der hier angetroffenen typischen Waldcarabiden (BURKE & GOULET 1998). In einem Biotopmosaik aus Wald-, Ruderal- und Grünlandflächen streuten Waldarten stärker ins umliegende

Offenland aus als Feldarten in die Waldflächen ein (GRUSCHWITZ 1983a, 1983b).

Fortgeschrittene Sukzessionsstadien (10 – 25 Jahre) sind bislang überwiegend auf kleinen Flächen vorhanden, wenig ausgedehnt und daher stark isoliert. Dies behindert ihre Besiedlung mit charakteristischen, aber wenig mobilen Waldarten. Bisher erreichten so nur wenige typische Formen die beprobten Sukzessionsflächen JB und AB. Mulchwiesen besitzen höhere Anteile von Waldarten als Mähwiesen oder Weiden, aber auch die inzwischen fast überall verbreiteten Mulchwiesen bilden für weniger plastische Waldarten offensichtlich eine Barriere. Sie werden zwar eher durchlaufen als Mähwiesen oder Weiden, zumeist wurden aber nur (explorierende) Einzelindividuen registriert (z.B. *P. burmeisteri* auf IG). Mulchnutzungsformen bieten stenotopen Waldarten daher keinen adäquaten Lebensraum. Die selbst auf extensiv bewirtschafteten Wiesen jährlich wiederkehrenden Mahdereignisse verhindern höchstwahrscheinlich deren erfolgreiche Reproduktion und eine nachhaltige Besiedlung. Dagegen kommen eurytope Waldarten regelmäßig und teilweise in hoher Dichte auf extensiv gemulchten Wiesen vor. Brutfürsorge betreibende Arten der Gattung *Abax* (vgl. LÖSER 1969) können sich aber nur unter konstanten Bedingungen reproduzieren, Mahdereignisse dürften daher auch die Reproduktion der beiden eurytopen Formen *Abax parallelus* (Duftschmid, 1812) und *A. parallelepipedus* erschweren.

Die Verteilung der flächenspezifischen Anteile von Feucht-, Frischgrünland und Waldarten auf den mehrjährig beprobten Flächen ist vergleichsweise konstant. In allen drei Untersuchungsjahren unterscheiden sich die jeweiligen Anteile nur geringfügig (Abb. 4). Im Gegensatz dazu wird auf zahlreichen Flächen im Untersuchungszeitraum ein ausgeprägter Wechsel im Artenspektrum registriert (Tab. 3). Dies gilt in besonderem Maß auch für die ehemalige Schafweide SWF mit ihrer geänderten Bewirtschaftung. Offensichtlich führt das Flächenmanagement zu spezifischen Lebensbedingungen auf den Arealen. Diese ermöglichen bei lokalen Extinktionen von Carabidenpopulationen nur bestimmten, eben an diese Bedingungen angepaßten Arten eine Neubesiedlung. Ausgeprägte Schwankungen oder gleichgerichtete Veränderungen sind dagegen nur auf den Mulchwiesen IG und EGK sowie auf der Brache AB vorhanden. Nutzungsspezifische Gradienten in der Verteilung artspezifischer Verbreitungsschwerpunkte bleiben so über mehrere Jahre hinweg erhalten (Abb. 4). Aufgrund dieser sowohl zeitlich als auch räumlich ausgeprägten Konstanz muß der Bewirtschaftungsform ein massiver Einfluß auf das Ressourcenangebot und damit auf die

Verteilung artspezifischer Verbreitungsschwerpunkte zugesprochen werden.

Sowohl Feuchtgrünland- als auch Waldarten sind meistens hygrophil. Eine Zunahme hygrophiler Arten mit abnehmender Nutzungsintensität ist daher nicht zu erwarten. Aber auch meso- und xerophile Arten werden von der Bewirtschaftungsform nicht nachweisbar beeinflusst. Das unterschiedliche Ressourcenangebot der Managementregime spiegelt sich demzufolge nicht in den ermittelten Feuchtigkeitsansprüchen der Zönosen wieder.

In der vorliegenden Untersuchung resultieren Feuchtigkeitsgradienten nicht aus Bodenveränderungen durch Meliorationsmaßnahmen, sondern sind eher Folge der Auswirkung unterschiedlicher Strukturdichten auf das bodennahe Mikroklima im Verlauf der Vegetationsperiode, wenngleich geomorphologisch und edaphisch bedingte Feuchtigkeitsunterschiede in den wechselfeuchten Opalinustonem des Nordhanges sehr wohl auftreten.

Die Entfernung der Mähgutaufgabe verändert die ökologischen Bedingungen auf der Bodenoberfläche und in den oberen Bodenschichten nach einem Mahdereignis gravierend, es kommt zu flächenhaften Veränderungen der Temperatur und im Feuchtigkeitshaushalt. Kleinräumige Versteckmöglichkeiten nach dem unmittelbaren Mahdereignis entstehen auf Mulchwiesen durch die verbleibende Mähgutaufgabe. Witterungsbedingte Einflüsse auf die Bodenoberfläche werden in den folgenden Tagen und Wochen besser abgepuffert. Mahdereignisse können daher auf Mähwiesen wesentlich gravierender einwirken als auf Mulchwiesen. Zudem sind Mähwiesen in der Regel größer als Mulchwiesen, dies erschwert brachypteren Tieren nach Mahdereignissen eine Abwanderung in benachbarte Areale (vgl. Abb. 1). Umgekehrt verhindert diese Form des Flächenmanagements eine Besiedlung mit Arten, die an relativ stabile Verhältnisse angepaßt sind. Mulchwiesen stellen für die überwiegend brachypteren Waldarten offensichtlich keine unumgängliche Barriere bei der Besiedlung der ebenso verstreut liegenden Sukzessionsparzellen dar. Der Anteil ungeflügelter Waldarten ist auf Mulchwiesen und Brachen in allen drei Untersuchungsjahren höher als auf Mähwiesen und Weiden. Mulchwiesen bieten Waldarten trotz oftmals gleicher Mahdhäufigkeiten offensichtlich ein besseres Ressourcenangebot als Offenlandarten (vgl. BUTTERFIELD et al. 1995). Sowohl für Wald- als auch für Feuchtgrünlandarten halten Streuobstwiesen aber eher suboptimale Lebensbedingungen vor. Sie bleiben abhängig von der Nutzungsform, da ihr Vorkommen an die Präsenz einzelner Managementvarianten gebunden ist (Tab. 3). Der Bestand an Wald- und Feuchtgrünlandarten unter-

liegt folglich den starken Selektionsbedingungen der Nutzungsregime. Wald- und Feuchtgrünlandarten scheinen demnach einem höheren Extinktionsrisiko ausgesetzt zu sein als typische Frischgrünlandarten. Die Präsenz und Häufigkeit von zahlreichen Waldarten läßt durchaus die Verwandtschaft von Streuobstwiesen mit lichten Wäldern erkennen.

Die Habitatpräferenzen von Carabidenarten lassen sich auf Präadaptationen an unterschiedliche Strukturen des von ihnen besiedelten Lebensraumes zurückführen. Häufig gemähte Areale sind (insbesondere bei der Mahd mit dem Rasenmäher) während der ganzen Vegetationsperiode ausgesprochen kurzrasig. Generell erfolgt beim Mulchen eine frühere und häufigere Mahd und bedingt damit mehr Eingriffe in die Vegetationsstruktur in kürzeren Zeitabständen.

Die Mulchauflage ersetzt für Carabiden die Struktur einer dichten, hohen und geschlossenen Vegetationsdecke, wie sie auf nährstoffreichen Mulchwiesen ohnehin besonders häufig angetroffen wird. Der eigentliche Eingriff (Mahd) ist von geringerer Bedeutung, da sich unmittelbar nach der Mahd das Mikroklima der Bodenoberfläche nicht wesentlich ändert und Ressourcen trotz häufiger Mahd (da kein Mähgut entfernt wird) kontinuierlich zur Verfügung stehen. Beides stabilisiert die Lebensbedingungen, statische Lebensräume präferierende Arten können so von einer kontinuierlichen Ressourcenverfügbarkeit profitieren.

Die Verteilung und Vielfalt unterschiedlicher Managementformen und Strukturen ermöglichen die Besiedlung der Streuobstwiesen mit einem breiten Spektrum von Carabidenarten unterschiedlichster Anspruchstypen. Die häufigsten sind die charakteristischen Arten des frischen Grünlands, während Wald- oder Feuchtgrünlandarten seltener sind (vgl. Abb. 4). Für die typischen Frischgrünlandarten bildet das extensiv bewirtschaftete Grünland der Streuobstwiesen einen optimalen Lebensraum. Ihre breite ökologische Potenz erlaubt ein Besiedlungsmuster, welches zunächst unabhängig von unterschiedlichen Nutzungsformen scheint.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Von April 1995 bis November 1997 wurden in den Streuobstwiesen des Naturschutzgebietes Limburg bei Weilheim/Teck (48.38 N/9.23 E) auf einer Fläche von etwa 62,7 ha (857 Flurstücke, Abb. 1) Kartierungen, Erfassungen und Messungen der Grünlandnutzung und -häufigkeit, Vegetation und Carabidenfauna durchgeführt. Dabei wurden 17 Probeflächen mit einem teilweise seit über 25 Jahren unveränderten spezifischen Management ausgewählt (Tab. 1). Nutzungsformen waren: dreischürige Mähwiesen (3), zweischürige Mähwiesen (2), Mulchwiesen (4), Sukzessionsflächen (3), eine Pferdeweide, eine Schaf-Standweide, eine Schaf-Umtriebsweide und eine 1994 aufgelassene Schaf-Standweide. Im Gebiet wurden insgesamt 68 Arten regi-

striert (Tab. 4). Zweischürige Mähwiesen (20–24 Arten), dreischürige Mähwiesen (17–30 Arten) und Weiden (16–27 Arten) waren signifikant artenreicher als Mulchwiesen (13–19 Arten) und Sukzessionsflächen (7–18 Arten, Tab. 3). Die Artenzahlen der Probeflächen nahmen entlang des Nutzungsgradienten ab.

Frischgrünlandarten stellten auf den Probeflächen den Hauptteil der Arten (35–45%), während typische Feuchtgrünlandarten seltener waren (10–33%). Typische Arten der Trocken- und Halbtrockenrasen wurden nur auf wenigen Probeflächen in geringer Dichte registriert. Der Anteil der Waldarten (4–56%) nahm entlang des Nutzungsgradienten signifikant zu, während der Anteil der Feuchtgrünlandarten zurückging (Abb. 4, Tab. 4).

Ein differenzierender Einfluß von Nutzung, Flächengröße, Höhenstufe und Beschattung auf die Verteilung von Anspruchstypen unterschiedlicher Feuchtigkeitspräferenzen war nicht nachweisbar. Die Artenanteile hygrophiler Arten lagen zwischen 21 und 50%, mesophiler zwischen 18–38% und xerophiler zwischen 18–52% (Abb. 5, Tab. 5). Die Zönosen der Managementvarianten bilden keine abiotischen Gradienten wie Feuchtigkeit oder Nahrungsressourcen ab. Daher scheinen die jeweiligen Zönosen vor allem an das Management angepaßt zu sein.

LITERATUR

- BAEHR, M. (1980a): Beiträge zur Faunistik der Carabiden Württembergs (Insecta, Coleoptera). Veröffentlichungen zu Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg **49/50**: 489–497.
- BAEHR, M. (1980b): Die Carabidae des Schönbuschs bei Tübingen. Veröffentlichungen zu Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg **51/52**: 515–600.
- BAEHR, M. (1981): Die Carabidae des Rahnsbachtals im Rammert bei Tübingen (Insecta, Coleoptera). Veröffentlichungen zu Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg **53/54**: 459–475.
- BAEHR, M. (1985): Die Laufkäfer des Gipsbruches bei Wurmlingen, Kr. Tübingen (Coleoptera, Carabidae). Veröffentlichungen zu Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg **59/60**: 391–420.
- BAEHR, M. (1988): Die Laufkäferfauna einiger Kiesgruben im Raum Tübingen. Veröffentlichungen zu Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg **63**: 313–330.
- BASEDOW, T., RZEHAK, H. & DICKLER, E. (1990): Untersuchungen zur Flugaktivität epigäischer Raubarthropoden mittels Licht- und Fensterfallen. Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie **7**: 386–394.
- BAUER, L. J. (1989): Moorland beetle communities on "limestone habitat islands": I. Isolation, invasion and local species diversity in Carabids and Staphylinids. *Journal of Animal Ecology* **58**: 1077–1098.
- BRIEMLE, G., EICKHOFF, D. & WOLF, R. (1991): Mindestpflege und Mindestnutzung. Beihefte zu den Veröffentlichungen zu Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg **60**: 160 S.
- BURKE, D. & GOULET, H. (1998): Landscape and area effects on beetle assemblages in Ontario. *Ecogeography* **21**: 472–479.

- BUTTERFIELD, J., LUFF, M., BAINES, M. & EYRE, M. D. (1995): Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forest. *Forest economy & management* **79**: 63–77.
- CLABEN, A., KAPFER, A. & LUICK, R. (1993): Einfluß der Mahd mit Kreisel- und Balkenmäher auf die Fauna von Feuchtgrünland. *Naturschutz und Landschaftsplanung* **25**: 217–220.
- DEN BOER, P. J. (1970): On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* **4**: 28 S.
- DEN BOER, P. J. (1985): Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypotheses. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutions-Forschung* **23**: 259–274.
- DEN BOER, P. J., VAN HUIZEN, H. P., DEN BOER-DAANJE, W., AUKEMA, B. & DEN BIENMAN, C. F. M. (1980): Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process (Coleoptera, Carabidae). *Entomologia Generalis* **6**: 107–134.
- DESENDER, K. & POLLET, M. (1987): Life cycle strategies in the most abundant ground beetles from a heavily grazed pasture ecosystem. *Mededelingen van de Faculteit voor Landbouwwetenschappen. Rijksuniversiteit te Gent* **52**: 191–198.
- DEUSCHLE, J. & GLÜCK, E. (2001): Laufkäfer-Zönosen in Streuobstwiesen Südwestdeutschlands und ihre Differenzierung entsprechend unterschiedlicher Bewirtschaftungsweisen (Coleoptera, Carabidae). *Entomologia Generalis* **25**: 275–304.
- FAZEKAS, J., KADAR, F., SAROPATAKI, M. & LOVEI, G. L. (1997): Seasonal activity, age structure and egg production of the ground beetle *Anisodactylus signatus* (Coleoptera, Carabidae) in Hungary. *European Journal of Entomology* **94**: 473–484.
- FREUDE, H. (1976): Adephaga I. Familie: Carabidae (Laufkäfer). In: FREUDE, H., HARDE, K. W. & LOHSE, G. A. (Hrsg.): *Die Käfer Mitteleuropas* **2**. 302 S., Goecke & Evers, Krefeld.
- FUNKE, W. (1995): Streuobstwiesen im Landkreis Ravensburg. *Zoolog. Teil. Abschlußbericht im Auftrag des Bundesamts für Naturschutz Bonn*: 96–226.
- FUNKE, W., HEINLE, R., KUPTZ, F., MAJZLAN, O. & REICH, M. (1984): Arthropodengesellschaften im Ökosystem „Obstgarten“. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **14**: 131–141.
- GIERS, E. (1973): Habitatgrenzen der Carabiden (Coleoptera, Insecta) im Melico-Fagetum des Teutoburger Waldes. *Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde Münster* **35**: 36 S.
- GILGENBERG-HARBURG, A. (1990): Einfluß der Bodenbedeckung in einer intensiv bewirtschafteten Obstanlage auf die Carabiden- und Staphylinidenfauna (Col.). *Gesunde Pflanzen* **42**: 427–432.
- GLÜCK, E. & KREISEL, A. (1986): Die Hecke als Lebensraum. Refugium und Vernetzungsstruktur und ihre Bedeutung für die Dispersion von Waldcarabiden. *Laufener Seminarbeiträge* **10/86**: 64–83.
- GLÜCK, E. (1987): Die Bedeutung von Streuobstwiesen für körnerfressende Singvögel. Beihefte zu den Veröffentlichungen zu. *Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg* **48**: 167–186.
- GLÜCK, E., DEUSCHLE, J., TROJAN, C., WINTERFELD, S., BLANK, J. & SPELDA, J. (1996): Aufstellung regionalisierter Leitbilder zur Landschaftsentwicklung und -pflege von brachgefallenen Talhängen von Kocher und Jagst – Tierökologischer Fachbeitrag. *Arbeitsbericht Universität Hohenheim, Fachgebiet Tierökologie*: 133 S.
- GRUSCHWITZ, M. (1983b): Die räumliche Verteilung von Carabiden in einem Biotopmosaik. *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft* **1983**: 125–129.
- HÄCKEL, H. (1993): *Meteorologie*. 3. Aufl., 402 S., UTB Ulmer Verlag, Stuttgart.
- HANSSSEN, U. & HINGST, R. (1995): Einfluß systementlastender Nutzungsformen auf die biozönotische Struktur im Feuchtgrünland. *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* **9**: 475–480.
- HOLLIDAY, N. J. & HAGLEY, E. A. C. (1978): Occurrence and activity of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a pest management apple orchard. *Canadian Entomologist* **110**: 113–119.
- HOLLIDAY, N. J. & HAGLEY, E. A. C. (1984): The effect of sod type on the occurrence of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a pest management apple orchard. *Canadian Entomologist* **116**: 165–171.
- HOLSTEN, B. (1995): Die Spinnen- und Käferzönosen zweier Streuobstwiesen in Oberschwaben. 144 S., Inaugural-Dissertation, Universität Ulm.
- HORION, A. (1941): *Faunistik der deutschen Käfer*. Bd. I – Adephaga – Carabidae. 464 S., Hans-Goecke-Verlag, Krefeld.
- HUBER, C. & MARGGI, W. (1997): Revision of the *Bembidion* subgenus *phyla* Motschulsky 1844 (Coleoptera, Carabidae, Bembidiinae). *Revue Suisse de Zoologie* **104**: 761–783.
- HURKA, K. (1996): *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. 565 S., Vit Kabourek, Zlín.
- KÁDÁR, F. & SZEL, G. (1989): Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) collected by light traps in apple orchards. *Folia entomologica Hungarica* **50**: 27–36.
- KIRCHNER, H. (1969): Untersuchungen zur Ökologie feldbewohnender Carabiden. 59 S., Inaugural-Dissertation, Universität Köln.
- KOHLSHORN, P. & GREVEN, H. (1995): Die Heuschreckenfauna auf Grünland- und Heideflächen des Naturschutzgebietes „Lüsekamp und Boschbeek“ (Lkr. Viersen, NRW) und ihre Beeinflussung durch Nutzung und Pflegemaßnahmen. *Articulata* **10/2**: 141–159.
- KRAUSE, R. (1974): Die Laufkäfer der Sächsischen Schweiz, ihre Phänologie, Ökologie und Vergesellschaftung (I). *Faunistische Abhandlungen aus dem Museum für Tierkunde Dresden* **5**: 73–179.
- KREHAN, I. (1970): Die Steuerung von Jahresrhythmik und Diapause bei Larval- und Imagoüberwinterern der Gattung *Pterostichus* (Col. Carab.). *Oecologia* **6**: 58–105.
- LARSON, G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten dänischer Carabiden. *Entomologiske Meddelelser* **20**: 277–560.
- LAUTERBACH, A. W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. *Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde Münster* **26**: 103 S.
- LINDROTH, C. H. (1945): Die fennoskandischen Carabidae, eine tiergeographische Studie. I. Spezieller Teil. *Göteborgs Vetenskaps och Samhällets Handlingar*, Bd **4**: 709 S.

- LINDROTH, C. H. (1985): The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark I u. II. Fauna Entomologica Scandinavica **15**: 497 S.
- LOMPE, A. (1989): 1. Familie Carabidae. S. 23–59 in: LOHSE, G. A. & LUCHT, W. H. (Hrsg.) Die Käfer Mitteleuropas **12**. Goecke & Evers Verlag, Krefeld.
- LÖSER, S. (1969): Brutfürsorge und Brutpflege bei Laufkäfern der Gattung *Abax*. Zoologischer Anzeiger Supplement **33**: 322–326.
- MADER, M. (1984): Der Einfluß der Intensiv-Bewirtschaftung im Obstbau auf die epigäische Fauna am Beispiel der Laufkäfer und Spinnen. Decheniana **137**: 105–111.
- MAELFAIT, J.-P., DESENDER, K. & DE KEER, R. (1988): The arthropod community of the edge of an intensively grazed pasture. S. 115–117 in: SCHREIBER, K.-F. (Hrsg.) Connectivity in Landscape Ecology. Proc. 2nd Intern. Seminar of the International Association for Landscape ecology. Münstersche Geographische Arbeiten **29**.
- MATALIN, A. V. (1994): The strategy of dispersal behaviour in some Carabidae species of southeastern Europe. S. 183–188 in: DESENDER, K. et al. (Hrsg.) Carabid beetles: Ecology and Evolution. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- NELEMANS, M. N. F. (1987): Factors influencing the development of flight muscles in the carabid beetle *Nebria brevicollis* (F.). Acta Phytopathologica Academiae Scientiarum Hungaricae **22**: 207–213.
- NEUDECKER, C. (1974): Das Präferenzverhalten von *Agonum assimile* Payk. (Carab. Coleopt.) in Temperatur-, Feuchtigkeits- und Helligkeitsgradienten. Zoologische Jahrbücher Systematik **101**: 609–627.
- NIEMANN, G. (1963): Zum biotopmäßigen Vorkommen von Coleopteren. Zeitschrift für angewandte Entomologie **53**: 82–110.
- NOVAK, B. (1972): Saisondynamik der tageszeitlichen Aktivität bei Carabiden in einem Feldbiotop (Col. Carabidae). Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium **39**: 5–97.
- PAARMANN, W. (1966): Vergleichende Untersuchungen über die Bindung zweier Carabidenarten (*P. angustatus* Dft. und *P. oblongopunctatus* F.) an ihre verschiedenen Lebensräume. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie **174**: 83–176.
- REICH, M. (1995): Streuobstwiesen und ihre Bedeutung für den Artenschutz. Schriftenreihe des Bayerischen Landesamts für Umweltschutz **84**: 94–96.
- REICH, M., ROTH, M. & MAJZLAN, O. (1985): Die Coleopteren-Zönose im Ökosystem „Obstgarten“ – Ekklektorfauna. Jahresberichte des naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal **38**: 20–23.
- REICH, M., FUNKE, W., HEINLE, R. & KUPTZ, S. (1984): Zeitliche Struktur der Insektenzönose im Ökosystem Obstgarten. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie **14**: 142–152.
- RIECKEN, U. & RATHS, U. (1996): Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. Annales Zoologici Fennici **33**: 109–116.
- RUSHTON, S. P., LUFF, M. L. & EYRE, M. D. (1989): Habitat characteristics of grassland *Pterostichus* species (Coleoptera, Carabidae). Ecological Entomology **16**: 91–104.
- SACHS, L. (1992): Angewandte Statistik. 846 S., Springer Verlag, Berlin – Heidelberg – New York
- SCHAAB, K. (1991): Streuobstprogramme – wirkungsvolle Instrumente zur Erhaltung des ökologisch bedeutsamen Landschaftselements Streuobstwiese. Natur und Landschaft **66**: 65–71.
- SCHERNEY, F. (1959): Unsere Laufkäfer, ihre Biologie und wirtschaftliche Bedeutung. 81 S., Die Neue Brehm-Bücherei **245**, Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- SCHIÖTZ-CHRISTENSEN, B. (1966): Biology of some ground beetles (*Harpalus* Latr.) of the *Corynephorretum*. Natura Jutlandica **12**: 225–229.
- SCHMIDT, G. (1957): Die Bedeutung des Wasserhaushalts für das ökologische Verhalten der Carabiden (Ins. Coleopt.). Zeitschrift für angewandte Entomologie **40**: 390–399.
- SCHNITTER, P. H. (1994): The development of carabid communities from uncultivated fields and meadows in the first five years of a succession. S. 361–366 in: DESENDER, K. et al. (Hrsg.) Carabid beetles: Ecology and Evolution. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- SCIACKY, R. (1991): Bestimmungstabellen der westpaläarktischen *Ophonus*-Arten (XXVIII. Beitrag zur Kenntnis der Coleoptera Carabidae). Acta Coleopterologica **7**: 1–45.
- SIMON, L. (1992): Entwurf, Ergebnisse und Konsequenzen der wissenschaftlichen Begleituntersuchung zum Biotopsicherungsprogramm „Streuobstwiesen des Landes Rheinland-Pfalz“. Beiträge zur Landespflege Rheinland-Pfalz **15**: 5–56.
- SOWIG, P. (1986): Experimente zur Substratpräferenz und zur Frage der Konkurrenzverminderung uferbewohnender Laufkäfer (Col. Carabidae). Zoologische Jahrbücher Systematik **113**: 55–77.
- STEIN, W. (1965): Die Zusammensetzung der Carabidenfauna einer Wiese mit stark wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **55**: 83–99.
- THIELE, H.-U. (1967): Ein Beitrag zur experimentellen Analyse von Euryökien und Stenökien bei Carabiden. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **58**: 355–372.
- THIELE, H.-U. & LEHMANN, H. (1967): Analyse und Synthese im tierökologischen Experiment. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **53**: 373–380.
- THIELE, H.-U. & WEISS, H.-E. (1976): Die Carabiden eines Auenwaldgebietes als Bioindikatoren für anthropogen bedingte Änderungen des Mikroklimas. Schriftenreihe zur Vegetationskunde **10**: 359–397.
- THIELE, H.-U. (1962): Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern. Pedobiologia **1**: 157–173.
- THIELE, H.-U. (1964a): Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **53**: 537–586.
- THIELE, H.-U. (1964b): Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **53**: 387–452.
- THIELE, H.-U. (1968): Formen der Diapausesteuerung bei Carabiden. Zoologischer Anzeiger Supplement **31**: 358–365.
- THIELE, H.-U. (1971): Wie isoliert sind Populationen von Waldcarabiden in Feldhecken? Miscellaneous papers, Landbouwhoogeschool Wageningen **8**: 105–110.

- THIELE, H.-U. (1977): Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. 369 S., Springer Verlag, Berlin – Heidelberg – New York.
- TIETZE, F. (1973a): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera – Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR. I. Teil. *Hercynia N. F.* **10**: 3–76.
- TIETZE, F. (1973b): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera – Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR. II. Teil. *Hercynia N. F.* **10**: 111–126.
- TIETZE, F. (1973c): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera – Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR. III. Teil. *Hercynia N. F.* **10**: 243–263.
- TIETZE, F. (1973d): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera – Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR. IV. Teil. *Hercynia N. F.* **10**: 337–365.
- TIETZE, F. (1974): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera – Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR. V. Teil. *Hercynia N. F.* **11**: 47–86.
- TRAUTNER, J. (1986): Die Laufkäfer im Landkreis Böblingen (Coleoptera, Carabidae). Jahresheft der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg **141**: 253–286.
- TRAUTNER, J. (1991): Die Laufkäferfauna des Rosensteinparks und weiterer Grünflächen im Stadtgebiet von Stuttgart (Coleoptera, Carabidae). Jahresheft der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg **146**: 233–258.
- TRAUTNER, J., MÜLLER-MOTZFELD, G. & BRÄUNICKE, M. (1997): Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Deutschlands. *Naturschutz und Landschaftsplanung* **29**: 261–273.
- TRAUTNER, J., GEIGENMÜLLER, K. & DIEHL, B. (1988a): Laufkäfer. 6. Aufl., 118 S., Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg.
- TRAUTNER, J., GEISSLER, S. & SETTELE, J. (1988b): Zur Verbreitung und Ökologie des Laufkäfers *Diachromus germanus* (L.) (Col., Carabidae). *Mitteilungen des entomologischen Vereins Stuttgart* **23**: 86–105.
- TURIN, H. & DEN BOER, P. J. (1988): Changes in the distribution of carabid beetles in the Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae). *Biological Conservation* **44**: 179–200.
- TURIN, H., HAECCK, J. & HENGEVELD, R. (1977): Atlas of the carabid beetles of the Netherlands. 228 S., Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Verhandelingen Afdeling Naturkunde, Tweede Reeks **68**. Amsterdam.
- TURIN, H., ALDERS, K., DEN BOER, P. J., ESSEN, S. v., HEIJERMANN, T., LAANE, W. & PENTERMANN, E. (1991): Ecological characterization of carabid species (Coleoptera, Carabidae) in the Netherlands from thirty years of pitfall sampling. *Tijdschrift voor Entomologie* **134**: 279–304.
- VAN DIJK, T. S. (1973): The age-composition of populations of *Calathus melanocephalus* L. analysed by studying marked individuals kept within fenced sites. *Oecologia* **12**: 213–240.
- VOWINKEL, K. (1998): Die Auswirkung unterschiedlicher Nutzungsintensität auf die Arthropodenfauna des montanen Grünlandes. 352 S., Inaugural-Dissertation, Universität Göttingen.
- WALTHER, C. (1996): Untersuchungen zur Fauna regelmäßig beweideter Kalkmagerrasen. S. 159–180 in: BEINLICH, B. & PLACHTER, H. (1996): Schutz- und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb. Beihefte zu den Veröffentlichungen zu Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg **83**.
- WEIDEMANN, G. (1971): Zur Biologie von *Pterostichus metallicus* F. (Coleoptera, Carabidae). *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen* **4**: 30–36.
- WELLER, F. (1996): Streuobstwiesen. Herkunft, heutige Bedeutung und Möglichkeiten der Erhaltung. S. 137–160 in: KONOLD, W. (Hrsg.) Naturlandschaft Kulturlandschaft: Die Veränderung der Landschaften nach der Nutzbarmachung durch den Menschen. Ecomed, Landsberg.
- ZELENKOVA, K. & HURKA, K. (1990): Carabids (Col. Carabidae) in the epigeon of pest management apple orchards in south Bohemia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae* **54**: 133–145.
- ZÖFEL, P. (1992): Statistik in der Praxis. 3. Aufl., 422 S., UTB Gustav Fischer Verlag, Stuttgart – Jena.
- ZWYGART, D. (1984): Die Vogelwelt des Kantons Thurgau in Nieder- und Hochstammobstkulturen. *Schweiz. Zeitschrift für Obst- und Weinbau* **120**: 308–318.

Anschriften der Autoren: Prof. Dr. Erich GLÜCK, Gingener Weg 61/1, D-73072 Donzdorf; Dr. Jürgen DEUSCHLE, Käthe-Kollwitz-Str. 14, D-73257 Köngen, e-mail: deuschle@tloe-deuschle.de

Eingegangen: 10.09.2002
 Angenommen: 14.01.2003
 Zuständiger Herausgeber: M. SCHMITT

NONVEILLER, Guido (1999): The pioneers of the research on the insects of Dalmatia. Croatian Natural History Museum, Zagreb. x+390 pp., illustrated. ISBN 935-6645-04-1. Price: 200 kn.

The first edition of this book was published in Croatian language in 1989 and therefore had a limited distribution. Ten years later the Croatian Natural History Museum took care of a new edition in English language.

Dalmatia is the coastal province of current Croatia. Its famous karst, caves and islands have attracted naturalists and researchers for centuries. This book focuses on early entomologists and insect collectors, although many of them were interested also in other animal groups or plants. One example is Paul KAMMERER, a famous herpetologist from Vienna, who also at times collected insects in Dalmatia.

In chapter I the well-known coleopterologist and speleologist G. NONVEILLER (1913-2002) describes the early history of insect collecting in Dalmatia, starting with Alberto FORTIS of Venice who published a book „Viaggio in Dalmazia“ in 1774 in which he dealt with pest insects. Four other examples of early naturalists are added.

Chapter II deals with 60 entomologists from Dalmatia. For each person a small chapter is given with a summary of known biographical data and activities in the region.

Chapter III treats 38 entomologists from adjacent countries such as Slovenia, Croatia excluding Dalmatia, Bosnia and Herzegovina, Serbia, Vojvodina and Macedonia.

Chapter IV comments on the activities of 274 European entomologists who in some ways contributed to the knowledge of insects of Dalmatia. Among those „entomologists“ the reader will find also persons like Anton KOLENATI (1813-1864) from Prague who also named species of European bats. In an interesting table a chronology of the visits (between 1811 and 1939) of most of these European researchers is given, including the year of visit, the domicile of the person, the group of insects studied, and the area visited in Dalmatia. In total, information on 376 persons can be found in chapters I to IV.

Chapter V presents a review of the knowledge on the insects of Dalmatia on the eve of world war II.

Chapter VI comments on the insect trade market which played an important role at those times. The author states that „the majority of the entomologists involved in the commerce of insects were at the same time pioneers of entomological research in Dalmatia.“

An epilogue, footnotes, an index of entomologists mentioned in the book, an index of insects mentioned, an alphabetical index of the species, a list of references, and a list of figures conclude the volume.

I found this book a useful source for all readers interested in the history of collectors and collections of insects and other animals from Dalmatia and adjacent regions of eastern Europe.

Rainer HUTTERER (Bonn)

Three New Anthicidae from Botswana (Coleoptera) – 66th Contribution to the Knowledge of Anthicidae

Gerhard UHMANN

Pressath, Germany

Abstract. Three new species of Anthicidae are described and illustrated: *Anthicus botswanaensis* sp. n., *Anthicus luciphilus* sp. n. and *Anthicus peri* sp. n.

Key words. *Anthicus*, new species, taxonomy.

1. INTRODUCTION

Mr. Per Forchhammer, Serowe, Botswana collected a large number of Anthicidae by diverse methods. These beetles contain three species of *Anthicus*: *A. botswanaensis* sp. n., *A. luciphilus* sp. n. and *A. peri* sp. n.. The holotypes of these new species are stored preliminarily in my collection and will be deposited later in a public collection.

All measurements are in mm.

The material covered by the present paper was checked against the types of the comparable species mentioned in the text and against the relevant literature (BONADONA 1962; VAN HILLE 1986).

2. TAXONOMY

2.1. *Anthicus botswanaensis* sp. n. (Figs. 1–3)

2.1.1. Holotype. ♂, Botswana, Serowe, Farmer's Brigade, XI 1993. Mercury Vapour Light, leg. Per Forchhammer. Paratypes same date as holotype except 1 ex. IV 1994. 2 exx. X 1994. 2 exx. 21. 9. 1995. 1 ex. Namibia, Tondoro, Okavango, 19.–24. 2. 1991. leg. H. Roer, in Museum Koenig, Bonn (ZFMK).

Measurements. Total length 1.8., width 0.6. Head length 0.5., width (across eyes) 0.4. Pronotum length 0.4., width 0.3. Elytra length 1.1. combined width 0.6 on end of first third of elytra.

Coloration. Brown. Head darker, base of pronotum somewhat lighter. Elytra with a combined dark spot with vague outline. Apical five antennomeres darker. Tibiae and tarsi somewhat lighter.

Head. Shiny. Punctures coarse, most of spaces between punctures are smaller than punctures. With an elevated middle-line, but without an unpunctured area. Posterior margin straight. Pubescence light brown, short, nearly recumbent, mainly transverse. Temples about as long as eyes, parallel. Antennae with decumbent setae, stout, penultimate segment transverse.

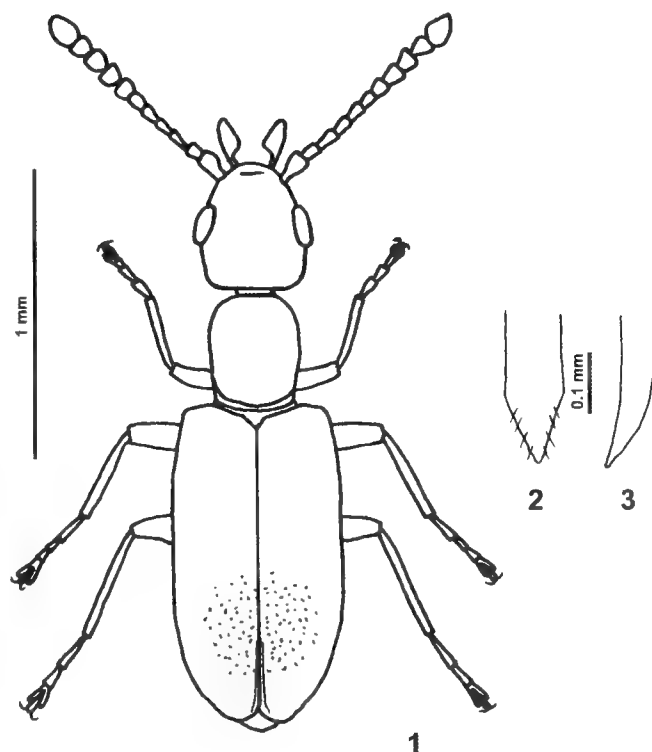
Pronotum. Shiny. Punctures coarse. Spaces between punctures three to five times larger than punctures. Pubescence light brown, rather long, somewhat curved, somewhat decumbent, mainly directed to the scutellum.

Elytra. Shiny. Punctures very coarse. Spaces between punctures much smaller than punctures. Punctures posteriorly not much smaller, spaces not much larger. Pubescence light brown, stout, not very long, semi-erect, partially in rows. Strip near the suture on the last third of elytra. Shoulders well developed.

Legs with inconspicuous pubescence.

Wings fully developed.

2.1.2. Remarks. Somewhat similar to *Anthicus uhligi*



Figs. 1–3. *Anthicus botswanaensis* sp. n.; 1. Holotype, ♂, habitus; 2. apex of penis, dorsal; 3. apex of penis, lateral.

Uhmann, 1995. but the coloration differs, elytra more parallel. *Anthicus inaequaliceps* Pic, 1911. possesses shorter temples.

2.1.3. Derivatio nominis. This name is given after the homeland of this species.

2.2. *Anthicus luciphilus* sp. n. (Fig. 4–6)

2.2.1. Holotype. ♂, Botswana, Serowe, Farmer's Brigade, II 1994. Mercury Vapour Light, leg. Per Forchhammer.

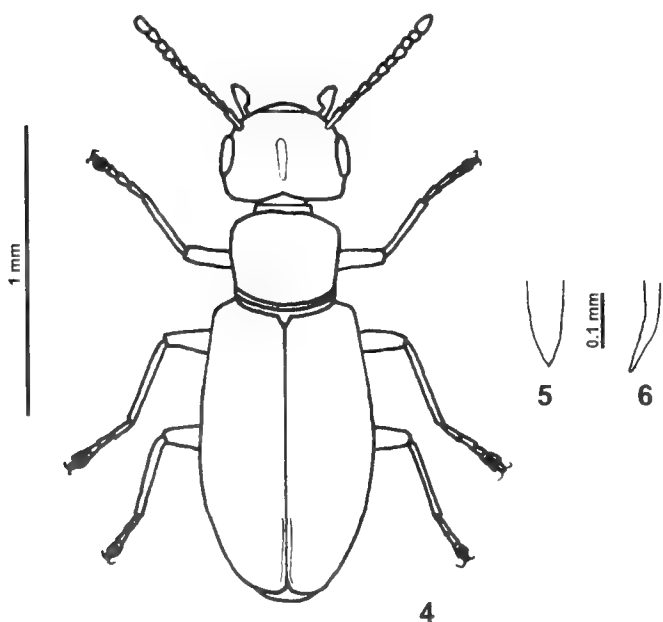
Measurements. Total length 1.7, width 0.6. Head length 0.3, width (across eyes) 0.4. Pronotum length 0.35, width 0.35. Elytra length 1.6, combined width 0.6 on the end of the second third of elytra.

Coloration. Brown, eyes black. Antennae and legs yellow.

Head. Shiny. Posterior margin a little convex. Coarsely wrinkled. Pubescence very short, inconspicuous. With an elevated middle-line, but without an unpunctured area. Temples half length of the eyes, somewhat divergent. Antennae slim, penultimate segments as long as wide, with inconspicuous pubescence.

Pronotum. Shiny. Punctures coarse. Spaces between punctures as large as punctures. Pubescence light brown, stout, somewhat decumbent, directed posteriorly. Neck with coarse punctures.

Elytra. Shiny. Punctures very coarse. Spaces between punctures about as large as punctures. Punctures somewhat finer posteriorly, spaces here somewhat larger. Pubescence light brown, stout, not very long, somewhat decumbent, directed posteriorly. Strip near the suture on last third of elytra, shoulders well developed.



Figs. 4–6. *Anthicus luciphilus* sp.n.; 4. Holotype, ♂, habitus; 5. apex of penis, dorsal; 6. apex of penis, lateral.

Legs with inconspicuous pubescence.

Wings full developed.

2.2.2. Remarks. Similar to *Anthicus peri* sp. n. but smaller, more shiny, pronotum relatively broader, temples much shorter.

2.2.3. Derivatio nominis. This species is attracted to light.

2.3. *Anthicus peri* sp. n. (Figs. 3–5)

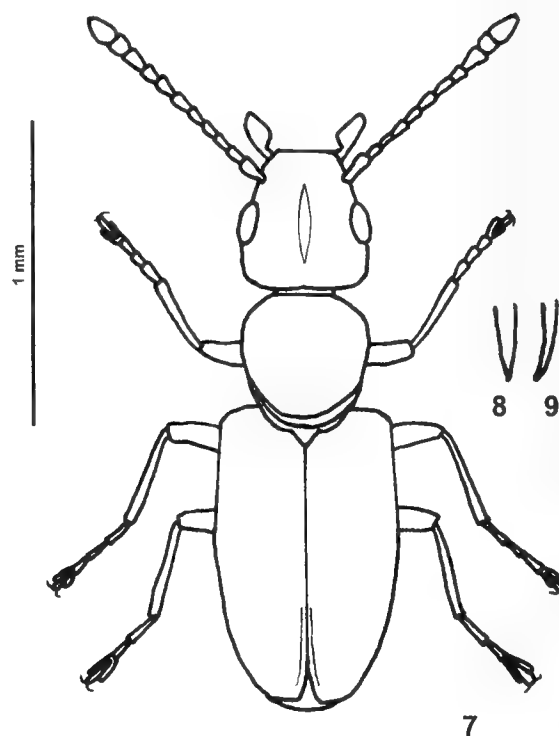
Holotype. ♂, Botswana, Serowe, Farmer's Brigade, X 1993. Mercury Vapour Light, leg. Per Forchhammer.

Measurements. Total length 1.9, width 0.6. Head length 0.5, width (across eyes) 0.4. Pronotum length 0.5, width 0.4. Elytra length 1.0, Combined width in the middle of the elytra 0.6.

Coloration. Yellowish brown, eyes black.

Head. Somewhat shiny. Punctures very coarse, most of spaces between punctures smaller than punctures, shagreened. Pubescence light brown, very short, very inconspicuous, mainly transverse. With a very narrow unpunctuated middle area. Temples as long as eyes, parallel. Antennae stout, penultimate antennomeres as long as wide. Posterior margin of head straight.

Pronotum. Weakly shiny. Punctures strong. Spaces between punctures about as large as punctures. Pubescence light brown, rather stout, not very long, somewhat decumbent, directed to the scutellum.



Figs. 7–9. *Anthicus peri* sp.n.; 7 Holotype, ♂, habitus; 8. apex of penis, dorsal; 9. apex of penis, lateral.

Elytra. Weakly shiny. Punctures coarse. Spaces between punctures much smaller than punctures. Punctures somewhat finer posteriorly. Spaces on the apical part one to three times as large as punctures. Pubescence light brown, stout, rather short, somewhat decumbent, directed posteriorly. Strip near suture on the last third of elytra. Shoulders well developed.

Legs with inconspicuous pubescence.

Wings fully developed.

2.3.2. Remarks. By the size it is similar to *Anthicus botswanaensis* sp. n., but the whole beetle is less shiny, the elytra are not so coarsely punctured. A dark spot and rows of hairs on the elytra are absent. From *Anthicus amblyderoides* Pic, 1894, the new species differs by its less shiny form, the relatively larger pronotum and the relatively much longer temples.

2.3.3. Derivatio nominis. I name this species after its collector, Mr. Per Forchhammer of Serowe, Botswana.

Acknowledgements. My thanks go to Prof. Michael Schmitt, Bonn (Germany), for his redactional care, to Per Forchhammer, Serowe (Botswana) for giving up these beetles, and to Dr. Bradley Sinclair, Bonn (Germany), for bringing my English into a printable form.

REFERENCES

- BONADONA, P. (1962): Coléoptères Anthicidae d'Afrique Noire et de Madagascar. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaine* **65**: 325–335.
VAN HILLE, J. C. (1986): Anthicidae collected in Botswana 1982–1983. *Botswana Notes and Records* **17**: 149–162.

Authors address: Gerhard UHMANN, Tannenhofstrasse 10. D-92690 Pressath, Germany

Received: 27. 10. 2001

Accepted: 09. 01. 2003

Revised: 19. 01. 2003

Corresponding editor: M. SCHMITT

RIEDE, Klaus (2001): Global Register of Migratory Species. Database, GIS Maps and Threat Analysis; with bird species accounts by Katja Kunz. - Bonn, Bundesamt für Naturschutz. 403 Seiten + CD-ROM. ISBN 3-7843-3826-7. Price € 20,00.

Dr. Klaus RIEDE hat den Versuch unternommen, eine weltumfassende Übersicht über Tierarten, die weite, zyklische Wanderungen vornehmen, zu erstellen; das Ergebnis liegt in Form eines konventionellen Buches und einer CD-ROM vor. Der Schwerpunkt seiner Analyse gilt Arten, die bedroht sind, sich im schlechten Erhaltungszustand befinden bzw. deren Erhaltung von der Ergreifung gezielter Schutzmaßnahmen abhängig ist. Das Ergebnis seiner Arbeit soll einem praktischen Zweck dienen: Der Vertiefung und der Erweiterung des Wirkungsbereiches der „Bonner Konvention“ (Übereinkommen zur Erhaltung der wandernden wildlebenden Tierarten - Abkürzung: CMS). Der Konvention gehören gegenwärtig 80 Staaten der Welt an, woraus die potentielle Möglichkeit der Verbesserung des Schutzes und der Erhaltung der wandernden Arten resultiert.

Das Werk ist auf Englisch verfasst, Teiltexthe bzw. Tiernamen sind auch ins Deutsche, Französische und Spanische übersetzt. Der gedruckte Text besteht aus vier Hauptkapiteln, einem 36 Druckseiten umfassenden Literaturverzeichnis und drei Anhängen. Dem Buch ist auf einer CD-ROM das Weltregister wandernder Tierarten (GROMS) beigelegt.

Das Kapitel „Aktueller Wissensstand über wandernde Tierarten“ beginnt mit den diversen Definitionen der Tierwanderungen. Da das Werk für praktische Zwecke des internationalen Artenschutzes erarbeitet wurde, untersucht der Autor zyklische Migrationen von Tieren, die weiter als 100 km wandern (u.a. um kleinräumige Bewegungen von Amphibienpopulationen auszuschließen). Dadurch konzentriert sich das Werk auf Arten, die auf ihren Wanderrouen staatliche (politische) Grenzen überschreiten. Dem folgt eine Übersicht der Anzahl wandernder Tierarten der Welt: Es sind etwa 2.000 Vogelarten, 1.000 Fische, 600 Säugetierarten, 500 Wirbellose und 10 Reptilienarten (Schildkröten). Eine Tabelle enthält Hinweise, zu welchen dieser Artengruppen in der GROMS-CD Daten zu finden sind. Weitere Tabellen informieren über Tiergruppen, die den Bestimmungen der Bonner Konvention bereits unterliegen.

Das Kapitel „Gestaltung der Datenbank“ informiert über den Inhalt der GROMS-CD und über die vielfältigen Nutzungsmöglichkeiten der darauf gespeicherten Datenfülle.

Im Kapitel „Ergebnisse“, dem wichtigsten Teil des Buches (65 Seiten), werden in Tabellen und im Text detaillierte Informationen über zahlreiche Einzelarten aller fünf behandelten Tiergruppen vorgelegt. Wichtig sind hier Angaben über den Gefährdungsgrad der Tierarten und über die Faktoren, die für ihre Bedrohung verantwortlich sind.

Das abschließende Kapitel analysiert die kausalen Gefährdungsfaktoren wandernder Arten unter deren Aufteilung in 22 ökologisch spezialisierte Gruppen und skizziert Empfehlungen.

Anhang I enthält eine Benutzeranleitung für die Lektüre der GROMS-CD in englischer und deutscher Fassung.

Anhang II präsentiert auf über 100 Seiten „Artensteckbriefe“ und Verbreitungskarten für die meisten Arten des Anhangs I der Bonner Konvention (für welche die Mitgliedstaaten sich verpflichtet haben, Schutzmaßnahmen zu ergreifen). Die Verbreitungskarten enthalten farblich markierte Reproduktionsareale und Aufenthaltsgebiete der Tiere ausserhalb der Vermehrungsperiode. Die Texte informieren u.a. über das Wanderverhalten, über die wesentlichen Gefährdungsfaktoren und enthalten Hinweise auf Aktionspläne.

Anhang III enthält ein Register von 2880 wandernden Arten der Fledermäuse, der Landsäugetiere, der marinen Säuger, der Vögel und der Reptilien (Fische werden erst in einem Folgeband verzeichnet). Ausser der wissenschaftlichen Artbezeichnungen enthält diese Auflistung auch Namen in Englischer, Französischer, Deutscher und Spanischer Sprache sowie Hinweise auf den in internationalen Roten Listen verzeichneten Gefährdungsgrad, auf den Schutzstatus gemäß der CMS und ihrer Unterabkommen bzw. der Anhänge des Washingtoner Übereinkommens (CITES).

Weitere Informationen sind im Internet, unter der Homepageadresse GROMS (www.groms.de) zu finden.

Wie zu erwarten war, stieß die Arbeit an dem Werk auf zahlreiche Schwierigkeiten: Sowohl in Bezug auf die einzelnen Tiergruppen als auch aus geografischer Sicht bestehen in der Erforschung der Tierwanderungen erhebliche Lücken; die publizierten Daten sind weit verstreut, oft schwer zugänglich. Während die Wanderungen der Zugvögel vergleichsweise gut erforscht sind, lässt der Kenntnisstand der Wanderungen der Säugetiere (Fledermäuse, asiatische Antilopen, Kleinwale) noch viel zu wünschen übrig. Besser bekannt sind lediglich Wanderungen von Arten, die von ökonomischer Bedeutung sind (mehrere Säuger, Fische, einige Insekten). Großer Forschungsbedarf besteht bei der Untersuchung der Fischwanderungen in tropischen Flüssen sowie bei Insekten. Zu wenig bekannt sind auch spezifische Faktoren, die die Gefährdung wandernder Tierarten verursachen.

Der Autor schaffte es, trotz dieser erheblichen Schwierigkeiten, ein für die praktische Arbeit der Bonner Konvention hilfreiches Werk zu erstellen. Das Buch und die CD stellen jedoch auch eine Art Anweisung für viele Wissenschaftler, die das „Phänomen Tierwanderungen“ künftig untersuchen werden, dar: Es ist zu erwarten, dass sie gezielt vorhandene Wissenslücken angehen werden. Aus diesem Grunde ist es notwendig, an einer zentralen Stelle den Informationszuwachs zu verfolgen, falls möglich ihn zu steuern und nach einigen Jahren erneut in weltweitem Maßstab zusammenzufassen.

Das von Dr. RIEDE publizierte Werk ist leider im Buchhandel nicht erhältlich, kann jedoch beim Landwirtschaftsverlag (BfN-Schriftenvertrieb) in 48084 Münster gegen 20,- Euro bestellt werden (Tel. 2501 / 801-300 bzw. Fax 2501 / 801-351).

Eugeniusz NOWAK (Bonn)

***Meligethes (Clypeogethes) roeri* sp. nov. (Coleoptera, Nitidulidae)
from Namibia, and Remarks on Synonymy of the *amplicollis*
Species-group in the Subgenus *Clypeogethes* Scholtz, 1932**

Alexander G. KIREJTSHUK

Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

Abstract. *Meligethes (Clypeogethes) roeri* sp. nov. is described and a detailed diagnosis is given, including argumentation on the synonymy of *M. (C.) howdeni* Kirejtshuk, 1990 and *M. (C.) ngwaneensis* Spornraft et Kirejtshuk, 1993, synonymy of *M. (C.) inconspicuus* Spornraft et Kirejtshuk, 1993 and *M. (C.) rugipusillus* Audisio, 1997, **syn. nov.**, and the synonymy of *M. (C.) rugipennis* Spornraft et Kirejtshuk, 1993 and *M. (C.) breyttenbachae* Audisio, 1997.

Key words. Taxonomy, new species, southern Africa, Hubert Roer.

1. INTRODUCTION

About 70 species of the subgenus *Clypeogethes* Scholtz, 1932 have been described from the southern arid region of continental Africa, including the mountains and swamps of Okavango. This region can be regarded as a centre of diversity of this subgenus, of which other centres include East Africa and the Mediterranean area. Research indicates that this region houses more than twice the number of currently known species. Hubert ROER collected many interesting species of beetles in Namibia, and some new species from his samples have been previously described by me (KIREJTSHUK 1987, 1996). Now I would like to describe one species in his honour as a deserved recognition of his contribution to the knowledge of this fauna. The new species here described belongs to the rather numerous *amplicollis*-group of related species endemic to this part of Africa. This group includes more than a quarter of the entire species recognized in the subgenus *Clypeogethes* (SPORNRAFT & KIREJTSHUK 1993; KIREJTSHUK 1996; AUDISIO 1997). The species of this group have only a few diagnostic characters which are disseminated in a mosaic way among its members. Therefore the diagnosis of the new species is provided with a detailed list of all its features distinct from those in other representatives of the group. However, it should be taken into consideration that some characters, such as the shape of the pronotum, expression of transrugosity or aciculation on the elytra and level of development of the tarsal claws can vary in a very great scope.

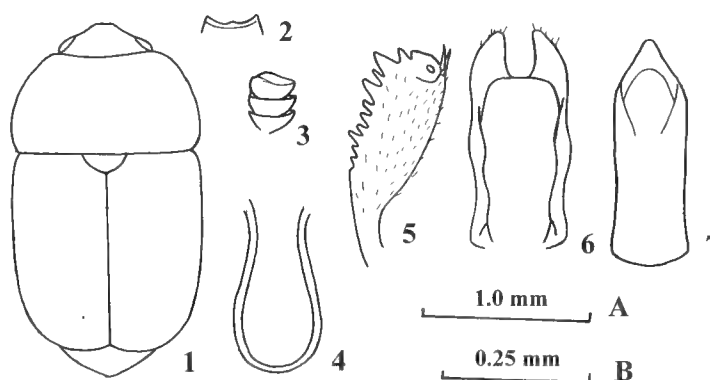
2. TAXONOMY

***Meligethes (Clypeogethes) roeri* sp. nov. – Figs. 1–7**

Material. Holotype, male (in the collection of Zoological Research Institute and Museum Alexander Koe-

nig in Bonn, Germany – ZFMK) – “SWA/Namibia, Nyangana/Okavango, 14–22.I.1985, H. Roer”.

Male (holotype). Length 2.1, breadth 1.1, height 0.7 mm. Moderately convex dorsally and slightly ventrally; blackish; antennae and fore legs reddish, mid and hind legs dark reddish brown; rather shining; dorsum and underside with rather dense and conspicuous grayish hairs, 1.5–2.0 times as long as distance between their roots. Head surface with oval punctures, much larger than eye facets in diameter, interspaces between them narrower than half a puncture diameter and smooth. Pronotum and elytra about as punctured and sculptured as head, although with punctures somewhat sparser (separated by nearly half a puncture diameter) and with rare and hardly visible lines between them. Thoracic sterna and ventrite 1 with



Figs. 1–7: *Meligethes (Clypeogethes) roeri* sp. nov. Male, holotype: 1 – body, dorsal; 2 – anterior part of head, dorsal; 3 – antennal club; 4 – prosternal process, ventral; 5 – protibia, dorsal; 6 – tegmen, ventral; 7 – enis trunk, dorsal. Scales: A – to fig. 1; B – to figs. 2–7.

slightly smaller punctures than those on pronotum and elytra, interspaces between them smooth. Other ventrites with smaller and less distinct punctures, interspaces between them with microreticulation becoming apically more contrasting. Head slightly convex, not shorter than distance between eyes. Antennae about 3/4 as long as width of head and with club comprising nearly 1/4 of total antennal length. Pronotum evenly sloping to extremely narrowly explanate sides, with anterior and posterior angles widely rounded. Scutellum subtransverse at apex. Elytra about as long as wide combined, very steeply (subvertically) sloping at extremely narrowly explanate sides. Pygidium somewhat projecting and rounded at apex. Distance between mesocoxae about twice and that between metacoxae about 3 times as great as that between procoxae. Prosternal process nearly twice as wide as antennal club. Metasternum subflattened. Submetacoxal line slightly deviating from middle of hind edge of metacoxae. Hypopygidium subtruncate at wide apex and without clear character of sexual dimorphism. Meso- and metatibiae about as wide as protibia, their outer edge with stout and dense setae. Protarsus nearly 2/3 as wide as protibia, meso- and metatarsi much narrower. Claws narrow and simple. Aedeagus moderately sclerotized.

Diagnosis. This new species is characterized by its distinct features in the shape of the excision between the lateral lobes of the tegmen, which is wider than that in any other species of the *amplicollis*-group and in the very long subacute apex of the penis trunk [somewhat similar to that in *M. (C.) robertsoni* Audisio, 1997 – see below]. Also, it is characterized by its even puncturation on dorsum – head, pronotum and elytra (without trace of transrugosity or aciculation on elytra). Only *M. (C.) testudo* Audisio, 1997 has also no trace of transrugosity or aciculation, while other species of the group more or less express this type of sculpture on the elytra, although some of them as an extreme of variability show almost obsolete expression of it [most specimens of *M. (C.) capensis* Reitter, 1872 demonstrate trace of this type of sculpture usually only at lateral edge of elytra in their basal halves]. This new species is most similar to *M. (C.) floralis* Reitter, 1872, but differs from the latter in its more arcuate pronotal sides, somewhat denser puncturation on dorsum, lack of trace of transrugosity on elytra, somewhat wider protibiae, wider male protarsi and aedeagal structure. Except for the distinct male genitalia and lack of trace of transrugosity or aciculation on elytra, *M. (C.) roeri* sp. nov. also differs from:

– *Meligethes (C.) amplicollis* Boheman, 1851 *M. (C.)* (= *chevrolati* Reitter, 1972; *laticollis* Reitter, 1873) and *M. (C.) dahlgreni* Audisio, 1997 in its smaller and

more slender body, darker appendages, shape of pronotum and elytra, wider antennal club, narrower transverse smooth stripe at anterior edge of frons and simple tarsal claws [the specimens in the BOHEMAN's and REITTER's type series and other specimens examined strongly vary in body size, shape of elytra and pronotum, expression of transrugosity on elytra, width of smooth stripe at anterior edge of frons and tarsal claws, and P. AUDISIO (1997) supposes that this synonymy can be revised];

– *Meligethes (C.) breytenbachae* Audisio, 1997 and *M. (C.) rugipennis* Spornraft et Kirejtshuk, 1993 in its more slender body, lighter appendages, wider prosternal process, crenellation of protibiae and wider male protarsi [it is most probable that the type specimens of *M. (C.) breytenbachae* and *M. (C.) rugipennis* are conspecific. Nevertheless, it would be advisable to examine and compare in detail their type series];

– *Meligethes (C.) capensis* Reitter, 1872 in its smaller and more slender body, lighter appendages, shorter pronotum, somewhat shorter pubescence, somewhat larger and denser puncturation of dorsum, narrower male protarsi and simple tarsal claws;

– *Meligethes (C.) clavatus* Reitter, 1872 (if this species really is a member of the group under consideration – see Audisio, 1997) in its smaller body, markedly less conspicuously pubescence, contour of emargination of anterior edge of frons, wider prosternal process and type of crenellation on outer edge of wider protibiae [this species has very distinct structure of male genitalia and some external characters similar to those in *M. (C.) argentarius* Audisio, Kirk-Spriggs et Kirejtshuk, 1998 and *M. (C.) marshalli* Grouvelle, 1915, although the anterior edge of frons is somewhat shaped as that in the species of the *amplicollis*-group];

– *Meligethes (C.) colophonoides* Audisio, 1997 in its shape of pronotum and elytra, wider antennal club, less raised pubescence on dorsum, moderately long and markedly wider protibiae and rather wider male protarsi;

– *Meligethes (C.) dentellus* Spornraft et Kirejtshuk, 1993 in its larger, somewhat more slender and markedly less convex body, lighter appendages, pronotum more narrowed anteriorly, apparently denser puncturation on dorsum, somewhat narrower male protarsi and simple tarsal claws;

– *Meligethes (C.) debiasei* Audisio, 1997 (if this species really is a member of the group under consideration – see Audisio, 1997) in lighter appendages, more conspicuous greyish pubescence, wider antennal club, completely different type of crenellation of markedly narrower protibiae;

– *Meligethes (C.) floralimimus* Audisio, 1997 in its darker, robust and larger body, greyish and more conspicuous pubescence, denser puncturation on dorsum, more distinct emargination of anterior edge of frons with clear median projection, wider antennal clubs, wider prosternal process, less even crenellation along outer edge of wider protibiae;

– *Meligethes (C.) fritschi* Reitter, 1872 (= *comosus* Reitter, 1872) in its smaller and more slender body, markedly less conspicuous dorsal pubescence, shallower emargination of anterior edge of frons, wider antennal club, shape of pronotum with extremely narrowly explanate sides, narrower male protibiae and simple tarsal claws;

– *Meligethes (C.) grandicollis* Reitter, 1872 in smaller body, shorter pronotum and longer elytra, greyish dorsal pubescence, clear median projection of anterior emargination of frons and larger crenellation along outer edge of protibiae;

– *Meligethes (C.) howdeni* Kirejtshuk, 1990 (?= *ngwaneensis* Spornraft et Kirejtshuk, 1993) in its lighter appendages, deeper emargination of anterior edge of frons with median projection and markedly wider male protarsi [the names synonymized by Audisio, 1997 were proposed for two forms differing in the expression of transrugosity on the elytra and size of the teeth on the outer edge of the protibiae];

– *Meligethes (C.) inconspicuus* Spornraft et Kirejtshuk, 1993 (= *rugipusillus* Audisio, 1997, **syn. nov.**) in its lighter appendages, shorter pronotum, median projection of emargination of anterior edge of frons and smaller number of subapical larger teeth of protibiae [the description of the latter is completely corresponding to the characters in that of the first, although antennal clubs drawn in AUDISIO (1997) look like somewhat narrower];

– *Meligethes (C.) largus* Spornraft et Kirejtshuk, 1993 in its lighter appendages, much shorter and narrower pronotum, median projection of emargination of anterior edge of frons and much narrower male protarsi;

– *Meligethes (C.) montisatris* Audisio, 1997 in its lighter appendages, shorter pronotum, apparently larger and wider antennal clubs, markedly wider protibiae and simple tarsal claws;

– *Meligethes (C.) natalensis* Spornraft et Kirejtshuk, 1993 in its shape of pronotum with extremely narrowly explanate sides, distinctly larger crenellation at apex of protibiae and simple tarsal claws;

– *Meligethes (C.) primogenius* Audisio, 1997 in its lighter appendages, less conspicuous dorsal pubescence, apparently larger and wider antennal club, different crenellation of wider protibiae and simple tarsal claws;

– *Meligethes (C.) pseudorimulosus* Audisio, 1997 in its somewhat smaller body, lighter appendages, finer and denser puncturation on dorsum and normal structure of profemur and larger teeth at outer edge of wider protibiae;

– *Meligethes (C.) pygmaeus* Reitter, 1872 in its more conspicuous dorsal pubescence, smaller head, wider antennal clubs, emarginated fore edge of frons with clear median projection, different crenellation of protibiae and wider male protarsi;

– *Meligethes (C.) rimulosus* Reitter, 1872 in its much more shining dorsum, clear median projection in anterior edge of frons and wider male protarsi;

– *Meligethes (C.) robertsoni* Audisio, 1997 in its somewhat larger body, greyish dorsal pubescence, larger antennal club, clear median projection of emargination of anterior edge of frons and larger teeth along outer edge of wider protibiae [in contrast to *M. (C.) robertsoni* excision of lateral lobes of the new species is very wide and projecting apex of penis trunk is subacute];

– *Meligethes (C.) rugifer* Spornraft & Kirejtshuk, 1993 in its more slender body, different proportion of pronotum, wider prosternal process with wider and subtruncate apex, larger teeth along outer edge of protibiae and narrower male protarsi;

– *Meligethes (C.) subfloralis* Kirejtshuk, 1988 in its more convex and markedly more slender body, much denser puncturation on dorsum, shorter and narrower pronotum, extremely narrowly explanate pronotal and elytral sides, rounded apex of male pygidium [some specimens of *M. (C.) subfloralis* have no trace of median projection at anterior edge of frons];

– *Meligethes (C.) tenuirugatus* Spornraft et Kirejtshuk, 1993 in its wider antennal club, larger teeth along outer edge of protibiae and wider male protarsi;

– *Meligethes (C.) testudo* Audisio, 1997 in its smaller and much more slender body with narrower pronotum and elytra, greyish dorsal pubescence, apparently smaller and denser puncturation on dorsum and simple tarsal claws.

Acknowledgements. This publication would be impossible without the specimens collected in Namibia by Hubert Roer. Also I am greatly appreciative to Michael Schmitt for this possibility to express my recognition to Hubert who was a brilliant collector and friendly colleague for many coleopterists. I gratefully acknowledge Bradley J. Sinclair's (Bonn) linguistic help.

Zusammenfassung. Die für die Wissenschaft neue Art *Meligethes (Clypeogethes) roeri* wird beschrieben, eine detaillierte Diagnose wird gegeben. Folgende Synonymien werden begründet: *M. (C.) howdeni* Kirejtshuk, 1990 und *M. (C.) ngwaneensis* Spornraft & Kirejtshuk, 1993; *M. (C.)*

inconspicuus Spornraft & Kirejtshuk, 1993 und *M. (C.) rugipusillus* Audisio, 1997, syn. nov.; sowie *M. (C.) rugipennis* Spornraft & Kirejtshuk, 1993 und *M. (C.) breytensbachae* Audisio, 1997.

REFERENCES

- AUDISIO, P. (1997): New and little-known South African *Meligethes* of the *M. amplipennis* group (Coleoptera, Nitidulidae). *Fragmenta entomologica* **29**: 313–363.
- AUDISIO, P., KIRK-SPRIGGS, A. H. & KIREJTSHUK, A. G. (1998): The *Meligethes* of the *M. pubescens* species-group from Southern Africa (Coleoptera: Nitidulidae, Meligethinae). *Entomologica Scandinavica* **29**: 169–198.
- BOHEMAN, C. H. (1851): *Insecta Caffraria annis 1838–1845 a F. A. Wahlberg collecta*. Stockholm, 1(2): 299–626.
- GROUVELLE, A. (1915): Description de Coléoptères africains. *Annales de la Société entomologique Française* **83** (1914): 141–202.
- KIREJTSHUK, A. G. (1987): New taxa of the Nitidulidae (Coleoptera) of the East Hemisphere (Part 1). *Omosita nearctica* sp. n., vicariant with Palearctic *O. colon* (L.). *Trudy Zoologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR, Leningrad* **164**: 63–94 (in Russian).
- KIREJTSHUK, A. G. (1988): New taxa of the Nitidulidae (Coleoptera) of the East Hemisphere. Part 2. *Trudy Zoologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR, Leningrad* **178**: 62–97 (in Russian).
- KIREJTSHUK, A.G. (1990): New taxa of the Nitidulidae (Coleoptera) of the Eastern Hemisphere. Part 4. *Trudy Zoologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR, Leningrad* **211**: 84–103 (in Russian).
- KIREJTSHUK, A.G. (1996): Some results of study on the Nitidulidae from Namibia and adjacent territories. Part 1 (Coleoptera, Cucujoidae, Nitidulidae). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin* **72**: 21–52.
- REITTER, E. (1872): Die Südafrikanischen Arten der Nitiduliden-Gattung *Meligethes* nach dem Materiale der Herren Chevrolat, Dr Frisch und anderer. *Berliner entomologische Zeitschrift* **16**: 241–264.
- SCHOLTZ, M. F. R. (1932): Ein neuer *Meligethes* aus Südeuropa und Bemerkungen zu einigen Arten. *Entomologische Blätter* **28**: 97–100.
- SPORNRAFT, K. & KIREJTSHUK, A. G. (1993): Über alte und neue südafrikanische *Meligethes*-Arten (Coleoptera, Nitidulidae). *Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft* **83**: 47–75.

Authors' address: Dr. Sc. Alexander G. KIREJTSHUK, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034, Russia; e-mail: AK3929@AK3929.spb.edu

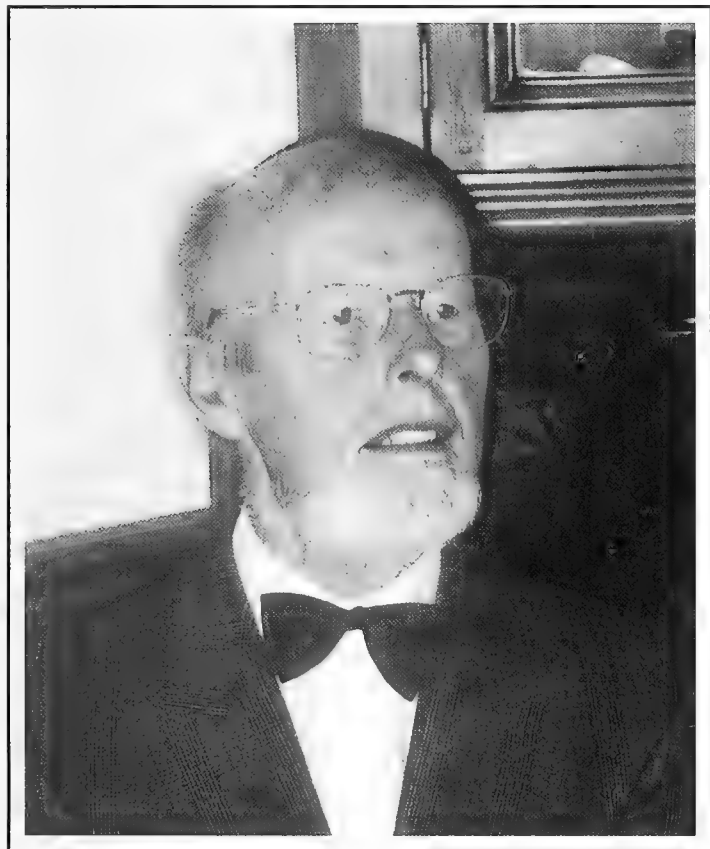
Received: 29.04.2003

Accepted: 02.05.2003

Corresponding editor: M. SCHMITT

Zum Tod von Hubert Franz Maria ROER, *19.11.1926 †17.11.2002

Dr. Hubert ROER starb am 17. November 2002 völlig überraschend. Er war dem Museum Koenig durch annähernd 50 Jahre seines Lebens so intensiv verbunden wie kaum einer sonst. Hubert ROER hat an unserem Hause als Wissenschaftler gearbeitet und dabei nicht nur „seinen Job gemacht“, sondern er hat sich eingesetzt und gekümmert und die Belange des Museums auch persönlich wichtig genommen.



Hubert Franz Maria ROER (19.11.1926-17.11.2002), im Oktober 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Frau Ursula Roer, Wachtberg-Villiprott.

Hubert ROER wurde am 19. November 1926 geboren als Sohn des Regierungs-Oberbauinspektors Anton ROER und seiner Frau Christine, geb. WIEGARD, in Heessen bei Hamm/Westfalen. Er besuchte die Katholische Volksschule in Hamm von 1933 bis 1936, ab 1937 die dortige Graf-Adolf-von-der-Mark-Oberschule.

Hubert ROER konnte nicht eine unbeschwerte Gymnasialzeit durchlaufen und gleich nach dem Abitur

das studieren, was er anstrebte. Seine Schulzeit wurde, wie die vieler seiner Altersgenossen, unterbrochen durch Einberufung zur Heimatflak (15.02.1943-14.02.1944), dann zum Reichsarbeitsdienst (14.02.1944-27.04.1944), und schließlich – ab 22.05.1944 – zum regulären Wehrdienst und anschließendem Fronteinsatz, russische Kriegsgefangenschaft und dort Erkrankung. Am 18. September 1945 wurde er aus der Kriegsgefangenschaft entlassen. So konnte er erst 1946 das Abitur machen, jedoch nicht gleich anschließend Biologie studieren, wie er das eigentlich wollte. Statt dessen absolvierte er zunächst eine Ausbildung zum Gärtner in Münster und ein Studium des Gartenbaus an der TH München. 1952 legte er sein Diplom ab, mit einer Arbeit über Grenzen und Möglichkeiten des Vogelschutzes im Rahmen der biologischen Schädlingsbekämpfung. Im selben Jahr nahm ihn der an der Universität Bonn lehrende Agrarentomologe Hans BLUNCK als Doktorand an, und schon in diesem Jahr kam Hubert ROER als Gast an das Museum Koenig. Der damalige Direktor, Martin EISENTRAUT, stellte ihm – nach Vermittlung durch Herrn BLUNCK – einen Arbeitsplatz für die Doktorarbeit zur Verfügung. Diese Dissertation handelte von Problemen der Insektenwanderungen, hauptsächlich der Wanderungen von Schmetterlingen. Um Schmetterlinge, vor allem Weißlinge (Pieridae), drehten sich auch acht der ersten zehn seiner wissenschaftlichen Publikationen. Hubert ROER wurde 1956 zum Dr. agr. promoviert und trat anschließend mit einem Forschungsstipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft in das Wissenschaftler-Kollegium des Museum Koenig ein. Zunächst war sein Tätigkeitsfeld weiterhin die Erforschung von Schmetterlingswanderungen, die er unter anderem mit Hilfe von Aluminium-Markierungen auf den Flügeln von Schmetterlingen verfolgte.

Als Martin EISENTRAUT 1959 beschloß, die Zentralstelle für Fledermaus-Beringung am Museum Koenig zu etablieren, übertrug er die damit verbundenen Aufgaben an Hubert ROER. Die Arbeiten wurden von 1960 bis 1963 durch ein Stipendium der DFG finanziert. 1963 wurde Hubert ROER als Wissenschaftlicher Angestellter in den regulären Dienst des Museums übernommen, als Kurator für die Käfersammlung. Weiterhin oblagen ihm aber auch die mit der Fledermaus-Beringung zusammenhängenden Pflichten. Dazu gehörte unter anderem die Betreuung eines Mitteilungsblatts für Fledermauskunde, das als hektographierter Rundbrief für Beringer begann, von Herrn

ROER ab dem zweiten Heft herausgegeben und zu einer renommierten Fachzeitschrift für Fledermauskunde, der zweiten der Welt, ausgebaut wurde. Hubert ROER hat diese Zeitschrift, *Myotis*, bis 1997 betreut (es gibt sie noch heute), und man kann füglich sagen, daß sie sein Werk ist.

Die wissenschaftliche Beschäftigung mit Fledermäusen führte Herrn ROER zu einer intensiven Sorge um den Schutz und Erhalt dieser Tiere in Deutschland, mit Schwerpunkt auf dem Rheinland und angrenzenden Gebieten. Hier hat er sich hohe Verdienste erworben, denn ohne seinen Einsatz wären ungezählte Fledermaus-Kolonien durch gedanken- oder gar gewissenlose Baumaßnahmen und andere menschliche Eingriffe ausgerottet worden. Daß die Fledermäuse für Herrn ROER nicht nur Studienobjekte waren, wurde sofort offenkundig, wenn man sah, mit welcher Sorgfalt und mit wieviel Gefühl er eine lebende Fledermaus in den Händen hielt.

Unter den Käfern waren es vor allem die Schwarzkäfer (Tenebrionidae), die sein besonderes Interesse weckten, und zwar vor allem bestimmte Schwarzkäfer der Gattung *Onymacris* aus südwestafrikanischen Wüstengebieten. Diese Käfer besiedeln ein ausgedehntes Areal, in dem sie regelhafte Wanderungen durchführen, und dieses Phänomen fiel Herrn ROER begreiflicher Weise als etwas besonderes auf.

Seine Bedeutung für die Wissenschaft wird durch seine 140 Publikationen und seine zahlreichen Beiträge zu Diskussionen und Tagungen begründet. Sein Einsatz für eine lebenswerte Umwelt – für Fledermäuse und Menschen – kann nicht genügend gewürdigt werden. Mehrere Auszeichnungen belegen, daß Hubert ROERS Verdienste nicht verborgen geblieben sind (obwohl er selbst in seiner Bescheidenheit nie Aufhebens davon gemacht hat): Der Rheinlandtaler des Landschaftsverbands, der Verdienstorden des Großherzogtums Luxemburg, das Bundesverdienstkreuz am Bande bezeugen nur die prominentesten Ehrungen.

Während seiner Berufstätigkeit wurde Hubert ROER 1971 verbeamtet (zunächst zur Probe, 1974 auf Lebenszeit), später (1977) zum Oberkustos und dann (1980) zum Hauptkustos befördert. Er hat seine wissenschaftlichen Tätigkeiten mit unnachahmlicher Pünktlichkeit und Genauigkeit durchgeführt. Und er leitete die Geschicke des Museums als kommissarischer Direktor vom 1. April 1987 bis 30. Juni 1989. Diese zwei Jahre Interimszeit zwischen den Amtszeiten der Direktoren NOBIS und NAUMANN sind dank der Umgänglichkeit und des organisatorischen Geschicks von Herrn ROER allseits in bester Erinnerung.

Auch nach seiner Pensionierung 1991 hat Hubert ROER wissenschaftlich weitergearbeitet, als Herausge-

ber von *Myotis* und als Autor wissenschaftlicher Publikationen. Ebenso verfolgte er weiterhin engagiert seine Ziele im Fledermausschutz.

Herr ROER kam auch im Ruhestand häufig ins Käferhaus des Museums, an seine frühere Arbeitsstätte, wo ich als sein Nachfolger im Amt tätig war und bin. Die Begegnungen mit ihm waren geprägt durch seinen pffiffigen Humor. Gleichzeitig war aber immer seine tiefe Ernsthaftigkeit zu spüren, mit der er über drohende Kriegsgefahr und wirtschaftliche wie politische Probleme im kleinen und im großen sprach, seine Sorge um die Umwelt, seine Anteilnahme an den Menschen und Tieren um ihn herum. Er diskutierte in eindruckvoller Informiertheit über das Weltgeschehen und mit ernstem Interesse über die Geschichte unserer Fachdisziplin wie auch unserer Fachvertreter, vor allem die möglichen und tatsächlichen Verstrickungen einzelner Personen in die Ideologie und vielleicht sogar in die Verbrechen der Nationalsozialisten. Er verfügte über profunde Geschichtskennntnisse und konnte zahllose Geschichten aus der Historie des Museums erzählen, stets mit der Bereitschaft zum Schmunzeln, immer aber auch mit ernsthaftem Engagement.

Hubert ROER starb einen sogenannten Sekudentod am Vormittag des 17. November 2002, einem Sonntag, als er gerade in seinem Wohnort Wachtberg-Villiprott zu Fuß unterwegs war um Admiralraupen zu sammeln, die er in seinen Garten bringen wollte um dort ihre weitere Entwicklung zu verfolgen. Er wurde am 22. November 2002 auf dem Friedhof der Gemeinde Wachtberg-Villip beigesetzt.

Verzeichnis der Veröffentlichungen von Hubert ROER

1. ROER, H. (1955): Über Wanderflüge des großen Kohlweißlings (*Pieris brassicae* L.) in Westfalen. *Natur und Heimat* **15**: 58-60.
2. ROER, H. (1957): Tagschmetterlinge als Vorzugsnahrung einiger Singvögel. *Journal für Ornithologie* **98**: 416-420
3. ROER, H. (1957): Aluminiumfolie im Dienste der Erforschung der Schmetterlingswanderflüge. *Aluminium* **33**: 267.
4. ROER, H. (1958): Über den Einfluß des Flugverhaltens auf den Massenwechsel des Großen Kohlweißlings (*Pieris brassicae* L.). *Bonner zoologische Beiträge* **9**: 95-101.
5. ROER, H. (1958): Kartoffelkäferwanderungen an der Mittelmeerküste Spaniens. *Anzeiger für Schädlingskunde* **31**: 92.
6. ROER, H. (1958): Zum Massenaufreten des Distelfalters (*Pyrameis cardui* L.) zwischen Heidelberg und Stuttgart im Mai/Juni 1958. *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen* **7**: 93-95.

7. ROER, H. (1958): Flügelketten im Dienste der Erforschung von Schmetterlingswanderflügen. Umschau in Natur und Technik **28**:625.
8. ROER, H. (1958): Spornkiebitz (*Hoploterus spinosus*) Brutvogel in Thrazien? Journal für Ornithologie **99**:460-461.
9. ROER, H. (1959): Über Flug- und Wandergewohnheiten von *Pieris brassicae* L. Zeitschrift für angewandte Entomologie **44**:272-309.
10. ROER, H. (1959): Beitrag zur Erforschung der Migrationen des Distelfalters (*Vanessa cardui* L.) im paläarktischen Raum unter besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse des Jahres 1958. Decheniana **111**: 141-148.
11. ROER, H. (1959): Zur Erforschung der Flug- und Wandergewohnheiten mitteleuropäischer Nymphaliden (Lepidoptera). Bonner zoologische Beiträge **10**: 286-297.
12. ROER, H. (1959): Frühjahrsdurchzug des braunen Sichelers (*Plegadis falcinellus*) 1958 in Nordgriechenland. Ornithologische Mitteilungen **11**: 107.
13. ROER, H. (1960): Vorläufige Ergebnisse der Fledermausberingung und Literaturübersicht. Bonner zoologische Beiträge **11**: 234-263.
14. ROER, H. (1961): Kappenammer (*Emberiza melanocephala*) als Irrgast in Spanien. Journal für Ornithologie **102**: 99.
15. ROER, H. (1961): Die Wanderflüge der Insekten. Einführung in das Problem des Zugverhaltens der Insekten unter besonderer Berücksichtigung der Schmetterlinge (Deutsche Übersetzung und Bearbeitung von Williams, C.B.: Insect Migration, Collins, London 1958). Paul Parey, Hamburg, 1961, 232 S. mit 79 Abb.
16. ROER, H. (1961): Zur Kenntnis der Populationendynamik und des Migrationsverhaltens von *Vanessa atalanta* L. im paläarktischen Raum. Beiträge zur Entomologie **11**: 594-613.
17. ROER, H. (1961): Ergebnisse mehrjähriger Markierungsversuche zur Erforschung der Flug- und Wandergewohnheiten europäischer Schmetterlinge. Zoologischer Anzeiger **167**: 456-463.
18. ROER, H. (1962): Saatkrähe (*Corvus frugilegus*) Brutvogel in der Europäischen Türkei. Journal für Ornithologie **101**: 494.
19. ROER, H. (1962): Erhöhte Jugendmortalität des Mausohrs (*Myotis myotis*) im Sommerhalbjahr 1961. Bonner zoologische Beiträge **13**: 260-273.
20. ROER, H. (1962): Ergebnisse der Fledermausberingung in Europa. Umschau in Naturwissenschaft und Technik 1962, Heft 15: 464-466.
21. ROER, H. (1962): Spätherbstraupen des Admirals (*Vanessa atalanta* L.) im Rheinland. Decheniana **114**: 209-210.
22. ROER, H. (1962): Experimentelle Untersuchungen zum Migrationsverhalten des Kleinen Fuchses (*Aglais urticae* L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). Beiträge zur Entomologie **12**: 526-554.
23. ROER, H. (1963): Verluste in einer Winterschlafgesellschaft von Zwergfledermäusen (*Pipistrellus pipistrellus*) im Winter 1962/63. Säugetierkundliche Mitteilungen **11**: 184-185.
24. ROER, H. (1965): Zur Frage der Abhängigkeit der Wanderrichtung des Tagfalters *Aglais urticae* L. (Nymphalidae) von der Luftströmung. Proceedings of the 12th International Congress of Entomology London 1964: 415-416.
25. EGSSBAEK, W. & ROER, H. (1965): *Nycteribia kolenatii* Theodor (Flagermusflue) ny for Danmark (Dipt. Nyteri-biidae). Flora og Fauna **71**: 147-148.
26. ROER, H. (1965): Kleiner Fuchs, Tagpfauenauge, Admiral. Die Neue Brehm-Bücherei Nr.348, 75 S. Verlag A. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
27. ROER, H. (1965): Etiquetage des ailes pour l'étude des migrations des papillons. Bulletin de la Societé Entomologique Mulhouse 1965: 41-44.
28. ROER, U. & ROER, H. (1965): Zur Frage der Ruheplatzwahl überwinternder Fledermäuse in Bergwerkstollen. Bonner zoologische Beiträge **16**: 30-32.
29. ROER, H. (1966): Zur Fledermausfauna der Eifel. Rheinische Heimatpflege N.F. **2**: 90-101.
30. ROER, H. & EGSSBAEK, W. (1966): Zur Biologie einer skandinavischen Population der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*)(Chiroptera). Zeitschrift für Säugetierkunde **31**: 440-453.
31. ROER, H. (1966): Über das Auffinden und Erbeuten lebender Schmetterlinge durch nahrungssuchende *Paravespula germanica*. Deutsche entomologische Zeitschrift **15**: 295-298.
32. ROER, H. (1967): Wanderungen der Fledermäuse. S. 102-119 in HEDIGER, H. (ed.): Die Straßen der Tiere. Friedrich Vieweg & Sohn, Braunschweig.
33. ROER, H. (1967): Wanderflüge der Insekten. S. 186-206 in HEDIGER, H. (ed.): Die Strassen der Tiere. Friedrich Vieweg & Sohn, Braunschweig.
34. ROER, H. (1968): Zur Frage der Wanderschwarmbildung bei Tagfaltern als subsoziales Phänomen. Insects Soci- aux **15**: 299-308.
35. ROER, H. (1968): Insektenwanderung und Luftströmung. Zeitschrift für angewandte Entomologie **62**: 15-21.
36. ROER, H. (1968): Weitere Untersuchungen über die Auswirkungen der Witterung auf Richtung und Distanz der Flüge des Kleinen Fuchses (*Aglais urticae* L.) (Lep. Nymphalidae) im Rheinland. Decheniana **120**: 313-334.

37. ROER, H. (1968): Über die biologische Bedeutung der Massenflüge von Käfern der Gattung *Aphodius* (Col. Scarabaeidae). *Decheniana* **120**: 367-368.
38. ROER, H. (1968): Nehmen die Weibchen des Mausohrs, *Myotis myotis* (Borkhausen), ihr Neugeborenes auf ihren Nahrungsflügen mit? *Zeitschrift für Tierpsychologie* **25**: 701-703.
39. ROER, H. (1968): Zur Frage der Wohnstuben-Quartier-treue weiblicher Mausohren (*Myotis myotis*). *Bonner zoologische Beiträge* **19**: 85-96.
40. ROER, H. (1968): Weitere Nachweise von Fledermäusen im Bodenschotter. *Myotis* **5**: 15-17.
41. ROER, H. (1969): Zur Biologie des Tagpfauenauges, *Inachis io* L. (Lep. Nymphalidae), unter besonderer Berücksichtigung der Wanderungen im mitteleuropäischen Raum. *Zoologischer Anzeiger* **183**: 177-194.
42. ROER, H. & EGSBAEK, W. (1969): Über die Balz der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) (Chiroptera) im Winterquartier. *Lynx N.S.* **10**: 85-91.
43. ROER, H. (1969): Das Alter in vier Wochenstuben der Eifelansässiger Weibchen des Mausohrs *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). *Säugetierkundliche Mitteilungen* **17**: 232-234.
44. ROER, H. (1969): Über Vorkommen und Lebensweise von *Cimex lectularius* und *Cimex pipistrelli* (Heteroptera, Cimicidae) in Fledermausquartieren. *Bonner zoologische Beiträge* **20**: 355-359.
45. ROER, H. (1969): Zur Ernährungsbiologie von *Plecotus auritus* (L.) (Mam. Chiroptera). *Bonner zoologische Beiträge* **20**: 378-383.
46. ROER, H. (1969): Ist die Verwendung spezieller Fledermauskästen zur Ansiedlung von Chiropteren in unseren mitteleuropäischen Wäldern noch zweckmäßig? *Myotis* **6**: 10-15.
47. ROER, H. (1970): Zur Wasserversorgung der Microchiropteren *Eptesicus zuluensis vansoni* (Vespertilionidae) und *Sauromys petrophilus erongensis* (Molossidae) in der Namibwüste. *Bijdragen tot de Dierkunde Amsterdam* **40**: 71-73.
48. ROER, H. (1970): Maßnahmen zur Erhaltung und Hebung des Fledermausbestandes. *Mitteilungen der Schutzgemeinschaft deutsches Wild e.V.* Nr. 1/2, 1970: 2-4.
49. ROER, H. (1970): Untersuchungen zum Migrationsverhalten des Trauermantels (*Nymphalis antiopa* L.) (Lep. Nymphalidae). *Zeitschrift für angewandte Entomologie* **65**: 388-396.
50. ROER, H. & HANÁK, V. (1970): Glossarium vespertilionum Europae. *Myotis* **8**: 9-27.
51. ROER, H. (1971): Probleme der Ernährung und des Jagdverhaltens insektenfressender Fledermäuse. *Myotis* **8**: 3-7.
52. ROER, H. (1971): Weitere Ergebnisse und Aufgaben der Fledermaus-Beringung in Europa. *Decheniana Beihefte* **18**: 121-144.
53. ROER, H. (1971): *Carabus purpurascens* (Col. Carabidae) als Beute des Mausohrs (*Myotis myotis*) (Mam. Chiroptera). *Entomologische Blätter* **67**: 62-63.
54. ROER, H. (1971): Maßnahmen zur Erhaltung der Tagfalterfauna im Rheinland. *Rheinische Heimatpflege N.F.* **7**: 109-112.
55. ROER, H. (1971): Zur Verbreitung von *Ceratophyllus pullatus* Jordan & Rothschild (Insecta, Siphonaptera) in Mitteleuropa. *Mitteilungen der Deutschen Entomologischen Gesellschaft* **30**: 4.
56. ROER, H. (1971): Über Lebensweise und Verbreitung einiger ausgewählter Schwarzkäfer in der Sahara. S. 553-557 in SCHIFFERS, H. (ed.) *Die Sahara und ihre Randgebiete*. 1. Band, Physiogeographie. Weltforum-Verlag München.
57. ROER, H. (1971): Wanderheuschrecken. S. 549-552 in SCHIFFERS, H. (ed.) *Die Sahara und ihre Randgebiete*. 1. Band, Physiogeographie. Weltforum-Verlag München.
58. EGSBAEK, W., KIRK, K. & ROER, H. (1971): Beringungsergebnisse an der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) und Teichfledermaus (*Myotis dasycneme*) in Jütland. *Decheniana Beihefte* **18**: 51-55.
59. ROER, H. (1971): Gittertore und Nistkästen als wichtige Hilfsmittel zur Erhaltung der in ihrem Bestand bedrohten europäischen Fledermäuse. *Decheniana Beihefte* **18**: 109-113.
60. ROER, H. (1971): Übersicht über die europäische Fledermausberingungsliteratur 1961-1970. *Decheniana Beihefte* **18**: 145-151.
61. ROER, H. (1971): Zur Lebensweise einiger Microchiropteren der Namibwüste. *Zoologische Abhandlungen und Berichte aus dem staatlichen Museum für Tierkunde Dresden* **32**: 43-55.
62. ROER, H. (1971): Außergewöhnlich starker Befall eines Kohlmeisennestes durch *Ceratophyllus gallinae* Schrank, 1803 (Insecta, Siphonaptera). *Vogelwelt* **4**: 147-148.
63. ROER, H. (1971): Zwei wiederentdeckte rheinische Fledermäuse. *Rheinische Heimatpflege N.F.* 1971: 343-344.
64. EGSBAEK, W., KIRK, K. & ROER, H. (1971): Die Große Bartfledermaus (*Myotis brandti*) (Eversmann, 1845) in Jütland/Dänemark. *Myotis* **9**: 6-7.
65. ROER, H. (1971): Soziale Thermoregulation beim Braunen Langohr (*Plecotus auritus*). *Myotis* **9**: 11-13.
66. ROER, H. (1972): Zur Bestandsentwicklung der Kleinen Hufeisennase (Chiroptera, Mam.) im westlichen Mitteleuropa. *Bonner zoologische Beiträge* **23**: 325-337.

67. ROER, H. (1972): Maßnahmen zum Schutze gefährdeter Tagschmetterlinge. Für unsere freilebende Tierwelt Mitteilungen der Schutzgemeinschaft deutsches Wild e.V. Nr. 3/4: 1-3.
68. ROER, H. (1972): Bewährte Markierungsmethoden zur Erforschung von Insektenwanderungen - Eine Übersicht. Insektenmigrationen Bonn **1**: 6-19.
69. ROER, H. (1972): Stachelschweinerdhöhle als Fledermaus-Tagesquartier. *Myotis* **10**: 17-18.
70. EGGBÆK, W., KIRK, K. & ROER, H. (1972): Stor Skægflagermus (*Myotis Brandti*) i Danmark. Flora og Fauna **78**: 40.
71. ROER, H. (1973): Zur Radaranwendung in der Insektenmigrationsforschung. Insektenmigrationen Bonn **2**: 16-24.
72. ROER, H. (1973): Zur Lebensweise einiger Fledermäuse des Naturparks Schwalm-Nette. Landschaftsverband Rheinland Beiträge zur Landesentwicklung Nr. 28: 137-145.
73. ROER, H. (1973): Über die Ursachen hoher Jugendmortalität beim Mausohr, *Myotis myotis* (Chiroptera, Mamm.). Bonner zoologische Beiträge **24**: 332-341.
74. ROER, H. (1973): Die Flughautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) in Mitteleuropa. *Myotis* **11**: 18-27.
75. ROER, H. (1973): Massenaufreten von Zwergfledermäusen (*Pipistrellus pipistrellus*) in einer rheinischen Großstadt. *Myotis* **11**: 36-38.
76. ROER, H. (1974): Fledermaus-Invasion in einer rheinischen Großstadt. Rheinische Heimatpflege N.F. 1974: 98-103.
77. ROER, H. (1974): Wanderinsektenforschung in Europa. Folia Entomologica Hungarica Supplementum **27**: 49-70.
78. ROER, H. (1974): Zur Verbreitung der Fledermäuse im Rheinland. *Myotis* **12**: 21-43.
79. ROER, H. (1975): Zur Kenntnis der Chiropterenfauna Südwestafrikas. Journal der Süd-West Afrika Wissenschaftlichen Gesellschaft Windhoek **29** (1974/75): 105-127.
80. ROER, H. (1975): Zur Lebensweise des Namibwüstenkäfers *Onymacris plana* Peringuey (Col., Tenebrionidae, Adesmiini) unter besonderer Berücksichtigung seines Migrationsverhaltens. Bonner zoologische Beiträge **26**: 239-256.
81. ROER, H. (1975): Zur Verbreitung und Ökologie der Großen Bartfledermaus, *Myotis brandti* (Eversmann, 1845), im mitteleuropäischen Raum. Säugetierkundliche Mitteilungen **23**: 138-143.
82. ROER, H. (1975): Eine Spätbrut des Wendehalses (*Jynx torquilla*) bei Liers/Ahr. Charadrius **11**: 37-38.
83. ROER, H. (1976): Erstnachweis von *Tadarida nigeriae spillmanni* (Monard, 1932) für Südwestafrika. Säugetierkundliche Mitteilungen **24**: 137-139.
84. ROER, H. & KRZANOWSKI, A. (1976): Zur Verbreitung der Fledermäuse Norddeutschlands (Niedersachsen, Bremen, Hamburg und Schleswig-Holstein) von 1945-75. *Myotis* **13**: 3-43.
85. ROER, H. (1976): Zur Übertragung von Fledermauswanzen (Heteroptera, Cimicidae) durch ihre Wirte. *Myotis* **13**: 62-64.
86. ROER, H. (1976): Weitere Nachweise der Flughautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) in Mitteleuropa. *Myotis* **13**: 65-67.
87. ROER, H. (1977): Über Herbstwanderungen und Zeitpunkt des Aufsuchens der Überwinterungsquartiere beim Abendsegler, *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774), in Mitteleuropa. Säugetierkundliche Mitteilungen **25**: 225-228.
88. ROER, H. (1977): Aktionsraum und Anpassung des Namibwüstenkäfers *Onymacris r. rugatipennis* (Haag, 1875) (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) an das Trockenflußbett des Kuiseb in Südwestafrika. Zoologische Jahrbücher Systematik **104**: 560-576.
89. ROER, H. (1977): Zur Populationsentwicklung der Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) in der Bundesrepublik Deutschland unter besonderer Berücksichtigung der Situation im Rheinland. Zeitschrift für Säugetierkunde **42**: 265-278.
90. ROER, H. (1978): Die Fledermaus-Fauna von Südwestafrika. 1. Teil: Microchiroptera. Journal der Süd-West Afrika Wissenschaftlichen Gesellschaft Windhoek **32** (1977/78): 131-179.
91. ROER, H. (1978): Generationenfolge und Dormanz mitteleuropäischer Populationen von *Aglaia urticae* L. (Lep. Nymphalidae). Zoologische Jahrbücher Systematik **105**: 548-560.
92. ROER, H. (1978): Schützt unsere Fledermäuse. Merkblatt, herausgegeben vom Deutschen Naturschutzring - Bundesverband für Umweltschutz - Bonn, 1978.
93. ROER, H. (1979): Gefährdung und Schutz mitteleuropäischer Wanderfledermäuse. Natur und Landschaft **54**: 192-197.
94. ROER, H. (1979): Schutz den rheinland-pfälzischen Fledermäusen. Beiträge zur Landschaftspflege in Rheinland-Pfalz **7**: 7-12.
95. ROER, H. (1979): Unbekannte bedrohte Säugetiere: Die Fledermäuse des Bonner Raumes. Allgemeine Forst Zeitschrift Nr. 48: 1325-1326.
96. ROER, H. (1979): Generationenfolge und Dormanz mitteleuropäischer Populationen von *Aglaia urticae* (Lepidoptera, Nymphalidae). Verhandlungen 7. Internationales Symposium über Entomofaunistik Leningrad: 274-276.
97. ROER, H. (1980): Population trends of bats in the Federal Republic of Germany with particular reference to the Rhineland. Proceedings of the Fifth International Bat Research Conference, Lubbock, Texas, USA, 1980: 193-198.

98. ROER, H. (1980): Zur Verbreitung und Bestandsdichte des Hirschkäfers (*Lucanus cervus* L.) im Rheinland, BRD. Acta Musei Reginaehradecensis S.A. Supplementum 1980: 248-251.
99. ROER, H. (1981): Zur Heimkehrfähigkeit der Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774) (Mammalia: Chiroptera). Bonner zoologische Beiträge **32**: 13-30.
100. ROER, H. (1981): Weitere Untersuchungen zur Anpassung des Namibwüstenkäfers *Onymacris r. rugatipennis* (Haag, 1875) (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) an das Trockenflußbett des Kuiseb in Südwestafrika. Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie **3**: 218-222.
101. ROER, H. (1981): Zur Bestandsentwicklung einiger Fledermäuse in Mitteleuropa. Myotis **18/19**: 60-67.
102. ROER, H. (1981): Massenwechsel-Untersuchungen an einer südosteuropäischen Population von *Nymphalis antiopa* (Lep.: Nymphalidae). Acta entomologica Jugoslavica **17**: 87-92.
103. ROER, H. (1982): Bestandsentwicklung und Schutz mitteleuropäischer Fledermäuse. Mitteilungen des Verbands deutscher Höhlen- und Karstforscher **28**: 3-5.
104. ROER, H. (1982): Fledermausberingung – Fledermausschutz. Natur und Landschaft **57**: 93-94.
105. ROER, H. (1982): Zum Herbstzug des Abendseglers (*Nyctalus noctula*) im europäischen Raum. Myotis **20**: 53-57.
106. ROER, H. (1982): Die Fledertiere des Eifeler Landes unter besonderer Berücksichtigung des Kreises Ahrweiler. Deutscher Bund für Vogelschutz – Verband für Natur- und Umweltschutz – Gruppe Ahrtal und Umgebung e.V. (Kreis Ahrweiler) – Jahresbericht 1982: 30-35.
107. ROER, H. (1983): Aktionsraum und Anpassungsphänomene des Dünenkäfers *Onymacris laeviceps* Gebien (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) in der Namibwüste. Bonner zoologische Beiträge **34**: 357-369.
108. ROER, H. (1983): Zum Fortbestand des Baumweisslings (*Aporia crataegi* L.) (Lepidoptera, Pieridae) im Rheinland/BRD. Verhandlungen des 10. Symposium Internationale Entomofaunisticae Europae Centralis Budapest 1983: 239-241.
109. ROER, H. (1984): Zur Bestandssituation von *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774) und *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800) (Chiroptera) im westlichen Mitteleuropa. Myotis **21/22** (1983/1984): 122-131.
110. ROER, H. (1984): Zum Vorkommen und Beutefangverhalten des Sandlaufkäfers *Mantichora latipennis* Waterh. (Col.: Cicindelida) in Südwestafrika/Namibia. Journal der Süd-West Afrika Wissenschaftlichen Gesellschaft Windhoek **38** (1982-83 – 1983-84): 87-93.
111. ROER, H. (1985): Dispersion dynamics of tenebrionids of the genus *Onymacris* (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) in the Namib desert. Journal der Süd-West Afrika Wissenschaftlichen Gesellschaft Windhoek **39** (1984/1985): 65-69.
112. ROER, H. (1986): Zur Anpassung des Schwarzkäfers *Onymacris unguicularis* (Haag) (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) an die Nebelzone der Namibwüste. Bonner zoologische Beiträge **37**: 143-154.
113. ROER, H. (1986): The population density of the Mouse-eared Bat (*Myotis myotis* Borkh.) in north west Europe. Myotis **23/24** (1985-1986): 217-222.
114. ENGLÄNDER, H., FELDMANN, R., HUTTERER, R., NIETHAMMER, J. & ROER, H. (1986): Rote Liste der in Nordrhein-Westfalen gefährdeten Säugetiere (Mammalia). S. 140-145 in: Rote Liste der in Nordrhein-Westfalen gefährdeten Pflanzen und Tiere, 2. Fassung, 244 S. Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen **4**.
115. ROER, H. (1987): Rheinische Mausohren (*Myotis myotis*) überwintern bei Frosttemperaturen in einem Wochenstubenquartier. Myotis **25**: 77-83
116. ROER, H. (1987): Erste Erfahrungen mit einem Permethrin-haltigen Holzschutzmittel in einer Wochenstube des Mausohrs (*Myotis myotis*). Myotis **25**: 105-111.
117. ROER, H. (1987): Johann Friedrich Klapperich (1913-1987). Bonner zoologische Beiträge **38**: 147-148.
118. ROER, H. (1988): Beitrag zur Aktivitätsperiodik und zum Quartierwechsel der Mausohrfledermaus *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) während der Wochenstubenperiode. Myotis **26**: 97-107.
119. ROER, H. (1988): Zum Freilandauftreten und Flugverhalten des Hausbocks *Hylotrupes bajulus* L. (Col.: Cerambycidae) in einem rheinischen Kiefernbestand. Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie **6**: 343-346.
120. ROER, H. (1989): Namibkäfer als Überlebenskünstler. Tier und Museum **1**: 67-71.
121. ROER, H. (1989): Zum Vorkommen und Migrationsverhalten des Kleinen Abendseglers (*Nyctalus leisleri* Kuhl, 1818) in Mitteleuropa. Myotis **27**: 99-109.
122. ROER, H. (1989): Further experiences with a Permethrin-based wood preservative against the House Longhorn Beetle (*Hylotrupes bajulus* L.) in a breeding quarter of bats. Myotis **27**: 161-163.
123. ROER, H. (1989): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an diapausierenden Fleckenaltern in urbanen und ländlichen Gebieten Westdeutschlands. Verhandlungen des 11. Symposium Internationale Entomofaunisticae Europae Centralis Gotha 1986: 71-74.

124. ROER, H. (1989): Field experiments about the homing behaviour of the Common Pipistrelle (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber). Pp. 551-558 in HANÁK, V., HORÁČEK, I. & GAISLER, J. (eds.) European Bat Research 1987. Charles University Press, Praha.
125. ROER, H. (1990): Einsatz eines fledermausverträglichen, permithrinhaltigen Holzschutzmittels. Der praktische Schädlingsbekämpfer **42**: 19-21.
126. ROER, H. (1990): Zur Biologie der Namibwüstenkäfer *Onymacris hottentota* (Peringuey) und *O. lobicollis* (Fairmaire) (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini). Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentags 1989: 43-54.
127. ROER, H. (1990): Hohe Jungensterblichkeit 1990 in einem rheinischen Wochenstubenquartier des Mausohrs (*Myotis myotis*). *Myotis* **28**: 125-130.
128. KOLBE, W., KRAUSE, A., MEYER, W. & ROER, H. (1990): Geologisch-biologische Exkursion in das Siebengebirge am 18. Juni 1989. *Decheniana* **143**: 486-493.
129. ROER, H. (1991): Über Flugleistung und Überlebenschancen der 2. Generation des Admirals (*Vanessa atalanta* L.) im mitteleuropäischen Raum – nach Beobachtungen und Wiederfinden markierter Falter einer rheinischen Population. Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentags 1990: 341-348.
130. ROER, H. (1991): Über Wanderrichtung und Flugleistung der Nymphaliden *Inachis io*, *Aglais urticae* und *Vanessa atalanta* im mitteleuropäischen Raum nach Rückmeldung signierter Falter. Entomologische Berichte **51**: 179-182.
131. ROER, H. (1992): Jagdbiotop-Quartiertreue und Lebenserwartung der Grossohr-Hohlnase (*Nycteris thebaica* Goffroy, 1818) (Mammalia, Chiroptera) in der Namibwüste. Pp. 143-147 in HORÁČEK, I. & VOHRALÍK, V. (eds.) Prague Studies in Mammalogy. Charles University Press, Praha.
132. ROER, H. (1993): Die Fledermäuse des Rheinlandes 1945-1988. *Decheniana* **146**: 138-183.
133. ROER, H. (1994): Wasserfledermausflug am Tage im Jagdbiotop Wasser. Mitteilungen der naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen **39**: 145-149.
134. ROER, H. & GUDENDORF, P. (1994): Untersuchungen an einer im Moseltal/Luxemburg ansässigen Kolonie der Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*) mit besonderer Berücksichtigung der Populationsentwicklung 1982-92. *Folia zoologica* **43**: 411-416.
135. ROER, H. (1995): 60 years of bat-banding in Europe – results and tasks for future research. *Myotis* **32/33**: 251-261.
136. ROER, H. (1995): Gefährdung und Schutz von Fledermäusen in Brückenbauten, dargestellt an zwei Beispielen aus Westdeutschland. *Tier und Museum* **4**: 50-54.
137. ROER, H. (1997): Erfahrungen mit einem Anlockkasten für Abendsegler (*Nyctalus noctula*) im Rheinland. *Myotis* **35**: 41-48.
138. ROER, H. & RÜTHER, F. (1997): Fledermauszug. *Unterricht Biologie* **21**(227): 40-43.
139. ROER, H. (2001): *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) - Teichfledermaus. S. 303-319 in: KRAPP, F. (ed.) Handbuch der Säugetiere Europas Band 4: Fledertiere Teil 1: Chiroptera 1 Rhinolophidae, Vespertilionidae 1. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
140. ROER, H. & SCHÖBER, W. (2001): *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800) - Kleine Hufeisennase. S. 39-58 in: KRAPP, F. (ed.) Handbuch der Säugetiere Europas Band 4: Fledertiere Teil 1: Chiroptera 1 Rhinolophidae, Vespertilionidae 1. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
141. ROER, H. & SCHÖBER, W. (2001): *Myotis daubentonii* (Leisler, 1819) - Wasserfledermaus. S. 257-280 in KRAPP, F. (ed.) Handbuch der Säugetiere Europas Band 4: Fledertiere Teil 1: Chiroptera 1 Rhinolophidae, Vespertilionidae 1. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
142. ROER, H. (ohne Jahr): Die Fledermäuse des Kreises Ahrweiler. (ohne Quelle) S. 150-154.

Nach Hubert ROER gebildete wissenschaftliche Tiernamen:

- Anemia roeri* Ardoin, 1976. *Acta zoologica Hungarica* **22**: 1 (Insecta, Coleoptera, Tenebrionidae)
- Aphodius roeri* Endrödi, 1977. *Bonner zoologische Beiträge* **28**: 155 (Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae)
- Attagenus roeri* Kalik, 1994. Ein nomen nudum, veröffentlicht auf S. 27 in SCHAWALLER, W. (1994): Die Käfersammlung am Naturkundemuseum Stuttgart. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* **508**: 1-40 (Insecta, Coleoptera, Dermestidae)
- Carabus coriaceus roeri* Blumenthal, 1976. *Nouvelle Revue d'Entomologie* **6**: 116-117 (Insecta, Coleoptera, Carabidae)
- Clypeodytes roeri* Biström, 1988. *Entomologica Scandinavica* **19**: 224 (Insecta, Coleoptera, Dytiscidae)
- Cyphonistes roeri* Endrödi 1980. *Folia entomologica Hungarica* **33**: 377 (Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae)
- Hydroglyphus roeri* Biström & Wewelka, 1984. *Bonner zoologische Beiträge* **35**: 285-287 (Insecta, Coleoptera, Dytiscidae)
- Hypocaccus roeri* Vienna, 1979. *Lavori Società Veneziana di Scienze Naturali* **4**: 45-47 (Insecta, Coleoptera, Histeridae)

- Longiprimitarsus roeri* Pace, 1999. Memorie della Società Entomologica Italiana 77: 175 (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae)
- Meligethes roeri* Kirejtshuk, 2003. Bonner zoologische Beiträge 51: 75-78 (Insecta, Coleoptera, Nitidulidae)
- Microserica roeri* Frey, 1972. Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey 23: 171 (Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae)
- Mordellina roeri* Batten, 1981. Bonner zoologische Beiträge 32: 346 (Insecta, Coleoptera, Mordellidae)
- Neomordellistena roeri* Horak, 1995. Acta Societatis Zoologicae Bohemicae 59: 87 (Insecta, Coleoptera, Mordellidae)
- Notoxus roeri* Uhmann, 1985. Bonner zoologische Beiträge 36: 178 (Insecta, Coleoptera, Anthicidae)
- Philonthus roeri* Last, 1992. Bonner zoologische Beiträge 43: 543-544 (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae)
- Plectris roeri* Frey, 1967. Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey 18: 12 (Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae)
- Rhyssemus roeri* Pittino, in Vorbereitung. Die Erstbeschreibung dieser Art wird nach Auskunft des Autors, Dr. Riccardo Pittino, Milano, im Lauf des Jahres 2003 publiziert werden (Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae)
- Sophrops roeri* Frey, 1972. Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey 23: 112 (Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae)
- Squamipaussus roeri* Luna de Carvalho, 1989. Memória do Instituto de Investigação Científica Tropical 70: 744 (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Paussinae)
- Steatonyssus roeri* Coffee, 1973. Zeitschrift für angewandte Zoologie 60: 21-24 (Arachnida, Acarina, Dermanyssidae).
- Xylechinus roeri* Schedl, 1977. Bonner zoologische Beiträge 28: 395 (Insecta, Coleoptera, Scolytidae)
- Xystochroma roeri* Podany, 1965. Bulletin de la Société Entomologique de Mulhouse 1965: 35-36 (Insecta, Coleoptera, Cerambycidae)

Danksagung. Frau Ursula Roer (Wachtberg-Villiprott) danke ich herzlich für zahlreiche biographische Angaben und ihr Verständnis und ihre Hilfe bei meinen Recherchen. Jan Růžička (Prag) ermittelte für mich den Status des Namens *Attagenus roeri*, Karin Ulmen (Bonn), Rainer Hutterer (Bonn) und Lasse Hubweber (Köln) unterstützten mich bei der Literatursuche, auch ihnen danke ich vielmals.

Anschrift des Autors: Michael SCHMITT, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Tel./Fax 0228-9122 286, e-mail: m.schmitt@uni-bonn.de

Congress Announcement

5th International Symposium on Tropical Biology, Museum Koenig, Bonn, Germany

African Biodiversity - Molecules, Organisms, Ecosystems

2-6 May 2004

This 5th International Symposium on tropical organisms organized by the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK) is designed as a forum for discussions on the origin, evolutionary maintenance, present patterns and future conservation of African biodiversity. 'Biodiversity' will be treated on all levels of organismic organization, from molecules to ecosystems. Contributions on all types of organisms will be welcome, as well as presentations on electronic data management and theoretical models.

The contributions will be published in the ZFMK symposia series.

Scientific Programme

- 4 Sessions: Biogeography and Speciation Processes
Phylogenetic Patterns and Systematics
Diversity Declines and Conservation
Applied Biodiversity Informatics
- 4 Plenary lectures: Koen Martens (Brussels), Lorenzo Prendini (New York), Jon Fjeldså (Copenhagen), Walter G. Berendsohn (Berlin)
- Public evening lecture: Herbert H.T. Prins (Wageningen)
- Martin Eisentraut memorial lecture: Wolfgang Böhme (Bonn)
- Contributed papers and poster presentations

The conference language is English.

Time Schedule

Sunday	May 02	Arrival, Public Evening Lecture, Welcome Party
Monday	May 03	Session: Biogeography and Speciation Processes
Tuesday	May 04	Session: Phylogenetic Patterns and Systematics
Wednesday	May 05	Session: Diversity Declines and Conservation, Special workshop on African Odonata
Thursday	May 06	Session: Applied Biodiversity Informatics, Farewell Party

Post-conference tours will be organized upon request.

Submission of Papers and Abstracts

Papers can be submitted as oral presentations (20 minutes including discussion) or posters on the reply form via mail or through e-mail or fax. Please give a preliminary title of your contribution and indicate whether you wish to have it scheduled as a poster or as an oral presentation. Abstracts should be sent by February 15, 2004 and not exceed 300 words. Manuscripts should be submitted in electronic form, formatted either as RTF or as MSWord-file, preferably at the beginning of the symposium, however, on July 1st, 2004, at the latest.

Deadlines:

August 31, 2003 Indication of interest
February 15, 2004 Registration and submission of abstracts

A second circular will be released in September, 2003, and sent to those who responded to this first one.

Fees: Approximately € 60,- (20,- per single day), plus € 40,- for the proceedings volume.

General Information

The symposium will be housed at the museum building. An underground tramway stop is right in front, with direct service to Bonn's main train station and downtown.

Organizing Committee

The symposium is organized by the museum's entomology department:

Bernhard Huber, Karl-Heinz Lampe, Bernhard Misof, Michael Schmitt, Bradley Sinclair, Dieter Stüning

Mail to:

Prof. Dr. Michael Schmitt, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany

Phone/Fax: +49 228-9122 286
e-mail: m.schmitt@uni-bonn.de

Reply Form

- Please send me the second circular I plan to submit
 an oral presentation of 20 minutes
 a poster

Session: _____

Preliminary title: _____

First name: _____

Surname: _____

Address: _____

Zip code, City: _____

Country: _____

Phone: _____

Fax: _____

e-mail: _____

KOSLOWSKI, Ingo (2002): Die Buntbarsche Amerikas, Band 2: Apistogramma & Co., 464 S., 400 Farb-, 20 SW-Fotos, 20 Zeichnungen, Eugen Ulmer, Stuttgart. ISBN 3-8001-3820-4. Preis € 49,90.

Anders als in Band 1 angekündigt, enthält der 2. Band der Reihe „Die Buntbarsche Südamerikas“ aus dem Ulmer-Verlag nicht die Zusammenstellung der geophaginen und crenichlinen Cichliden. Dieses Buch befaßt sich ausschließlich mit der aquaristischen Gruppe der Zwergcichliden, vor allem der Gattung *Apistogramma* und verwandter Gattungen.

Der Autor Ingo KOSLOWSKI gilt mit Recht als einer der besten Kenner dieser Fischgruppe, und er wagt sich an eine schier unglaubliche Aufgabe heran. Er bemüht sich nicht nur, sämtliche beschriebenen Arten in Wort und Bild darzustellen, er versucht auch noch, möglichst viele unbeschriebene Arten aufzulisten und nach Möglichkeit über sie zu berichten. Bei der Fülle beschriebener Arten (die Gattung *Apistogramma* trägt zur Zeit 52 valide Taxa) und unbeschriebener Formen (KOSLOWSKI führt über 120 *Apistogramma spec.* auf) sowie den teilweise überlappenden, phantasievollen Händlerbezeichnungen ist das eine ebenso schwere wie notwendige Arbeit gewesen.

Nach einigen erfrischend kurzen, aber durchaus logischen Kapiteln über die Morphologie, Ethologie und Ökologie der Zwergcichliden schwenkt KOSLOWSKI über die Aquaristik und Namensgebung zwanglos in die Darstellung der einzelnen Untergruppen ein. Bemerkenswert ist hierbei, daß er den Gattungskomplex *Apistogramma* / *Apistogrammoides* / *Taeniacara* zwar systematisch aufgliedert, selber aber auf Artebene keinerlei neue systematische Aussagen tätigt. Erfreulicherweise ist in diesem Buch keine einzige Erstbeschreibung versteckt, KOSLOWSKI beschränkt sich hier dankenswerterweise ausschließlich auf die Darstellung des Vorhandenen.

Anders verhält er sich in Bezug auf Artengruppen. Hier führt KOSLOWSKI die Gliederung fort, die schon im Vorgängerwerk (KOSLOWSKI 1985) begonnen wurde. Er bezieht sich hierbei auf morphologische, ökologische und ethologische Merkmale, die gemeinsam haben, daß sie vom Aquarianer identifiziert werden können. Mir erscheint die von ihm eingeführte Gliederung logisch und in sich korrekt, weiteres wird erst in Zukunft die Genetik zeigen können. Auch in diesem Bereich verhält sich KOSLOWSKI ausgesprochen defensiv, er schafft keine Untergattungen, sondern benennt Artenkomplexe und -gruppen nach typischen Arten.

KOSLOWSKI gelingt es als erstem in der deutschsprachigen Literatur, das Dilemma um den Gattungsnamen für den Schmetterlingsbuntbarsch aufzulösen, der nun -hoffentlich endgültig- *Microgeophagus ramirezi* heißt.

Im Text spricht der Autor jede einzelne beschriebene oder unbeschriebene Art kurz an, zumeist wird ein Herkunftsgebiet genannt und die Form phänotypisch beschrieben. Nach

Möglichkeit wird auch der Biotop näher aufgeführt, in dem die Tiere nachgewiesen werden konnten. Sofern bekannt, liefert KOSLOWSKI weitere Informationen über die Biologie der Tiere sowie deren Anforderungen an die Haltung und Nachzucht im Aquarium. Hierbei spart der Autor nicht, wie einige seiner Kollegen, mit Literaturangaben, so daß man sich die weiterführende Literatur falls nötig beschaffen kann.

Diese Texte sind fundiert und -soweit für mich nachzuvollziehen- weitgehend frei von auffälligen Fehlern, dasselbe gilt für die Aussagen zur Biologie und Aquaristik.

Dennoch gibt es auch Schattenseiten, sogar im wörtlichen Sinne: Im vorliegenden Exemplar sind zahlreiche Bilder so dunkel, daß man kaum erkennen kann, welches Tier abgebildet ist, insbesondere im Kapitel Morphologie werden zahlreiche Fotobeispiele gebracht, die wegen nicht ausreichender Ausleuchtung des Motivs nur schwer zu erkennen sind.

Eine Auflistung zur Bestimmung von 70 verschiedenen *Apistogramma*-Arten in Form kleiner Bilder ist leider völlig mißlungen. Die Bilder sind zu klein und teilweise deutlich zu dunkel, um Merkmale zu diagnostizieren, die für die Bestimmung wichtig sind. Welchen Sinn es hat, in einer Gattung mit allgemein sehr starkem Sexualdimorphismus Männchen einiger Arten mit Weibchen anderer Arten zu vergleichen, kann selbst der Autor nicht erklären.

An Stelle dieser Auflistung wäre ein phylogenetischer Stammbaum der Artengruppen wesentlich besser untergebracht gewesen, selbst wenn er lückenhaft ist und teilweise auf Vermutungen basiert.

Ein weiterer Schwachpunkt des Werkes ist sein Layout. Immer wieder trifft man im Text Trennstriche mitten in einer Zeile an, die Legenden sind teilweise fehlerhaft und insbesondere auf Seiten mit vielen Bildern sehr schlecht zuzuordnen. Ebenso ist das Layout des Inhaltsverzeichnisses alles andere als praktikabel und erscheint erst auf den zweiten Blick logisch.

Inhaltlich ist dieses Buch hervorragend, es kann sicherlich zum neuen Standardwerk der *Apistogramma*-Freunde werden. Für den Aquarianer, der sich für Zwergcichliden begeistert, ist dieses Buch ebenso ein hervorragendes Lesebuch wie ein fundiertes Nachschlagewerk. Wenn man bei Ulmer ein wenig mehr Wert auf die Druckqualität und Auswahl der Fotos gelegt hätte, wäre das Buch möglicherweise einige Monate später erschienen, aber es würde auch optisch die Qualität der Texte widerspiegeln.

LITERATUR

KOSLOWSKI, I. (1985): Die Buntbarsche der Neuen Welt, Zwergcichliden. Kernen, Essen

Tobias MÖSER (Görlitz)

Bonner zoologische Beiträge

Instructions to Authors

Bonner zoologische Beiträge publishes original papers, reviews, and scientific notes covering the whole field of zoology, with emphasis on biodiversity, biogeography, history of zoology, morphology, phylogenetics, and taxonomy. The material must not be submitted for publication elsewhere. All manuscripts will be peer-reviewed. Final acceptance of items for publication is the responsibility of the corresponding editor dealing with the respective taxon (see list of editors).

Manuscripts not compatible with the following guidelines will be returned.

Manuscript preparation:

Manuscripts should be written in English or German. If you plan to submit a manuscript of more than 80 manuscript pages, please contact the editor-in-chief in advance. Manuscripts must be typed, double-spaced (including figure captions, references etc.) on standard A4 or equivalent paper. Please submit three complete copies. After final acceptance for publication, a PC formatted electronic version of the text is required.

Manuscripts should be organized as follows: Title, Author(s), Address(es), Abstract (in English), Key words, Text, Acknowledgements, References, Appendix, Tables (each with an Arabic numeral and with a heading), Figure Captions, Figures (separately numbered and identified). All pages should be numbered consecutively. Footnotes should be avoided. **Do not** for any reason **use upper case letters for entire words**. You may use italics in the text.

Measurements must always be given in the metric system and carried out to the same decimal, i.e., 5.3-6.0 mm (not: 5.3-6 mm).

All illustrations must be referred to in the text. Refer to your illustrations using „Fig.“, „Figs.“ and „Pl.“, „Pls.“. If you refer to illustrations in cited sources, use „fig.“ etc.

Ethical and legal aspects. Authors are obliged to state clearly that they followed the legal regulations and laws for the collection and ethical treatment of animals. Deposition of voucher specimens in recognized institutions is encouraged.

Scientific Names. The systematic position of taxa listed in the title must be indicated (e.g., „Primates: Hylobatidae”), except where only family group level taxa are treated, in which case only the order is required. Binominal taxa names in the title should be accompanied by author and date of publication.

The first mention of a genus group and/or species group name in the text should appear as the full scientific name, complete with author and date, e.g., *Oulema (Oulema) melanopus* (Linnaeus, 1758). Thereafter a binominal name should be abbreviated with the first letter of the generic name, accompanied by the abbreviation of the subgeneric name, if necessary, e.g., *O. (O.) melanopus*. All species group names have to be preceded by the name of the genus or its initial.

References. Cited sources should be referred to as follows: AX (2001), KIM & LUMARET (1989), HOLM et al. (1997) - for three or more authors. All authors of a paper should be cited in the list of references. References „in press“ shall only be cited when they have been accepted for publication.

Names of persons who provided unpublished information should be cited as follows: “(W. F. MILLER, London, pers. comm. 1967)”.

List references alphabetically by author under References. Do not italicize words in titles other than genus group and species group names. Journal and series names have to be spelled out fully.

Examples:

ALTIERO, T. & REBECCHI, L. (2001): Rearing tardigrades: results and problems. *Zoologischer Anzeiger* **240**: 21-221.

MAYR, E. (2000): The biological species concept. Pp. 17-29 in: WHEELER, Q. D. & MEIER, R. (eds.) *Species Concepts and Phylogenetic Theory – A Debate*. Columbia University Press, New York.

SCOPOLI, I. A. (1763): *Entomologia Carniolica*. I. T. Trattner, Vienna.

Taxonomy. Taxonomic information must conform to the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature, newest edition. Type specimens must be designated and type depositories must be clearly indicated for new species group taxa. Type specimens should be deposited in recognized institutions. Specimens belonging to the type material must be indicated in the text and labelled appropriately.

List names in synonymies as follows: *Attelabus asparagi* Scopoli, 1763: 36, fig. 113., and list the reference under References.

Illustrations. Mount originals of line drawings and halftones on heavy paper. Grouped illustrations should be mounted in the same proportions (length and width = 1 : 1,29) as the printed part of the page (175 x 225 mm; column width = 83 mm), but allow enough space for the figure caption. Figure numbers should be neat, uniform, and scaled to 4-6 mm after reduction. Place plate number, author's name and indication on top of the back of each plate. Halftones should be photographic prints of high contrast on glossy paper.

Send the originals of the illustrations only after acceptance of your manuscript.

Figure Captions should be typed on a separate page and submitted after References. They should be concise, precise guides to the interpretation of each figure.

Scientific Notes should not exceed two printed pages (including illustrations). Organize manuscripts for Scientific Notes as follows: Title, Author Name(s), Text, Acknowledgements, References, Address(es), Tables, Figure Captions, Figures.

Electronic submission. Submission of manuscripts via e-mail or on diskette is encouraged. Please, contact the editor-in-chief in advance.

Reprints. 50 reprints are supplied free of charge. Additional reprints may be purchased by ordering when page proofs are returned.

Questions we ask our reviewers

Authors preparing manuscripts for **Bonner zoologische Beiträge** should keep in mind the following questions which referees for the journal are asked:

- Is the paper of interest to the readers of *Bonner zoologische Beiträge*? Otherwise, suggest another journal.
- Is it substantial and novel enough to justify publication?
- Would the reader easily grasp the significance of the work from the introduction and discussion?
- Do the conclusions follow from the information presented?
- Can the paper be made clearer and more concise?
- Could the title be shortened or made more informative?
- Does the abstract indicate the methods used and the important results?
- Are alternative interpretations sufficiently considered?
- Are contents and length of the paper well balanced?
- Are there any important references to the subject that have not been considered?
- Are all tables and illustrations necessary?
- Are the tables and figures sufficient?

Editorial	1
<hr/>	
BUSSE, Klaus: Fortpflanzungsbiologie von <i>Rhinoderma darwinii</i> (Anura: Rhinodermatidae) und die stammesgeschichtliche und funktionelle Verkettung der einzelnen Verhaltensabläufe	3
<hr/>	
HINKELMANN, Christoph & VAN DEN ELZEN, Renate: Verwandtschaftsbeziehungen bei Schattenkolibris (Gattung <i>Phaethornis</i> , Aves, Trochilidae), ein Methodenvergleich	35
<hr/>	
GLÜCK, Erich & DEUSCHLE, Jürgen: Habitat- und Feuchtepräferenz von Laufkäfern (Coleoptera, Carabidae) in Streuobstwiesen	51
<hr/>	
UHMANN, Gerhard: Three New Anthicidae from Botswana (Coleoptera) - 66 th Contribution to the Knowledge of Anthicidae	71
<hr/>	
KIREITSHUK, Alexander G.: <i>Meligethes (Clypeogethes) roeri</i> sp. nov. (Coleoptera, Nitidulidae) from Namibia, and Remarks on the Synonymy of the <i>amplicollis</i> Species-group in the Subgenus <i>Clypeogethes</i> Scholtz, 1932	75
<hr/>	
SCHMITT, Michael: Zum Tod von Hubert Franz Maria ROER, *19.11.1926 †17.11.2002	79
<hr/>	
Congress Announcement. 5th International Symposium on Tropical Biology: African Biodiversity -Molecules, Organisms, Ecosystems	87
<hr/>	
Buchbesprechungen/Book Reviews	
<hr/>	
NONVEILLER, Guido (1999): The pioneers of the research on the insects of Dalmatia (R. HUTTERER, Bonn)	70
<hr/>	
RIEDE, Klaus (2001): Global Register of Migratory Species. Database, GIS Maps and Threat Analysis; with bird species accounts by Katja Kunz. (E. NOWAK, Bonn)	74
<hr/>	
KOSLOWSKI, Ingo (2002): Die Buntbarsche Amerikas, Band 2: Apistogramma & Co. (T. MÖSER, Görlitz)	88
<hr/>	

OL
B72
NH



museum
KOENIG

Bonner zoologische Beiträge

Herausgegeben vom

Zoologischen

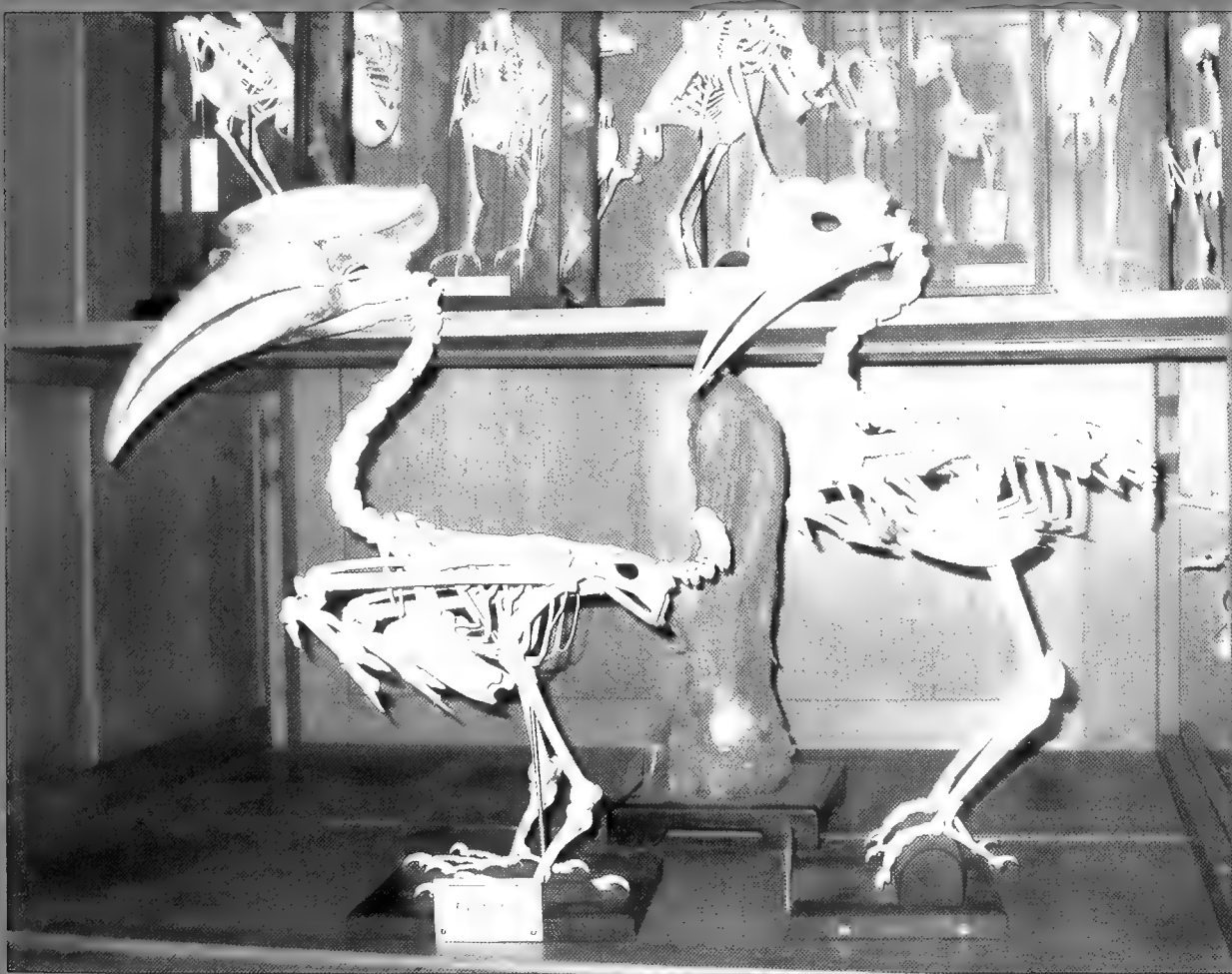
Forschungsinstitut

und Museum

Alexander Koenig,

Bonn

Special issue:
Bird Collections in Europe



Guest Editor: Goetz Rheinwald

Band

51

Heft 2/3

2003 (2002)

Bonner zoologische Beiträge werden publiziert im Eigenverlag Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany)

Die Zeitschrift erscheint mit vier Heften im Jahr, zum Preis von 11,50 € je Heft bzw. 46,- € je Band incl. Versand. Korrespondenz betreffend Abonnement, Kauf oder Tausch bitten wir zu richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany). E-mail: d.steinebach.zfmk@uni-bonn.de.

© Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn, Germany

ISSN 0006-7172

Druck: JF.Carthaus, Bonn

Bonner zoologische Beiträge

Editorial Board

(in brackets: editorial competence)

- Prof. Dr. Michael SCHMITT (editor-in-chief, Coleoptera, theory), Tel./Fax: +49 228-9122 286, E-mail: m.schmitt@uni-bonn.de
- Dr. Renate VAN DEN ELZEN (Vertebrata, except Mammalia), Tel. +49 228-9122 231, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: r.elzen.zfmk@uni-bonn.de
- Dr. Bernhard A. HUBER (Invertebrata, except Insecta), Tel. +49 228-9122 294, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.huber.zfmk@uni-bonn.de
- Dr. Gustav PETERS (Mammalia, bioacoustics), Tel. +49 228-9122 262, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: g.peters.zfmk@uni-bonn.de
- Dr. Bradley J. SINCLAIR (Diptera, language advisor), Tel. +49 228-9122 292, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.sinclair.zfmk@uni-bonn.de
- Dr. Dieter STÜNING (Insecta, except Coleoptera and Diptera), Tel. +49 228-9122 220, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: d.stuening.zfmk@uni-bonn.de

Editorial office:

Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany

Advisory Board

- Prof. Dr. Miguel Angel ALONSO-ZARAZAGA, Museo nacional, Ciencias Naturales, E-28006 Madrid, E-mail: zarazaga@mncn.csic.es
- Prof. Dr. Ulrike ASPÖCK, Naturhistorisches Museum, 2. Zoologische Abteilung (Insekten), Postfach 417, A-1014 Wien, E-mail: ulrike.aspoeck@nhm-wien.ac.at
- Prof. Dr. Paolo AUDISIO, Università di Roma „La Sapienza“, Dip. Biol. Anim. e dell'Uomo (Zool.), Viale dell'Università 32, I-00185 Roma, Tel.: +39 6-49914744, E-mail: paolo.audisio@uniroma1.it
- Prof. Dr. Aaron M. BAUER, Villanova University, Department of Biology, 800 Lancaster Avenue, Villanova, PA 19085-1699, USA, Tel. +1-610-519-4857, Fax +1-610-519-7863, E-mail: aaron.bauer@villanova.edu
- Dr. Jürgen HAFFER, Tommesweg 60, D-45149 Essen, Tel.: +49 201-710426, E-mail: j.haffer@web.de
- Dr. Andreas J. HELBIG, Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Vogelwarte Hiddensee, D-18565 Kloster, Tel.: +49 38300-212, Fax: +49 38300-212, E-mail: helbig@rz.uni-greifswald.de
- Dr. Jeremy D. HOLLOWAY, The Natural History Museum, Department of Entomology, Cromwell Road, London SW7 5BD, U.K., E-mail: j.holloway@nhm.ac.uk
- Dr. Marion KOTRBA, Zoologische Staatssammlung, Diptera, Münchhausenstr. 21, D-81247 München, Tel.: +49 89-8107 147, Fax: +49 89-8107 300, E-mail: marion.kotrba@zsm.mwn.de
- Prof. Dr. Boris KRYŠTUFEK, Slovenian Museum of Natural History, P.O.Box 290, SI-1001 Ljubljana, E-mail: boris.krystufek@uni-lj.si
- Prof. Dr. Sven O. KULLANDER, Swedish Museum of Natural History, Department of Vertebrate Zoology, P.O. Box 50007, SE-104 05 Stockholm, E-mail: sven.kullander@nrm.se
- Prof. Dr. Steven PERRY, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Institut für Zoologie, Poppelsdorfer Schloss, D-53115 Bonn, Tel. +49 228-73 3807, E-mail: perry@uni-bonn.de
- Dr. Wolfgang SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany, Tel. +49 711-8936 221, Fax +49 711-8936 100, E-mail: schawaller.smns@naturkundemuseum-bw.de
- Dr. W. David SISSOM, Dept. of Life, Earth and Environmental Sciences, W. Texas A. & M. University, WTAMU Box 60808, Canyon, Texas 79016, USA, E-mail: dsissom@wtamu.edu/dsissom@wtamu-mathl.wtamu.edu
- Dr. Miguel VENCES, University of Amsterdam, Zoological Museum, Mauritskade 61, PO Box 94766, NL-1090 GT Amsterdam, The Netherlands, Tel. +31 20-525 7319, E-mail: vences@science.uva.nl
- PD Dr. Heike WÄGELE, Ruhr-Universität, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie, Gebäude NDEF 05/755, D-44780 Bochum, Tel.: +49 234-322 4585, p: +49 2325-61991, Fax: +49 234-322 4114, E-mail: heike.waegele@ruhr-uni-bochum.de
- PD Dr. Erich WEBER, Eberhard-Karls-Universität, Zoologische Schausammlung, Sigwartstr. 3, D-72076 Tübingen, Germany, E-mail: erich.weber@uni-tuebingen.de

Editor's note

This volume was published later than might have been possible. One reason is that Bonner zoologische Beiträge changed both its chief editor and its layout with the start of volume 51 and I had to wait until the first proofs of issue 1 were printed to have a prototype (because layouting of the proceedings volume was realized on my PC).

Most authors and most reviewers did their job very quickly. Some contributors to the symposium did not supply their manuscripts, even in cases where it was promised firmly. Here I lost time in reminding the colleagues. All oral or poster-contributions to the symposium where I received no manuscript – published elsewhere, no interest or no time – are published in this volume by a “summary”.

My thanks go to the colleagues that took over the task of reviewing. These are: Mark Adams, Gerhard Aubrecht, Joanne Cooper, Renate van den Elzen,

Marcel Güntert, Christoph Hinkelmann, Claus König, Townsend Peterson, Jörn Scharlemann, Michael Schmitt, Frank Steinheimer and Raffael Winkler. Roald Potapov submitted his paper in Russian (he was allowed to do so). I thank David Tarkhnishvili for the translation of R. Potapov's paper and to Stefanie Rick, who read all proofs and improved some of the figures. My special thanks are directed to Christopher Husband, Berkum, who made a complete review of the volume after type setting and layout. I was in permanent exchange with Renate van den Elzen; I thank her warmly for all assistance.

Bonner zoologische Beiträge are in delay in the moment. Volume 51 ought to be published in 2002; therefore the correct citation is: [name] 2003 [title]. In: Bird collections in Europe: The challenge of mutual cooperation. (RHEINWALD, G., ed.). Bonn. zool. Beitr. 51 (2002): [pages].

Goetz RHEINWALD



Bird Collections and Biodiversity – The Scientific Contribution of Natural History Museums

Renate VAN DEN ELZEN

Alexander Koenig Research Institute and Museum of Zoology, Bonn

Abstract. Biodiversity research explores, describes and names all organic life. Collection specimens, especially name-bearing types, are vouchers that document biodiversity as diversity of species. Collection series archive variability of and between species as information on diversity of life and its change in time and geographic space. It is reflected in any collection-based research on phylogenetic, morphological, evolutionary, biogeographical or historical topics. Natural history museums are networking to communicate and give access to their holdings and the information contained therein.

Key words. Scientific and political value of collections, diversity of species, diversity of life, Convention on Biological Diversity (CBD).

Information contained within biological collections is a key resource for countries fulfilling their obligations under the Convention on Biological Diversity (CBD) and other significant environment conventions. With the DARWIN DECLARATION (ENVIRONMENT AUSTRALIA 1998) scientists worldwide agreed upon the value, importance and significance of biological collections as... „records of genetic and morphological variation, past and recent geographical distribution and other biological information. Often they are the only remaining material of extinct species or the only record of species seen only once in the wild.“ Also the tasks, aims and obligations of institutions such as museums and universities housing biological collections are clearly defined therein: Collections (and all associated data) have to be documented, properly stored and freely accessible.

1. TAXONOMIC BIODIVERSITY

Approaching biodiversity includes two concepts: the first concentrates on the **taxic diversity of species**, also reflecting their phylogenetic relationships, while the second concept focuses on the **biological diversity of species** including their ecological adaptations and, respectively, the evolutionary history of a phenotype or any higher taxon. Regarding the first concept the primal task for any biodiversity research would be the „classical museum approach“, which is to explore, describe, name and analyze all organic life inhabiting our planet. Thus the necessity of type catalogues and -databases was one major topic within the symposium followed by a discussion on how to realize a virtual European type catalogue in the near future.

The awareness of the importance of type specimens and their professional storing is also reflected in the new edition of the International Code of Zoological

Nomenclature (ICZN 1999). The last edition adds a new article 72.10 entitled „Value of name-bearing types“ giving a clear and precise statement that „.....*Holotypes, syntypes, lectotypes and neotypes are bearers of the scientific names of all nominal species-group taxa (and indirectly of all animal taxa). They are international standards of reference that provide objectivity in zoological nomenclature and must be cared for as such (see Recommendations 72D to 72F). They are to be held in trust for science by persons responsible for their safe keeping.*“ Captions 16C, 72 D-F of the ICZN recommend the deposition of types as international vouchers in museum collections or institutions and advise on naming and labelling of specimens to provide both accurate diagnosis and access to associated data. The ICZN emphasizes as well that information on name-bearing types is communicated to any party of the scientific community.

2. COLLECTIONS AND NATURE CONSERVATION

About one half of all extant bird species had already been described as early as 1843 (PETERS 2000). Nowadays, the discovery of bird species new to science is rather exceptional (about 1-5 per annum), several of them just being previously overlooked sibling species which anyway had already been present in museum's collections prior their new description (e.g. *Glaucidium sp.*, HEIDRICH et al. 1995). Nevertheless, some of the newly discovered species are restricted range species, and thus often endangered or even threatened by extinction.

The latter was the case regarding the (Somalian) Bulu Burti Boubou *Laniarius liberatus* SMITH et al. 1991. That species was described after a single specimen, captured alive, caged and studied for some time and

released back into the wild. The species diagnosis is based (for the first time) only on some moulted feathers, DNA, voice recordings and photographs with no preserved voucher specimen. Some important additions to the description of the species were added by PRINZINGER et al. (1997).

This new way of taxon description without a voucher specimen has led to some debate on standards in species descriptions, deposition (or not) of voucher specimens (LECROY & VUILLEUMIER 1992), scientific collecting and conservation (HUSTLER 1996; COLLAR 1999, 2000; STILES 1995).

While the nature conversation movement acknowledged this new approach as a step in the right direction (ISEE 1992), systematists and museum curators observed this trend shift away from keeping the type specimen more critically.

Their concern is that only specimens allow an objective examination of the taxon, that names have to be aligned to „real objects”, that can easily be checked to provide detailed and accurate diagnosis, as well as a voucher (LECROY & VUILLEUMIER 1992).

Molecular data are a welcome addition to the study of (co-)evolution of the phenotype and genotype.

Moreover, systematic collections worldwide are aging rapidly (WINKER 1996) and some regional avifaunas are, if at all, inadequately represented in collections (PETERSON 1998).

STILES (1995) reconciles both parties by emphasizing... *that conservationists and birdwatchers have a major stake in the maintenance of museum bird collections, and are among the prime users of the results of museum-based research on taxonomy and distribution of birds. While new sources of data (molecular genetics, behavior, etc.) can often indicate where taxonomic changes might be desirable, the changes themselves must be made with respect to museum specimens, to provide both accurate diagnosis and type specimens for new and redefined taxa. The species, however defined, remains the focal unit for most conservation programmes. Changes in species-level taxonomy can affect our interpretations of patterns of biodiversity and endemism, and so directly influence conservation priorities and the allocation of funding.* COLLAR (1999) discusses the necessity of a stronger collaboration of amateurs and scientists towards bird collecting: *...Ornithology still desperately needs the museum tradition, in all its manifestations, alive and well in all continents. To this end, I am convinced, that the most modern of birdwatchers and the most ancient of museums can find important common ground for taking forward taxonomic studies related to species limits and distribution studies.*

3. BIOLOGICAL DIVERSITY

Museum specimens can be applied for the understanding of the diversity of life - the variation and variability of and between species or populations observed and described and the underlying mechanism of evolution causing these changes. Furthermore, collection series also archive variability of and between species i.e. information on the diversity of life and its changes over time and geographic space. For example, most phylogenetical, ecological and behavioural interpretations are observed on the grounds of phenotypic or morphological variation, leading to an interpretation of the origin of species. The understanding of current distribution pattern and avi-biogeography is another important topic of collection based research.

Discussion on speciation and subsequently on different species concepts had already commenced on the basis of bird collections in the 18th century, culminating in the Biological Species Concept, which has been advocated by Ernst MAYR (1942,1992) since then. Also the alternative concept, Joel CRACRAFT's Phylogenetic Species Concept (1983), is based on observations in bird phylogenies.

The importance of specimens in collections as vouchers for the documentation of biodiversity is still increasing; in ornithology particularly outweighing their importance for recording solely the pure taxic diversity. What can we learn from bird collections especially for the understanding of biodiversity? One can use data associated with specimens such as collecting localities and dates, but also information given by the specimen itself. Morphological studies allow hypothesis on special adaptations to the environment (BJÖRKLUND & MERILÄ 1993; BJÖRKLUND 1994; GAMAUF et al. 1998; LEISLER & WINKLER 1985, 2002; LEISLER et al. 1989, 1997; POTAPOVA & PANOV 1977), each study being objectively provable, and repeatable at any time.

Furthermore, the role of function as an important key factor in avian morphology was recognized relatively early (BOCK 1959, 1963, 1965; BOCK & GANS 1965; BOCK & VON WAHLERT 1965).

The on-going process of co-evolution of form and function adapts functional complexes within each body plan (WAGNER & ALTENBERG 1996) correlating morphological structures to accomplish common biological roles (NEMESCHKAL & VAN DEN ELZEN 1990; NEMESCHKAL et al. 1992; NEMESCHKAL & VAN DEN ELZEN 1994). Some of these morphological structures can even be traced back to their genetic origin, the genes for developmental control (NEMESCHKAL 1999). These genes, in turn, constitute the main modules in the architecture of bird design (BJÖRKLUND 1991, 1993, 1994; WAGNER & ALTENBERG 1996).

Morphological characters which have been evaluated by phylogenetic methods allow statements not only on phylogenetic relationships between species but also their phylogeography and evolutionary history. Quoting all references published on this topic would exceed the scope of this article. In an ideal case, that may be implemented as a standard of any future bird collecting, blood or tissue samples as well as study skins from extant species are taken into consideration for the study of the evolutionary and phylogenetic history of any organism. A one to one alignment allows a simultaneous comparison of the variation of molecular and morphological characters of certain species, populations and even single individuals. One can also assess the distribution of characters within gradients of populations and geographical areas.

Bird collections also can offer access to even extinct species. Samples of ancient DNA can be taken from collection specimens. Non-destructive methods are now available (MUNDY et al. 1997) and are in use for rare or extinct species (e.g. PAYNE, this issue). HADDRATH & BAKER (2000), for instance, combined in an analysis the complete genom of mitochondrial DNA of two extinct moas from New Zealand with five extant ratites as well as two tinamous to solve the contradictory dispute on the phylogenetic relations and biogeographical distribution pattern of ratites. Only by including these extinct species, have the authors achieved proof that most of the major ratite lineages fit the hypothesis of vicariance biogeography.

Avian museum's skins from remote areas and rare taxa documenting collecting localities and dates have often been (HALL & MOREAU 1970; SNOW 1978) and still are (HERREMANS et al. 2002; PETERSON et al. 1998, 2002) the only available source for reconstruction of bird distribution patterns, and thus are very valuable tools for nature conservation issues. Hotspots of biodiversity and endemic bird areas are often identified using museum-stored data (e.g. HERREMANS et al. 2002; PETERSON et al. 1998, 2002). Once only seen as a side track of systematic or taxonomical studies, this data can be used for historical maps of bird distribution.

STILES (1995) gave the following statement: ... *A specimen also provides evidence of the occurrence of a particular species at a particular place. Without this, one cannot prove the subsequent disappearance of the species, which is critical in many conservation and biodiversity assessments. Museum collections are like books in a library: they can be used again and again for different studies, or re-examined in the light of new data or different studies, or re-examined in the light of new data or different criteria.*

Plotting any historical collecting localities on maps allows easy identification and verification of histori-

cal habitats and documents possible habitat destruction. Historic changes in the British avifauna have been documented using i.a. this approach (HOLLOWAY & GIBBONS 1996).

4. PERSPECTIVES

Data from a single ornithological collection may not always be sufficient enough for achieving these new research goals (PETERSON & NAVARRO-SIGÜENZA, this issue). However, it may be realized by co-operational networks between collections sharing collection data. Older collections might be valued higher for reaching further back in time, giving a better general picture on pattern changes of bird distribution (FRAHNERT 2001).

The future and survival of (not only) bird collections will be up to those institutions that participate in documentation of change in biodiversity (like BIOLOG), biodiversity documentation in third world countries (like the historical bird atlas of Congo that is prepared at the Royal Museum for Central Africa, Tervuren), or Global Networks like the Species Analyst, GBIF-International, ETI, IABIN, TDWG, CETAF or MAB of UNESCO and GEF.

The Global Biodiversity Information Facility (GBIF), for instance, aims at making the world's biodiversity data freely and universally available. GBIF works cooperatively together with several other international organizations dealing with biodiversity. These include the Clearing House Mechanism and the Global Taxonomic Initiative of the Convention on Biological Diversity. The term Clearing House Mechanism refers to any organisation that brings together seekers and providers of goods, services or information, thus matching demand with supply. For this reason, the Convention on Biodiversity (CBD) has established a „clearing-house mechanism“ to ensure that all governments have access to the information and technologies they need for their work on biodiversity. A German node of GBIF International e.g. was established to document type specimens of plants and animals. A catalogue of bird types held in German museums and research institutions is in progress. Several European Museums are participating on other GBIF topics.

The very first step towards a network of collection databases at a European level is simply the acquirement of the knowledge on museum holdings and collection inventories. Therefore, scientists of several institutions have been invited to present information on the bird collections in their care drawn upon historical studies on certain collections (this issue). A valuable and most welcome general contribution to our knowledge on bird collections is the recently published inventory of major European bird collections (ROSELAAR 2003).

The wide acceptance of the first symposium and the international efforts sketched above are indications that the scientific community has recently adopted a more positive attitude towards taxonomical expertise, historical aspects of ornithology and phylogenetic research.

Articles on these topics published in the *Journal für Ornithologie*, the official organ of the German Ornithologists' Society (DO-G), have been summarized since WWII (Fig. 1; shown in pentades). One can observe well that, after a period of stagnation between 1970 and 1990, the number of articles on avian systematics and phylogeny has slowly increased. The „record” height of historical and taxonomic articles in 2000 is due to the 150th anniversary of DO-G, when ornithological research traditions received special attention.

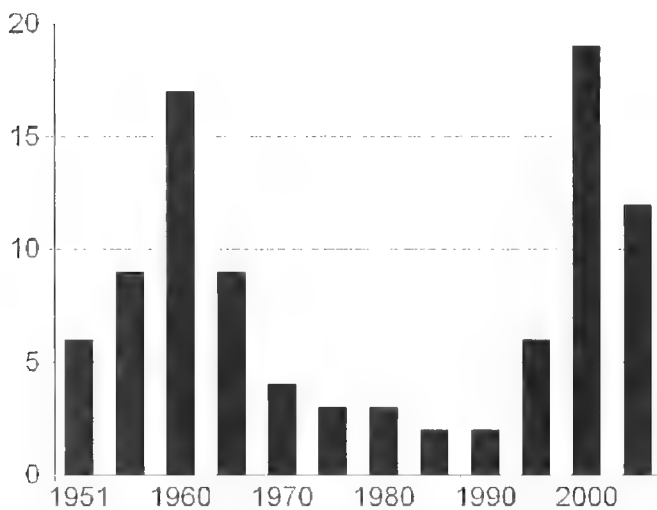


Fig. 1: The amount of papers on systematics, taxonomy and phylogeny published in *Journal of Ornithology* shown in pentades.

Not only have new molecular methods led to a new interest in species limits and phylogenetic research, but also the worldwide loss of biodiversity at both geographic and taxonomic levels has found a political response, reflected in increased funding for biodiversity programmes over the last decade. Besides...*bird-watchers, ornithologists and bird conservation organizations...* (HERKENRATH 2002)... also institutions housing scientific bird collections play an important part in this respect (COLLAR 2003).

LITERATURE

- BJÖRKLUND, M. (1991): Patterns of morphological variation among Cardueline finches (Fringillidae: Carduelinae). *Biol. J. Linn. Soc.* **43**: 239-248.
- BJÖRKLUND, M. (1993): Phenotypic variation of growth trajectories in finches. *Evolution* **47**: 1506-1514.
- BJÖRKLUND, M. (1994): Processes generating macroevolutionary patterns of morphological variation in birds: a simulation study. *J. evol. Biol.* **7**: 727-742.
- BJÖRKLUND, M. & MERILÄ, J. (1993): Morphological differentiation in *Carduelis* finches: Adaptive vs. constraint models. *J. evol. Biol.* **6**: 359-373.
- BOCK, W. (1959): Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution* **13**:194-211
- BOCK, W. (1963): The role of preadaptation and adaptation in the evolution of higher levels of organization. *Proc. XVI Internat. Cong. Zool.* **3**:297-300.
- BOCK, W. (1965): The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organization. *Syst. Zool.* **14**: 272-287.
- BOCK, W. & GANS, C. (1965): The functional significance of muscle architecture – a theoretical analysis. *Ergebnisse der Anatomie* **38**:115-142.
- BOCK, W. & WAHLERT, G. von (1965): Adaptation and the form-function complex. *Evolution* **19**:269-299.
- COLLAR, N. J. (1999): New species, high standards and the case of *Laniarius liberatus*. *Ibis* **141**: 358-367.
- COLLAR, N. J. (2000): Opinion. Collecting and conservation: cause and effect. *Bird Cons. Intern.* **10**: 1-15.
- CRACRAFT, J. (1983): Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithol.* **1**: 159-187.
- ENVIRONMENT AUSTRALIA (1998): The Darwin Declaration, Australian Biological Resources Study. Canberra, Environment Australia.
- FRAHNERT, S. (2001): Databasing in ornithologischen Sammlungen als Grundlage für Studien zu Veränderungen von Biodiversität. *J. Ornithol.* **142**, Sonderheft 1: 191.
- GAMAUF, A., PRELEUTHNER, M. & WINKLER, H. (1998): Philippine birds of prey: interrelations among habitat, morphology, and behavior. *Auk* **115** (3): 713-726.
- HADDRATH, O. & BAKER, A. J. (2000): Complete mitochondrial genome sequences of extinct birds: ratite phylogenetics and vicariance biogeography hypothesis. *Proc. Royal Soc. London, Biological Sciences*: 939-945.
- HALL, B. P. & MOREAU, R. E. (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. London: Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist).
- HEIDRICH, P., KÖNIG, C. & WINK, M. (1995): Bioacoustics, Taxonomy and Molecular Systematics in American Pygmy Owls (Strigidae: *Glaucidium* spp.) (in German). *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A. Nr. 534*. Staatl. Mus. Naturk. Stuttgart.
- HERKENRATH, P. (2002): Opinion. Birds and the Convention on Biological Diversity: can ornithologists and bird conservationists make a difference? *Bird Conserv. Intern.* **12**: 99-106.
- HERREMANS, M., LOUETTE, M. & MEIRTE, D. (2002): The importance of historical bird collections for in-situ conservation in the Albertine Rift of Africa. 23rd Internat. Ornithol. Congr. Abstract volume. Beijing.
- HOLLOWAY, S. & GIBBONS, D.W. (1996): The Historical Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland: 1875-1900. London: Poyser
- ICZN (1999): International Code of Zoological Nomenclature. 4th edition. London: International Trust for Zoological Nomenclature.
- ISEE (1992): Issues. Newsletter **4,4**.
- LECROY, M. & VUILLEUMIER, F. (1992): Guidelines for the description of new species in ornithology. *Bull. Brit. Ornithol. Club* **112A** (Suppl):191-198.
- LEISLER, B. & WINKLER, H. (1985): Ecomorphology. *Current Ornithol.* **2**: 155-186.
- LEISLER, B. & WINKLER, H. (2002): Morphological conse-

- quences of migration in passerines. In: Avian migration. BERTHOLD, P., E. GWINNER & E. SONNENSCHNEIN (eds.) Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. p. 175-186.
- LEISLER, B., WINKLER, H. & SIEBENROCK, K.-H. (1997): Ecomorphological analysis with Weaverbirds (Ploceidae) and Kingfishers (Alcedinidae)(in German). Mitt. Zool. Mus. Berl. **73**, Suppl.: Ann. Orn. **21**: 17-43.
- LEISLER, B., LEY, H.-W. & WINKLER, H. (1989): Habitat, behaviour and morphology of *Acrocephalus* warblers: an integrated analysis. Ornis Scand. **20**: 181-186.
- NEMESCHKAL, H. L. (1999): Morphometric correlation patterns of adult birds (Fringillidae: Passeriformes and Columbiformes) mirror the expression of developmental control genes. Evolution **53**: 899-918.
- NEMESCHKAL, H. L. & ELZEN, R. van den (1990): Funktionskreise im Skelettsystem der Cardueliden. – Ein morphometrischer Ansatz. In: Current Topics in Avian Biology (van den Elzen *et al.*, eds.) Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Bonn, 1988, 37-41.
- NEMESCHKAL, H. L. & ELZEN, R. van den (1994): Macro-systematics and infraspecific character coupling – an analysis of morphological integration in avian skeletons. Zool. Jb. Syst. **121**: 265-302.
- NEMESCHKAL, H. L., ELZEN, R. van den & BRIESCHKE, H. (1992): The morphometric extraction of character complexes accomplishing common biological roles: avian skeletons as a case study. J. zool. Syst. Evolut. Research **30**: 201-219.
- PETERS, D. S. (2000): The situation of avian systematics – progress and immanent obstacles (in German). - J. Ornithol. **141**: 263-274.
- PETERSON, A. T., NAVARRO-SIGÜENZA, A. G. & BENÍTEZ-DÍAZ, H. (1998): The need for continued scientific collecting: A geographic analysis of Mexican bird specimens. Ibis **140**: 288-294.
- PETERSON, A. T., BALL, L. G. & COHOON, K. C. (2002): Predicting distributions of tropical birds. Ibis **144** (Electronic edition): E27-E32.
- POTAPOVA, E. G. & PANOV, E. N. (1977): Structural patterns of jaw apparatus in wheatears of the genus *Oenanthe*, with special reference to the ways of decrease of food competition between closely related species. (in Russian). Zool. Zh. **56(5)**: 743-752.
- PRINZINGER, R., BECKER, P., KLEIM, J. P., SCHROTH, W. & SCHIERWATER, B. (1997): Der taxonomische Status von *Laniarius dubiosus* (Rchw., 1899) mit ergänzenden Daten zur Typusbeschreibung von *Laniarius liberatus*, Bulu Burti Boubou (SMITH, ARCTANDER, FJELDSA & AMIR 1991). J. Ornithol. **138**: 283-289.
- ROSELAAR, C.S. (2003): An inventory of major European bird collections. In: Why museums matter: Avian archives in an age of extinction (COLLAR, N. J., FISHER, C. T. & C. J., FEARE, eds.). Bull. Brit.Ornithol.Club **123A**: 253-337.
- SNOW, D. (1978): An atlas of speciation in African non-passerine birds. London: Trustees Brit. Mus (Nat. Hist.).
- SMITH, E. F. G., ARCTANDER, P., FJELDSÅ, J. & AMIR, O. G. (1991): A new species of shrike (Laniidae: *Laniarius*) from Somalia, verified by DNA sequence data from the only known individual. Ibis **133**: 227-235.
- STILES, G. (1995): Museums and bird conservation. World Birdwatch **17,3**: 24.
- WAGNER, G. P. & ALTENBERG, L. (1996): Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. Evolution **50**: 967-976.

Dr. R. VAN DEN ELZEN, Alexander Koenig Research Institute and Museum of Zoology, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany

Museum Collections as Sources of Genetic Data

Robert B. PAYNE & Michael D. SORENSON

Museum of Zoology and Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Michigan, Ann Arbor & Department of Biology, Boston University

Abstract. Museum collections are an under-utilized source of genetic material for avian systematics. Museum specimens are particularly valuable when the collection of new material is difficult or impossible. This is the case for rare or extinct birds and for regions where collecting is not allowed. Museum collections also provide opportunities for the study of recent evolutionary change. First, we illustrate the importance of voucher specimens for tissue samples collected for molecular systematics studies, reporting on several cases in which errors in the original identification were corrected after genetic data prompted a re-examination of the voucher specimen. Second, we report results from our molecular systematics studies of finches Viduidae and Estrilididae and cuckoos Cuculidae in which older museum specimens provided the genetic samples for many taxa. Finally, we discuss the use of feathers taken from museum specimens in molecular studies. Working with older feathers rather than fresh tissues entails additional work in the laboratory but has advantages in identification and repeatability, and museum skins are often the only material available for less-common species. The length of PCR product that can be amplified from feather extracts declines with specimen age, such that genes must often be sequenced in smaller segments (e.g., 200-300 base pairs, bp) in specimens that are 30 to 50 years old. We have consistently obtained mitochondrial DNA sequence data from specimens dating back to 1950 and have had success with a limited number of older specimens. Although the probability of success in amplifying a target gene declines with age, some skins in any age class may yield usable products for sequencing (the "universal primers" that often are used for cytochrome-b may be less useful than specific primers). Our success in amplifying and sequencing genes from museum skins encourages the use of collections for sampling critical specimens. The management of scientific resources includes both archival safekeeping of specimens collected from the field and the considered use of specimens in systematic research. We suggest that the association of genetic data gives specimens "value added" status and urge research museums to consider the benefits in addition to the costs of using specimens as primary sources of comparative genetic material.

Key words. ornithological collections, DNA, phylogeny, voucher specimens

1. DNA FROM MUSEUM SPECIMENS

Both archival and scientific use require the wise allocation of valuable museum specimens. After an initial enthusiasm for recovery of DNA from museum specimens (HOUE & BRAUN 1988), museum curators realized there is a potential conflict between archival maintenance and progressive management of a scientific resource (GRAVES & BRAUN 1992). With their term „destructive sampling“ for the use of skin and feathers from museum specimens, GRAVES & BRAUN (1992) demand the researcher to justify the need for sampling an irreplaceable specimen. At the same time they recognize their importance for species that otherwise are unavailable for research. In response to increased interest in sampling specimens for genetic research, many research museums have established guidelines for sampling and criteria for museum curators to evaluate these proposals (USNM, FMNH, UMMZ). An alternate term for the activity is „value added sampling“ because the information acquired about a specimen's genotype contributes to the growth of scientific knowledge and the potential to solve biological problems. The specimens gain in value to our scientific community when they are used in this manner.

Using bird skins in museums as a primary source of genetic information has a number of additional advantages. Skins are a potential source of genetic samples for birds that are not possible to collect in the field, due to extinctions or political considerations. Museum specimens also can be used to test repeatability (a second sample can be taken from a known single source), can be examined to verify identification (RUEDAS et al. 2000) and to provide new information as molecular techniques develop and new biological questions arise.

Of course, material that is collected in the field specifically for genetic analysis is generally of higher quality and utility than material that can be recovered only with much labor from museum specimens (ARCTANDER & FJELDSÅ 1994). Tissue samples for genetic analysis should always be saved when a bird is collected and a specimen is prepared. Muscle tissue or blood can be preserved in liquid nitrogen (LN2) or in suitable buffer (SEUTIN et al. 1991), or even in ethanol. A well-designed research program includes preserved samples of both blood and muscle tissue and a specimen, both as a voucher for identification purposes and for its value in augmenting existing natural

history collections apart from its immediate application to a particular genetic study. The cost in money and time required to obtain permits for scientific work is about the same for trapping birds and collecting only genetic samples as it is for collecting complete specimens. As the scientific value is greater for the complete sample, we encourage molecular systematists to secure their own genetic samples in the field and to collect new museum specimens for systematic research (REMSSEN 1995).

Nevertheless it is not always possible to get fresh material for genetic studies. Moreover, certain evolutionary questions involve sampling museum specimens to test evolutionary change through time (e.g., THOMAS et al. 1990; GLENN et al. 1999) and to identify historically important material such as type specimens (PRINZINGER et al. 1997). Little work has been done with older specimens, because DNA degrades with age or because the skins were preserved with chemicals such as arsenic (PÄÄBO 1990; ELLEGREN 1994). The past decade has made increasing use of PCR amplification to obtain sequences from minute fossil or forensic amounts. The quality of preserved material necessary to do this work is not nearly as restrictive as the liquid nitrogen-preserved tissues generally used in restriction site analysis (HILLIS et al. 1996; KLEIN & PAYNE 1998).

DNA can be extracted, amplified and sequenced from museum study skins and skeletons both for phylogenetic analysis and for population-level work with microsatellites (e.g. TABERLET & BOUVET 1991; ELLEGREN 1992; LEETON et al. 1993; COOPER 1994; COOPER et al. 1996, 2001; MUNDY et al. 1997; PRINZINGER et al. 1997; ENGSTROM et al. 1999; SORENSON

et al. 1999; CRACRAFT & FEINSTEIN 2000; DUMBACHER & FLEISCHER 2001; SEFC et al. 2001, 2002; PAYNE et al. 2002). Recently collected skins are more useful than older skins (GLENN et al. 1999). Our research with finches and cuckoos has had high success in recovering genetic sequence data from specimens collected back to 1900, but success in recovering data from the earlier specimens (e.g., < 1960) required amplification of relatively short PCR fragments (e.g., < 200-300 base pairs in length). In other laboratories, genetic information has been recovered from bird skins collected as long ago as 1860 and 1874 (ELLEGREN 1992, 1994; PRINZINGER et al. 1997).

Birds collected in recent years are often taken specifically for preserved tissues to be used in genetic studies. In many studies, voucher specimens (skins or skeletons, or both) are retained to support the identification; a multiple preparation is most useful (WINKER 2000). Specimens preserved in alcohol can be vouchers for later identification, but specimens preserved in formalin are less useful for genetic analyses because of the difficulty of extracting and amplifying DNA. Recovery of genetic sequence is more difficult when skeletons are cleaned of all connective tissue and muscle. Retaining some connective tissue on a skeleton makes the specimen more useful both for anatomical research and genetic analysis.

For molecular genetics work we prefer to use muscle tissue that was preserved in the field. When fresh tissue is not available, we prefer feather samples over blood to avoid the risk of sampling nuclear copies of mitochondrial genes (SORENSON & QUINN 1998). Nuclear copies of mtDNA sequences (or 'numts'; Lopez et al. 1994) result from ancient transpositions of mitochondrial sequences into the nuclear genome. Over time, the mitochondrial and numt sequences diverge and evolve at the different rates of molecular evolution characteristic of the two genomes. In some cases, a numt resulting from an ancient transposition event is present in a group of related species descended from a common ancestor (e.g., ARCTANDER 1995; BENSASSON et al. 2001), while in others multiple transposition events have occurred within a single clade (SORENSON & FLEISCHER 1996). In either case, numts are a potential source of confusion in comparative analysis of mtDNA, the genome that has been used most widely in avian molecular systematics. The high ratio of mtDNA to nuclear DNA in muscle and feathers makes these tissues preferable to blood when mitochondrial genes are of interest (SORENSON & QUINN 1998). Feathers are a good source of mtDNA. A feather sampled from a museum skin can be

Tab. 1: Table of success (or sequence length recovered) vs age of specimen

Age of specimens	# samples extracted	# samples sequenced	# yielding PCR products <500 bp in length
Cuckoos			
1930 - 1939	1	1	0
1940 - 1949	2	2	1
1950 - 1959	16	14	8
1960 - 1969	30	26	17
1970 - 1979	6	6	6
1980 - 1989	11	9	8
1990 - 2001	18	18	18
Estrilidae			
1950 - 1959	5	5	5
1960 - 1969	15	13	13
1970 - 1979	9	9	9
1980 - 1989	6	4	4
1990 - 2001	45	44	44

replaced after the base of the quill is sampled, much as feathers dropped in the preparation of a study skin. Careful selection of a feather or feathers to sample (e.g., a contour feather from the back of the bird or an underwing covert or axillary) results in little or no effect on the specimen's appearance and negligible damage to the specimen. Because toepad morphology is potentially informative about avian relationships and adaptation (CLARK 1973), removing a toepad for genetic analysis is not necessarily less destructive to a specimen than removing a feather.

Costs for the museum collection as a primary source of genetic material are twofold:

1. Damage to specimens. Museum curators can determine whether specimens that are sampled will have significant value added, or whether the cost in terms of damage or even loss of specimens is greater than the expected scientific interest.
2. Time and effort. Museum curators can negotiate whether the museum or the geneticist is responsible for removal of the feather, snip of skin, or toepad. The museum curator may be more conservative in selecting the sample, whereas the geneticist may be interested in obtaining sufficient material to carry out the molecular work with success. Taking very small samples is false economy if the sample yields no genetic data as a result.

2. GENETIC ANALYSIS OF MUSEUM SPECIMENS RESOLVES PHYLOGENETIC QUESTIONS

Our results in the analysis of mtDNA in feathers from museum specimens include several that are of interest to avian systematics and emphasize the importance of skins as primary sources of genetic information. Results include the following: African *Pholidornis rufica* is more closely related to the African warblers than to the penduline tits or the estrildids (SEFC et al. 2002); a hybrid *Vidua* (PAYNE 1980) indigobird x paradise whydah had an indigobird as the maternal parent (PAYNE & SORENSON, in prep.); drongo cuckoos *Surniculus* are related to *Cuculus* rather than to koels *Eudynamis*; New Guinea white-crowned black cuckoo *Caliechthrus* is closely related to *Cacomantis* and not to koels *Eudynamis*; and long-billed cuckoo *Rhamphomantis longirostris* is a *Chrysococcyx* (Sorenson & Payne, in prep.). Other results are mentioned in more detail:

Anomalospiza

The brood-parasitic cuckoo-finch *Anomalospiza imberbis* was once thought to be a ploceid finch, as its plumage is like that of weavers *Ploceus* and bishops *Euplectes* (SIBLEY & MONROE 1990). Its relationships are of interest because *Anomalospiza* and the indigo-birds and whydahs *Vidua* are the only Old World brood-parasitic songbirds. Understanding the relationships of *Anomalospiza*, *Vidua*, and their nesting relatives is needed to test ideas about the evolution of brood parasitism (PAYNE 1998). *Anomalospiza* feathers were sampled from UMMZ museum skins collected in 1968 and 1972 and processed in standard extraction, amplification and sequencing methods. Nucleotide sequences were compared with those of ploceid, estrildid and viduid finches and with other songbirds. *Anomalospiza* is most closely related to *Vidua*, and these two genera of brood-parasitic finches form a lineage that is sister to the estrildid finches Estrildidae, the group that includes the host species of *Vidua*. Brood parasitism evolved only once in the Old World songbirds, and the common ancestor of *Anomalospiza* and *Vidua* dates to perhaps as long as 20 million years ago (SOERSON & PAYNE 2001).

Estrildidae

The estrildid finches Estrildidae comprise about 140 species. Biological questions in the group include reconstruction of their biogeographic history with multiple dispersal events between Australasia and Africa, and relationships among the estrildid genera that are parasitized by *Vidua* finches, brood parasites that have frequently colonized new host species within an estrildid genus (KLEIN & PAYNE 1998). In addition, the relationships of species within the Estrildidae are not well known. Specimens were obtained by collecting tissues and feathers in the field, and by sampling feathers from museum specimens and live birds. For 33 of these estrildid species the source was a feather from a museum specimen (FMNH, MNHN, UMMZ, ZMFK, ZMUC).

Paludipasser locust finch

A feather resolved the evolutionary status of African locust finch *Paludipasser locustella*. The bird is basal to all other estrildid finches and it is not a waxbill (Estrildini). It was first described as a distinct genus *Paludipasser* by NAEVE 1909, then was placed with

quail-finch *Ortygospiza* by LYNES & SCLATER (1934). Locust finch resembles quail-finch *Ortygospiza atricollis* in having barred flanks in the female, and a red bill. CHAPIN (1954) noted, „in recent years these have usually been treated as members of a single genus, *Ortygospiza*, a course here followed with some reluctance... The beak of *P. locustella* is much deeper, with culmen more strongly ridged, and it actually shows a certain resemblance to that of *Anomalospiza*. The wings of *locustella* seem to me much smaller, proportionally, and its powers of flight not nearly so great. The legs, on the other hand, are exceptionally stout and muscular in *locustella*, more so than in any other estrildine finch I have dissected. The form of the gape wattles and the palatal spotting are still unknown, so I suspect we have more to learn of the relationships of *locustella*.“

The palate of nestling locust finch *Paludipasser* has an arc-shaped black line and a pair of short black lines behind the arc and at an angle to it. The gape has two flat red lobes and the lining of the mouth is bright red (IRWIN 1958). A study skin of a juvenile (FMNH 283598) was examined by softening the head in water. The melanin palate marks and gape lobes were visible as described by IRWIN (1958) though lacking the red colors. The palate of most waxbills has spots, whereas the palate of grassfinches (Poephilini) and munias and mannikins (Lonchurini) has lines (IMMELMANN et al. 1965,1977; RESTALL 1997). In contrast to locust finch, nestling quail-finch *Ortygospiza* has six palate spots, the palate is whitish, and the gape has three pale blue globes separated by black in a checkerboard pattern. The palate in locust finch is unlike the waxbills and is more like the munias and mannikins. The plumage pattern of barred flanks in locust finch occurs in several estrildid finches, not only in waxbills (quail-finch *Ortygospiza atricollis*, green avadavat *Amandava formosa*, goldbreast *A. subflava*) but also in Australian grassfinches (plum-headed finch *Aidemosyne modesta*, juvenile diamond firetail *Stagonopleura guttata*) and several munias and mannikins (including

chestnut-breasted mannikin *Lonchura castaneothorax*). *Paludipasser* is not closely related to quail-finch, to other waxbills, or to another group of estrildid finches. It is an estrildid finch with no close relationship to other finches (SOORENSON & PAYNE 2001b.).

Lonchura munias

Results with the munia *Lonchura* species are incomplete, but preliminary results show the validity of genetic sequences recovered from older museum specimens and the hybrid origin of a recently described bird, the cream-bellied munia *Lonchura pallidiventer*. The phylogenetic estimates of relationships within *Lonchura* are consistent with those of BAPTISTA et al. (1999). GOODWIN (1982), RESTALL (1997) and BAPTISTA et al. (1999) all recommended including „*Padda*“ *oryzivora* and „*P.*“ *fuscata* in the genus *Lonchura*, consistent with our results that also include *L. leucosticta* and *L. tristissima* in this clade (Fig. 1).

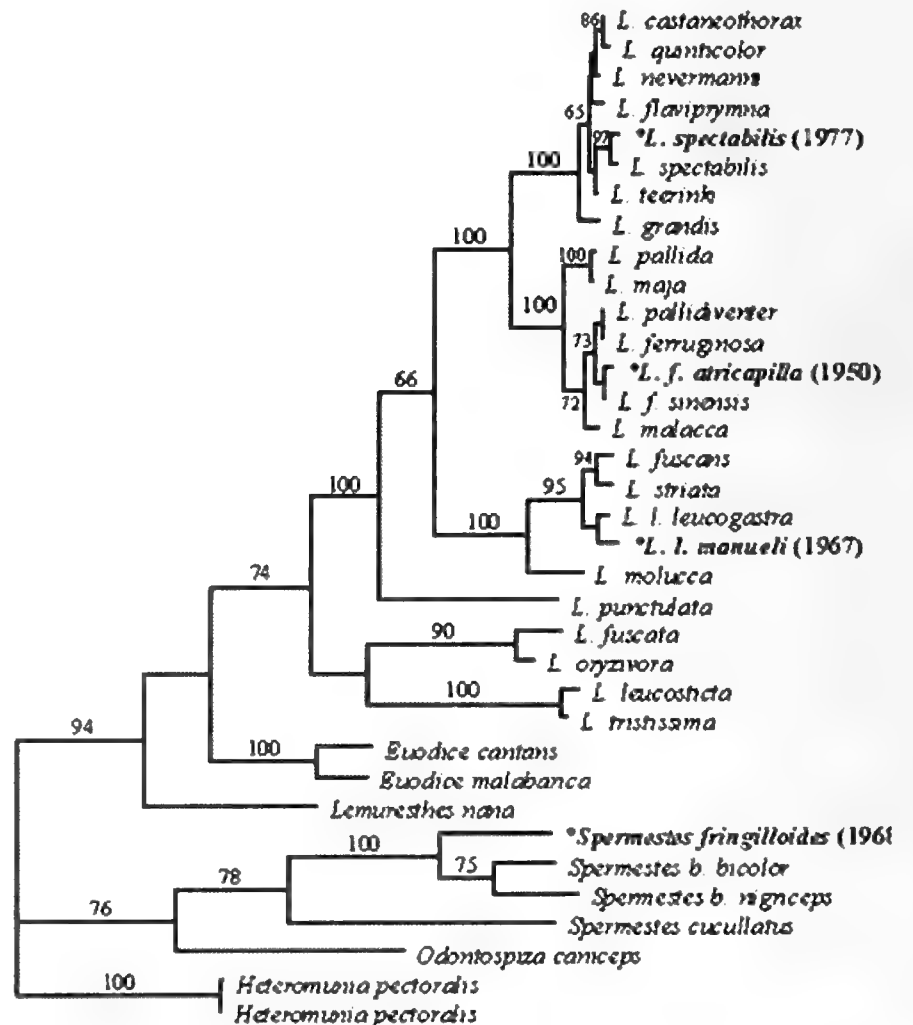


Fig. 1: Phylogenetic relationships of certain munia finches. The birds in boldface were sequenced from museum skins, with the date of collection indicated.

Cream-bellied munia *Lonchura pallidiventer* was described as a species from a bird market in Jakarta (RESTALL 1996), the birds said to be from southern Borneo. The bird has not been seen in the field and is thought to be a hybrid (VAN BALEN 1998). LUIS BAPTISTA provided feathers of two live birds that he obtained from ROBIN RESTALL through the San Diego Zoo. The bird was nearly identical in mtDNA sequence to chestnut munia *Lonchura (ferruginosa) atricapilla* (1 bp different) and tricolored munia *L. malacca* (3 bp different). The lack of difference from these munias suggests that *L. „pallidiventer“* is a hybrid, with the maternal parent *L. (f.) atricapilla*. The mitochondrial gene is transmitted maternally, so the hybrid would have the mtDNA of its mother. Nuclear genes are needed to determine the father by molecular methods. VAN BALEN (1998) suggested a hybrid origin with the parent species scaly-breasted munia *L. punctulata* and white-bellied munia *L. leucogastra*. Nevertheless, RESTALL (1997) described the song of „*pallidiventer*“ as like the song of five-colored munia *L. quinticolor*. Because munias learn their song from their father (GÜTTINGER 1973; CLAYTON 1989), *L. quinticolor* was probably the father of the hybrid.

L. „pallidiventer“ has a scaly feather pattern on the flanks. The scaly pattern occurs in several species of munia though not in *L. ferruginosa atricapilla* and *L. quinticolor*. The pattern appears occasionally in *L. malacca*, which is an allospecies with *L. ferruginosa atricapilla* (RESTALL 1997). RESTALL (1997) illustrates several munia species that regularly have a scaly pattern of feathers or bars on the flanks, and other species that sometimes have these patterns. The scaly gene is found in many species that lack the pattern but is expressed in hybrids even those involving the silverbills *L. castaneothorax*, *Euodice malabarica* and *E. cantans* (BAPTISTA, in litt., 1 July 1998). RESTALL (1997) observed nestbuilding in his captive „*pallidiventer*“ but had no young, and BAPTISTA had a pair of „*pallidiventer*“ nest and lay but the eggs did not hatch. Hybrids are known for many estrildid species, including some in different genera and tribes and some intergeneric estrildid hybrids are even fertile (IMMELMANN et al. 1977; FEHRER 1993).

3. THE IMPORTANCE OF MUSEUM SPECIMENS AS VOUCHERS FOR IDENTIFICATION IN MOLECULAR GENETICS

In recent studies of the phylogenetic relationships in cuckoos and in Old World finches (SORENSEN &

PAYNE 1999, 2001a,b, 2002), both museum skin specimens and tissue samples were used as sources of genetic material. By examining voucher specimens we confirmed or corrected the identification of a number of molecular samples.

These voucher specimens were prepared by the collector and retained by the museum as a document of identification. In most cases, the voucher specimen was located, and examination showed it to be the species as identified by its genetic sequence, and not as in the museum records. In one case the specimen was not located and from the genetic results we suspect the bird was misidentified (case 1): we were able to identify the bird from the collector's measurements. The specimens were correctly identified for most of the 126 tissue samples from six museums, but 8 of these birds (6%) were misidentified. In cases (1, 2 and 3) the cuckoo tissue was sequenced in another study (JOHNSON et al. 2000) and the incorrect identification (in case (1), a new misidentification as „*Cuculus vagans*“) was published and incorrectly entered into GenBank. Our conclusions about avian systematics and evolution would have been incorrect had we not examined the specimens and field data.

1. A Philippine cuckoo was identified as a hawk-cuckoo *Cuculus (fugax) pectoralis* and the record was published with this identification. The genetic sequence from its tissue was unlike that of other *Cuculus fugax* or *C. pectoralis* that we have sequenced, but it was like oriental cuckoo *C. saturatus*. Neither the two North American museums that supported the fieldwork, nor the Philippine National Museum to which these museums directed us, had a register record of the voucher specimen, said to be an unsexed spirit. The collector provided us with the wing measurement, 181 mm, indicating the bird was *C. saturatus*.

2. A Philippine cuckoo identified as plaintive cuckoo *Cacomantis merulinus* yielded genetic sequence from tissue the same as a Philippine brush cuckoo *Cacomantis variolosus*. Examination of voucher specimens showed that both were *Cacomantis variolosus*, one an adult female and one (the misidentified bird) a juvenile.

3. A juvenile South African cuckoo identified as Klaas cuckoo *Chrysococcyx klaas* had a gene sequence like that of diederik cuckoo *Chrysococcyx caprius* and unlike another *C. klaas*. Examination of the voucher skin showed that the bird was a juvenile *C. caprius*.

4. A Bornean cuckoo was identified as oriental cuckoo *Cuculus saturatus lepidus*. Sequence analysis of the

tissue sample showed it to be like other *Cacomantis variolosus*. The bird was preserved as a study skin for the collection of Sabah Parks. The Research Officer (Zoology) of Sabah Parks photocopied the specimen and its label with the data that matched the data of the collector. The faxed photocopies showed the bird to be a juvenile *Cacomantis variolosus*.

5-9. Five South African ploceids were misidentified to species in a museum that has an active program of collecting genetic samples and voucher specimens. Examination of the voucher specimens gave identifications that were consistent with the genetic sequence information, so the birds had been misidentified by the collectors and the museum.

In another case a voucher specimen verified the museum identification where the identity was questioned in the genetic results.

A number of countries require that specimens remain in the country of origin as a condition of a permit to collect. This requirement can benefit the host country with specimens for scientific development and research, but it can make the specimens unavailable for reference and repeated sampling in molecular systematics (RUEDAS et al. 2000). When specimens are returned to the country of origin, we recommend that the museum take photographs and retain distinctive feathers with a museum registration number. For example, ZMUC saved the entire molted plumage of a unique specimen of a *Laniarius* bush-shrike from Somalia; when the bird was released to the field after a long period in captivity (SMITH et al. 1991), the entire set of feathers was retained as a permanent archival record at the museum.

4. DISCUSSION

A feather itself is both a sample for DNA sequence information and a voucher. Many species can be identified on the basis of a single flight feather or distinctive display feather, and museums can catalogue these with study skins. In our own studies, feathers from avicultural sources were used as vouchers, such as the distinctive barred feathers of pictorella finch *Heteromunia pectoralis*. Feathers removed from a museum specimen can be returned to the museum and reattached to the specimen as in the original skinning process, or labeled and stored in individual envelopes. Blood samples from the same individuals that are used for feather samples for mtDNA sequence might provide nuclear markers to resolve questions of recent

hybridization. For market birds, captive birds in aviculture, and wild birds caught and sampled for blood or feathers then released in the field, we recommend a photograph for documentation.

Museum collections can provide archives of birds used in genetic study when blood, tissues or feathers lost in the skinning process are preserved separately from the study skin, skeleton and spirit. Continued collecting is recommended (e.g., REMSEN 1995; WINKER 2000): new avian taxa are continually being discovered, our museums undersample the variation of birds of the world, and we can sample the genetics of birds of special systematic and conservation interest. Because not all specimens have been correctly identified in recent genetic studies, we recommend that an active museum systematist be involved in genetics studies to identify the voucher specimens. Finally, we suggest that the importance of museum specimens as primary genetic resources be considered in balancing the views of molecular genetics use as „destructive sampling“ versus „added value“ science.

ACKNOWLEDGMENTS

For providing access to their collections and permitting the use of genetic samples, we thank AM (Auckland Museum, Auckland, New Zealand); AMNH (American Museum of Natural History, New York); BMNH (Natural History Museum, Tring); BPBM (B.P. Bishop Museum, University of Hawaii); BWYO (National Museums of Zimbabwe, Bulawayo); CAS (Chinese Academy of Sciences, Beijing); CMNH (Cincinnati Museum of Natural History, Cincinnati); CU (Cornell University, Ithaca); DM (Durban Museum, Durban); DMNH (Delaware Museum of Natural History, Greenville); FLMNH (Florida State Museum of Natural History, Gainesville); FMNH (Field Museum of Natural History, Chicago); LSUMZ (Museum of Zoology, Louisiana State University, Baton Rouge); MCZ (Museum of Comparative Zoology, Harvard University); MNHN (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris); MVZ (Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley); MSU (Michigan State University Museum of Zoology, East Lansing); NMGL (National Museums and Galleries (Merseyside Museums), Liverpool); OU (Oklahoma University Stovall Museum); NMM (National Museums of Malawi, Blantyre); QM (Queensland Museum, Brisbane); RMNH (Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden); UMMZ (University of Michigan Museum of Zoology); UNAM (the Universidad Nacional Autónoma de México); UNLV (University of Nevada at Las Vegas, Las Vegas); USNM (National Museum of Natural History, Washington, D.C.); UWBM (Burke Museum, University of Washington, Seattle); WFVZ (Western Foundation of Vertebrate Zoology, Camarillo, California); YPM (Yale Peabody Museum, New Haven); ZFMK (Museum Alexander Koenig, Bonn); and ZMUC (Universitets Zoologiske Museum, Copenhagen). UNAM, UWBM and Sabah Parks (Zoology) provided images or loaned specimens now in their collections. Feathers from live birds were sent by Luis Baptista, Jürgen Nicolai and many aviculturists. Kristina M. Sefc helped deter-

mine molecular sequence data for *Pholidornis* and other Old World songbirds. The National Science Foundation (NSF), Boston University and the University of Michigan provided financial support.

LITERATURE

- ARCTANDER, P. & FJELDSÅ, J. (1994): Avian tissue collections for DNA analysis. *Ibis* **136**: 359-360.
- ARCTANDER, P. (1995): Comparison of a mitochondrial gene and a corresponding nuclear pseudogene. *Proc. Roy. Soc. London, series B Biol. Sci.* **262**: 13-19.
- BAPTISTA, L. F., LAWSON, R., VISSER, E. & BELL, D. A. (1999): Relationships of some mannikins and waxbills in the Estrildidae. *J. Ornithol.* **140**: 179-192.
- BENSASSON, D., ZHANG, D.-X., HARTL, D. L. & HEWITT, G. M. (2001): Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses. *Trends Ecol. Evol.* **16**: 314-321.
- CHAPIN, J. P. (1954): The birds of the Belgian Congo, part 4. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **75B**.
- CLARK, G. A. (1973): Notched toe pads in climbing oscines. *Condor* **75**: 119-120.
- CLAYTON, N. S. (1989): The effects of cross-fostering on selective song learning in estrildid finches. *Behaviour* **109**: 163-175.
- COOPER, A. (1994): DNA from museum specimens. In: *Ancient DNA* (ed. B. Herrmann & S. Herrmann), pp. 149-165. New York: Springer.
- COOPER, A., RHYMER, J. M., JAMES, H. F., OLSON, S. L., MCINTOSH, C. E., SORENSON, M. D. & FLEISCHER, R. C. (1996): Conservation management of island endemics using ancient DNA. *Nature* **381**: 484.
- COOPER, A., LAZUELA-FOX, C., ANDERSON, S., RAMBAUT, A., AUTIN, J. & WARD, R. (2001): Complete mitochondrial genome sequences of two extinct moas clarify ratite evolution. *Nature* **409**: 704-707.
- CRACRAFT, J. & FEINSTEIN, J. (2000): What is not a bird of paradise? Molecular and morphological evidence places *Macgregoria* in the Meliphagidae and the Cnemophilinae near the base of the corvoid tree. *Proc. R. Soc. London, series B Biol. Sci.* **267**: 233-241.
- DUMBACHER, J. P. & FLEISCHER, R. C. (2001): Phylogenetic evidence for colour pattern convergence in toxic pitohuis: Müllerian mimicry in birds? *Proc. R. Soc. London, series B Biol. Sci.* **268**: 1971-1976.
- ELLEGREN, H. (1992): Polymerase-chain-reaction (PCR) analysis of microsatellites--a new approach to studies of genetic relationships in birds. *Auk* **109**: 886-895.
- ELLEGREN, H. (1994): Genomic DNA from museum feathers. pp. 211-217 in: *Ancient DNA* (eds. Herrmann, B. & Hemmel, S.). Springer-Verlag, New York.
- ENGSTROM, M. D., MURPHY, R. W. & HADDRATH, O. (1999): Sampling vertebrate collections for molecular research: practice and policies. pp. 315-330 in: *Managing the Modern Herbarium: An Interdisciplinary Approach* (eds. MEGSTER, D.A. & BYERS, S.C.). Society for the Preservation of Natural History Collections, Washington, D.C.
- FEHRER, J. (1993): Interspecies-Kreuzungen bei cardueliden Finken und Prachtfinken. In: *Typen des Lebens* (S. SCHERER, ed.), pp. 197-216. Studium Integrale, Pascal Verlag, Berlin.
- GLENN, T. C., STEPHAN, W. & BRAUN, M. J. (1999): Effects of a population bottleneck on whooping crane mitochondrial DNA variation. *Conservation Biology* **13**: 1097-1107.
- GRAVES, G. R. & BRAUN, M. J. (1992): Museums: storehouses of DNA? *Science* **255**: 1335-1336.
- GÜTTINGER, H. R. (1973): Kopiervermögen von Rhythmus und Strophenaufbau in der Gesangsentwicklung einiger *Lonchura*-Arten (Estrildidae). *Z. Tierpsychol.* **32**: 374-385.
- HILLIS, D. M., MORITZ, C. & MABLE, B. (eds.) (1996): *Molecular Systematics*, 2nd edn. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- HOUDE, P. & BRAUN, M. J. (1988): Museum collections as a source of DNA for studies of avian phylogeny. *Auk* **105**: 773-776.
- IMMELMANN, K., STEINBACHER, J. & WOLTERS, H. E. (1965): *Prachtfinken*. 2nd, revised edition. vol. **1**. Verlag Hans Limberg, Aachen.
- IMMELMANN, K., STEINBACHER, J. & WOLTERS, H. E. (1977): *Prachtfinken*. 2nd, revised edition. vol. **2**. Verlag Hans Limberg, Aachen.
- IRWIN, M. P. S. (1958): A description of the unrecorded gape and mouth markings of the locust finch, *Ortygospiza locustella* with some breeding and other notes. *Bull. Brit. Ornithol. Club* **78**: 127-129.
- JOHNSON, K. P., GOODMAN, S. M. & LANYON, S. M. (2000): A phylogenetic study of the Malagasy couas with insights into cuckoo relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **14**: 436-444.
- KLEIN, N. K. & PAYNE, R. B. (1998): Evolutionary associations of brood parasitic finches (*Vidua*) and their host species: analyses of mitochondrial restriction sites. *Evolution* **52**: 299-315.
- LEETON, P., CHRISTIDIS, L. & WESTERMAN, M. (1993): Feathers from museum bird skins--a good source of DNA for phylogenetic studies. *Condor* **95**: 465-467.
- LOPEZ, J. V., YUHKI, N., MASUDA, R., MODI, W. & O'BRIEN, S. J. (1994): Numt, a recent transfer and tandem amplification of mitochondrial DNA to the nuclear genome of the domestic cat. *Journal of Molecular Evolution* **39**: 174-190.
- LYNES, H. & SCLATER, W. L. (1934): Lynes-Vincent tour in Central and West Africa in 1930-31. Part II. *Ibis* **13** series, vol. **4**: 694-729.
- MUNDY, N. L., UNITT, P. & WOODRUFF, D. S. (1997): Skin from feet of museum specimens as a non-destructive source of DNA for avian genotyping. *Auk* **114**: 126-129.
- PÄÄBO, S. (1990): Amplifying ancient DNA. pp. 159-166 in: *PCR Protocols: a guide to methods and applications* (eds. INNIS, M. A., GELFLAND, D. H., SNINSKY, J. J. & WHITE, T. J.). Academic Press, San Diego.
- PAYNE, R. B. (1980): Behavior and songs in hybrid parasitic finches. *Auk* **97**: 118-134.
- PAYNE, R. B. (1997): Family Cuculidae (Cuckoos). pp. 508-607 in: *Handbook of the Birds of the World*, vol. 4 (eds. DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J.). BirdLife / Lynx Edicions, Barcelona.
- PAYNE, R. B. (1998): Brood parasitism in birds: strangers in the nest. *BioScience* **48**: 377-386.
- PAYNE, R. B., HUSTLER, H., STJERNSTEDT, R. SEFC, K. M. & SORENSON, M. D. (2002): Behavioural and genetic evidence of a recent population switch to a novel host species in brood parasitic indigobirds *Vidua chalybeata*. *Ibis* **145**: in press.
- PAYNE, R. B., SEFC, K. M. & SORENSON, M. D. (in prep.): Molecular genetic analysis of a hybrid *Vidua*: origin of hybrids, mate choice, and a colonization model of association of brood parasites and their hosts.

- PRINZINGER, R., KLEIM, J.-P., SCHROTH, W. & SCHIERWATER, B. (1997): DNA sequence analysis of mitochondrial cyt-b and the species status of *Laniarius dubiosus* (Rchw. 1899). *J. Ornithol.* **138**: 291-296.
- REMSEN, J. V. (1995): The importance of continued collecting of bird specimens to ornithology and bird conservation. *Bird Conservation Internat.* **5**: 177-212.
- RESTALL, R. L. (1996): A proposed new species of munia, genus *Lonchura* (Estrildinae). *Bull. Brit. Ornithol. Club* **116**: 137-142.
- RESTALL, R. (1997): *Munias and Mannikins*. Yale University Press, New Haven.
- RUEDAS, L. A., SALAZAR-BRAVO, J., DRAGOO, J. W. & YATES, T. L. (2000): The importance of being earnest: what, if anything, constitutes a „specimen examined“? *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**: 129-132.
- SEFC, K. M., PAYNE, R. B. & SORENSON, M. D. (2001): Characterization of microsatellite loci in village indigo-birds *Vidua chalybeata* and cross-species amplification in estrildid and ploceid finches. *Molecular Ecology Notes* **1**: 252-254.
- SEFC, K. M., PAYNE, R. B. & SORENSON, M. D. (2002): African forest radiations and relationships of sunbird-like warblers: moho *Hypergerus atriceps*, green hylia *Hylia prasina* and tit-hylia *Pholidornis rufiae*. *Ostrich*, in press.
- SEUTIN, G., WHITE, B. N. & BOAG, P. T. (1991): Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analyses. *Canadian J. Zool.* **69**: 82-90.
- SIBLEY, C. G. & MONROE, B. L. (1990): *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven.
- SMITH, E. F. G., ARCTANDER, P., FJELDSÅ, J. & OSMAN GEDOW AMIR (1991): A new species of shrike (Laniidae: *Laniarius*) from Somalia, verified by DNA sequence data from the only known individual. *Ibis* **133**: 227-236.
- SOORENSON, M. D. & FLEISCHER, R. C. (1996): Multiple independent transpositions of mitochondrial DNA control region sequences to the nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **93**: 15239-15243.
- SOORENSON, M. D. & PAYNE, R. B. (1999): Cuckoos: molecular genetic estimates of phylogeny and the origins of brood parasitism. Abstract, American Ornithologists' Union, Cornell University, 1999.
- SOORENSON, M. D. & PAYNE, R. B. (2001a): A single origin of brood parasitism in African finches: implications for host-parasite coevolution. *Evolution* **55**: 2550-2567.
- SOORENSON, M. D. & PAYNE, R. B. (2001b): Phylogeny and biogeography of estrildid finches: tests of species limits and implications for the coevolution of estrildids and their brood parasites. *Ostrich Suppl.* **15**, Proc. 10th Pan-African Ornithol. Congress, Kampala, Uganda: 23.
- SOORENSON, M. D. & PAYNE, R. B. (2002): Molecular genetic perspectives on avian brood parasitism. *Integrative and Comparative Biology* **42**: in press.
- SOORENSON, M. D. & QUINN, T. W. (1998): Numts: a challenge for avian systematics and population biology. *Auk* **115**: 214-221.
- SOORENSON, M. D., AST, J. C., DIMCHEFF, D. E., YURI, T. & MINDELL, D. P. (1999): Primers for a PCR-based approach to mitochondrial genome sequencing in birds and other vertebrates. *Mol. Phylogen. Evol.* **12**: 105-114.
- TABERLET, P. & BOUVET, J. (1991): A single plucked feather as a source of DNA for bird genetic studies. *Auk* **108**: 959-960.
- THOMAS, W. K., PÄÄBO, S., VILLABLANCA, F. X. & WILSON, A. C. (1990): Spatial and temporal continuity of kangaroo rat populations shown by sequencing mitochondrial DNA from museum specimens. *J. Mol. Evol.* **31**: 101-112.
- VAN BALEN, S. (1998): A hybrid munia? *Bull. Brit. Ornithol. Club* **118**: 118-119.
- WINKER, K., BRAUN, M. J. & GRAVES, G. R. (1996): Voucher specimens and quality control in avian molecular studies. *Ibis* **138**: 345-346.
- WINKER, K. (2000): Obtaining, preserving, and preparing bird specimens. *J. Field Ornithology* **71**: 250-297.

Robert B. PAYNE, Museum of Zoology and Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109-1079, USA

Michael D. SOORENSON, Department of Biology, Boston University, 5 Cummington Street, Boston, Massachusetts 02215, USA

Molecular Phylogenetics – What can Museums Contribute?

Andreas J. HELBIG

University of Greifswald, Vogelwarte Hiddensee

Abstract. With the rapid increase of molecular applications in systematics and evolutionary biology, the role of museum collections is changing and broadening. In addition to specimen collections, museums should strive to build up tissue (including blood) collections specifically aimed at providing material for DNA typing or sequencing. Technical requirements for preservation and storage of tissues are trivial compared to traditional specimens. Obtaining suitable material is also much easier than obtaining material for specimens or skeletal preparations, so large numbers of samples can be stored (without freezing). Some recommendations are given on how to collect, preserve, label and store such material. Blood or soft tissue are best stored in 95-98 % ethanol, EDTA (10 %)-thymol buffer or DMSO-NaCl, none of which requires freezing for long-term storage. Fixation in formalin or blood sampling with heparin are to be avoided. Free availability of such samples to the scientific community and efficient exchange of information (e.g. via internet homepages of museums) on which species are available where are important prerequisites to make fuller use of existing collections.

Key words. Techniques for tissue collection, DNA analysis, avian collections

1. INTRODUCTION

With the technical innovations in molecular biology in the 1980s and 1990s, the use of DNA sequences and other types of molecular markers has become routine in fields such as systematics, phylogenetics, population genetics and behavioural ecology. In fact, most major advances in these fields over the past 20 years were entirely dependent on novel molecular methods such as polymerase chain reaction (PCR), DNA sequencing, single- or multi-locus genotyping and, coming into the fore just now, microarrays for the study of gene expression (e.g. ENARD et al. 2002). Enormous progress has been made in understanding the phylogeny of all kinds of organisms and many questions once thought to be unsolvable are now being tackled or can already be answered with a high degree of confidence. Prominent examples include the phylogeny of vascular plants (PRYER et al. 2001), in particular angiosperms (KUZLOFF & GASSER 2000), and of mammalian orders (MURPHY et al. 2001).

With these recent developments, the role of collections in natural history museums and the kinds of material they preserve has to be viewed in a new light. In many quarters of the biological sciences, especially in Germany, there is a general feeling that specimen collections are no longer needed for active research or, to put it another way, that no major advances in biology based on specimen collections are to be expected. This highly biased and pessimistic view must certainly change, but with it museum collections must also change to meet the demands of modern systematics and evolutionary research. Since it is no longer just the skin or the skeleton of a bird or mammal that researchers need to make full use of a spec-

imen, museums should make every effort to also preserve samples of soft tissue suitable for extraction of high molecular weight DNA.

Below I will give some recommendations for sample preservation from my own experience with DNA sequencing from avian material. Some opinions regarding the role of museum collections and ways of exchanging material follow.

2. PRESERVATION OF SAMPLES SUITABLE FOR DNA TYPING AND SEQUENCING

Under favourable conditions it is possible to extract amplifiable DNA from museum specimens up to the age of several decades (COOPER 1993, ELLEGREN 1993). However, such DNA is always degraded to various extents (depending on storage conditions) and obtaining the desired information from DNA of specimens not preserved for this purpose is technically much more demanding and more error-prone than from DNA of freshly preserved tissue. Collections of stuffed specimens, therefore, can be no substitute for a tissue collection specifically aimed at providing material for molecular studies.

Technical requirements for adequate preservation of tissue samples for DNA studies are rather trivial: 0.5 – 1 gram of fresh – preferably muscle – tissue should be cut up into small pieces and stored in 95-98% ethanol. No particularly high grade of ethanol is needed, most commercially available kinds will do. Samples should be stored in screw-top vials (glass or durable plastic) with a rubber-sealed screw-top. To minimize demand for space, 2 ml vials are ideal. If tissue is stored in small pieces in a ratio of 1 vol. tis-

sue to 1 vol. 98 % ethanol, sufficient material for dozens of DNA extractions (aliquots to different laboratories) can be stored in a 2 ml vial.

For optimal preservation of DNA, short post-mortem times are crucial, i.e. samples should be placed in ethanol as soon after death of the animal as possible (normally in the field just after collecting). Contamination can best be avoided by cutting tissue from inside the animal excluding parts that were exposed to the outside such as skin or feathers.

Long-term storage of ethanol-preserved samples is feasible without freezing. If cooling space is limited, storage at 4 °C is fully acceptable. Whether freezing at -18 ° to -22 °C provides any advantage justifying the additional cost is debatable, but it will not do any harm and minimizes potential problems of ethanol evaporation (which may occur even from rubber-sealed vials). Failure of freezers (e.g. due to a power failure) should not affect ethanol-preserved tissue samples. Apart from ethanol, various buffers, e.g. EDTA (10 %) – NaF (1 %) – Thymol (trace) solution (ARCTANDER 1988), DMSO (Dimethylsulfoxid) saturated with NaCl (ARCTANDER & FJELDSA 1994) or even laundry detergent (BAHL & PFENNINGER 1996) are probably equally suited for blood and soft tissue preservation. Deep-freezing is not necessary for any of these, but long-term storage at 4 °C is recommended. Unfortunately, high molecular-weight DNA can usually not be extracted from specimens or tissues fixed in formalin (or other histological fixatives) prior to storage in alcohol (CANN et al. 1993; personal experience). Fixation should, therefore, be avoided with material intended for later DNA analysis.

A seemingly trivial but often neglected issue is the labelling of samples. Labels should not be immersed with the tissue sample. Also, writing onto the vial with any kind of („permanent“) feltpen or other type of marker is not the ideal way of labelling, because such writing does tend to come off in the long term, especially if it comes into contact with alcohol or other solvents. In our tissue collection we use laser-printed labels taped with clear tape all around the (clean and dry) vial.

3. TYPES OF TISSUE TO BE PRESERVED

All types of tissues including blood or feathers can be preserved in the way described above. Preservation in ethanol is preferable over air-drying (of blood drops) or just keeping feathers sealed in a plastic bag. DNA can be isolated from most tissues and body components of an animal including skin, hair (HIGUCHI et al. 1988), feathers (TABERLET & BOUVET 1991; ELLEGREN 1993; LEETON et al. 1993), bones, teeth, egg shell membranes (STRAUSBERGER & ASHLEY 2001),

blood, semen, saliva and even cells in faeces (SEGELBACHER & STEINBRÜCK 2001). However, there are huge differences in the amount and quality of DNA that can be recovered and in the amount and technical sophistication of work required to extract DNA from the various sources. For these reasons, if there is a choice, one should preserve those tissues that are ideal for DNA isolation (muscle, blood), not necessarily those that are easiest to obtain or to store.

A major consideration, of course, is whether the animal needs to be killed. Apart from the fact that it is always preferable to have a complete voucher specimen along with a tissue sample, sampling for DNA analysis is possible in most cases without harming the animal and without compromising the efficiency of DNA extraction. In birds, there are two main options: blood or feathers. Blood has the advantage of yielding much greater quantities of DNA, which is important if several or many molecular analyses (e.g. sequencing of a number of different genes, each of which may require several PCR reactions) are to be conducted and if samples are to be collected for distribution to multiple laboratories. Some researchers advocate collection of feathers rather than blood on the grounds that (co-) amplification of nuclear copies of mitochondrial DNA („numts“) is less likely from feather DNA than from blood-derived DNA (PAYNE & SORENSEN, this issue). Although this is true, the argument is a weak one since avoidance of ‘numts’ should never rely primarily on the source of DNA. Mitochondrial sequence-specific primers and verification of sequence by amplification with several different primer combinations (preferably „long-fragment PCR“) are mandatory anyway to exclude amplification of non-target sequences. Given such precautions, mitochondrial sequences can be obtained from fresh, total DNA extracted from blood just as easily as from DNA of feathers (or internal body tissues).

Feathers, although easier to collect, have the drawback of containing very few (usually dead and dried) cells and correspondingly little DNA. In theory, this should not be a problem since a PCR reaction needs only a few target molecules to work. However, the smaller the amount of target DNA available, the fewer PCR reactions can be run, thus compromising the option to verify a sequence with alternative amplification primers. Also, the danger of (co-)amplifying contaminant sequences is inversely related to the amount of target DNA available to the PCR reaction. The fewer target molecules a PCR has to start from, the greater can be the relative proportion of non-target molecules that may be coamplified. This is a problem especially if PCR products are to be cloned, less so, if direct sequencing is intended. Thus, sampling for purposes of DNA typing or sequencing should be done in

a way that does not unnecessarily limit the amount of available target DNA.

Blood sampling, e.g. from the ulnar vein as described by ARCTANDER (1988), can be done even in small birds without harming the animal. Two points are important here:

- (1) In small birds one should not try to insert a syringe into the blood vessel. Rather, one should puncture the vessel, wait for a drop of blood to form, and take up the blood into a glass capillary by capillary action. Alternatively, a few drops of blood can be soaked up on a piece of clean tissue which is then immersed in ethanol (or an appropriate buffer).
- (2) Syringes and capillaries should not be heparinized and preservation buffer should not contain heparin. Clotting of blood, which occurs immediately in ethanol, is not a problem for later DNA extraction, so any anticoagulant is superfluous. Heparin will intercalate with the DNA double helix and thus block the PCR reaction. Although heparin can enzymatically be removed from blood samples if needed, this is expensive and should be avoided.

Taking blood from a bird can be done very quickly by a single person, although two people, one holding the bird, the other taking the blood, are preferable with large birds. Careful studies have shown that, if done properly, blood sampling does not have any negative effects even in small birds (ARDERN et al. 1994). In nestlings or moulting birds it is possible, of course, to obtain tissue by plucking a growing feather and preserving the basal part of the feather that contains highly vascularized living tissue. In that case the tissue-containing tip of the feather shaft should be cut off, split open and then be submerged in ethanol (or buffer).

4. ROLE OF MUSEUMS

Museum collections will be increasingly important in providing material not only for morphological, but also for molecular studies. As with specimens, they should function as repositories of material that is freely available to the scientific community. Obtaining adequate material for tissue collections is much easier than obtaining animals appropriate for specimen preparation. Animals collected or sampled in the wild, those that died in zoos or bird parks, victims of collisions with human-made structures (windows, wires) or even fresh road kills are a perfectly good sources of material for molecular analysis. Many species can be sampled at bird-ringing stations or on ringing expeditions. It is worth keeping in mind, though, that samples from birds of known breeding

status with exact geographic origin are scientifically more valuable than samples from migrants caught during routine operations at fixed ringing stations.

Given the minimal technical requirements and cost involved, I strongly encourage all museums to build up tissue collections in addition to their specimen holdings. Whenever possible, the entire animal should be kept as a voucher specimen. However, there are many reasons why this may not be feasible: conservation or ethical considerations (especially in large and rare species), lack of permits to kill an animal, taxidermists' work hours involved in preparing a specimen, space requirements for storage, labour of collection maintenance etc. Also, in population-genetic and phylogeographic studies requiring large sample sizes it may not be feasible to preserve all specimens from which samples are taken. For instance, in a phylogeographic study of the *Larus argentatus* - *fuscus* group we have sequence DNA of over 1200 individuals (LIEBERS et al. 2001; LIEBERS & HELBIG 2002). No matter how desirable it would be to have voucher specimens of all these birds, few museums would be able and willing to prepare and store such a number of large-bodied specimens. Depending on the species involved, alternative kinds of voucher material can be archived, e.g. identifiable body parts (a set of feathers or dried wings in case of birds, skulls), alcohol-preserved whole specimens or photographs (labelled with sample identification number).

5. AVAILABILITY OF MATERIAL

The building up of tissue collections should not be limited by the research interests of their curators, but should ideally be targeted at the requirements of the scientific community as a whole. This means that taxonomical collections should be as broad as possible and material should be freely available to any researcher requesting it (perhaps against an appropriate fee, if necessary). In most cases, many aliquots can be obtained from a single sample so that repeated study of material from the same source is possible.

Museums should build up an information system enabling researchers to find out where they can obtain material of a particular species of interest. Several large museums already have publicly accessible inventories of their holdings that can be searched via the internet. It would be desirable to establish a universal information system among museums of a particular country or within Europe to enable a quick overview over collection holdings. But even before such a system is in place, simple lists on a museum's home page are an essential step in the right direction and do not require much work to be established and kept up to date.

By meeting the new demands of molecular systematic research, museums may counter the unfortunate trend of decreasing public awareness of the importance of their collections to modern science. In the long run, this may also foster an improved cooperation between „traditional“ museum systematists working with morphological characters and molecular phylogeneticists.

LITERATURE

- ARCTANDER, P. (1988): Comparative studies of avian DNA by restriction fragment length polymorphism analysis: convenient procedures based on blood samples from live birds. *J. Ornithol.* **129**: 205-216.
- ARCTANDER, P. & FJELDSÅ, J. (1994): Avian tissue collections for DNA analysis. *Ibis* **136**: 359-360.
- ARDERN, S.L., MCLEAN, I.G., ANDERSON, S., MALONEY, R. & LAMBERT, D. M. (1994): The effects of blood sampling on the behavior and survival of the endangered Chatham Island Black Robin (*Petroica traversi*). *Conserv. Biol.* **8**: 857-862.
- BAHL, A. & PFENNIGER, M. (1996): A rapid method of DNA isolation using laundry detergent. *Nucl. Acid Res.* **24**: 1587-88.
- CANN, R. L., FELDMAN, R. A., FREED, L. A., LUM, J. K. & REEB, C. A. (1993): Collection and storage of vertebrate samples. In: *Methods in Enzymology* **224**: 38-51.
- COOPER, A. (1993): DNA from museum specimens. - In: Herrmann, B. & S. Herrmann (eds.): *Ancient DNA*. Pp. 149-165. Springer Verlag, New York.
- ELLEGREN, H. (1993): Genomic DNA from museum bird feathers. - In: B. Herrmann & S. Hummel (eds.): *Ancient DNA*. Pp. 211-217. Springer-Verlag, New York.
- ENARD, W., KHAITOVICH, P., KLOSE, J. et al. (2002): Intra- and interspecific variation in primate gene expression patterns. *Science* **296**: 340-343.
- HIGUCHI, R., VON BEROLDINGEN, C. H., SENSABAUGH, G. F. & ERLICH, H. A. (1988): DNA typing from single hairs. *Nature* **332**: 543-546.
- KUZOFF, R. K. & GASSER, C. S. (2000): Recent progress in reconstructing angiosperm phylogeny. *Trends Plant Sci.* **5**: 330-336.
- LEETON, P., CHRISTIDIS, L. & WESTERMAN, M. (1993): Feathers from museum bird skins – a good source of DNA for phylogenetic studies. *Condor* **95**: 465-466.
- LIEBERS, D. & HELBIG, A. J. (2002): Phylogeography and colonization history of Lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*) as revealed by mtDNA sequences. *J. Evol. Biol.* **15**.
- LIEBERS, D., HELBIG, A. J. & DE KNIJFF, P. (2001): Genetic differentiation and phylogeography of gulls in the *Larus fuscus* – *cachinnans* group (Aves: Charadriiformes): inferences from mitochondrial control region sequences. *Molecular Ecology* **10**: 2447-2462.
- MURPHY, W. J. et al. (2001): Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science* **294**: 2348-2351.
- PAYNE, R. B. & SORENSEN, M. D. (2003): Museum collections as sources of genetic data. *Bonn. zool. Beitr.* **51**: 9-16.
- PRYER, K. M., SCHNEIDER, H., SMITH, A. R., CRANFILL, R., WOLF, P. G., HUNT, J. S. & SIPES, S.D. (2001): Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* **409**: 618-621.
- SEGELBACHER, G. & STEINBRÜCK, G. (2001): Bird faeces for sex identification and microsatellite analysis. *Vogelwarte* **41**: 138-142.
- STRAUSBERGER, B. M. & ASHLEY, M. V. (2001): Eggs yield nuclear DNA from egg-laying female cowbirds, their embryos and offspring. *Conserv. Gen.* **2**: 385-390.
- TABERLET, P. & BOUVET, J. (1991): A single plucked feather as a source of DNA for bird genetic studies. *Auk* **108**: 959-960.

Andreas J. HELBIG, University of Greifswald, Vogelwarte Hiddensee, Zum Hochland 17, D-185656 Kloster. Email: helbig@mail.uni-greifswald.de

Methods of Systematic and Taxonomic Research on Passerine Birds: the Timely Example of the *Seicercus burkii* Complex (Sylviidae)¹⁾

Part 2 ²⁾

J. MARTENS, S. ECK, M. PÄCKERT & Y.-H. SUN

Zoologisches Institut der Universität Mainz, Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden
& Institut of Zoology, Beijing

Abstract. In 1999 *Seicercus burkii* auct. was recognized as a species swarm by two groups of investigators, and its components were analyzed. This paper summarizes what is known at present about this highly complex species group and includes some new findings of our own. The following species are distinguished: *S. burkii sensu stricto* (Himalayas), *S. whistleri* with the two subspecies *S. w. whistleri* (Himalayas) and *S. w. nemoralis* (foothills of the eastern Himalayas, N Burma), *S. valentini* with the two subspecies *S. v. valentini* (central and S China) and *S. v. latouchei* (SE China), *S. omeiensis* (China: Sichuan, Burma ?), *S. soror* (central and SE China) and *S. tephrocephalus* (central, S and SE China, NW Burma, N Vietnam). *S. affinis intermedius* (central and SE China) is included in the *S. burkii* complex on the basis of morphological and molecular-genetic characters; more information is needed regarding *S. a. affinis* (E Himalayas) and the *affinis* offshoot „*ocularis*“ in Vietnam. Molecular-genetic investigations confirm a close relationship between the species with backs coloured a bright green, sharply outlined black crown-stripes and (with a single exception) consistent song-syntax characters. In the Chinese mountains up to four species, and in the Himalayas two or possibly three, can coexist on a mountain slope in well-defined vertical parapatry. Local sympatry can (except at the boundaries of the distributional belts) assemble up to three species in a high population density (China: Sichuan). The species of the *S. burkii* complex live at altitudes ranging from the subtropical foothills (in China down to about 550 m) to the cold-temperate zone of the subalpine coniferous forest belt (Nepal 3800 m: *S. whistleri*; China, Emei Shan 3099 m: *S. valentini*).

Key words. *Seicercus burkii* complex, species swarm, SE Asia, morphology, vocalizations, molecular genetics, speciation

1. INTRODUCTION

Large collections in zoological museums have long been an indispensable basis for taxonomic-systematic research. But it has become evident time and again that an equally essential element in new insights and incentives is meticulous fieldwork, which can reveal „fractures“ in species previously regarded as homogeneous. Usually the first feature to be detected in the field is differences in the vocal repertoire. These indicate potential isolating mechanisms that can differentiate or separate allopatric or even sympatric populations. A relatively new development is that, owing to modern recording techniques, vocal documentation is now of such good quality that it ranks as high as morphological evidence. This calls for a re-evaluation of museum collections and a search for morphological characters that might complement the acoustical findings. Conversely, we know of examples in which material collected and compared using classical methods has given rise to discoveries subsequently confirmed in the field.

Even today, however, collections almost always lack not only song specimens, i.e. auditory documentation to accompany specific skins on deposit, but also the tissue samples that are now indispensable for studies in molecular genetics. The ideal combination is the

individual bird as a scientific preparation, plus song recording and tissue sample. The consequence is that an initial suspicion that one is dealing with a cryptic species demands extensive fieldwork within the distribution area, all the more so if the situation turns out to be complex and the diversity of forms involved proves greater than expected. Small-scale distribution patterns, horizontal as well as vertical, vocalizations, playback experiments substantiated by recordings, and the availability of song specimens and tissue samples nowadays, in most cases, constitute an essential basis for further systematic, taxonomic and evolutionary analysis.

Our example (*Seicercus*) is a case typical of cryptic species, in that the decisive morphological characters only „take shape“ when considered in the light of acoustic and molecular data, and hence demand especially careful data acquisition. Here we report on the *Seicercus burkii* complex (Sylviidae: standing close to, if not within *Phylloscopus*; see MARTENS et al.

¹⁾ Results of the Himalaya Expeditions of J. Martens, No. 245. – For No. 244 see: J. Ornith. 143, 2002. – J. M. sponsored by Deutscher Akademischer Austauschdienst and Deutsche Forschungsgemeinschaft.

²⁾ Part 1: Zool. Abhandl. Dresden 50 (1999): 281-327.

1999: 283) of the Himalayas, China and countries bordering them to the south. Using many methods this group has been shown to be a species swarm. It has now become evident that *S. burkii* auct. is a complex of at least seven biospecies, each of which can be identified by several characters (although these are more or less inconspicuous). So far, however, their areas of distribution remain unclear, to say nothing of their ecological requirements. Nor are their behavioural characters known, apart from vocalization. Hence there is as yet no good explanation of the fact that in some mountainous regions as many as four species are present, in a strictly vertically segregated arrangement, whereas in others three species live side by side at the same altitude. In the present paper we summarize the current state of our knowledge about this recently unmasked species complex, so far unparalleled in the Palearctic and Indomalayan (Oriental) regions for sympatric species diversity and abundance.

2. MATERIAL

Our knowledge of the *burkii* complex is based on extensive field studies in Nepal (1969-2001, six trips during the breeding season, over two years of field sojourns, cf. MARTENS 1987, MARTENS & ECK 1995: 52-64) and China (1997-2002, four trips during the breeding season, 20 weeks of field sojourns in three provinces where *Seicercus* is present). During these studies a large amount of material was collected, including skins, song specimens and tissue samples. We concentrated particularly on the combined documentation of song and tissue samples to complement the skins, and for 22 individuals all these parameters are satisfied. One skin is accompanied only by a song recording. For molecular-genetic analysis 72 samples from seven species of the *burkii* complex are available. The external characters were studied by examining (about) 260 skins from various collections, 58 of which we collected ourselves. The sites where they were found, their vertical distribution, and the state of the gonads are thus unequivocally documented. Our specimens have been deposited in the Museum A. Koenig in Bonn (Nepal 1969-1995, 10 indiv.), the Museum für Tierkunde in Dresden (China, Nepal 2001, 47 indiv.) and the Zoological Museum, Chinese Academy of Sciences, Beijing (1 paratype of *S. omeiensis*).

3. GENERAL CONSIDERATIONS REGARDING THE *S. BURKII* COMPLEX

The *S. burkii* complex comprises medium-sized leaf warblers (ca. 7 g), all of which are remarkably uniform in colouration and patterning (Figs. 1, 2; colour plates and photos in MARTENS et al. 1999, 2000, ALSTRÖM & OLSSON 1999): bright to dull green back, bright yellow underside with fine differences in the shade of yellow, from lemon to nearly orange; head with two irregularly to sharply outlined black lateral crown-stripes and a green or grey median crown-stripe. A few grey to greenish feathers can be scattered

through the basic colour of the median stripe. The eyes are surrounded by yellow feathers that form a delicate ring varying in width: widest in *S. affinis intermedius* (photos in ALSTRÖM & OLSSON 2000), narrowest in *S. omeiensis* (photo in MARTENS et al. 2000). Of the two Himalayan species *S. burkii* s. str. and *S. whistleri* (Figs. 1, 2), the latter has a distinctly broader and irregular eye ring broadened at the back edge and coloured a particularly luminous yellow (Figs. 1a, b). Only in *S. affinis* is there a gap at the top of the ring. Darker areas in the eye ring can be present (in all species?) at the upper edge of the eye, and occasionally there is a fine, sharp interruption at the back edge (*S. tephrocephalus*; *S. burkii* s. str., Plate 2a, page 25). In all species, the inner vanes of tail feathers T6 and T5 always bear white markings, which may also be present on T4; but never so in *S. soror* (only T6, though there is a hint on T5), and the same positions (T6-T4) are always occupied by large white areas in *S. w. whistleri* (Plate 1c, page 25) and *S. w. nemoralis*. There can be slight interindividual variability; for instance, in *S. burkii* s. str. (Plate 2c, d) and *S. tephrocephalus* the tip of T4 also occasionally has a white spot (quite large in Plate 2c, d).

4. DISTRIBUTION

The *S. burkii* complex, as it is currently understood, is distributed along the entire Himalayan chain, from an area to the west of northern Pakistan (ROBERTS 1992, *S. w. whistleri* according to high-altitude records during the breeding season) as far as SE Tibet (ALSTRÖM & OLSSON 2000; *S. burkii* s. str.), then from the forested regions on the eastern flank of the Tibetan plateau northwards to S Gansu (Lianhua Shan, *S. v. valentini*), and along the southern and northern flanks of Qin Ling (*S. v. valentini*, *S. omeiensis*, *S. soror*, *S. tephrocephalus*) to Guandong and to the Wuyi Shan in Fujian (*S. valentini latouchei*, *S. tephrocephalus*?, *S. affinis intermedius*). In the southwest the range is bounded by Mt. Victoria in Burma (*S. omeiensis*, *S. tephrocephalus*, *S. whistleri nemoralis*); although the position of its boundary towards the east is still unknown, it extends to northern Vietnam (Fan Si Pan, *S. tephrocephalus*; ALSTRÖM & OLSSON 1999) and occasional observations have been made in southern Vietnam (*S. affinis* „ocularis“, ROBINSON & KLOSS 1919). It is likely that species of the *burkii* complex are present throughout central and southern China in (still) forested mountains above ca. 500-600 m, perhaps in dense populations, even in secondary growth. Lowland plains are evidently avoided (cf. CHENG 1987, 2000).

S. poliogenys (NE India) is probably closely related to the *burkii* complex, but *S. xanthoschistos* is not, nor are the southeast Asian species with brown head coloration: *S. castaniceps*, *S. montis* and *S. grammiceps*.

5. PLUMAGE PROPORTIONS OF THE *SEICERCUS* SPECIES

It has long been recognized that deviations in relative dimensions, such as the lengths of wings and tail, are among the more significant diagnostics. During our preliminary comparisons, some individuals of the Himalayan „*Seicercus burkii*“ were found to have conspicuously short tails, and this did indeed prove an important indicator. Consider these relative tail lengths: in 13 *S. burkii* s. str.: 76-80 %, \bar{x} =78.3 s.d. 1.52; in 73 *S. w. whistleri* 79-88 %, \bar{x} =83.4 s.d. 2.00; *S. w. nemoralis* s.str. is again relatively long-tailed (see below under *S. whistleri* and MARTENS et al. 1999: 287, Fig. 4). Among the species sympatric in China the new species *S. soror* is distinctly short-tailed: relative tail length 74-81 %, \bar{x} =77.3 s.d. 1.71 in comparison to *S. omeiensis* ([77.4 %] 82-86 %, \bar{x} =83.9, s.d. 1.26 n =10). Corresponding to this relatively short-tailed condition is a somewhat elongated wing with a tendency towards a higher hand-wing index (\bar{x} =16.1 %, s.d. 0.87 in 11 *omeiensis* as opposed to \bar{x} =18.5 %, s.d. 1.61 in 24 *soror*). The hand-wing index, firmly established as a character for many decades, was confused with the primary projection by ALSTRÖM & OLSSON (2000: 499) (for details on this subject see ECK & ENGLER 2001: 362-363). *S. tephrocephalus* („*distinctus*“), n =52 from its entire range, has a wing length of at most 57 mm, smaller than *S. omeiensis*, but the same relative tail length as the latter, \bar{x} =84.3 %, s.d. 2.11, and a distinctly lower hand-wing index, n =52 *tephrocephalus* \bar{x} =13.9 %, s.d. 2.00; n =11 *omeiensis* \bar{x} =16.1, s.d. 0.87. The largest species is *S. valentini*, with measurements for the ssp. *valentini* as follows: wing length maximally 65 mm; hand-wing index \bar{x} =16.7 %, s.d. 1.22; relative tail length \bar{x} =82.7 %, s.d. 2.11.

6. TAXONOMY

Despite certain differences the analyses of the „*burkii* diversity“ by the Swedish group (ALSTRÖM & OLSSON 1999) and the German group (MARTENS et al. 1999) are extremely similar. MARTENS et al. (1999) were more reluctant to combine vicariant taxa into polytypic species. They named a total of eight taxa, the combination of which to form biospecies was not clearly discernible in all cases. ALSTRÖM & OLSSON (1999) defined five species, two of which were each divided into two subspecies. This should be accepted. One difference between the two interpretations lies in the geographical extent of the two subspecies of *S. whistleri*, and of the southern range limit of *S. omeiensis*. A discussion of these points follows below.

S. tephrocephalus (ANDERSON, 1871): ALSTRÖM & OLSSON (1999) assigned to this taxon three population

groups („group 4“, „group 5“, „group 6“) that they regarded as conspecific. However, in the present interpretation the name comprises two species, *S. tephrocephalus* and *S. omeiensis*.

6.1. *Seicercus tephrocephalus* (ANDERSON, 1871) [= *tephrocephalus* „group 4“ (and „group 5“) in ALSTRÖM & OLSSON 1999].

ALSTRÖM & OLSSON (1999) established a neotype for *Culicipeta tephrocephala* ANDERSON, 1871, because the type material in the Calcutta Museum has evidently been lost. This neotype (New York 450451) can be identified as *Cryptolopha burkii distincta* LA TOUCHE, 1922. The small size (wings 51.0 mm, tail 40.5 mm), the sharply outlined black lateral crown-stripes and the grey colouration between crown-stripes and eye argue for this interpretation. ALSTRÖM & OLSSON (1999) also describe these populations („group 4“, „group 5“) as distinctly short-winged (maximum 57 mm). MARTENS et al. (1999) referred to this readily identifiable form as *S. distinctus* (LA TOUCHE). The illustration of the *tephrocephalus* type in an excellent colour drawing by KEULEMANS in ANDERSON (1878, Plate L) is in marked contrast to the description of the neotype of *S. tephrocephalus* by ALSTRÖM & OLSSON (1999) (cf. Plate 1 in Ibis 141, 1999). *S. tephrocephalus* (sensu ANDERSON 1871, 1878) and *S. distinctus* (sensu MARTENS et al. 1999) are very different species within the *burkii* complex, in their size, colouration, and patterning. It is our opinion that ANDERSON (1871, 1878) and ALSTRÖM & OLSSON (1999) were referring to different taxa in the *burkii* complex, and that the neotype does not conform to ANDERSON'S intentions. According to this neotype declaration, *distinctus* (LA TOUCHE) sensu MARTENS et al. 1999 is the same taxon as *tephrocephalus* „group 4“ sensu ALSTRÖM & OLSSON. Species *S. distinctus* of MARTENS et al. (1999) must therefore now be called *S. tephrocephalus*. This leaves the taxon originally established by ANDERSON without a name, so the lost name must be replaced by *S. omeiensis* MARTENS, ECK, PÄCKERT & SUN, 1999. A tissue sample of a winter visitor belonging to the *burkii* complex collected in Cambodia (F. STEINHEIMER leg., Tring 2000.5.42), and exhibiting the characters of *tephrocephalus* sensu ANDERSON (1871, 1878), was found to have an *omeiensis* haplotype (cyt b). Hence the northern (*omeiensis*; W China) and southern populations (*tephrocephalus* sensu ANDERSON, non sensu ALSTRÖM & OLSSON; Burma), which differ only slightly in colour, should be united in a single species. All other names in the *burkii* group are unavailable for the southern population („*tephrocephalus*“), as they have been assigned to other valid

species or subspecies. To minimize the potential for confusion, in the present paper we use the nomenclature that results from the situation just described. For the moment, it provides the greatest stability.

Distribution: widely distributed in the tropical/subtropical part of southeastern Asia (in China as far north as Shaanxi: Taibai Shan, also Burma, N Vietnam).

6.2. *Seicercus omeiensis* MARTENS, ECK, PÄCKERT & SUN, 1999 (= *tephrocephalus* „group 6“ sensu Alström & Olsson, 1999), *S. omeiensis* in ALSTRÖM & OLSSON (2000).

S. tephrocephalus (syn. *distinctus*) inhabits China, along with *S. omeiensis* (= *tephrocephalus* „group 6“ sensu ALSTRÖM & OLSSON), as a species sharply separated in every respect. The taxon *tephrocephalus* (ANDERSON, 1871) was considered by MARTENS et al. (1999), on the basis of the colour illustration by KEULEMANS (see also HARTERT 1907: 496) and a number of skins from Burma, not to be identical to either *distinctus* LA TOUCHE or differently coloured Chinese representatives (= *S. omeiensis*). The Burmese birds (12 specimens from Burma: Mt. Victoria, Mt. Popa, Dudaw Taung, Maymyo), for which neither vocal nor genetic characters were known, have distinctly yellow upperparts than the Chinese *omeiensis*, but it is necessary to compare series to notice the difference. In 1999, it seemed appropriate to keep all three forms taxonomically separate, and to wait until more information is known about them before linking them. This proved to be correct. It still needs to be determined whether *omeiensis* s.l. breeds in Burma; two individuals were found in Karenni/Burma on 15. and 16.IV.1939 (Tring: 1948.80.883 and .884), which is at least the beginning of the breeding season.

Distribution: a species with (as far as is known) a small range; specimens found at four sites in Sichuan (Emei Shan, Wawu Shan, Qincheng Back Mts.) and Shaanxi (Taibai Shan); Burma?

6.3. *Seicercus burkii* s. str. (BURTON, 1836) – Plate 2

Both groups of authors agree in giving this name to the populations at lower altitudes in the Himalayas to distinguish them from higher-altitude populations. This is a species with bright green dorsal plumage, predominantly green median crown-stripe and lateral crown-stripes strikingly set off in black (Plate 2a-c). Over the whole area *S. burkii* is a vertical vicariant of *S. whistleri*, always occupying the lower distributional belt.

Distribution: Himalayan chain, westernmost documentation in Garhwal (Irani, 30.VI.1914 and Dsoli/Tarag-Tal, 23.V.1925; specimens Tring 1949whi1 .12799 and .12800); in the SE the range extends into

the Garo Hills/Assam (Ann Arbor 188750, 11.IV.1950) and to SE Tibet (ALSTRÖM & OLSSON 2000). **Locus typicus**: originally not specified, by neotype establishment „Sikkim“ (ALSTRÖM & OLSSON 1999).

6.4. *Seicercus whistleri* TICEHURST, 1925 (ALSTRÖM & OLSSON 1999, 2000: polytypic species with two ssp: *S. w. whistleri* and *S. w. nemoralis*). – Plate 1.

According to ALSTRÖM & OLSSON (1999, 2000), *S. whistleri* is polytypic. In addition to the nominate form in the western and central Himalayas, the ssp. *nemoralis* KOELZ, 1954 is said to inhabit the E Himalayas from Nepal, NE India (Lushai Hills) and Burma as far south as Mt. Victoria. Topotypical *nemoralis* (Lushai and Naga Hills, NE India), as well as specimens from Burma, have relatively longer tails than the central Himalayan *whistleri* (including topotypical birds), which in turn are a uniform group. The breast of *nemoralis* is delicately orange-coloured („brownish“ in ALSTRÖM & OLSSON 1999, 2000), but because this feature is not constant between *nemoralis* and *whistleri* (Nepal, Sikkim, Bhutan; cf. ALSTRÖM & OLSSON 1999, 2000), colour characters are not suitable for subspecies separation. Therefore MARTENS et al. (1999) and MARTENS & ECK (2000) initially employed the relative tail length (l. c. 1999: Fig. 4) for identification. They found in *whistleri* (for distribution see below) 79-88 %, $\bar{x}=83.4$ s.d. 2.00 (n=73), of which in 28 from Nepal, including E Nepal $\bar{x}=83.4$ % s.d. 1.98, and in *nemoralis* (for distribution see below) 83-92 %, $\bar{x}=86.9$ s.d. 2.61.

The conspecificity of *whistleri* and *nemoralis*, which we are treating separately for the time being, remains to be corroborated. No vocalization recordings or cytb sequences of *nemoralis* from the type locality or from Burma have been published, or are otherwise available to us. Acoustically, and in their molecular genetics, all the investigated Nepalese populations of *S. whistleri* are uniform, apart from a total of seven slightly differing haplotypes (13 samples, from NW Nepal to the catchment region of the Arun in E Nepal, 700 km NW-SE extent).

Distribution: that of the two subspecies is unclear, depending on the criteria employed, but there is likely to be no sharp boundary. Nevertheless it is reasonable to consider *nemoralis* as limited to the easternmost Himalayas and foothills and to N Burma. Subdivision according to plumage proportions (see above): *S. w. whistleri* from the Pakistan NW Himalayas along the Himalayan chain into the eastern Indian Himalayas (Garo and Khasi Hills) and as far as SE Tibet; *S. w. nemoralis*: southern foothills of the eastern Himalayas (Lushai Hills and Naga Hills), presumably the mountains in adjacent Burma, south to Mt. Victoria.

6.5. *Seicercus valentini* (HARTERT, 1907) (ALSTRÖM & OLSSON 1999, 2000: polytypic species with two ssp: *S. v. valentini* and *S. v. latouchei*)

This is the largest species, with wing length up to 65 mm, followed by *S. whistleri*, the wing length of which reaches 62 mm. Both species inhabit the highest mountain slopes of all *burkii* complex members.

Sonagrams of the southeastern ssp. *latouchei* (Prov. Fujian) (ALSTRÖM & OLSSON 1999: Fig. 9h) confirm that this population does belong to *S. valentini*, though it is widely disjunct from the rest of the range in central China (Prov. Sichuan, Shaanxi, Gansu). The subspecific separation is based on fine colour differences (and perhaps smaller dimensions of *latouchei*).

Distribution: we have own material for the nominate form from Gansu (Lianhua Shan), Shaanxi (Taibai Shan), Sichuan (Omei Shan, Wawu Shan); autumn birds from Yunnan. **Locus typicus:** Taibai Shan (HARTERT 1907). – *S. v. latouchei*: SE China, Prov. Fujian and Hubei.

6.6. *Seicercus soror* ALSTRÖM & OLSSON, 1999

MARTENS et al. (1999) had no material for *latouchei* BANGS, and hence used the name provisionally and, as it turned out, erroneously for a new species inhabiting medium-altitude sites in the mountains of Sichuan and Shaanxi; at that time no type material was accessible. This taxon was described by ALSTRÖM & OLSSON (1999) as a new species, *S. soror*.

Distribution: Shaanxi, Sichuan, Guizhou, Fujian; in winter as far as Indochina, south to Cambodia (Eames et al. 2002).

6.7. *Seicercus affinis* (HODGSON, 1854) (ALSTRÖM & OLSSON 1999: not included, but see ALSTRÖM & OLSSON 2000)

According to our present understanding two disjunct (?) areas exist: *S. a. affinis* (HODGSON, 1854) in the eastern Himalayas from West Bengal through Bhutan and Arunachal Pradesh to NE India, Burma, N Vietnam (WATSON 1986); and *S. a. intermedius* (LA TOUCHE, 1898) in SE China in the provinces of Fujian and SW Yunnan (CHENG 1987). The latter has recently also been found widely disjunct in Sichuan (Emei Shan; MARTENS et al. 1999; MARTENS & ECK 2000: *Seicercus* spec.; ALSTRÖM & OLSSON 2000). The Ta-wie Mts./SE Yunnan are inhabited by *S. a. affinis* according to WATSON (1986: 259), but by *S. a. intermedius* according to CHENG (1987: 824)!

Molecular-genetic data place the eastern *S. a. intermedius* (Emei population) within the *burkii* complex.

In view of its conspicuously broad eye-ring with a gap at the top, *intermedius* was originally classified as a separate species (LA TOUCHE 1898), but later was incorporated into the Himalayan form. The Fujian population is notable in that the median crown-stripe can be a pure green or a pure grey (see JORDANS & NIETHAMMER 1940: 125-126; STRESEMANN 1940). The two specimens from Emei Shan have a grey median crown-stripe. The eye-ring is wider in the Fujian population than in that of the Emei (our own material, Museums Bonn and Beijing; ALSTRÖM & OLSSON 2000, Fig. 2), but it is yellow in both. The relationships of *S. a. intermedius* to the western nominate form and the Vietnam population regarding morphology (shape and colour of the eye-ring, dimensions, proportions), vocalizations, and molecular genetics, have not been clarified.

7. SURVEY OF THE SPECIES AND SUBSPECIES

7.1. Group 1

Seicercus affinis

Seicercus affinis affinis (HODGSON, 1854)

Loc. typ.: Nepal

Syn. ?*Cryptolopha tephrocephala ocularis* ROBINSON & KLOSS, 1919

Loc. typ.: Lang Bian, S. Annam

Seicercus affinis intermedius (LA TOUCHE, 1898)

Loc. typ.: Fukien

Syn. *Cryptolopha burkii cognita* LA TOUCHE, 1922

Loc. typ.: Kuantun, NW.Fukien [Fujian Prov.]

Seicercus burkii

Seicercus burkii (BURTON, 1836)

Loc. typ. restr.: Sikkim

Seicercus tephrocephalus

Seicercus tephrocephalus (ANDERSON, 1871)

Loc. typ.: Bhamô/Burma

sensu ALSTRÖM & OLSSON 1999: *tephrocephalus* „group 4“

Syn. *Cryptolopha birmanica* BEREZOWSKI & BIANCHI, 1891

Loc. typ. restr.: Lower Pegu/Burma, according to tests by ALSTRÖM & OLSSON 1999: 555

Syn. *Cryptolopha burkii distincta* LA TOUCHE, 1922 (= *S. distinctus* sensu MARTENS et al., 1999)

Loc. typ.: Mengtz/SO-Yunnan

7.2. Group 2

Seicercus whistleri

Seicercus whistleri whistleri TICEHURST, 1925

Loc. typ.: Dharmsala, Punjab

Seicercus whistleri nemoralis KOELZ, 1954

Loc. typ.: Sangau, Lushai Hills

Seicercus valentini

Seicercus valentini valentini (HARTERT, 1907)

Loc. typ.: Tsinling Mountains (in forest belt)
[Qing Ling, Shaanxi Prov.]

Seicercus valentini latouchei BANGS, 1929

Loc. typ.: Kuatun, Fukien [Guadun, Fujian Prov.]

Seicercus omeiensis

Seicercus omeiensis MARTENS, ECK, PÄCKERT & SUN, 1999

Loc. typ.: Mt. Emei, 2330 m, Sichuan Prov.

= sensu ALSTRÖM & OLSSON 1999: *tephrocephalus* „group 6“

ssp. in Burma ? (= *tephrocephalus* sensu MARTENS et al. 1999)

Seicercus soror

Seicercus soror ALSTRÖM & OLSSON, 1999

Loc. typ.: Hapiachen, Sichuan Prov.

= sensu MARTENS et al., 1999: *S. „latouchei“*, nec *latouchei* BANGS, 1929

8. SPECIES COMMUNITIES, BOTH HORIZONTAL AND VERTICAL

Previous experience has taught us that the species of the *burkii* complex are arranged in a vertical sequence in the individual mountain massifs, encountering one another at contact zones that are often sharply defined. Only in such a zone do two „altitudinal vicariants“ live effectively side by side in a confined space, so that a field observer, with luck, can hear both of them at the same time at a single site. Such cases have been described for Nepal and China (Sichuan: Emei Shan, MARTENS et al. 1999; ALSTRÖM & OLSSON 2000). The situation in the Taibai Shan (Shaanxi) is evidently the same, although documented in less detail by our own data sets (MARTENS et al. 1999). According to heterogeneous historical skin material, this stepwise vertical distribution is also indicated for other Chinese mountains (ALSTRÖM & OLSSON 1999, Fig. 12), as well as for Mt. Victoria in Burma (Myanmar) (MARTENS et al. 1999; ALSTRÖM & OLSSON 1999). However, when data from various mountains are combined (ALSTRÖM & OLSSON 1999, Fig. 12; cf. the individual data for *S. burkii* s. str. and *S. whistleri* in Nepal in MARTENS &

ECK 1995; MARTENS et al. 1999), it is readily apparent that the vertically adjacent range belts can overlap to varying degrees. With five species of the *burkii* complex, this „layering“ of species looks different in various parts of the Chinese mountains. Nevertheless, the sequence of species is always maintained, from (sub)tropical ones to those with a cool-temperate affinity. In the case of China, the species sequence from the base of the mountains into the peak regions appears as follows: *S. tephrocephalus* („*distinctus*“), *S. soror*, *S. affinis intermedius*, *S. omeiensis*, *S. valentini*. If there is not enough vertical space for both of them, either *S. tephrocephalus* or *S. soror* lives at low altitude, closer to the peak comes *S. omeiensis*, and above that the *S. valentini* belt regularly forms the upper edge of the range. These observations indicate distinct ecological/ethological incompatibility at a given site, at least in the contact zones. However, it is unclear to what extent potentially broader belts are reciprocally limited by competition at the contact zones. Would the individual belts be wider if a mountain massif were inhabited by fewer species (than three or even four), or just one? Earlier individual data indicate that ecological exclusion between the species is not complete, but it remained open whether it was a matter of only isolated „errors“ (occasional *burkii* in the *whistleri* area of Nepal, *soror* in the *valentini* area of the Emei, or *affinis intermedius* regularly in the *soror* area of the Emei) or whether local syntopy is frequent or even routine. In the Back Mts./ Qincheng Shan (70 km NW of Chengdu, Sichuan, 30°53' N 103°28' E) during the period 11.-16.V.2000, J. MARTENS and H.-Y. SUN found three species living together at high density at 1200 m, and documented this finding by skins, tissue samples and tape recordings: *S. soror* (3/4/6: skins/tissue samples/recordings), *S. tephrocephalus* („*distinctus*“) (2/4/1) and *S. omeiensis* (3/3/5). Almost all the documentation was obtained by chance (only 2 intentionally collected song specimens) at three mist-net sites in secondary deciduous forest. The vertical and horizontal extents of this coexistence belt could not be determined. Here a higher degree of ecological compatibility is indicated, and simultaneously a striking niche formation.

9. BIOACOUSTICS

The high degree of morphological similarity between the species in the *burkii* complex ought to have produced conspicuous variation in their vocalizations, but some species are very similar even in this respect. However, for most of the species clearly distinctive characters can be detected, especially in the case of the calls. These selective features are all the more important in view of the fact that in regions of sympatry, at

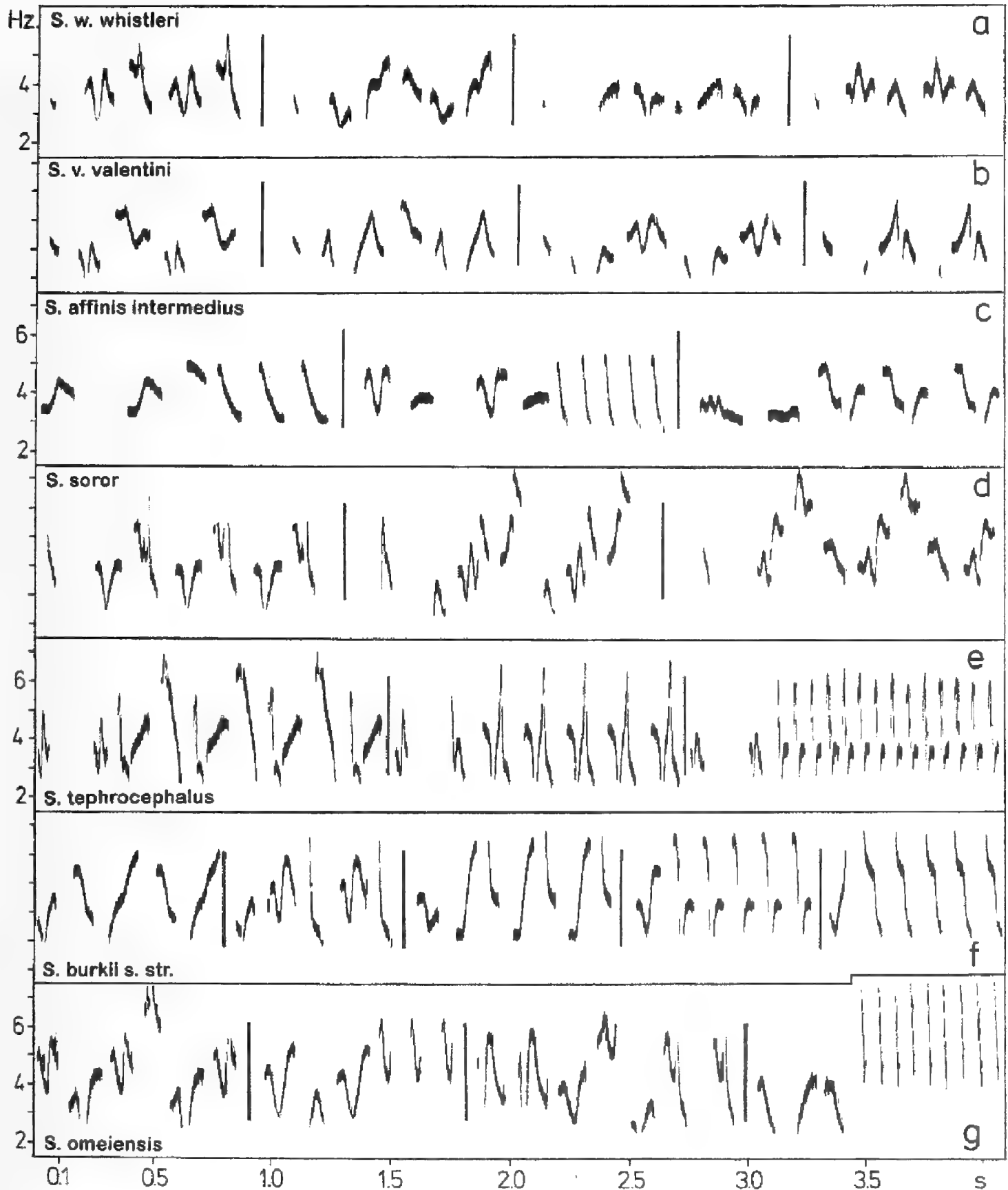


Fig. 1: Three, four or five verses of territorial song, respectively, of one male each of seven *Seicercus* species, **a:** *S. w. whistleri*, Irkuwa Khola, Bhojpur Distr., Nepal, 2750 m, 7 April 2001; **b:** *S. v. valentini*, Wawu Shan, Sichuan, China, 2750 m, 30 May 2000; **c:** *S. affinis intermedius*, Emei Shan, Sichuan, China, 1200 m, 21 May 2000; **d:** *S. soror*, Foping, Shaanxi, China, 900 m, 9 May 2000; **e:** *S. tephrocephalus*, Houzhenzi, Shaanxi, Taibai Shan, China, 1300 m, 8 May 2000; **f:** *S. burkii s. str.*, Irkuwa Khola, Bhojpur Distr., Nepal, 2160 m, 15 April 2001, **g:** *S. omeiensis*, Wawu Shan, Sichuan, China, 1800 m, 29 May 2000. – All recordings J. MARTENS.

least at the parapatry junctions of the vertically arranged range belts, certain species live within hearing distance of one another. Vocalizations would be expected to be especially significant here as premating isolating mechanisms to prevent interspecific mating. In characteristics of the strophe organization (syntax structures), and in the measurements we have so far made to characterize the songs, some remarkable similarities have been found between individual species: the songs of *S. burkii* (Nepal) and *S. omeiensis* (China: Sichuan) resemble one another so closely that they can hardly be distinguished in population and repertoire comparisons for individual males (Fig. 1f, g). In two playback experiments, however, *S. omeiensis* failed to „understand“ the song of *S. burkii* (Emei Shan, VI 1998). In contrast, local conspecific song of *S. omeiensis* always elicited a vigorous territorial response.

The songs of the seven species of the *burkii* complex that have so far been examined have a simple syntactic structure. However, the individual repertoire is not clearly discernable, because each male employs many conspicuously different strophe types. Each of these is produced with high precision and no variability. A male of any of the species that sings continuously for some time will go through its entire repertoire, often comprising more than 20 different strophes, and then start over again or subdivide the repertoire (irregularly) into small blocks of strophes, which in turn are repeated with no fixed rules.

Two species groups can be clearly separated on the basis of strophe structure: *S. whistleri*, *S. valentini* and *S. soror* on the one hand (Fig. 1a, b, d) and *S. burkii* s. str., *S. omeiensis*, *S. tephrocephalus* („*distinctus*“) and *S. affinis intermedius* on the other (Fig. 1f, g, e, c). In the strophes of the first group, a temporally offset introductory element with descending frequency is followed by an element group (called „phrase“ by ALSTRÖM & OLSSON 1999) composed of two (rarely three) elements. This element group is repeated once or rarely twice, which completes the strophe. Within this group, *S. whistleri* and *S. valentini* (which are allopatric at high altitudes in the Himalayas and Chinese mountains) are especially similar in their songs, which is (also) striking with respect to the small frequency bandwidth of the strophes ($x=2.4$ kHz in both species, $n=15$ for each). Slight differences are present in the *whistleri* and *valentini* songs. For instance, the *whistleri* song is 0.4 kHz higher than that of *valentini*, in both the lower and upper frequency range. *S. soror* (Fig. 1d) stands out from both of these in having a much broader frequency band ($x=4.4$ kHz; $n=20$).

The strophe syntax is more irregular in the second species group. A common feature is that each male sings many strophes that end in a trill, the components

of which are sometimes close together and sometimes further apart (Fig. 1f, g, e, c, „tremolo“ and „trill“ in ALSTRÖM & OLSSON 1999). This applies to 80 % of the trophes of *S. affinis intermedius*, 51 % for *S. tephrocephalus*, 48 % for *S. omeiensis* and 39 % for *S. burkii* s. str. The songs of *S. omeiensis*, *S. tephrocephalus* and *S. burkii* have a broad bandwidth ($x=4.0-4.6$ kHz), whereas those of *S. affinis intermedius* are very narrow ($x=2.3$ kHz). In both sonagram and auditory impression the songs of *S. omeiensis* and *S. tephrocephalus* closely resemble one another. That of *S. tephrocephalus* always begins with one or two broad-band introductory elements, which are either identical or very similar to the typical double call (Fig. 1e). The song of a *S. tephrocephalus* in a Vietnamese population was illustrated by ALSTRÖM & OLSSON (1999). From the available data, no geographical variability with respect to the Chinese populations (Shaanxi, Sichuan) can yet be discerned.

All seven species use quite different and clearly distinguishable calls (cf. MARTENS et al. 1999; ALSTRÖM & OLSSON 1999). These may be brief, steeply rising (*S. burkii* s. str.) or softer, descending (*S. valentini*) individual calls, or groups of two sharp calls each descending in frequency (*S. tephrocephalus*, *S. omeiensis*, *S. whistleri*). Complicated „call songs“ are produced by *S. soror* and *S. affinis intermedius*, and in the latter species each individual has a call repertoire. In characterizing the calls, ALSTRÖM & OLSSON (2000) emphasize that apart from one case their results agree well with those of MARTENS et al. (1999); only for *S. omeiensis* did their conclusions differ. The songs recorded by ALSTRÖM & OLSSON (1999, 2000) were evidently not exactly in the focus of the microphone during the recording process. When centring is imprecise, the fine click-like call and its closely apposed overtone fuse in the sonagram. In the present case the result is a structure very similar to the double calls of *S. tephrocephalus* (ALSTRÖM & OLSSON 1999, Fig. 11b from recording at Emei Shan). *S. tephrocephalus* has not been documented in this locality.

10. MOLECULAR GENETICS

In our study of the cytochrome-b gene (PÄCKERT et al., in prep.) seven taxa of the *burkii* complex were included: *S. burkii* s. str. (2 specimens, 1 locality E Nepal), *S. w. whistleri* (12 spec., 7 loc. W and E Nepal), *S. v. valentini* (15 spec., 4 loc. China: Sichuan, Gansu, Shaanxi), *S. omeiensis* (12 spec., 5 loc. China: Sichuan, Shaanxi; Cambodia), *S. soror* (15 spec., 4 loc. China: Sichuan, Shaanxi; Cambodia), *S. tephrocephalus* („*distinctus*“) (12 spec., 3 loc. China: Sichuan, Shaanxi; N Thailand) and *S. affinis intermedius* (2 spec., 1 loc. China: Sichuan). All but three originate from the respective breeding areas.

For each of *S. whistleri*, *S. valentini*, *S. omeiensis*, *S. tephrocephalus*, and *S. soror* between 12 and 15 samples were analyzed. In each case these were found to represent four (*S. tephrocephalus*) to nine (*S. omeiensis*, *S. soror*) different haplotypes, differing within the individual species by less than 1% bp. This intraspecific genetic diversity indicates a long, undisturbed development of large populations, and certainly not a rapid expansion of a haplotype-poor population from glacial relict areas. In the latter case only a single haplotype or a few very similar ones would be expected, and a large, widely distributed population would have recently, perhaps postglacially, arisen from a small relict population (KVIST et al. 2001).

The deep cleft in the cladogram separates two species groups: (i) the group with *affinis intermedius*, *burkii*, and *tephrocephalus*, and (ii) the group with *whistleri*, *valentini*, *omeiensis*, and *soror*. Hence *S. affinis intermedius* is definitely included in the *burkii* complex and is not a sister taxon of the rest of the *burkii* complex. The species in the first group are coloured a particularly bright green on their upperparts, and the crown-stripes stand out clearly in black. The three species are predominantly southern; that is their distribution is either (sub)tropical (*tephrocephalus* has the largest range, extending north into the Qing Ling chain/Shaanxi, south as far as N Vietnam) or limited to lower altitudes in the Himalayas (*burkii*). The species in the second group are distinguished by dull green tones on the upperparts, and their crown-stripes tend not to be sharply outlined and are coloured a faded-looking dark grey, often with scattered lighter grey or greenish feathers. The range of these species is centred on the northern parts of central China and the Himalayas; they occur at relatively high altitudes in the mountains, *S. whistleri* and *S. valentini* always in the uppermost belt of the vertical sequence of ranges. Locally both go as high as the cold-temperate coniferous belt.

The distance values between the individual species range from 5% to 9% (MARTENS et al. 1999) and are thus of the same magnitude as those of long-established species (ZINK & KLIČKA 2000). In no case are they young species differentiated as a result of separation events in the course of the Ice Ages. The highest values are found between the two species groups, which are separated by a deep split; the lowest values, around 5%, are within each of the two species groups.

In the songs of Group 1 the elements are variably arranged, and many trills are inserted. In group 2 element groups comprising 2-3 elements are repeated two or three times to form a strophe (see above, Bioacoustics). The only exception in this group is *S. omeiensis*, which like *S. burkii* and *S. tephrocephalus* incorporates many trills into its strophe. In view of this constellation, the strophe type of the second group may have evolved independently on two occasions.

11. DISCUSSION

The *Seicercus burkii* complex represents a species swarm which was analyzed with modern methods for the first time in 1999, by a Swedish and a German group. Earlier efforts (BANGS 1929, STRESEMANN 1940) failed to clarify the complexity of the group, admittedly being handicapped by a much narrower spectrum of methods. Despite differences in the taxonomic evaluation of individual „forms“ in detail, the simultaneously published results are remarkably consistent with one another. This conclusion seems particularly important, given that radiation into at least ten, probably eleven, taxa of the species/subspecies group has produced astonishingly similar forms, which could be unraveled only by employing an array of methods.

The morphological characters in this group show conspicuously little variation. All the „forms“ differ from one another so slightly that fine differences between populations, recognized by several authors for decades, were almost always assessed as subspecies characters, although little was known about the birds' distributions. Nevertheless, the individual species are distinguishable by a delicate mosaic of characters pertaining to colouration, head and tail patterning, the length of wings and tail and, in addition, the proportions of these measured values. It should also be pointed out that in most cases these morphological characters had to be „calibrated“ by way of other characters that seemed to be more obvious separation criteria. This procedure was all the more necessary because as many as four species in the *burkii* complex can live in vertically adjacent belts on a mountain slope, and up to three species can occur side by side in a small area. It was tempting, therefore, to set up continuous „morphological series“ without identifying other characters, and hence to overlook species boundaries. It seems almost hopeless to try to work out the course of this complex radiation by way of morphological characters alone.

With reference to the vocalizations, as was expected it proved possible to separate the „morphological continuum“ more clearly into units. This method, again, was not without its snags, for it turned out that widely disjunct populations can have extremely similar vocalizations, even though the birds can be relatively well separated morphologically (*S. burkii* s. str./*S. omeiensis*; *S. whistleri*/*S. valentini*). Even within a narrowly circumscribed habitat singers have been found with voices very difficult to distinguish, by a listener and even in a sonagram (*S. omeiensis*/*S. tephrocephalus*). This confronts the ornithologist with major problems and also calls into question the reliability of field data, which we shall have to deal with in future. Only the calls bring clarity in every case, in the sonagram as well as the auditory impression.

Molecular-genetic characters provided the ultimate confirmation that the old *S. burkii* auct. is a complex of at least seven species, which have been highly differentiated for a long time. However, these characters also indicated that great similarity of songs in a sonagram image need not necessarily imply close kinship of the singers, as was found for *S. burkii* s. str. and *S. omeiensis*. Each of the clearly distinguishable „molecular species“ is in itself distinctly structured, as is evident from the existence of up to nine haplotypes of the cyt b gene. The intraspecific differences have so far not been found to have a morphological or acoustical expression; furthermore, they are not arranged geographically.

Little attention has so far been paid to the distributional ranges of the individual species. In addition to widely distributed subtropical species (*S. tephrocephalus*) there exist narrowly localized endemics (*S. omeiensis*), sometimes at the subspecies level (*S. valentini latouchei*). As has been shown by the discovery of *S. affinis intermedius* in Sichuan, the ranges are far from being sufficiently well known. And we know still less about how these range patterns have come into being. How were the ecological niches and the usually strict vertical zonations of the areas developed? We can only conclude from the rich structure of the haplotypes of cyt b within the individual species that none of these species has passed through a restricted „bottleneck“, which would have allowed only one or a few haplotypes to survive in a small refuge, perhaps during the Ice Ages. The „case of *Seicercus burkii* auct.“ provides new, impressive evidence that evolutionary events have long been undisturbed in the transitional region of the Palearctic and Indomalayan fauna of China and the Himalayas. In very many animal groups these events led to a large number of species, often with small ranges.

Now that the *burkii* species swarm has been discovered, ornithology has its own example of those striking cases of cryptic species that are evidently widespread in the animal kingdom. In an animal group containing species distinguishable primarily by visible and audible characters, one would not have expected to find so many highly similar species with sympatric distribution.

Acknowledgements

For financial support we thank the Deutsche Forschungsgemeinschaft, the Deutscher Akademischer Austauschdienst, the research commission of the Deutsche Ornithologen-Gesellschaft (East Asia grants to A. GEBAUER, M. KAISER and J. M.), the Gesellschaft für Tropenornithologie, and the FELDBAUSCH- and WAGNER-Stiftungen at the Fachbereich Biologie of the University of Mainz. We are grateful to M. FISCHER, Erfurt and F. STEINHEIMER, Tring for providing tissue samples. Special thanks go to our many helpers on the expeditions to Asia, without whom it would have been impossible to complete such an extensive project. Among them, we especially acknowledge the constant help of P. KESSLER throughout the trip to Nepal in 2001.

LITERATURE

- ALSTRÖM, P. & OLSSON, U. (1999): The Golden-spectacled Warbler: a complex of sibling species, including a previously undescribed species. *Ibis* **141**: 545-568 (Pl. I)
- ALSTRÖM, P. & OLSSON, U. (2000): Golden-spectacled warbler systematics. *Ibis* **142**: 495-500.
- ANDERSON, J. (1871): On eight new species of birds from Yunan, China. *Proc. Zool. Soc. Zool. London*, p. 213.
- ANDERSON, J. (1878): Anatomical and Zoological Researches: Comprising an account of the zoological results of the two expeditions to western Yunnan in 1868 and 1875; and a monograph of the two Cetacean genera, *Platanista* and *Orcella*. I (Text), II (Plates). London
- BANGS, O. (1929): The Chinese forms of *Seicercus* of the *burkii* form-circle. *Proc. New England Zool. Club* **11**: 1-5.
- CHENG, T.-H. (1987): A synopsis of the avifauna of China. Science Press, Beijing
- CHENG, T.-H. (2000): A complete checklist of species and subspecies of the Chinese birds. Science Press, Beijing
- EAMES, J. C., STEINHEIMER, F. D. & BANSOK, R. (2002, in press): A collection of birds from the Cardamom Mountains, Cambodia. *Forktail* **18**.
- ECK, S. & ENGLER, S. (2001): Vergleich individueller und geographischer Variation des Handflügelindex (HI) bei einigen Drosseln (Aves: Turdidae: *Turdus*). *Zool. Abhandl. Dresden* **51**: 361-375.
- HARTERT, E. (1907): Die Vögel der paläarktischen Fauna. 1 (4). Friedländer, Berlin.
- JORDANS, A. V. & NIETHAMMER, G. (1940): Eine Vogelausbeute aus Fukien. *Verh. Ornithol. Ges. Bayern* **22**: 98-136.
- KVIST, L., MARTENS, J., AHOLA, A. & ORELL, M. (2001): Phylogeography of a Palearctic sedentary passerine, the willow tit (*Parus montanus*). *J. Evol. Biol.* **14**: 930-941.
- LA TOUCHE, J. D. D. (1898): in: GRANT, W.R.O. Exhibition of new species of birds from China. *Bull. Brit. Orn. Club* **7**: 36-37.
- MARTENS, J. (1987): Remarks on my Himalayan expeditions. *Courier Forschungs-Inst. Senckenberg* **93**: 7-31.
- MARTENS, J. & ECK, S. (1995): Towards an Ornithology of the Himalayas: Systematics, Ecology and Vocalizations of Nepal Birds. *Bonn. zool. Monogr.* **38**, 445 p.
- MARTENS, J. & ECK, S. (2000): Der *Seicercus burkii*-Komplex im Himalaya und China oder: Schätzen wir die Diversität der Singvögel falsch ein? *Ornithol. Anz.* **39**: 1-14.
- MARTENS, J., ECK, S., PÄCKERT, M. & SUN, Y.-H. (1999): The Golden-spectacled Warbler *Seicercus burkii* – a species swarm (Aves: Passeriformes: Sylviidae). *Zool. Abhandl. Dresden* **50**: 281-327.
- ROBERTS, T. J. (1992): The birds of Pakistan, 2: Passeriformes. Oxford Univ. Press, Karachi.
- ROBINSON, H. C. & KLOSS, C. B. (1919): On birds from South Annam and Cochin China. *Ibis* (**11**)**1**: 392-453, 565-625.
- STRESEMANN, E. (1940): Die Rassenkreise *Seicercus burkii* und *Seicercus affinis*. *Ornithol. Monatsber.* **48**: 49-50.
- WATSON, G.E. (1986): Sylviidae, in: J. L. PETERS' Check-list of Birds of the World, **11**, Cambridge/Mass.
- ZINK, R. M. & KLICKA, J. (2000): Avian evolution during the Pleistocene in North America. pp. 275-288 in: *The Biology of Biodiversity* (ed. KATO, M.). Springer, Tokyo.
- J.M., M.P.: Institut für Zoologie, Saarstr. 21, D-55099 Mainz
- S.E.: Staatliches Museum für Tierkunde, Forschungsstelle, A.-B. Meyer Bau, Königsbrücker Landstr. 159, D-01109 Dresden
- S. Y.-H.: Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, P.R. China

Morphological Convergence in Papyrus Dwelling Passerines

Bernd LEISLER & Hans WINKLER

Max Planck Research Centre for Ornithology, Radolfzell &
Konrad Lorenz Institute for Comparative Ethology, Vienna

SUMMARY

Ecomorphology investigates the way how animal design, behaviour, ecology, and evolution interact.

For example, the morphology of eight African papyrus-dwelling passerines (*Laniarius mufumbiri*, *Cisticola carruthersi*, *Bradypterus carpalis*, *Acrocephalus rufescens*, *Chloropeta gracilirostris*, *Ploceus (Sitagra) pelzelni*, *Ploceus (Textor) castanops*, *Serinus koliensis*) out of six lineages was compared with the morphology of congeneric species inhabiting various other habitats. Their morphology was analyzed by using 17 external characters of three functional complexes taken from study skins. A principal component analysis of these data revealed general patterns of morphological variation but did not reveal specific convergent features. We first used a discriminant function analysis to identify those traits which best separate the six lineages (x-axis in Fig. 1).

In a second discriminant analysis we searched for possible morphological differences between the papyrus-dwelling species and the non-papyrus species (y-axis in Fig. 1, „papyrus score“). By this new approach, existing convergent adaptations could be demonstrated and visualized. Convergence affected

only few traits but not the overall phenotype. The papyrus species showed convergent adaptations in traits of the hind limb and to a lesser extent in the flight apparatus. These results have been published in detail by LEISLER, B. & WINKLER, H. (2001): Morphological convergence in papyrus dwelling passerines. *Ostrich Suppl.* 15: 24-29.

A reconstruction of the „papyrus score“ on the molecular phylogeny of one lineage (*Acrocephalus*) revealed a fast and significant morphological change. Thus, subtle changes in shape between species can have profound ecological effects.

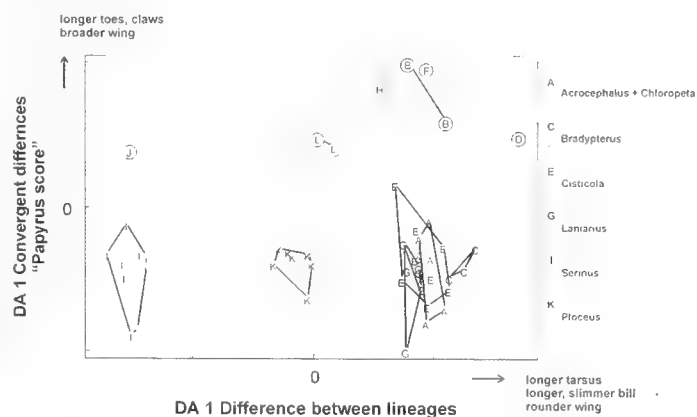


Fig. 1: Plot resulting from two discriminant analyses separating lineages (x-axis) and papyrus vs. non-papyrus species (y-axis), respectively

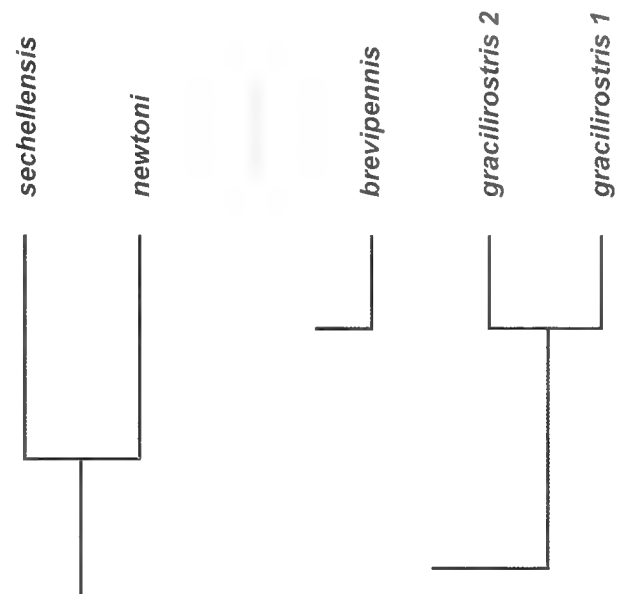


Fig. 2: Reconstruction of the „papyrus score“ on the molecular phylogeny of *Acrocephalus* warblers by maximum likelihood. Indicated is the magnitude of change.

Dr. B. LEISLER, Max Planck Research Centre for Ornithology, Schlossallee 2, 78315 Radolfzell, Germany

Prof. Dr. H. WINKLER, Konrad Lorenz Institute for Comparative Ethology, Savoyenstr. 1, 1160 Vienna, Austria

Historical Collection Material – What Information can it Provide for the Study of the Change of Biodiversity?

S. FRAHNERT & Manfred ADE

Institut für Systematische Zoologie, Museum für Naturkunde, Humboldt Universität zu Berlin

SUMMARY

Natural history museums hold historical collections of specimens that have been sampled during the last centuries. This means that they provide voucher specimens from time horizons of the recent past. Thus, on the one hand, historical samples of natural history museums are the most reliable sources of information to reveal what kind of species has been found in a certain area and time. On the other hand, the value of this historical material for global change issues is often critically discussed because of its limited quantity as well as the quality of the data collection report.

To reveal the value of historical collection material we started a pilot project based on databases of historical parts of the bird and mammal collections from Southern Africa at the Museum für Naturkunde Berlin (MfN Berlin). Collection history, data quality, taxonomic composition and methods of overcoming constraints produced by missing data in these collections were analysed to reconstruct historical distribution patterns of selected species. The results of the pilot project will be presented.

The investigation reveals that the specimen flow into the MfN Berlin was composed of a confusing mixture of collecting, exchange and trading activities. Therefore, the motivations for collecting and keeping the material were heterogeneous and sometimes far from being scientific. This resulted in serious shortcomings in the data quality for the mobilisation of data for biodiversity- and global change issues, which means data-incompleteness, misnaming and imprecise labelling. It turned out that completion of the data lack is feasible to a large degree and that historical documents concerning the activities of collectors and donors are the most important source of information for closing the gaps. Most of the material from Southern Africa of the bird and mammal collections was collected in German colonial times (1890-1920). Furthermore, the bird collection shows a second peak of major input at the beginning of the 1940s (extensive field expedition of NIETHAMMER & HOESCH). Research on changes in biodiversity in Southern Africa should be focussed on the comparison of these times with more recent information.

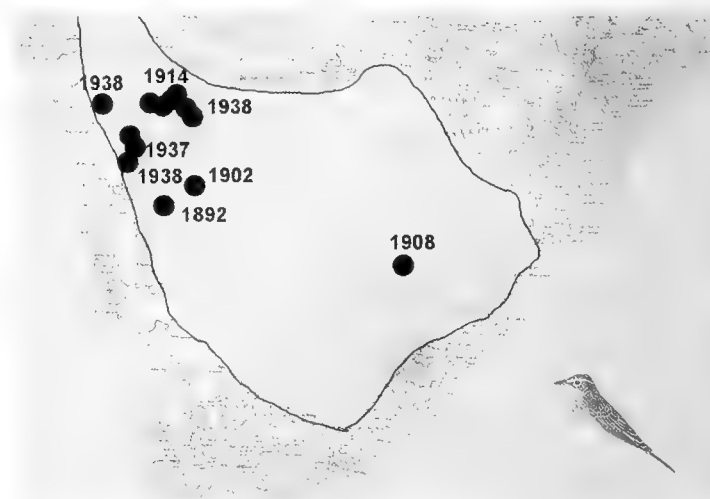


Fig. 1: Reconstruction of the historical distribution pattern of the Sabota Lark (*Mirafra sabota*) in Southern Africa based on the ornithological collection of the MfN Berlin. selected area = recent distribution (KEITH, S., URBAN, E. K. & FRY, C. H. (1992): *The birds of Africa. Vol. IV.* Academic Press), spots = historical collecting localities with collecting year.

The application of the completed data for the reconstruction of historical distribution pattern is shown in two examples (Sabota Lark, *Mirafra sabota* and Mountain Reedbuck, *Redunca fulvorufola*). Data suggest that stasis of the general distribution pattern as well as shrinking has occurred. Important insights are that both species managed to coexist with man for a long time. The Sabota Lark has coexisted more than 100 years and the Mountain Reedbuck nearly 200 years within the general distribution area. Future research will address specific sites, population densities and biological or ecological explanation, respectively, of this phenomenon. Likewise, potential factors underlying the local extinction of the Mountain Reedbuck will be addressed.

The full paper is published: Ade, M., S. FRAHNERT & Ch. STARK (2001): Analysing databases of Southern African material at the Museum für Naturkunde in Berlin. *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe* 77,2: 325-331.

Dr. S. FRAHNERT, Institut für Systematische Zoologie, Museum für Naturkunde, Humboldt Universität zu Berlin, Invalidenstraße 43, D-10115 Berlin, Germany

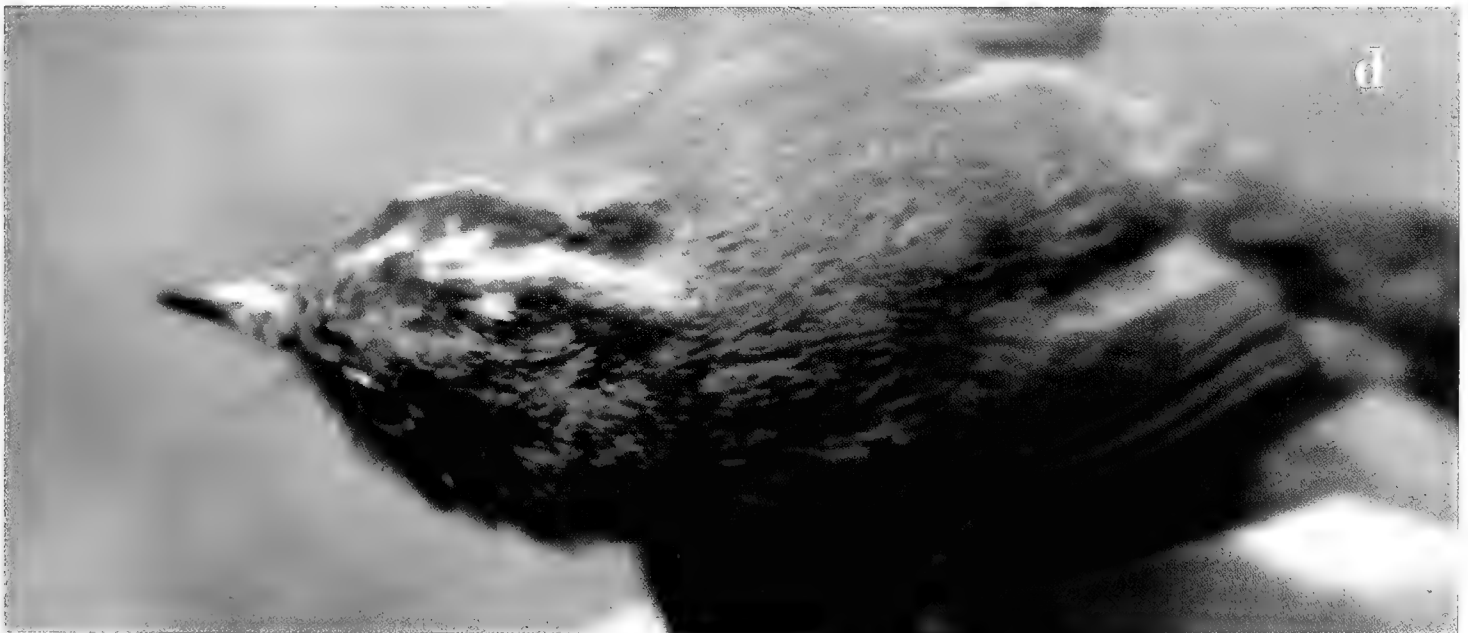


Plate 1a-d: *Seicercus whistleri whistleri*, Nepal, Bhojpur Distr., Irkuwa Kola, 2750 m; 7 April 2001 (tissue sample MAR 2660); photographs J. MARTENS & P. KESSLER.



Plate 2a-d: *Seicercus burkii* s. str., Nepal, Bhojpur Distr., Irkuwa Khola above Phedi, 2220 m, 15 April 2001; two birds photographed: Dresden C 61082 (2a, b, c; tissue sample MAR 2730) and Dresden C 61083 (2d; tissue sample MAR 2731); photographs J. MARTENS & P. KESSLER.

Bird Species in Avian Collections - A Unique Source of Information

Roald L. POTAPOV

Zoological Museum and Zoological Institute, University of St. Petersburg, Russia

Abstract. Progress in the study of the functional significance of the wing's shape and size yields new possibilities for receiving information about the species' flight. This is important for species which are either very rare, inhabit remote areas, or are extinct, but still available in ornithological collections. Relative length of primaries and secondaries (the wing shape), the degree of wear of inner and outer webs of flight feathers, shape of its tops and other details allow understanding the main type of flight of the species and its role in its life. Another important source of information from collected specimens is the pattern of tarsus scalation. It has no functional significance and, as an ancient structure and independent from natural selection, gives an additional evidence of phylogenetic relationships between different taxa.

Key words. Avian collections, wing shape, scalation

1. INTRODUCTION

With enthusiasm we should revive our interest towards museum bird collections. Ornithological collections represent the main source of a scientific ornithology, and they remain very important. In the present paper, we intend to attract attention to two features of the external morphology, which are well preserved in traditionally prepared specimens. These are the wing shape and scalation of the leg.

The wing shape contains information about the type of flight and its role in the life of a particular specimen representing a certain population or species. Wing shape is a clearly adaptive trait and may vary within a taxon in space and time. In contrast, the shape and position of the scales of the leg is a very stable character without clear adaptive traits and, simultaneously, is an old feature which birds inherited from their reptile ancestors.

2. WING SHAPE

It is well known that in all species which fly simply with up and down wing-strokes, the wing is composed of two functionally different parts – primaries fixed at the hand-bone and secondaries fixed at the forearm bone. Primary feathers, especially the external ones, execute the motion function, whereas the flat built secondary feathers execute the carrying function. To characterize interactions between these parts and peculiarities of the structure, the term „sharpness of the wing“ is applied. This reflects both the shape of the tip of the wing, built by external primaries, and width of the wing (more precisely: width of the supporting part of the wing, formed mainly by the secondaries) and the width-length ratio. Sharpness of the wing increases when the longest feather is close to the fore edge of the wing and when the wing is narrow (Fig. 1). Sometimes, sharpness of the wing

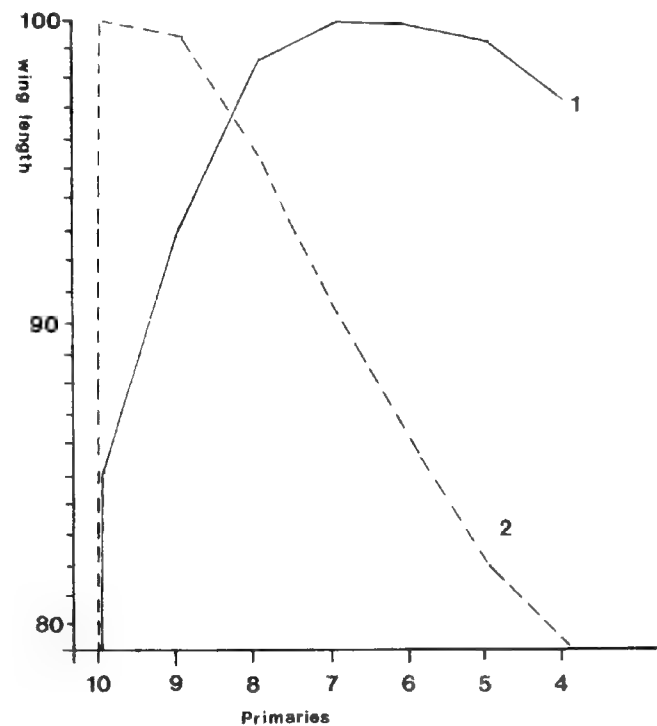


Fig.1: The shape of the tip of the wings:

1 *Cryptoplectron manipurensis* (Phasianidae) – a species with strongly sedentary mode of life;

2 *Coturnix coturnix coturnix* (Phasianidae) – migrant.

causes abrupt decrease of the length of the outermost (10th) primary (AVERILL 1925; STEGMANN 1961). The sharper the wing, the more rapid is the flight, the longer is its migration route and the more complicated is the wind in the area where food is taken. It has been well known for some time that migrating populations differ from sedentary ones by a sharper wing shape („Sibome's Rule“). One should take into account that in migrating birds, wing shape represents a compromise between requirements of flight during migration and that of everyday life (POTAPOV 1974). „Sibome's

Rule“ was not accepted by all authors (RENSCH 1934; TUGARINOV 1946) and a correlation between wing sharpness and geographic latitude in conspecific populations was often applied instead: in northern populations the wing is sharper than in southern ones. A detailed analysis of all facts was performed to test both hypothesis. The results did not support the correlation with latitude, whereas there were no contradictions to Sibome’s Rule (POTAPOV 1967). The rare case of *Passer domesticus* where northern populations are sedentary and the southern subspecies migrates (POTAPOV 1967) is mentioned in this connection: the migratory subspecies has sharper wings, although it lives much farther to the south than the northern one (Fig. 2).

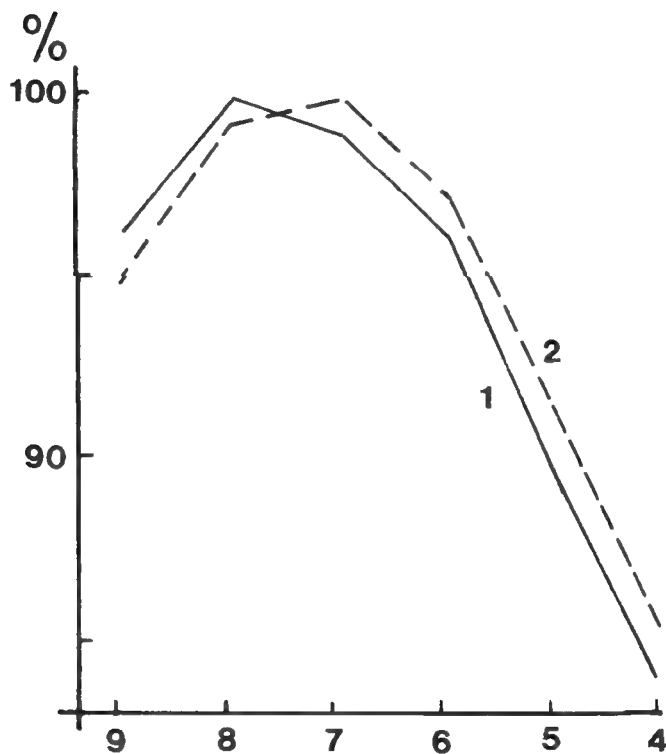


Fig.2: The shape of the tip of the wings in two populations of the House Sparrow (from POTAPOV 1967):
 1 - sedentary population in Central Europe;
 2 - migrant population (*Passer domesticus bactrianus*) in Southern Tadjikistan.

All necessary variables for the estimation of wing sharpness can easily be taken from typical collection specimens where the wings are fixed in the naturally closed state. In this position, the wing is easier to measure than when it is dried in the open state. The reason is that drying of the open wing causes uneven desiccation of tissues, and feathers lose their natural position, whereas in normally folded wings this is not the case. For instance, in dried open wings of galliform birds the first (shortened) secondary forms the

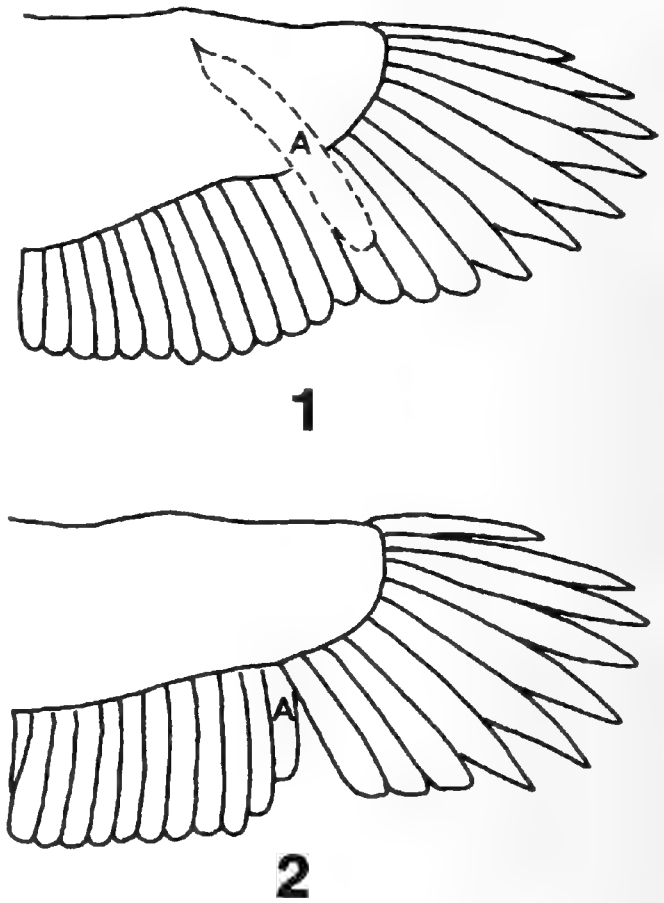


Fig. 3: The shape of the opened wing and position of the first (shortened) secondary (A):
 1 - in fresh specimen of *Tetrao urogallus* (male);
 2 - in dried specimen of *Centrocercus urophasianus* (from: DROVETSKI 1996).

hind edge of the wing (Fig.3,2). Therefore in dried open wings of Galliformes, a notch exists at the junction of primaries and secondaries. DROVETSKY (1994) devoted a technically complicated study to this notch, which in reality is an artefact appearing when a wing is dried. In living birds this shortened first secondary lies below the first primary, obviously strengthening the position of the latter (Fig. 3,1). The rear border of the wing of living Galliformes is smooth, without any notch where the primaries pass over to the secondaries.

In collected specimens with folded wings the longest primary forms the tip and the distance between the primaries can easily be measured. These distances, expressed in percent of the wing length and plotted on a graph, provide a clear picture of the shape of the wing and its sharpness. Wing breadth is measured as the distance from hand joint to the tip of the first secondary, which has a normal length (usually the 2nd or 3rd) and is expressed in percent of the wing length.

What use is such examination of the wing shape? It provides an opportunity

- to estimate the relative length of migration route in different populations of the same migratory species;
- to estimate the relative length of migration route in several migratory congeneric species (KIPP 1958, 1959);
- to estimate the degree of flying potential in rare or extinct species in comparison with their better studied close relatives;
- to get an idea about the differences in life mode in representatives of conspecific populations of species with wide range, covering areas with quite different life conditions, and
- to provide another possibility, in samples collected during migrations or winterings, to differentiate local birds from migrating or wintering ones (PAVLOVA 1988; TSVELYKH 1993; TSVELYKH & MALANDZIA 1994).

The following examples illustrate the first three points.

Rufous Warbler - *Cercotrichas galactotes* L. Collected specimens of two subspecies have been studied, one of them living in the Transcaucasus, another

in Central Asia. Wintering sites of both populations lie in the same area in Near East, but differences in the migration route reach ca. 1,000 km. It is not difficult to see that the wing of birds from the Central Asia is sharper (Fig. 4a, Table 1).

Brambling - *Fringilla montifringilla* L. Wing is sharper compared with its closest relative, the Chaffinch (*F. coelebs*). The wintering sites of both species are the same, but the breeding area of the Brambling lies farther north than that of the Chaffinch. Wings of specimens from north-eastern Europe are compared (Table 2).

Himalayan Quail - *Ophryzia superciliaris* L. - an extinct species with almost unknown biology. The species inhabited steep grassland foothills of the Himalayas and had an extremely narrow range. The last specimen was collected in 1876. It is a close relative to Himalayan forest partridges of the genera *Arborophila* and *Bambusicola*. Wing shape is almost identical to that of the strictly sedentary species, *Arborophila mandelli*, which does not migrate even on a seasonal basis (Fig. 4b). The examination of wing shape in the extinct species allows us to suppose

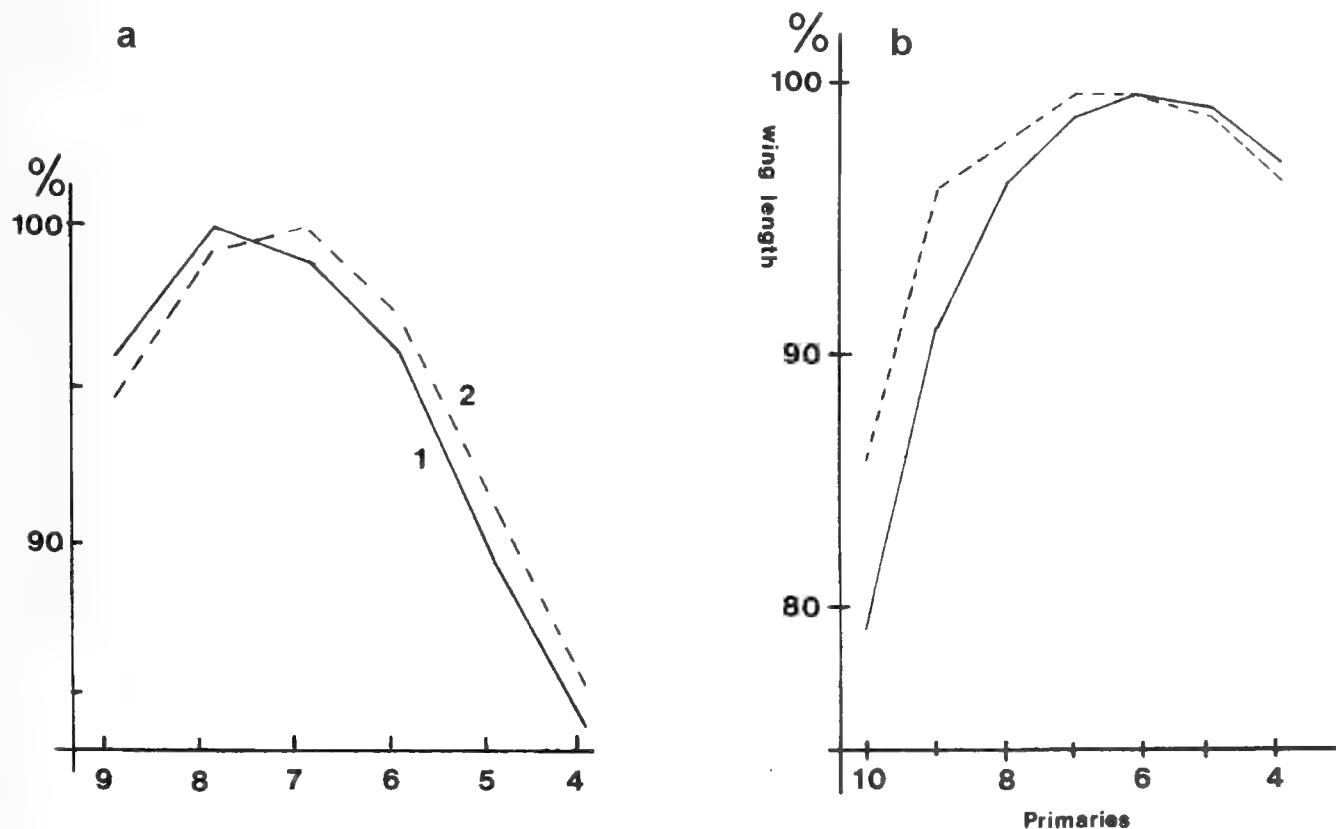


Fig. 4: The shape of the tip of the wings:

a: in two populations of *Agrobates galactotes*, Turdidae (from POTAPOV 1967): 1 - Transcaucasian population with short distance of migration (not exceeding 1000 km) 2 - Eastern Middle Asian population with long distance of migration (more than 1600 km). Wing length - in %; 1, 2...- numbers of primaries.

b: in two sedentary species of himalayan partridges:

1 - *Ophryzia superciliaris*

2 - *Arborophila mandelli*

that this species was also non-migratory and flew exclusively between the slopes to avoid threats. HUME & MARSHALL (1879) supposed that the species was a wintering guest at its collection sites, being a migrating species from unknown breeding places. But the shape of the wings tells us that the flight was of an explosive, vertical type with sequences of short wing beats interrupted by gliding. The wing of *Ophrysia* was broader than in *A. mandelli* – 83.6% and 79.2% of the wing length of the latter.

Applications of the proposed method may be much wider, in particular for the study of the ontogenetic development of flight characteristics of different species or to discover intersexual differences in life style etc. In comparative analyses one should use specimens with the same degree of abrasion of feathers and in comparisons between populations one should take into account that differences in the wing shape will be stronger in more isolated populations. In recent years, special formulae have been developed which can help to calculate the degree of sharpness (TSVELYKH 1983). When someone uses such formulae he should take into consideration that such a formula neglects many peculiarities of wing shape, and this may lead to loss of important information.

3. SCALATION OF THE LEG

GADOW (1891-93) was the first to stress the high taxonomic importance of leg scalation in birds, but later

this character was not regularly examined, so that phylogenetic studies only rarely mentioned this feature (for instance, for the reconstruction of phylogenetic relations of the family Tetraonidae (POTAPOV 1965)).

The variability of foot scalation, in particular within the ancient order Galliformes forced us to examine the diversity of this trait for different taxa. This work is still far from completion, but some conclusions can already be ruled out. The scalation of the leg proved indeed to be very stable within a species or within a genus (provided that monophyly of a genus is evident). A complete absence of variation in leg scalation was shown within the genera *Alectoris*, *Arborophila*, *Tetraogallus*, *Perdix*, as well as for the entire family of Tetraonidae and, with one or two exceptions, in the families Numididae and Odontophoridae. On the other hand, within the largest genus of Galliformes, *Francolinus*, we discovered several types of scalation (Fig. 5), which is already published (POTAPOV 1999). This fact supports the polyphyletic origin of the genus (CROVE et al. 1992). Currently, we are preparing a special publication on this subject.

Acknowledgements

The authors are deeply indebted to the curator of the ornithological department of British Museum of Natural History in Tring, Dr. R. Prys-Johnson for the possibility to work with the rich collections of this department.

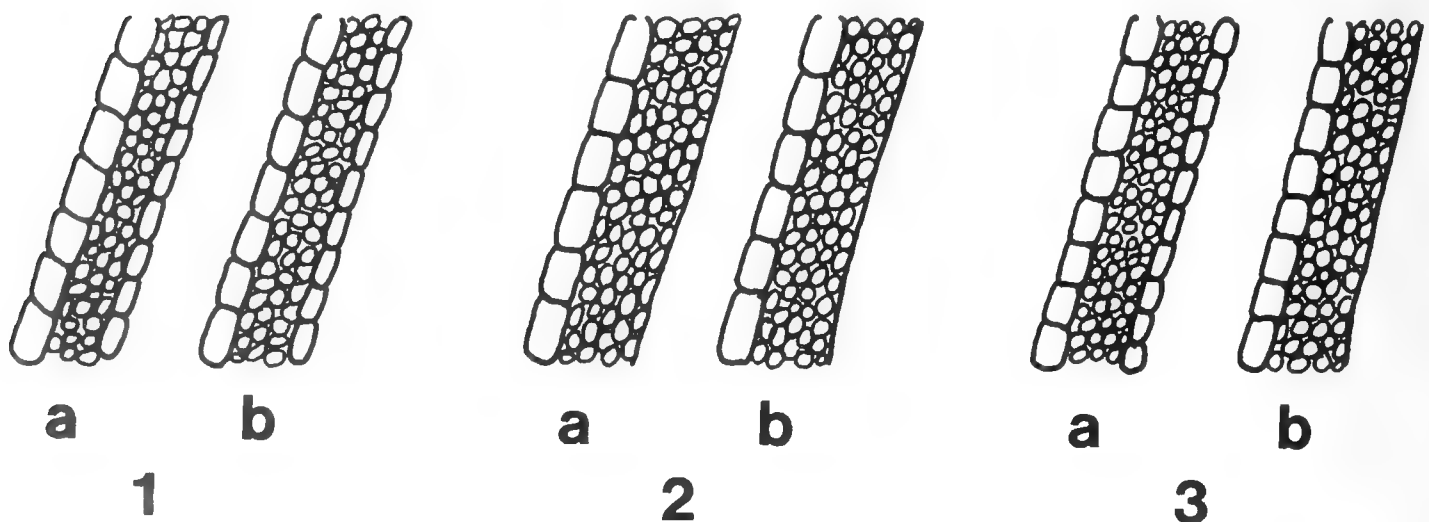


Fig. 5: Three main types of tarsi scalation in *Francolinus*:

a - in outer side,
b - in inner side.

Type 1 (most of the species) - with two back rows of scales, larger than in nearest, but smaller than the scales in two frontal rows.

Type 2 - without back rows of larger scales than on the sides of the tarsus. The spurs are not shown.

Type 3 - with only one back row.

Literature

- AVERILL, C. (1925): The outer primary in relation to migration in the ten primared Oscines. *Auk* **42**: 353-358.
- CROWE, T. M., HARLEY, E.H., JAKUTOVICZ, M. B., KOMEN, G., & CROWE, A. A. (1992): Phylogenetic, taxonomic and biogeographical implications of genetic, morphological and behavioural variation in Francolins (Phasianidae, *Francolinus*). *Auk* **109**: 24-42.
- DROVETSKY, S. V. (1996): Influence of the trailing-edge notch on flight performance of Galliforms. *Auk* **113**: 802-810.
- GADOW, H. (1891-1893): Vögel in: Bronns Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Bd.6, Abt.4. Winter, Leipzig
- HUME, A. & MARSHALL, C. (1879): The Game Birds of India, Burma and Ceylon. - vol. 2. Simla, 264 p.
- KIPP, F. A. (1958): Zur Geschichte des Vogelzuges auf der Grundlage der Flügelanpassungen. *Vogelwarte* **19**: 233-242.
- KIPP, F. A. (1959): Der Handflügelindex als flugbiologisches Maß. *Vogelwarte* **20**: 77-80.
- PAVLOVA, E. A. (1988): The dependence of wing shape on the degree of vagrancy in the Willow and Rock Ptarmigans. - pp. 158-162 in: Studies and protection of birds in northern ecosystems. Vladivostok (in Russian).
- POTAPOV, R. L. (1974): Dependence of the wing shape upon the distance of migration. *Proc. Zool. Inst. Acad. Sci. USSR* **40**: 218-230 (in Russian).
- POTAPOV, R. L. (1999): Origin and evolution of the Galliformes fauna in the Ethiopical region. *Zool. J.* **78**: 293-302.
- RENSCH, B. (1938): Einwirkung des Klimas bei den Vogelrassen mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl. *Proc. XIII Int. Orn. Congr., Oxford*: 285-311.
- STEGMANN, B. K. (1961): The rudiment of the distal primary in the bird's wing. *Proc. zool. Inst. Acad. Sci. USSR* **29**: 227-256 (in Russian).
- TSVELYKH, A. N. (1983): The shape of the bird's wing and its evolution. *Vestnik Zool.* **6**: 54-58.
- TSVELYKH, A. N. (1993): The seasonal shifts in Robin *Erithacus rubecula* populations in the Crimea: a study of plumage colouration and wing shape index. *Russ. J. Ornithol.* **2(2)**: 209-213 (in Russian, English summary).
- TSVELYKH, A. N. & MALANDZIA, V. I. (1994): Morphological analysis of Chaffinches *Fringilla coelebs* breeding and wintering in East and West Transcaucasia. *Russ. J. Ornithol.* **3(1)**: 117-124 (in Russian, English summary).
- TUGARINOV, A. I. (1946): To the question of the variation of the wing in migrant birds. *Proc. zool. Inst. Acad. Sci. USSR* **8**: 231-237 (in Russian).

Roald POTAPOV, Department of Ornithology, Zoological Museum and Zoological Institute, University of St. Petersburg, grouse@RP4401.spb.edu

Ecological Studies in the Museum: Great Grey Shrikes of Different Phenotype use Different Foraging Niches

Martin HROMADA¹, Lechosław KUCZYŃSKI², Anton KRIŠTÍN³, and Piotr TRYJANOWSKI⁴

University of South Bohemia, Czech Republic and Institute of Environmental Biology,
Adam Mickiewicz University, Poland;

SUMMARY

We tested relationships between morphological traits and foraging efficiency in the Great Grey Shrike *Lanius excubitor*.

From the collections of the Department of Natural History, Sarriske Museum, Bardejov, Slovakia we used moulted feathers, measurements and stomach contents. Only adult birds collected between April and October were selected for the analysis (N=48).

Ordination methods (redundancy analysis) and generalized linear model regression show that the composition of birds' food was nonrandom in respect to body characteristics. Tarsus and wing length are the most important morphometric factors and explain 12.7% of overall variance in food data. Smaller birds forage

mainly on Carabidae. Individuals with longer wings and tails more frequently prey on flying and plant dwelling insects. We conclude that phenotypic traits of an animal at least partially determine its efficiency in obtaining specific kind of food. Phenotype-dependent differences in foraging efficiency are important factors in maintaining high variability within populations, and may serve as a source of adaptive radiation.

Contacts:

¹) martinhromada@hotmail.com

²) lechu@amu.edu.pl

³) kristin@sav.savzv.sk

⁴) ptasiek@amu.edu.pl

Repeatability of Measurements and Shrinkage after Skinning: the Case of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor*

Lechosław KUCZYŃSKI, Piotr TRYJANOWSKI, Marcin ANTCZAK, Maciej SKORACKI
& Martin HROMADA

Institute of Environmental Biology, Adam Mickiewicz University, Poland; University of South Bohemia,
Czech Republic; Šarišské Museum, Slovakia

Abstract. In studies on avian systematics and ecology, data from birds in museum collections are often used. Therefore, it is very important to test how representative such material is. However, museum specimens are usually handled, preserved and kept in different ways, which complicates the comparative use of measurements taken. Birds can be frozen, freeze-dried and skinned in the traditional way. The last way is most widely used in museum collections and the measurements of skins are widely used in handbooks. However, different specialists take measurements, e.g. taxonomists, parasitologists, ecologists, etc. We simulated this situation in practice and compared the measurements of five persons working on the same material – fifty skins of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor*. Because the material (bird skins) was also measured at a fresh stage, we estimated the shrinkage ratio of skins under museum conditions, as well.

Among the four measurements taken (maximum wing chord, tarsus, bill and tail length), the most repeatable was maximum wing chord, and the least repeatable bill length. We also found that after skinning all measurements decreased by 2-5 %.

Key words: avian collections, *Lanius excubitor*, repeatability of measurements, shrinkage, Slovakia

1. INTRODUCTION

The data of birds in museum collections are often of high importance for studies on avian systematics and ecology. All important studies on morphometry of birds have predominantly used data from museum skins of the large museums (e.g. CRAMP & SIMMONS 1993). Therefore, it is useful to test how representative such material is. However, museum specimens are often handled, preserved and kept in different ways, which complicates the comparative use of measurements taken (KNOX 1980, VEPSÄLÄINEN 1968, BJORDAL 1983). Birds can be frozen, freeze-dried and skinned in the traditional way. The last method is the most widely used in museum collections and many biometrical characteristics are based on skins (e.g. BJORDAL 1983; ENGELMOER & ROSELAAR 1998; DOUGALL 1998). However, it is well-known that differences occur between particular researchers, even when biometric methods were strictly defined (SVENSSON 1992; HARPER 1994; ENGELMOER & ROSELAAR 1998; GOSLER et al. 1998). Proposals for the improvement of the researcher-dependent variation were made (BUSSE 1983; GOSLER et al. 1998). And it is also important to mention the discussions on observer-dependent differences that were focussed on studies of living birds in field studies (HARPER 1994; ENGELMOER & ROSELAAR 1998; GOSLER et al. 1998). Many authors suggested that due to more standardised conditions, measurements taken from museum skins should have better comparability than those taken in the field (e.g. ENGELMOER & ROSE-

LAAR 1998). The only serious problem in this context is the skin shrinkage when dry museum skins are used (VEPSÄLÄINEN 1968; KNOX 1980; BJORDAL 1983).

In the current paper, individual differences in measurements of Great Grey Shrikes *Lanius excubitor* are shown. This shrike species has a large geographical range and a lot of taxonomical problems exist (ECK 1990, 1994; PANOV 1995; LEFRANC & WORFOLK 1997; SCHÖN 1998). We have tested five commonly used metric traits in bird studies and checked the repeatability of the measurements between observers and, because this material was also measured at a fresh stage, also performed a test of skin shrinkage under museum conditions.

2. MATERIAL AND METHODS

Great Grey Shrikes were collected in North-Eastern Slovakia (49°3' N – 49°27' N; 20°30' E – 21°47' E) at the boundary between Eastern and Western Carpathians between 1957 and 1983. The birds were collected throughout the entire year. Specimens were prepared by means of traditional techniques for making study skins. Arsenic was used for the preservation of the skin. Skilled taxidermists prepared skins in fresh stage, mostly on the day of collection, frequently directly during the field expeditions. The birds are skinned in the classical museum bird skin position.

The important feature of the dataset is that the same person, not being aware of a future use of his data, measured all birds. All measurements were taken on freshly obtained birds. Specimens were weighed in accuracy to 0.05g. Lengths of both wings, body and tail were measured to 0.5

mm, bill length to 0.05mm. The collector measured the tarsus as the distance between the sole side of opened foot, abutted on calipers at right angle and measured to the proximal point of tarsometatarsus (compare with SVENSSON 1992) with an accuracy of 0.05mm.

We randomly chose 50 specimens of great grey shrikes in our collection and took the same measurements in the same way as the collector, with the exception of the tarsus length. It was not possible to take this measurement in the same way, because the feet of the skins could not be opened; therefore we followed the instructions of SVENSSON (1992). Since we were only interested in changes in the measurements, sex and age classes were pooled, although some characters show sexual dimorphism at a certain level (authors' data, unpubl.). Small differences occurred between measurements in the sample due to skin damage or other deformations.

One-way analysis of variance (ANOVA) was carried out in order to obtain variance components. The repeatability was calculated as intra-class correlation coefficients (SOKAL & ROHLF 1995) with standard error for repeatability values as described in Becker (1992).

3. RESULTS

Depending on the measurement, a distinct portion of data variance is due to differences between observers (Table 1, Fig. 1). The most reliable measurements are wing and tail length. The bill length, instead of being the most precise measurement, is virtually unreproducible.

Table 1: Repeatability estimates of skin measurements, *Lanius excubitor*, N = 50

Measurement	F [cm]	p	R	LCI	UCI
Wing length	19.89	0.0000	0.7907	0.7072	0.8619
Tarsus length	5.74	0.0000	0.4869	0.3485	0.6334
Bill length	1.69	0.0085	0.1211	0.0188	0.2627
Tail length	18.94	0.0000	0.7821	0.6961	0.8557

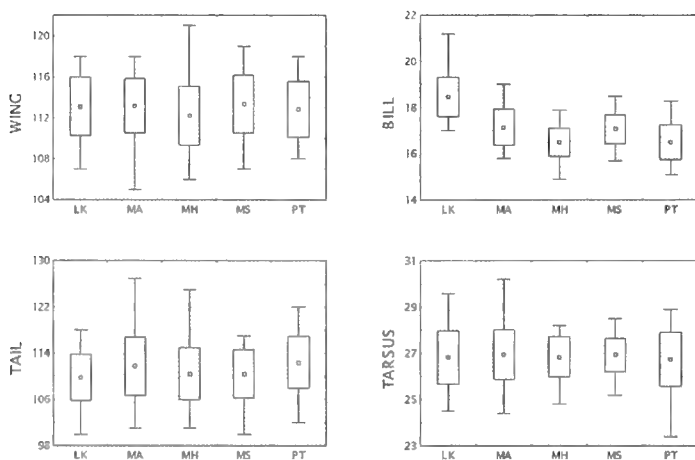


Fig. 1: Differences in the skin measurements depending on the observer. Boxes represent standard deviations and bars represent the range of data.

The mean shrinkage rate differed among observers for all measurements, excluding tarsus length (one-way ANOVA, Table 2). When pooled, the mean shrinkage rate can achieve the level of 5 % (Fig. 2).

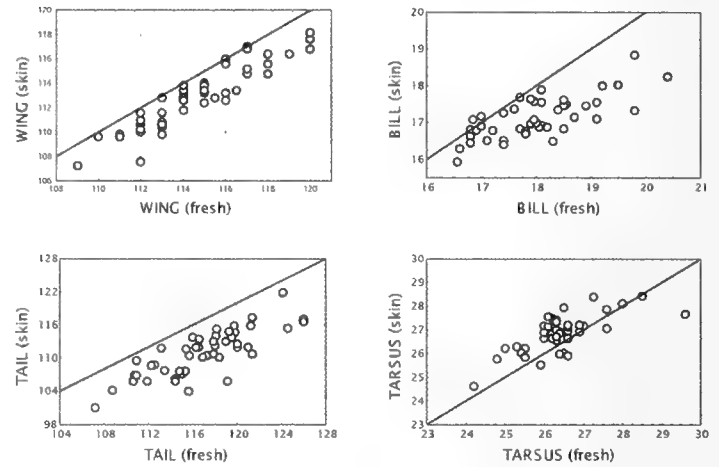


Fig. 2: Measurements of freshly collected birds (x axes) plotted against corresponding values obtained on skins (y axes). The solid line shows the theoretical situation of no shrinkage (the function $y=x$).

4. DISCUSSION

We have found that a considerable proportion of the variance in the skin measurements can be attributed to an observer effect.

Similarly, SZULC (1964) studied three small passerines (Siskin *Carduelis spinus*, Robin *Erithacus rubecula*, and Blue Tit *Parus caeruleus*) and she noted a great inter-observer variation in the measurements. Among these, the bone measurements (beak and tarsus) were more variable than the feather measurements (wing and tail length).

Interesting is the fact that the bill length measurement performed by different observers has very low consistency, despite all members of the group being skilled field ornithologists and experienced in taking measurements. This can be caused by the fact that this particular measurement has no strictly defined marginal points, so that each observer can understand it in his own way.

To avoid differences between observers, we suggest that the data in geographical and/or environmental studies should be taken by one person or a specifically instructed team (see also BUSSE 1983; GOSLER et al. 1998). However, this is often impossible in practice. Therefore, we suggest putting researcher as a first potential source of measurement variation in data analyses.

Measurement	n	Mean	LCI	UCI	Min	Max	F	p
Wing length	245	-1.5	-1.67	-1.33	-2.14	-1.15	4.45	0.0017
Bill length	225	-4.67	-5.44	-3.91	-8.28	2.72	50.43	0.0000
Tail length	240	-5.06	-5.4	-4.72	-6.03	-3.8	6.36	0.0001
Tarsus length	210	1.77	1.3	2.25	1.22	2.16	0.47	0.7566

Table 2: Shrinkage rate for different measurements. Confidence intervals (95 %) around means are given (LCI, UCI); the range of means is calculated for each observer separately (Min, Max); F statistics and its significance for the null hypothesis, that there is no difference in shrinkage rate between observers.

Research performed in museum collections is very attractive because material is easily available. But many problems may arise. For example, SLAGSVOLD & SKIPNES (1982) analysed corvids in Norwegian museums and found that 85 % of all birds were sexed, but data on body weight existed only for 36 % of the specimens. Sometimes, museum specimens were sexed wrongly, and birds with different kinds of abnormalities seemed to be over-represented in the museum collections (e.g. albinos).

One of the most discussed problems is skin shrinkage after preparation. In our study of great grey shrikes we observed a mean shrinkage of ca. 5 %, depending on measurement. This value is rather high in comparison with values in other studies on waders and passerines (1 – 4 %, cf. VEPSÄLÄINEN 1968; KNOX 1980; BJORDAL 1983). However, the data of these authors were obtained from relatively small sample sizes and in short time after preparation. The time between bird collection with first measurements and the second measurement for the evaluation of shrinkage was as long as 16-42 years, what is fairly more than in other studies. Since we do not know the correlation between shrinkage and time and we do not know whether different taxa show the same shrinkage, there is another serious problem when we use skins from museum collections.

We suggest the following recommendations for the improvement of measurements obtained from skin material:

- It is recommended to exactly define the method of measurement taking.
- Within one study, measurements should be taken by one person.
- Skin age should be included into the analysis as a covariant to avoid biases due to shrinkage.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Tomáš Jaszay, the Curator of Natural History Collection of Šarrišké Museum, Bardejov for the loan of museum specimens. We are also grateful to Ivka Hromadová for improving the English and for comments on the manuscript.

LITERATURE

- BECKER, W. A. (1992): Manual of Quantitative Genetics. Academic Enterprises, Pullman, Washington, 192 pp.
- BJORDAL, H. (1983): Effects of deep freezing, freeze-drying and skinning on body dimensions of House Sparrows *Passer domesticus*. Fauna norv. Ser. C. Cinclus 6: 105-108.
- BUB, H. (1981): Kennzeichen und Mauser europäischer Singvögel, 2. Teil Stelzen, Pieper und Würger (Motacillidae und Laniidae). Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- BUSSE, P. (1983): Biometrical standards in the Operation Baltic. Ring 116: 125-138.
- CRAMP, S. & PERRINS, C. M. (eds.) (1993): The Birds of the Western Palearctic. Vol. 7. Oxford University Press, Oxford.
- ENGELMOER, M. & ROSELAAR, C. S. (1998): Geographical variations in waders. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- EVANS, P. R. (1964): Wader measurements and wader migration. Bird Study 11: 23-38.
- GOSLER, A. G., GREENWOOD, J. J. D., BAKER, J. K. & DAVIDSON, N. C. (1998): The field determination of body size and condition in passerines: a report to the British Ringing Committee. Bird Study 45: 92-103.
- HAFTORN, S. (1982): Variation in body measurements of the Willow Tit *Parus montanus*, together with a method for sexing live birds and data on the degree of shrinkage in size after skinning. Fauna norv. Ser. C. Cinclus 5: 16-26.
- HELM, B. & ALBRECHT, H. (2000): Human handedness causes directional asymmetry in avian wing length measurements. Anim. Behav. 60: 899-902.
- HOGSTAD, O. (1983): Wing length variation and movement pattern of the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* in Fennoscandia. Fauna norv. Ser. C. Cinclus 6: 81-86.
- KNOX, A. (1980): Post-mortem changes in wing lengths and wing formulae. Ring. Migr. 3: 29-31.
- LEFRANC, N. & WORFOLK, T. (1997): Shrikes. A guide to the Shrikes of the World. Pica Press, Sussex.
- PANOV, E. N. (1995): Superspecies of shrikes in the former USSR. Proc. West. Found. Vert. Zool. 6: 26-33.
- SCHÖN, M. (1998): Zur Evolution der parapatrischen nördlichen und südlichen Raubwürger, *Lanius [excubitor]*, in der Gruppe der Großen Grauwürger (Aves: Passeriformes: Laniidae). Von morphologischen Unterscheidungen über funktionale Betrachtung auf ökologische Unterschiede schließen – und umgekehrt? Zool. Abhandl. Staat. Mus. Tierkd. Dres. 50 Suppl.: 145-153.
- SLAGSVOLD, T. & SKIPNES, K. (1982): How representative of bird populations are specimens in museum collections: data on Norwegian Corvids. Fauna norv. Ser. C. Cinclus 5: 27-35.

SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (1995): Biometry. Freeman, New York, 887 pp.

Szulc, B. (1964): A tentative assessment of certain morphological measurements used in ornithology. *Ekol. Pol. B*, 10: 19-25.

VEPSÄLÄINEN, K. (1968): Wing length of Lapwing (*Vanel-
lus vanellus*) before and after skinning, with remarks on measuring methods. *Ornis Fennica* 45: 124-126.

Lechosław KUCZYŃSKI, Maciej SKORACKI, Department of Animal Morphology, Institute of Environmental Biology, Adam Mickiewicz University, 28 Czerwca 198, PL-61-485 Poznań, Poland

Piotr TRYJANOWSKI, Department of Avian Biology & Ecology, Institute of Environmental Biology, Adam Mickiewicz University, Fredry 10, PL-61 701 Poznań, Poland, corresponding author, e-mail: ptasiek@amu.edu.pl

Marcin ANTCZAK, Department of Zoology, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic

Martin HROMADA, Department of Natural History, Šarišské Museum, Radničné nám. 13, SK-085 01 Bardejov, Slovakia

Bird Collections – an Essential Resource for Collecting Ectoparasites, in Particular Chewing Lice

Eberhard MEY

Naturhistorisches Museum of the Thüringer Landesmuseum Heidecksburg Rudolstadt

Abstract. On study skins of birds, prepared in traditional manner (i.e. without washing), one can find traces (often in considerable numbers) of their former ectoparasitological occupants. Besides mites and ticks, it is above all the chewing lice (Insecta, Phthiraptera: Amblycera and Ischnocera) that remain in mummified form on skins. Their eggs can be found in particular feather tracts. This fact has been known at least since the beginning of the 19th century and has been well exploited by many collectors, especially those interested in chewing lice. The material gathered by this method forms a basis of our current knowledge of the occurrence and distribution of chewing lice that parasitize birds of all orders. This method, briefly outlined here, does of course contain sources of error. The authenticity of the material is high if contamination with parasites from other hosts can be excluded. Despite this, the technique of shaking out study skins remains an effective way of studying the diversity of these host-specific insects, most of which are only 2-4 mm in size. At present, c. 1200 species of Amblycera and c. 2700 of Ischnocera are known from birds. The number of undescribed chewing lice forms is estimated to be around 4000. Chewing lice are normally highly host specific. Therefore we may expect that skins of extinct bird species will yield specimens of also extinct chewing lice forms, and occasionally other host-specific ectoparasites. For these reasons bird collections possess a high importance for scientific disciplines outside ornithology

Key words. bird collections, chewing lice, collecting technique, extinct phthirapteran taxa

1. INTRODUCTION

Bird study-skin collections have not been assembled by museums in order to later examine the specimens for the occurrence of ectoparasites. For this purpose, the examination of live, freshly collected and/or prepared birds is always more rewarding, and especially regarding the authenticity of the study material it is fundamentally the preferred method. In the relatively straightforward spectrum of ornithophilous ectoparasites (a diverse array of mite groups, ticks, bugs, louse-flies, fleas), the feather mites (Acari: Analgoidea) and in particular the chewing lice (Insecta, Phthiraptera: Amblycera and Ischnocera, which alone will be treated here), occupy a special place because of their commonness. This applies only to these two

groups even if they are collected from skins in scientific collections. For at least 200 years this situation has been exploited by the small band of dedicated feather lice specialists. At present, and for the foreseeable future, this remains an indispensable and effective way of harvesting from the tremendously concentrated resource of bird skin collection material that is generally difficult to obtain. The need for research is as great as ever. Considering the present expanding interest in systematics and biodiversity, well catalogued bird collections are gaining an importance which, if not exactly new is at least greater than in the past. This importance is here examined in detail. I know from my own experience over many years (Table 1) that the hidden potential of these traditional repositories in the form of 'accidentally' con-

Table 1: Bird study-skin collections partially examined since 1978, mostly by the author, in order to gather chewing lice material.

Basel, Naturhistorisches Museum	Halberstadt, Museum Heineanum
Berlin, Naturkundemuseum	Halle/Saale, Zoologisches Institut
Bonn, Museum Alexander Koenig	Hamburg, Zoologisches Institut und Museum
Bremen, Übersee-Museum	Karlsruhe, Landessammlungen für Naturkunde
Dresden, Staatliches Museum für Tierkunde	Leiden, Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis
Funchal, Museu Municipal (Hist. Nat.), Madeira	Leipzig, Naturkundemuseum
Frankfurt am Main, Senckenberg-Museum	Munich, Zoologische Staatssammlung
Görlitz, Naturkundemuseum	Rudolstadt, Naturhistorisches Museum
Gotha, Museum der Natur	Stuttgart, Museum für Naturkunde
Greifswald, Zoologisches Institut	Wrocław, Zoologisches Institut



Fig. 1: Ischnoceran chewing louse, *Megathellipeurus parkeri* (EMERSON & PRICE), shaken from the over 100-year-old study skin of a Malleefowl *Leipoa ocellata* in the Berlin Naturkundemuseum. During collecting it often happens that bristles, legs, antennae, and/ or other parts of the brittle mummified insects break off.

Photo: H. Reubke.

served parasitological arthropod species is often ignored by many museums, despite the recognition of their important status as bird collections.

2. CHEWING LICE – FASCINATING INSECTS

Chewing lice (Fig. 1) are insects on average 2-4 mm in length, which are highly adapted to life on the integument of their host, and which never leave these hosts (a single species) during their brief lives; in other words they are extremely host-specific. They are highly unlikely to be absent on any recent bird species, even if they are as yet completely unknown for some families (e.g. Todidae, or Picathartidae and some other passerines). This extreme host specificity of chewing lice has led to the realization that their evolution has paralleled that of their hosts, at least since the end of the Cretaceous Period, resulting in cospeciations. This hypothesis is utilized by parasitological studies in the search for evidence useful in the clarifying of taxonomic relationships between particular host groups.

Chewing lice belong to the order of the animal lice Phthiraptera and can be separated into two distinct suborders. The Amblycera (1183 species so far identified) and the Ischnocera (2683 species) are known from all avian orders (CRUICKSHANK et al. 2001). I estimate that the number of undescribed chewing lice forms is around 4000.

Against this background, chewing lice deserve special attention, particularly on the part of museum ornithologists who should be aware of the scientifically valuable material that is 'slumbering' in the bird study-skin collections in their care in the inconspicuous form of mummified chewing lice.

3. EXAMINATION AND TREATMENT OF BIRD STUDY SKINS

It is a mistaken assumption that following the death of a host all its chewing lice attempt to leave the corpse. If the opportunity to transfer to another host is lacking, the majority are forced to stay where they are. They are able to survive for some days but eventually die. The Ischnocera remain on the feathers that are tightly gripped in their powerful mandibles, while the Amblycera are close to the skin of the host, their thick coating of bristles ensuring that they are fairly well anchored in the body plumage. Both of these situations however do not necessarily apply to all members of the chewing lice population on a host individual. Many of the Amblycera actively move to leave the host, a behaviour that perhaps explains why considerably more Ischnocera than Amblycera are recorded on study skins. Nevertheless, experience shows that despite the loss of part of the Ischnocera and/or Amblycera fauna caused by the preparation procedure, a profitable fraction usually remains on the (unwashed) skin.

The methodology of the removal of ectoparasites from bird study skins has been described by EICHLER in several publications, especially in his work of 1971. It is a simple process and as long as the skins are responsibly treated is highly recommended (Figs.



Fig. 2: Wing feathers and tail feathers are moved lightly against each other and the body feathers loosened with the fingers. This usually causes the first mummified chewing lice to fall from the plumage. Gentle shaking or patting of the skin will increase this number. The head plumage should be examined feather by feather, and also for chewing lice eggs (nits), using tweezers.

Photos: W. Kluh



Fig. 3: The mummified chewing lice are placed in a meticulously labelled collecting tubule using a fine paintbrush. The dark-coloured adults can be more or less easily picked out among the 'precipitation' of dust, powder, detritus, tow, and often single feathers. Those lice that are whitish in colour and less than 1 mm in size have to be searched for with particular care.

Photo: W. Klüh

2-4). There are two stages in the operation and they can be carried out separately or in combination:

1. The purposeful feather-by-feather examination of specific areas, particularly on the head including the base of the bill, using tweezers; this is sometimes done to firstly establish the presence of eggs (nits) in order to be sure that there is a chance of finding chewing lice on the skin (Fig. 5). This intensive searching method is suggested for small birds up to about *Turdus merula* size.
2. The careful patting of the skin after the plumage has been loosened. This is the best method for species roughly larger than *Turdus merula*. This extensive examination can be carefully repeated several times with one skin.

The study skins thus treated are held over a smooth white sheet of paper or plastic and the resulting mummified chewing lice preserved in dry collecting tubules.



Fig. 4: Utensils used in obtaining ectoparasites, principally chewing lice, from dry bird study skins. – Photo: E. MEY.

When labelling, it is of crucial importance that the correct host name is recorded (EICHLER 1970). One occasionally comes across finds from study skin collections whose authenticity has to be doubted (e.g., when shorebird chewing lice are found on a pigeon). Therefore when evaluating material obtained from study skins it is always necessary to employ a skeptical approach and not to jump to hasty conclusions.

Fig. 5: The confirmation of nits, usually in the head plumage, is a sure indication of chewing lice infestation. An unusual case is shown here, where the eggs and clutch of *Hohorstiella ectootoca* MEY are attached to the dorsal feather tips of a Blue-headed Quail-dove *Starnoenas cyanocephala* and are thus externally visible. After MEY (1984).



4. SOME RESULTS FROM BIRD STUDY SKIN EXAMINATIONS

Just how successful examination of skin material carried out using the combined 'shaking out and patting' method can be has been impressively demonstrated, quantitatively as well as qualitatively, by WARD (1957 a,b) in the case of the tinamous. It has to be said that the chewing louse fauna of the Tinamiformes, compared with all other orders of recent birds, has by far the highest diversity at ca. 200 species. This was confirmed by WARD (l.c.) inasmuch as he was able to obtain from several skins of one *Crypturellus* subspecies alone 12 Ischnocera species, and a maximum of 9 from only a single skin of the same subspecies. He found several thousand mummified chewing lice on a total of 1500 skins of 130 tinamou species and subspecies. Of the 20 chewing lice genera identified (using the most conservative classification), 18 infest only tinamous. According to WARD's (1957a) findings, the host distribution of the chewing lice recorded does reflect the classification of the Tinamidae by von BOETTICHER (1934) in Tinaminae, Rhynchotinae, and Eudromiinae. In addition, he was able to make fundamental taxonomic and ecological statements concerning tinamou chewing lice.

However, it is only with a great amount of effort that we will be in a position to present similar results for

well over half of all bird species, in particular for the Passeriformes. In this order the intensity and extent of infestation is much less, as well as varying in some species a great deal geographically, and many chewing lice are lost because they fall from the skins during frequent handling. Despite this a search for chewing lice can be productive, especially when nits can be identified and mummified adults extracted from where they are still clinging and/or from deep in the plumage. I examined a series of 3 study skins of the world's smallest bird, the Bumble-bee-sized Hummingbird *Mellisuga helenae*, and discovered on head and breast of one of them two imagines and one larva of *Trochiloecetes cubanensis* MEY. Three of 10 *Chlorostilbon ricordii* skins from Cuba held nits, but adults (of *Trochiloecetes* or *Trochiliphagus*) could not be found despite a one hour search (MEY 1982).

For years an important concern has been the examination of skins of extinct birds. In addition to the posthumous discovery of *Huiacola extinctus* there have been further such records of chewing lice species, some still unnamed (MEY 1990, Table 2).

5. DISCUSSION

The number of experienced and productive animal louse specialists, those with years of research on the taxonomy and systematics of these insects behind them, has always been tiny compared with the overwhelming number of forms they have to deal with. There are perhaps about two dozen such experts worldwide, so that in most countries there is no-one working on the faunistics and/or taxonomy of chewing lice or of any other animal louse group. Chewing and sucking lice will presumably never enjoy the popularity of butterflies, beetles, orchids, or even birds!

The 2nd International Congress on Phthiraptera in Brisbane, Australia, in July 2002 will provide an overview of the present state of research and will hopefully give fresh impetus to our work. Similarly, the results of the ongoing project 'Fauna Europaea' will doubtless lead to a more intense study of those chewing louse forms occurring in Europe.

Against this background our first priority must be to concentrate on and encourage specific projects:

- Establishment of a survey of the existing collections of chewing lice, or other animal lice, e.g. in Germany or Europe.
- Examination of birds for chewing lice, immediately before their preparation, by a taxidermist and/or curator and/or other trained personnel. Collected examples that have not been properly prepared and have lain untreated for years, either dried or in alcohol, could soon be useless as study specimens.
- Examination of those bird skins whose study for mummified chewing lice has not been rendered pointless by preparation processes like the 'unfortunately' modern practice in the past few years of washing them.
- Thorough investigation of all available study skins of bird species now extinct (see table 2) and of those that have always existed, or now exist, in small populations. This would result in material towards a chewing lice Red Data List.

ACKNOWLEDGEMENT

I thank Brian Hillcoat (Neuss) for the translation of the manuscript.

Table 2: Chewing lice collected from skins of extinct bird species. From literature and unpublished records by the author.

Chewing lice species	Host species
Amblycera	
<i>Psittacobrosus</i> sp. 1	<i>Ara tricolor</i> (BECHSTEIN, 1811)
Ischnocera	
<i>Brueelia</i> sp., 1	<i>Chloridops kona</i> WILSON, 1888
<i>Columbicola extinctus</i> MALCOMSEN, 1937*	<i>Ectopistes migratorius</i> (LINNÉ, 1766)
<i>Halipeurus raphanus</i> TIMMERMANN, 1961	<i>Oceanodroma macrodactyla</i> BRYANT, 1887
<i>Huiacola extinctus</i> MEY, 1990	<i>Heteralocha acutirostris</i> (GOULD, 1837)
<i>Rallicola</i> sp. I, 1, 1	<i>Porzana palmeri</i> (FROHAWK, 1892)
<i>Rallicola</i> sp. II, 1, 2	<i>Nesoclopeus poecilopterus</i> (HARTLAUB, 1866)
<i>Saussurites defectus</i> TENDEIRO, 1969	<i>Ectopistes migratorius</i> (LINNÉ, 1766)

* According CLAYTON & PRICE (1999) this species is not extinct and lives on *Columba fasciata* SAY in North and South America.

LITERATURE

- Boetticher, H. v. (1934): Beiträge zu einem phylogenetisch begründeten natürlichen System der Steisshühner (Tinami) auf Grund ihrer taxonomisch verwertbaren Charaktere. Jena Z. Naturwiss. **69**: 169-192.(13)
- Clayton, D. H. & Price, R. D. (1999): Taxonomy of New World *Columbicola* (Phthiraptera: Philopteridae) from the Columbiformes (Aves), with Descriptions of Five New Species. Ann. Entomol. Soc. Am. **92**: 675-685.
- CRUICKSHANK, R. H., JOHNSON, K. P., SMITH, V. S. ADAMS, R. J., CLAYTON, D. H. & PAGE, R. D. M. (2001): Phylogenetic analysis of Partial Sequences of Elongation Factor 1a Identifies Major Groups of Lice (Insecta: Phthiraptera). Molec. Phyl. Evol. **19**: 202-215.
- EICHLER, W. (1970): Artangabe, Wirtsangabe und Wirtsspezifität bei Ektoparasiten. Beitr. Vogelkd. **16**: 72-86.
- EICHLER, W. (1971): Vogelbälge-Abklopfen als Mallophagen-Sammelmethode. Angew. Parasitol. **12**: 38-52.
- MEY, E. (1982): Kubanische Mallophagen I. – Reichenbachia **20**: 213-218.
- MEY, E. (1984): Kubanische Mallophagen II. – Reichenbachia **22**: 151-161.
- MEY, E. (1990): Eine neue ausgestorbene Vogel-Ischnozere von Neuseeland, *Huiacola extinctus* (Insecta, Phthiraptera). Zool. Anz. **224**: 49-73.
- WARD, R. A. (1957a): A study of the host distribution and some relationships of Mallophaga parasitic on birds of the order Tinamiformes Part I. Ann. entomol. Soc. Am. **50**: 335-353.
- WARD, R. A. (1957b): A study of the host distribution and some relationships of Mallophaga parasitic on birds of the order Tinamiformes Part II. Ann. entomol. Soc. Am. **50**: 452-459.

Dr. Eberhard MEY, Naturhistorisches Museum of the Thüringer Landesmuseum Heidecksburg Rudolstadt, Schloßbezirk 1, D-07407 Rudolstadt, Germany e-mail: museum@heidecksburg.de

The Scientific Bird Collections in Spain: The Museo Nacional de Ciencias Naturales Bird Collection

Josefina BARREIRO

Museo Nacional de Ciencias Naturales, Spain

Abstract. In this paper the Spanish systematic collections are presented and the address of the person in charge is given. The number of specimens, its geographical provenance and the preservation type of the three main systematic collections are also reviewed. Regarding the bird collection from the Spanish Museo Nacional de Ciencias Naturales, a brief summary of the history of the collection, some detailed information on its geographical and taxonomic contents, as well as the literature published on its holdings are also presented.

Key words. Spanish Bird Collections, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Estación Biológica de Doñana (CSIC), Museu de Zoologia, Barcelona

A scientific collection is one which keeps specimens whose main use is research. These collections are composed of well-dated and documented specimens, from the taxonomic and geographical point of view. They are active collections, with curators in charge and with specific policies of enlargement and loans.

In Spain the three main scientific bird collections are held by state-based institutions:

- The Museu de Zoologia, which belongs to the City Council (Adjuntament) of Barcelona, in the autonomous region of Catalunya
- The Museo Nacional de Ciencias Naturales (MN CN) in Madrid
- The Estación Biológica de Doñana in Sevilla.

Both the latter institutes are run by the CSIC (Consejo Superior de Investigaciones Científicas), a public research body affiliated to the Ministry of Science and Technology.

Barcelona Museu de Zoologia

Museu de Zoologia in Barcelona keeps a small collection of about 7,000 specimens, the majority of them collected in Catalunya and preserved mainly as study skins. For more information, contact Ms. Eulalia GARCÍA. Paseo Picasso S/N. Parc de la Ciutadella. 08003. Barcelona. Spain. mzbcol@intercom.es

Estación Biológica de Doñana

The collection in the Estación Biológica de Doñana holds approximately 25,000 specimens: more than 86 % are preserved as study skins; 6 % as egg clutches; 5 % as skeletons, and 3 % in spirit. In this collection species from Spain (mainly Andalucía),

Latin America and Africa are represented (CABOT 1992). For more information about the collection, contact Dr. José CABOT. Av. Maria Luisa S/N, Pabellón del Perú. 41013-Sevilla. Spain. cabot@ebd.csic.es

Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid

King Charles III founded the Spanish Museo Nacional de Ciencias Naturales in 1771, when he bought the collections of the Ecuadorian Pedro Franco DÁVILA, who was the first director of the museum. It was opened to the public in 1776 (A.J. BARREIRO 1992). From these early collections only a few specimens still survive, as this museum has had quite a hazardous history. It was housed in three different locations and during the moves from one site to the other, which were not performed professionally, quite a lot of specimens were lost.

The oldest specimens in the bird collection are some mounted specimens that were given to the museum in 1836, coming from the Natural History Cabinet of the Infante (Prince) D. Sebastián.

The majority of the specimens that form the collection today were collected in two periods during the 20th century. The first ran from 1920 to 1936, after which the Spanish Civil War (1936-1939) stopped the development of all Museum activities, which did not really pick up again until the 1980s. At that time a remodeling of the Museum took place and, in 1984, an inventory and cataloguing of the collections was started.

The second period of important increase was from 1990 to 1992 when the Autonomous Region of Madrid donated an important collection (both in number and quality) of Iberian specimens to the bird collection.

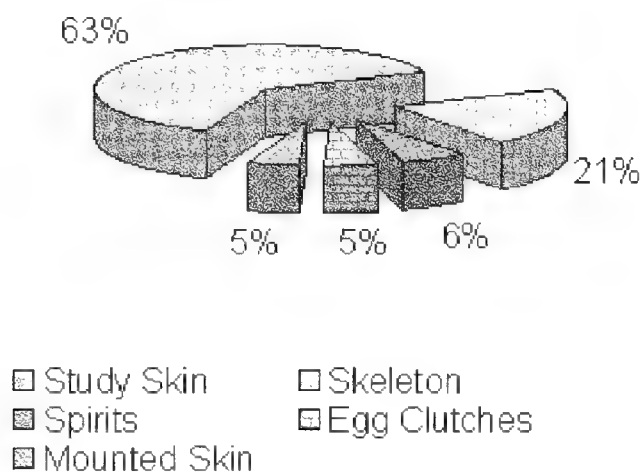


Fig. 1: Composition of the MNCN Bird Collection specimens in percentages.

The inventory of the holdings of the avian collection is now complete and computerized. It holds almost 28,000 specimens preserved, as shown in Fig. 1. The specimens were collected mainly in Spain and in the areas which were once Spanish territories: Latin America, The Philippines, Equatorial Guinea, part of Morocco and the Oriental Sahara, as is shown in Fig. 2.

The systematic composition of the collection can be seen in table 1, where the number of families and specimens in each taxonomic order are shown.

There are 12,603 specimens collected in Spain belonging to 65 families and 339 species. All the Spanish Autonomous Regions are represented (Table 2).

More information about the composition of the MNCN bird collection can be found in J. BARREIRO 1987.

In this collection there are only five type specimens: The holotype of an Icterid *Icterus xantolaemus* GIL, 1918 b, whose validity is questioned by SIBLEY &

Table 1: Number of families and specimens in each taxonomic order in the MNCN bird collection.

Order	Families	no. of Specimens
Anseriformes	2	968
Apodiformes	3	1960
Apterigiformes	1	1
Caprimulgiformes	2	187
Casuariformes	2	9
Charadriiformes	13	1715
Ciconiiformes	5	626
Coliiformes	1	11
Columbiformes	2	549
Coraciiformes	10	847
Cuculiformes	3	338
Falconiformes	5	2343
Galliformes	5	567
Gaviiformes	1	12
Gruiformes	10	673
Passeriformes	67	12589
Pelecaniformes	6	154
Piciformes	6	1019
Podicipediformes	1	209
Procellariiformes	3	96
Psittaciformes	3	297
Sphenisciformes	1	14
Strigiformes	2	1023
Strutioniformes	1	20
Tinamiformes	1	36
Trogoniformes	1	58

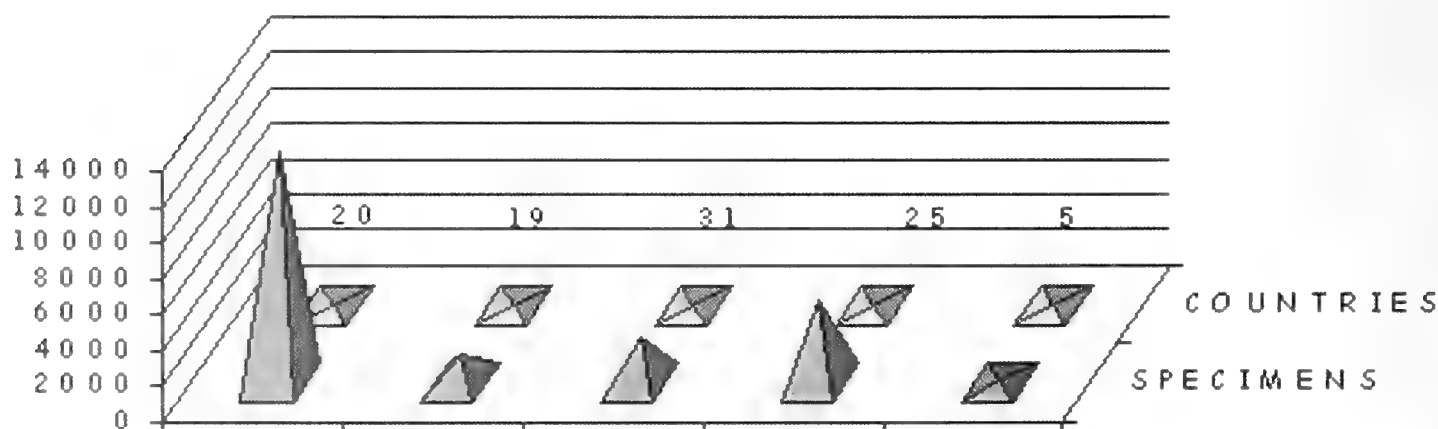


Fig. 2: Number of Countries and Specimens in Each Continent Represented in the MNCN Bird Collection.

Table 2: Number of specimens of each of the Spanish Autonomous Regions present in the MNCN bird collection.

Autonomous region	no. of specimens	Autonomous region	no. of specimens	Autonomous region	no. of specimens
Andalucía	751	Ceuta	5	Melilla	80
Aragón	342	Comunidad Valenciana	409	Navarra	75
Canarias	73	Extremadura	867	País Vasco	102
Cantabria	188	Galicia	459	Principado de Asturias	278
Castilla la Mancha	2891	Islas Baleares	96	Región de Murcia	79
Castilla León	2038	La Rioja	144	unknown	499
Cataluña	206	Madrid	2675		

MONROE (1990) and BARREIRO & PÉREZ DEL VAL (2000). The holotype of a Ralliforme subspecies, *Gallinula chloropus lozanoi* GIL, 1918 a, and also the holotypes of the subspecies *Uria aalge ibericus* BERNIS, 1948, *Galerida theklae berengueri* CABRERA, 1922 and *Galerida theklae aguirrei* CABRERA, 1922 (HERNÁNDEZ CARRASQUILLA 1998).

Until 1998 (BARREIRO & PÉREZ DEL VAL 1998) there was no published catalogue of this collection, only one manuscript dated 1846 and written by the director of the Museum at the time, Dr. M.P. GRAELLS.

Furthermore, only LOZANO (1911) and GIL LLETGET (1935, 1941, 1943) have published papers on a small quantity of specimens of this collection. However, thanks to the Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI), which has provided the necessary funds, two new inventories were published in 2001: one on the museum holdings of specimens collected in Equatorial Guinea (PÉREZ DEL VAL 2001) and another on Asian specimens (ALONSO et al. 2002).

Collection facilities

Microsoft Access is the software being used to computerize the data and the management system of the collection. More information about this system can be found in BARREIRO et al. 1994.

The arrangement of the collection in the stores follows a systematic order in the case of orders and families, genus and species being stored in alphabetical order. The HOWARD & MOORE (1991) Checklist of Birds of the World is used for the arrangement and nomenclature of the specimens.

The Spanish MNCN and the Real Jardín Botánico collections has been recognized by the European Commission as a Major Research Infrastructure during the years 2002-2004. This provides a great opportunity for European scientists who would like to visit our collections because the European Commission

can finance their travel, accommodation and subsistence costs as well as laboratory fees. More information is available at www.museociencias.com or e-mail: BIODIBERIA@mncn.csic.es.

University Collections

In general, the Spanish Universities have only small collections, used for teaching, which contain few specimens of each species and are not very useful for systematic research. However, an important collection of bird skeletons is held at the Universidad Autónoma of Madrid (for more information contact Dr. A. MORALES, arturo.morales@uam.es).

There are other smaller collections in a few local museums. Among them is that in the Museo de Ciencias de Vitoria, Alava in the Basque Country which may be of interest (contact D. G. BELAMENDÍA gbela@gm.es for further information).

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to thank M^a Soledad Alonso for helping me in the design of the figures; M. Barreiro for the English revision of the text and Dr. R. van den Elzen and Prof. Schuchmann for the scientific revision of this paper.

LITERATURE

- ALONSO DOMÍNGEZ, M. S., GARCÍA SÁNCHEZ, P. A., PÉREZ DEL VAL, J. & BARREIRO, J. (2002): Colección de Aves. pp.173-287 in: Catálogo de las Colecciones Asiáticas del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Manuales Técnicos de Museología Vol. 13. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Barreiro, A. J. (1992): El Museo Nacional de Ciencias Naturales (1771-1935) Ediciones Doce Calles. Aranjuez.
- BARREIRO, J. (1997). Las Colecciones de Aves y Mamíferos del Museo Nacional de Ciencias Naturales. *Graellsia* 53: 101-106.
- BARREIRO, J., GONZÁLEZ FERNÁNDEZ, J. E. & REY-FRAILE, I. (1994): Las colecciones de vertebrados: uso y gestión pp. 21-80 in : Manual de catalogación y gestión de las

- colecciones científicas de Historia Natural. (Ed. B. SANCHIZ). Manuales Técnicos de Museología. Vol. 5. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Barreiro, J. & Pérez Del Val, J. (1998): Catálogo de las Colecciones de Aves del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Vol. I. Aves No Passeriformes (Pieles de Estudio). Manuales Técnicos de Museología Vol. 7. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Barreiro, J. & Pérez Del Val, J. (2000): *Icterus xantolaemus* GIL, 1918, a non valid species. Bull. Brit. Ornithol. Club, **120(1)**: 62-63.
- CABOT, J. (Ed., 1992): Inventario de las colecciones herpetológica y ornitológica de la Estación Biológica de Doñana (CSIC). Estación Biológica de Doñana. CSIC. Sevilla.
- GIL LLETGET, A. (1918 a): La *Gallinula chloropus* de Filipinas. Bol. R. Soc. Hist. Nat. **18**: 75-77.
- GIL LLETGET, A. (1918 b): Dos Passeres nuevos de la colección de la Expedición al Pacífico. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. **18**: 340-341
- GIL LLETGET, A. (1935): Aves del Congo Belga: I. Fam. Ploceidae. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. **XXXV**: 69-184.
- GIL LLETGET, A. (1941): Sobre un Momótido nuevo del Ecuador. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. **XXXIX**: 337-338
- GIL LLETGET, A. (1943): Muscicápidos de Luluabourg (Congo Belga) existentes en el Museo de Madrid. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. **XLI**: 179-190.
- GRAELLS, M.P. (1846): Catálogo de las colecciones de Anatomía Comparada. Mamíferos, Aves, Reptiles y Peces del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Unpublished manuscript. Archivo Histórico del Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- HERNÁNDEZ CARRASQUILLA, F. (1998): Tres holotipos „olvidados“ de la colección de aves del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Graellsia **54**: 121-123
- HOWARD, R. & A. MOORE (1991): A Complete Checklist of the Birds of the World. Academic Press. London
- LOZANO, L. (1911): Contribución al estudio de las aves de Mogador. Mem. Real Soc. Esp. Hist. Nat. **VIII**: 63-108.
- PÉREZ DEL VAL, J. (2001): Catálogo de las Colecciones Zoológicas de Guinea Ecuatorial del Museo Nacional de Ciencias Naturales. II. Vertebrados. Manuales Técnicos de Museología Vol. 11. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- SIBLEY, C.G. & MONROE, B. L. (1990): Distribution and Taxonomy of Birds of the World. Yale Univ. Press, New Haven & London.
- J. BARREIRO, Museo Nacional de Ciencias Naturales. José Gutierrez Abascal, 2. 28006-Madrid. Spain. jbarreiro@mncn.csic.es

Bamberg's Natural History Museum – the Scientific Significance of Small Collections

Frank D. STEINHEIMER

The Natural History Museum, Bird Group, Tring, UK

Abstract. Bamberg's Natural History Museum (North-Bavaria, Germany) was founded at the end of the 18th century. The Bamberg museum was once listed as comparable with the collections of Leiden, Paris and London (Jaeck 1815). At the end of the 19th century, it held about 1000 bird specimens of 800 species, all exhibited in the exhibition hall from 1794.

Investigations into the history of the avian specimens have now delivered very surprising discoveries among the 1500 bird mounts. Several regional first records, locally extinct species and rarely documented vagrants are found in the European section. However, much more interesting are the exotic birds. The most exciting discoveries are specimens from Johann Baptist von Spix's exploration of Brazil in 1817-1820 and from Johann Heinrich Christian Sturm's former collection at Nürnberg. Bamberg also houses several specimens of the famous Australian collection of Amalie Dietrich, one of the few female collectors.

Bamberg Museum is a good case study demonstrating that even small collections may be of scientific importance for biogeography, conservation, taxonomy and the history of science.

Key words. Bird collection, restoring data, Naturkunde-Museum Bamberg

1. INTRODUCTION

In 1791 the archbishop of Bamberg and Würzburg, Franz Ludwig VON ERTHAL (1730-1795), decided to open a faculty of natural science at the University of Bamberg, subsequently also adding a „Naturalienkabinett“, as the Natural History Museum was named at that time, for the purpose of studying natural objects (MÄUSER 1995). Even before the official decision to found a museum at Bamberg had taken place, many specimens, including birds, had arrived at Bamberg (e.g. ca. 100 bird specimens arrived in 1790 from Geheime Kabinettssekretär Hofrat SCHMIDT of Ansbach). A new exhibition hall had to be built to house the increasing collections. It was fitted within the old building of the former Jesuit college at Bamberg's Fleischstrasse. The exhibition cases arrived in 1794, all nicely decorated with busts of famous scientists from DIOSKURIDES to LINNÉ, which were carved by Georg Joseph MUSCHELE (for more details cf. MÄUSER 1995, see illustration 1). However, after this quick and successful start of a natural history museum at Bamberg, a deep blow followed ERTHAL's death in 1795 because the new sovereign, archbishop Christoph Franz von BUSECK, showed no commitment towards the museum and it was even used as a hall for manufacturing crop sacks during the revolution wars. However, in 1803 a new period of productive science and the amassing of collections commenced when the collection of natural history objects from the monastery Banz arrived at Bamberg due to secularization. The last curator of the Banz collection, Dionysius LINDER, subsequently became the curator at Bamberg. The

Banz birds added enormously to the dozen or so surviving birds from the old Bamberg collection. From then onwards the collection of Bamberg showed a steady increase (cf. STEPHAN 1807a-e).

During many visits to the Bamberg natural history collection from childhood onwards, I realized the importance and potential of the avian collection there. In 1999 I therefore started a project of restoring data to Bamberg's bird specimens. This publication summarizes the methods of my project and some early results.

2. METHODS

Every bird specimen in the exhibition hall and from the cellar store rooms has been photographed by the volunteers Gertrud and Dieter DÖLLNER with a digital camera [Nikon Coolpix 990E, lens 3-x zoom Nikkor, focal length 8mm – 24mm]. The photos of the bird specimens have been taken while placed in a box [80 x 80 x 80 cm] with an interior painted in neutral white. Three fluorescent tubes have been used as a light source giving a sun-like condition [Osram L 18/12, each 18 Watt, colour code 12, ~ 5,000 Kelvin]. Larger specimens (about 60 birds) have had to be photographed in front of white canvas using photo studio lights and flashes. All photos bear a colour code reference from Kodak as well as a scale. Additional photos were taken of all labels written before 1900. Exposure time were 1/15s with apertures from 6.1 to 8.7 and focal lengths from 14.4 to 22.8 mm. Subsequently, the photos have been saved as JPEG files (normal format) and printed on discs. These images are the basis for later identification purposes and comparison with specimens of other natural history collections, thus giving the correct (sub-) species determination. In turn, knowledge of the subspecies limits the geographical area from which a certain specimen could have been collected.

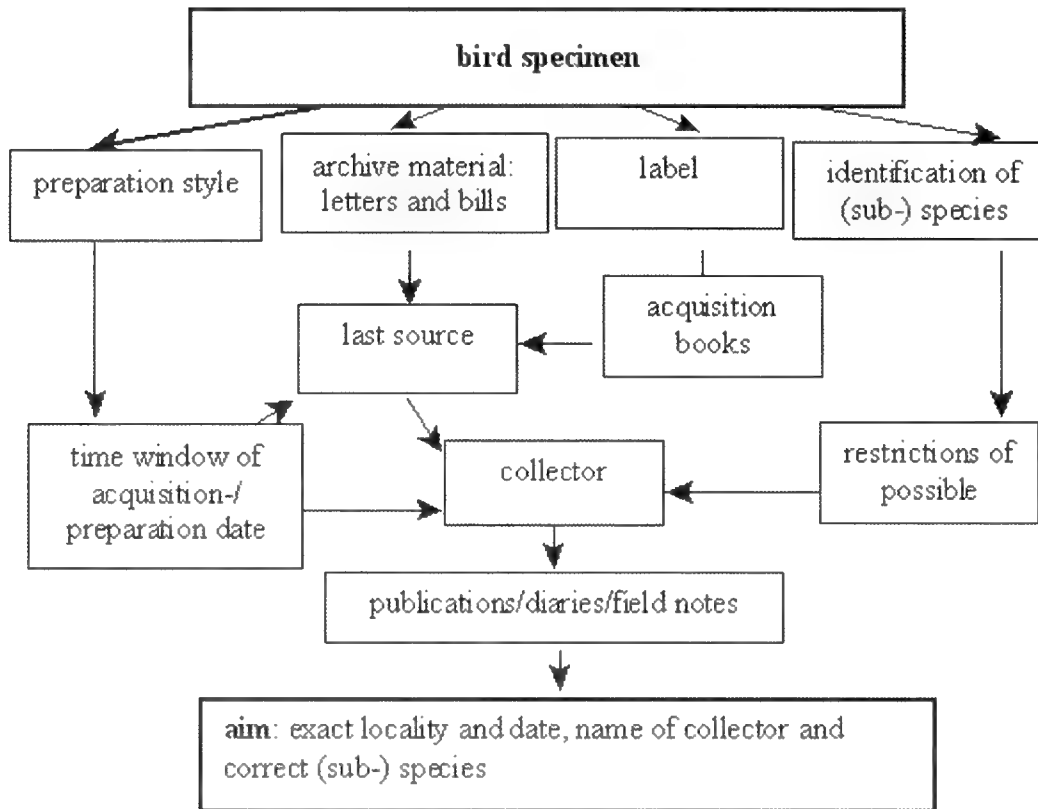


Fig. 1: Structure of the process of restoring data to an avian collection.

Individual data accompanying each bird specimen is also documented. The main data sources are labels or notes on bird stands, catalogue and acquisition entries, accompanying letters (in museums' and town archives), bills and publications, unpublished diaries and notebooks. Last but not least, the preparation style can indicate something about possible acquisition dates.

Combining all available data, i.e. the time window, the geographical region and the possible sources is normally enough to make only one or two collectors a possibility. Then diaries and field reports may confirm the probability of having found the correct collector, thus giving additional information on the exact collection locality and date (see fig. 1).

3. RESULTS

It is not yet possible to give a complete account of all bird specimens. A full documentation as part of a PhD is in preparation, but will take several years to complete. However, some surprising finds can already be mentioned.

Altogether, Bamberg's museum holds 1,550 mounted birds of about 800 species, 75 study skins of local species, 19 complete and 12 partial skeletons, 552 eggs and 112 nests. The mounted birds are still the key specimens of the old exhibition hall (fig. 2),



Fig. 2: Main exhibition hall of the Naturkunde-Museum Bamberg.

Foto: DÖLLNER & STEINHEIMER 2001

which has maintained its old settings and late 18th century features until today (MEYER 2001). For each species usually one, but when the sexes differ sometimes two or rarely up to 5 specimens are shown, indicating a Linnean understanding of nature. The specimens and the system used represented creation rather than evolution, especially as all curators who were responsible for the museum during the 19th century were trained clergymen.

The curators of the collection differed in the type and amount of ornithological material they obtained. Dionysius LINDER, who was curator from 1803 to 1838, increased the collection from less than a dozen specimens to several hundreds and Andreas HAUPT (curator 1838-1885) continued in this tradition. At the end of his career, the Bamberg Museum possessed about 1,000 bird specimens. But it was Georg FISCHER (curator 1885-1912), who started the careful documentation of all specimens by entering them in a catalogue. Since then this catalogue has been used as an acquisition book, telling exactly the amount of further material to arrive. Later curators, i.e. Michael KUNZ (1913-1916), Theodor SCHNEID (1917-1945), Oskar KUHN (1946-1951), Anton KOLB (1951-1984) and Alfred HERTLE (commissariat, 1984-1988), had little input into the important specimens of the avian collection. The present curator Matthias MÄUSER (from 1988 onwards), however, has a major interest in the history of the avian collection and supports collection based research.

3.1. Local material

As in many other local collections (cf. HANÁK 2000a, b; HANÁK & HUDECEK 2000; HUDECEK & HANÁK 2000; HUDECEK & HANÁK 1999), the natural history collection at Bamberg holds a few regionally important specimens, e.g. first county records, records of rare vagrants and records of a changing distribution pattern. Some of these specimens are even quoted in publications. One is a sub-adult Golden Eagle, *Aquila chrysaetos*, shot on the plains close to Neuhaus (North Bavaria) by the forest warden MATTICK in November 1860 (JÄCKEL 1863). Most of the known records of Golden Eagle from north of the Danube during the 18th and 19th century were shot out of curiosity or as a result of contemporary ideas about game management. However, their remains in collections now provide valid records for this rare species for the North Bavarian region, where it has not been observed in recent years. It is not yet certain from which population the Golden Eagle individual might have originated, but it seems likely to be a northern European bird (WÜST 1981). A specimen of the Rose-coloured Starling *Sturnus roseus* shot by the forest warden

MAAS in 1875 indicates a year of invasions of this species to Germany (WÜST 1986). The specimen of the Lesser Grey Shrike, *Lanius minor*, which is said to have been shot at Bamberg during the breeding season, documents well the changes of distribution over time. The species is now extinct throughout Germany (cf. WÜST 1986).

3.2. Exotic material

The most important specimens arrived from Munich in the years 1857-1864, when Bamberg acquired duplicate material via Carl Theodor Ernst von SIEBOLD (1804-1885) of the Zoological State Collection. Most of the Munich specimens are from Brazil, many actually from the gallery forests along the coast near Rio de Janeiro. I therefore extracted a list of all Brazilian specimens in the Munich collection register (vol. I: acquisitions until 1910), thus summarizing possible collectors. All Brazilian specimens at Munich from pre-1864, for which some sort of collecting locality rather than just „Brazil“ are given, derive from three sources only.

The first is the famous Brazilian explorations of Johann Baptist von SPIX (1781-1826) & Carl Friedrich Philipp von MARTIUS (1794-1868) as well as of the Austrian Johann NATTERER (1787-1843) during the years 1817-1820 (NATTERER until 1835) on the occasion of the marriage of Erzherzogin LEOPOLDINA of Austria (1797-1826) with the crown prince Dom PEDRO, later Emperor PEDRO I OF BRAZIL, in 1817 (SICK 1984). NATTERER especially did extensive collecting. His huge collection subsequently went to Vienna museum; however, in 1840 Natterer visited Munich museum to exchange his duplicate specimens for Viennese desideratae (TIEFENBACHER 1983, SCHIFTER 1993).

The second source is the private collection of Maximilian von LEUCHTENBERG (~1817-1852) at Eichstädt, Bavaria, whose brother Karl August Eugène Napoleon von LEUCHTENBERG (1810-1835) collected in Brazil, returning many specimens to Eichstädt in 1829 (STURM 1841-47). Later it was Maximilian's sister, Amalie von LEUCHTENBERG (1812-1873), the second wife of PEDRO I OF BRAZIL after LEOPOLDINA died in 1826, who presumably sent specimens home during 1826-1831 (the latter is the year of PEDRO's abdication). In 1855 von LEUCHTENBERG's collection was given to Munich museum, when his family moved to Russia following his death.

The last source of Brazilian specimens is the collection of Georg Heinrich von LANGSDORFF (1774-1852), though only one remaining specimen at Munich is known. The biggest share of Brazilian birds at Munich until 1900, however, is still that of SPIX. I assume

therefore, that some of the specimens at Bamberg museum may have paratype status for names by SPIX.

Bamberg also obtained a share of bird specimens from the collection of the toucan expert Johann Heinrich Christian STURM (1805-1862) of Nürnberg, who translated John GOULD's Monograph of the Ramphastidae (1834) into German, adding new descriptions of his own (STURM 1841-47). This book, which is unknown to many ornithologists, greatly improved GOULD's original publication: the drawings are more accurate in colour and many of Johann NATTERER's field notes as well as notes by STURM himself were added. STURM was only able to extend GOULD's work by having his own reference material; he possessed a large bird collection, consisting of about 2700 specimens of 1700 species, including 62 specimens of Ramphastidae (STURM 1865). It was believed lost after its disposal in 1865, but many specimens have actually survived in the collections of Munich, Bamberg and, probably, at the University of Erlangen.

STURM (1841-1847) lists all toucan specimens which he had in his own collection at Nürnberg. Bamberg Museum has two of them still on display: an *Aulacorhynchus sulcatus*, which STURM obtained from Vienna Museum (collected at Santa Fé de Bogota) and a *Selenidera culik*, which was apparently obtained from Johann NATTERER (see fig. 3).

Moreover, STURM planned to publish German translations of the first volume of the Birds of Australia (GOULD 1837) and the monograph of the Trogonidae (GOULD 1838). However, as the surviving original manuscripts at the BMNH library at Tring show, STURM would not have added any of his own comments, as he probably lacked many Australian specimens in his collection. Despite some gaps in STURM's collection, Carl Hermann Conrad BURMEISTER (1807-1892), a collector of Argentinean specimens, spoke very well about it (STURM 1865).

It is also worth consideration that many of the early bird books printed at Nürnberg might have used speci-

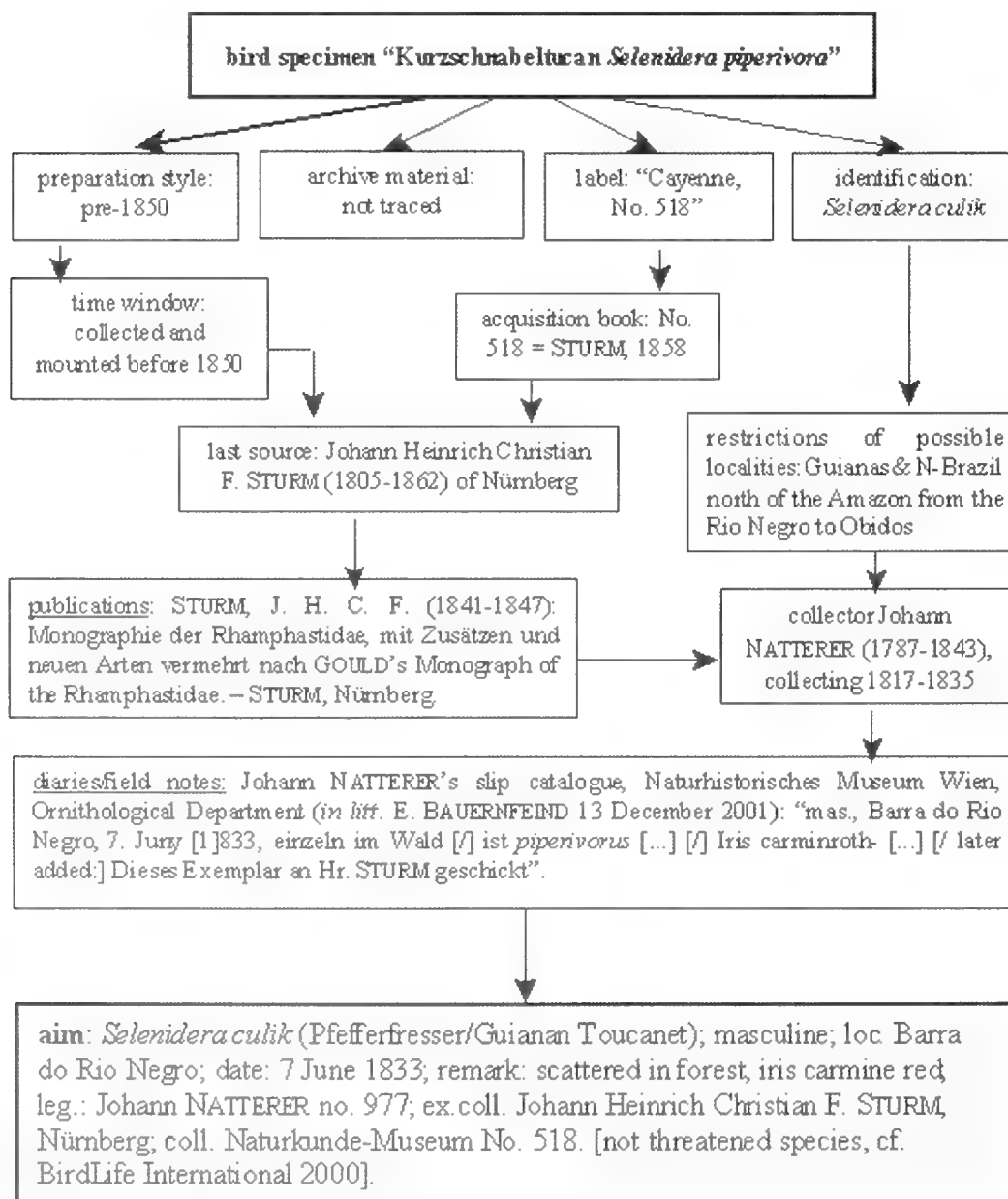


Fig. 3: An example of a complete restored history of one of Bamberg's specimens: *Selenidera culik* collected by Johann NATTERER.

mens from Sturm's collection for illustrations, thus making the thorough investigation of Bamberg's Sturm specimens very important for the history of science.

Specimens from Australia and the Pacific islands arrived from Johann Cesar GODEFFROY (1813-1885), who employed professional collectors as well as captains of his business fleet for collecting natural history objects (GEBHARDT 1964). Amalie DIETRICH (1821-1891) and Theodor KLEINSCHMIDT (1834-1881) are two of the many collectors for GODEFFROY. Bamberg Natural History Museum possesses GODEFFROY specimens, which bear localities like Rockhampton, (Lake) Elphinstone and (Port) Mackay, places which were extensively visited by DIETRICH, thus making it very likely that these specimens are indeed her products. Other GODEFFROY material at Bamberg originates from the Fiji Islands, which were explored by KLEINSCHMIDT on GODEFFROY's behalf.

Much exotic material also came to Bamberg via Johann Lukas SCHÖNLEIN (1793-1864). SCHÖNLEIN was a Professor for Medicine, who purchased all sorts of natural history objects for the museum of Bamberg during his times at Zurich and Berlin. In the first half of the 19th century, both towns maintained a market for exotic collections (SCHEMMEL 1993). SCHÖNLEIN's son might have also been collecting for Bamberg; at least he died far abroad in Africa (HAUPT 1893).

In 1914 an Arfak *Astrapia Astrapia nigra* was acquired from Emil WEISKE (1867-1950). WEISKE has become well known for collecting in Australia and New Guinea on the behalf of for example Tring, London, Berlin, Dresden, Leipzig and Vienna museums (GEBHARDT 1964).

Bamberg Museum could only afford such a complete collection of exotic birds by dealing itself in natural history

objects, mainly those obtained from the Bamberg-born missionary Matthäus KIRCHNER, who lived at Khartoum, but explored the White Nile upwards deep into East-Central Africa, even obtaining Shoebills *Balaeniceps rex* at the shores of Lake Victoria. This bird species had been described only seven years previously (GOULD 1850), when, in 1857, Bamberg museum had already its own specimens on display (see fig. 4)! KIRCHNER asked in return only for seeds, agricultural products and other supports for his mission work, thus being a very cheap source of excellent and rare material, especially insects and birds. Many of his specimens were exchanged with other institutions, e.g. with the Nationaal Natuurhistorisch Museum of Leiden (cf. letters in Leiden archives, filed under „HAUPT“, cf. GIJZEN 1938).

4. DISCUSSION

I use the Bamberg collection as a case-study to prove that even bird specimens without easily accessible data may have a validity for science, if time and staff power allow a thorough data check. There are many small collections existing which have suffered huge neglect and data loss. But, as the Bamberg study shows, there might be a chance to restore data to such collections making them important for science in their own right. Therefore I urge researchers to appreciate local collections, regardless of their condition. Although money and staff is often lacking to maintain these collections well, they should at least be kept. In the future some of them might be revealed to be of huge importance for ornithology. Hopefully the Bamberg case study might also encourage those who are responsible for neglected collections to work towards a full documentation of the material or, at least, to stop further data loss and decay.



Fig. 4: The two specimens of Shoebills *Balaeniceps rex* at the Naturkunde-Museum Bamberg, collected by Matthäus KIRCHNER before 1857.

Foto: DÖLLNER & STEINHEIMER 2001

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to express my deepest thanks to Gertrud and Dieter Döllner, who worked so hard on the documentation of the Bamberg collection, especially in tracing archive material and taking photos for my studies. Matthias Mäuser has always welcomed me in his museum and given me free access to the material there. He also supported my studies with his huge knowledge of the history of this museum. Mr Klotz sorted much of the archive material, which proved to be of great help. Hannelore Landsberg (archives Naturkunde-Museum Berlin), René Dekker (Naturalis, Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden) and especially Josef Reichholf (Zoologische Staatssammlung München) were very helpful in obtaining data on the connections of their museums with Bamberg Museum. Ernst Bauernfeind (Naturhistorisches Museum Wien) traced highly appreciated data on Sturm's Toucan for figure 2. Ann Datta, Alison Harding and Effie Warr kindly helped me in obtaining data on publications of Sturm. Last but not least many thanks to the families Döllner of Bamberg and Steinheimer of Nürnberg for their financial support. Robert Prys-Jones and Matthias Mäuser commented on earlier drafts.

LITERATURE

- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2000): Threatened Birds of the World. Lynx Edicions and BirdLife International, Barcelona, Cambridge.
- GIJZEN, A. (1938): 's Rijks Museum van Natuurlijke Historie 1820-1915. W. L. & J. Busse, Rotterdam.
- GOULD, J. (1834): A Monograph of the Ramphastidae, or family of Toucans: observations on the anatomy of the Toucan. Gould, London.
- GOULD, J. (1838): A Monograph of the Trogonidae, or family of Trogons. Gould, London.
- GOULD, J. (1837): The Birds of Australia and the adjacent islands. Pt. 1 Gould, London.
- GOULD, J. (1850): [no title]. Athenaeum: journal of literature, science, [etc.], London, no. 1207: 1315.
- HANÁK, F. & HUDECEK, J. (2000): European birds and other vertebrates in State Castle Pernštejn. Zprávy MOS 58: 45-78.
- HANÁK, F. (2000a): Kolekce evropských ptáku na Státním hrade Bitov. Zprávy MOS 58: 195-212.
- HANÁK, F. (2000b): Sbirka ptáku na Státním zámku Telc. Zprávy MOS 58: 213-224.
- HAUPT, A. (1893): Vermehrung des Kgl. Naturalienkabinetts. Bericht der naturforschenden Gesellschaft in Bamberg XVI: 1-120.
- HEB, W. (1930): Lebensläufe in Franken. [nn].
- HUDECEK, J., & HANÁK, F. (1999): Europäische Vögel in der ornithologischen Sammlung Josef TALSKÝ's. Zprávy MOS 57: 137-156.
- HUDECEK, J., & HANÁK, F. (2000): Die Vögel aus Europa in der naturhistorischen Sammlung von Adolf SCHWAB. Zprávy MOS 58: 125-138.
- JÄCKEL, A. J. (1863): Die Vögel des unteren Aisch-, Seebach- und Aurachgrundes – Ein Beitrag zur Ornithologie Frankens. Sechster Bericht der Naturforschenden Gesellschaft zu Bamberg: 30-107.
- JAECK, J. H. (1815): Taschenbuch auf 1815, enthaltend Beschreibungen von Naturalien- und Kunst-Sammlungen [...]. Johann Jakob Palm, Erlangen.
- KAHL, P. (1979): Family Balaenicipitridae, Shoebills. – pp. 252-253 in : Check-List of Birds of the World, vol. I. (eds. MAYR, E. & COTTRELL, G. W.). Museum of Comparative Zoology, Cambridge (Mass.).
- KOLB, A. (1983): 180 Jahre Naturkunde-Museum Bamberg LINDER'sche Stiftung. Bericht der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg LVII: 130-150.
- MÄUSER, M. (1995a): Das neue Naturkunde-Museum Bamberg. Ber. Naturforsch. Ges. Bamberg 69/1994: 121-132.
- MÄUSER, M. (1995b): Zur Gründung des Bamberger Naturalienkabinetts durch Fürstbischof Franz Ludwig von Erthal. – pp. 235-243 in: Franz Ludwig von Erthal – Fürstbischof von Bamberg und Würzburg 1779-1795 (ed. BAUMGÄRTEL-FLEISCHMANN, R.). Diözesanmuseum Bamberg, Bamberg.
- MEYER, K.-O. (2001): Wert und Bewertung naturkundlicher Sammlungen. – Der Präparator 47 (3): 119-126.
- SCHIFTER, H. (1993): Johann Natterer und seine ornithologischen Entdeckungen in Brasilien, 1817-1835. Kataloge des OÖ. Landesmuseums, Neue Folge 61: 155-180.
- SCHEMMEL, B. (1993): Johann Lukas Schönlein (1793-1864) – Arzt und Mäzen. Staatsbibliothek Bamberg, Bamberg.
- SICK, H. (1984): Birds in Brazil. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- STEPHAN, J. K. (1807a): Vom Königlichen Naturalien-Kabinete zu Bamberg. Georgia – Zeitung für die gebildete Welt No. 90: 714-718.
- STEPHAN, J. K. (1807b): Vom Königlichen Naturalien-Kabinete zu Bamberg. Georgia – Zeitung für die gebildete Welt No. 93: 737-740.
- STEPHAN, J. K. (1807c): Vom Königlichen Naturalien-Kabinete zu Bamberg. Georgia – Zeitung für die gebildete Welt No. 96: 761-764.
- STEPHAN, J. K. (1807d): Vom Königlichen Naturalien-Kabinete zu Bamberg. Georgia – Zeitung für die gebildete Welt No. 100: 793-796.
- STEPHAN, J. K. (1807e): Vom Königlichen Naturalien-Kabinete zu Bamberg. Georgia – Zeitung für die gebildete Welt No. 102: 809-812.
- [STURM] (1865): Dr. Sturm's Collection of Objects of Natural History in Nuremberg. Ann. Mag. of Nat. Hist. London XVI (3): 377-378.
- STURM, J. H. C. F. (1841-1847): Monographie der Rhamphastidae, mit Zusätzen und neuen Arten vermehrt nach Gould's Monograph of the Rhamphastidae. Sturm, Nürnberg.
- TIEFENBACHER, L. (1983): Die Brasilienexpedition von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in den Jahren 1817 bis 1820. Spixiana Suppl. 9: 35-42.
- WÜST, W. (1981): Avifauna Bavariae. vol. I. Ornithologische Gesellschaft in Bayern, Gebr. Geiselberger, Altötting.
- WÜST, W. (1986): Avifauna Bavariae. vol. II. Ornithologische Gesellschaft in Bayern, Gebr. Geiselberger, Altötting.

Frank D. STEINHEIMER, The Natural History Museum, Bird Group, c/o Sylter Strasse 18, D-90425 Nürnberg, Germany

The Vienna Bird Collection: History and Main Research Focus

Ernst BAUERNFEIND

Museum of Natural History Vienna, Austria

Abstract. The Vienna Bird Collection was officially founded in 1793, the oldest still extant specimens however dating back to about 1755-1775, including material from Captain Cook's voyages. Present holdings amount to 150,000 scientific objects, mostly study skins, mounts, skeletons, eggs and varia (spirit specimens, flat skins, micro slides and DNA-samples). Various sources of information on the collection as well as the main research focus past and present are documented in a selected bibliography.*)

Key words: Natural History Museum Vienna, bird collection, history, bibliography

1. INTRODUCTION

The Vienna Bird Collection (Naturhistorisches Museum Wien, NMW) is numbered among the oldest still extant scientific collections of birds. Increasing public interest in the world's biodiversity, emerging from concerns for the preservation of endangered species, has recently led to a rather unexpected re-evaluation of museum collections. The importance of collecting and curating specimens as a basis for traditional as well as modern research, including aspects of ecology and molecular systematics, has been thoroughly discussed and linked with the necessity for world wide data availability. New research disciplines as well as a better understanding of population ecology have strengthened the demand for time series of study skins and enhanced the interest on historical collections and the verification of pertinent collection data.

2. HISTORY

In 1793 Emperor FRANZ II acquired a collection of mounted birds from Josef Natterer, retired imperial falconer, for his private museum of rarities („Naturalienkabinet“). After just a few years the collection already contained about 1,664 specimens (804 species) when the first still extant inventory was begun in 1806. The material received during this time includes (among others) name bearing types for LATHAM's and SHAW's descriptions of birds from James COOK's second and third voyages (1772-1780), which originally formed a part of the famous Leverian Museum. Birds purchased from various sources or collected on expeditions funded by the Imperial Court further enriched the collections (see Table 1) as well as the Imperial Menagerie in Schönbrunn, from whence many birds ultimately became part of the Vienna Bird Collection (SCHIFTER 1982, 1995, 1996).

Over the years many prominent collectors and scientists contributed bird skins to the ever growing collection, among them M.H.C. LICHTENSTEIN, C.J. TEMMINCK, R. BOWDLER SHARPE. Even after 1765, when Empress MARIA THERESIA changed the status of the museum from private imperial property to a federal public institution, the greatest part of the collections still remained in the Castle of Vienna, the so called „Hofburg“ and in the „Brazilian Museum“ (RIEDL-DORN 1998). Lack of space ultimately made a new representative building for the natural history collections an inevitable necessity and the present „Naturhistorisches Museum Wien“ was finally opened with great splendour in 1889.

Fortunately almost all of the material deposited at any time in the collection is still extant and during more than 200 years of existence only insignificant losses have occurred due to decay, fire or war times.

3. HOLDINGS

At present (1.1.2002) more than 150,000 scientific objects are housed in the Vienna Bird Collection, most of them study skins (95,000 specimens). Until the beginning of the 20th century the majority of the material was mounted, but between 1900-1950 many specimens were disassembled and incorporated in the study skin collection. Unfortunately this procedure was applied most indiscriminately, changing the overall appearance of historically valuable specimens (including some type specimens) and resulting at least in some cases in the loss of pertinent label data. About 10,000 specimens, many of historic interest, are still mounted, and 2,756 are on display in the public gallery. The egg collection consists of more than 10,000 clutches. The osteological collection of the

*) Not printed due to shortage of space (Ed.).

Table 1: Historical development of the bird collection in the Natural History Museum Vienna with main collectors and collections.

Year	Collector	Locality	Remarks
Period before 1806			
?1755	? JAQUIN	America	„old collection“, before 1806
[1772-1775]	[COOK 2 nd voyage]	various loc.	acquired 1806
[1776-1780]	[COOK 3 rd voyage]	various loc.	acquired 1806
1783	MÄRTER & BOOS	America	before 1806
1785	BOOS & SCHOLL	S-Africa	before 1806
1793 antea	NATTERER sen.	Austria	acquired 1793
1793 antea (?)	Rev. KRATKY	Austria	before 1806 pro parte
1797 antea (?)	SPALOWSKY	various loc.	1811 pro parte
[1803]	[BAUER-FLINDERS]	Australia	acquired ?1803, 1826
1804	ENZEL	America	before 1806
[1804]	[BAUDIN]	Australia	acquired 1815
1806 – First Inventory: 1,644 specimens			
1817-1835	NATTERER coll.	Brazil	12,000 specimens
1839	HÜGEL coll.	Himalaya, Australia	1,400 specimens
1857-1859	NOVARA-EXP.	(global)	1,300 specimens
1877-1889	REISCHEK coll.	New Zealand	2,700 specimens
1893-1927	POLATZEK coll.	Palaearctic	1,500 specimens
1903	REISER	Brazil	1,347 specimens
1906	TSCHUSI coll.	Palaearctic	7,000 specimens
1910	GRAUER coll.	C-Africa	6,000 specimens
1912	REISER coll. (eggs)	Palaearctic	12,000 specimens
1925	Archduke FRANZ FERDINAND	(global)	2,000 specimens
1937	ZIMMER coll.	E-Africa	2,000 specimens
1957	SCHIEBEL coll.	Palaearctic	2,500 specimens
1986	SEILERN coll.	S-America	3,000 specimens
Smaller collections have been acquired from ALMASY, BOJER, BOUCARD, C.L. BREHM, DEPPE, DEGLAND, DUFRESNE, EMIN PASHA, FINSCH, V. HAAST, HEUGLIN, HOCHSTETTER, KOTSCHY, LICHTENSTEIN, MALHERBE, A.B. MEYER, PFEIFFER, POEPPIG, PRZEWALSKY, SALVIN, SCHIEDE, SCHILLINGER, SCHLÜTER, SCLATER, STOLICKA, SWINHÖE, TEMMINCK, UNDERWOOD, VERREAUX and many others.			

bird department holds about 8,000 specimens, mostly complete loose skeletons (about 25% part skeletons or skulls). Flat skins, anatomical and micro slide preparations (e.g. egg shells), nests and DNA-samples amount to about 20,000 objects. The scope of the collection is world wide, about 75% of the presently known bird taxa are represented by single specimens or smaller series.

4. LOGISTICS

Holdings are arranged systematically following PETERS Check-list (1931-1987), using the subspecies level as organisational taxonomic unit. Revised label data for all specimens of the skeleton collection and mounts are available on a (department based) data-

base. About 80 % of the egg collection, but only a very small part of the study skin collection, have been entered on a card file index. Data of extinct or endangered taxa (according to IUCN criteria) are also available electronically (<http://www.specola.unifi.it/EVA.htm>).

About 80 % of the holdings are numerically catalogued in the bird department's inventory books. Main sources for information on collectors and the historical development of the collection are the acquisition entries, arranged chronologically from 1806 onwards („Acquisitionsbücher“), unfortunately not linked with the catalog numbers („Inventarnummern“), which were invented only about 1890 and follow no systematic or chronological order. A first list of type specimens, presently rather outdated, has been published by PELZELN & LORENZ (1886-1888), a revised and annotated type list will be available in the near future (SCHIFTER et al. 2003).

5. RESEARCH FOCUS

Collection-based research is traditionally focussed mainly on taxonomy and faunistics, involving morphology, biogeography and the history of collections and collectors as well. Geographic areas especially well represented in the collection are the Palaearctic, parts of the Afrotropic, Neotropic (mostly Brazil) and New Zealand. Current projects include the re-evaluation of label data based on various historic sources as well as on technical aspects involving x-ray examination (fig. 1,2), neutron-radiography and spectrum analysis. Another field of special interest is the taxonomy and ecomorphology of birds of prey including DNA-analysis (in cooperation with the Research Group for Molecular Systematics at the NMW). Research in connection with nature conservation projects is (at least in part) also linked with museum collections and collecting data.



Fig. 1: *Volatinia jacarina splendens*. NMW 66.442 (relaxed mount), Insula St. Bartholomaei, acquired before 1806, collector unknown. The bird might originate from N.J.V. JAQUIN's voyage, who visited St. Bartholomé (in the Lesser Antillean Islands) between 1755-1757 and returned with „many exotic birds“ for the imperial aviary.

Foto: A. SCHUMACHER



Fig. 2: *Volatinia jacarina splendens*. NMW 66.442 (X-ray photograph). Wires and making of the specimen agree well with other examples in the Vienna bird collection mounted before 1790, but differ in many particulars from the techniques used during COOK's 2nd voyage (specimens from the Leverian Museum).

Foto: W. Reichmann

Literature

- PELZELN, A.V. & LORENZ, L. (1886): Typen der ornithologischen Sammlung des k. k. naturhistorischen Hofmuseums. 1. Theil. Annl. k. k. Naturhistor. Hofmus. Wien 1: 249-270.
- PELZELN, A.V. & LORENZ, L. (1887): Typen der ornithologischen Sammlung des k. k. naturhistorischen Hofmuseums. 2. Theil. Annl. k. k. Naturhistor. Hofmus. Wien 2: 191-216.
- PELZELN, A.V. & LORENZ, L. (1887): Typen der ornithologischen Sammlung des k. k. naturhistorischen Hofmuseums. 3. Theil. Annl. k. k. Naturhistor. Hofmus. Wien 2: 339-352.
- PELZELN, A.V. & LORENZ, L. (1888): Typen der ornithologischen Sammlung des k. k. naturhistorischen Hofmuseums. 4. Theil. Annl. k. k. Naturhistor. Hofmus. Wien 3: 37-62.
- RIEDL-DORN, C. (1998): Das Haus der Wunder. Zur Geschichte des Naturhistorischen Museums in Wien.

Holzhausen, Wien.

- SCHIFTER, H. (1982): Vögel aus dem Tiergarten Schönbrunn im Naturhistorischen Museum Wien (I). Zool. Garten N. F. 52 (3/4): 133-151.
- SCHIFTER, H. (1995): Vögel aus dem Tiergarten Schönbrunn im Naturhistorischen Museum Wien (II). Zool. Garten N.F. 65 (2): 101-134.
- SCHIFTER, H. (1996): Vögel aus dem Tiergarten Schönbrunn im Naturhistorischen Museum Wien (III). Zool. Garten N.F. 66: 13-52.
- SCHIFTER, H., BAUERNFEIND, E. & SCHIFTER, T. (2003): Die Typen der Vogelsammlung des Naturhistorischen Museums Wien, Teil I Nonpasseres. Kataloge wiss. Sammlg. NMW (in press).

Dr. Ernst BAUERNFEIND, Bird Collection, Museum of Natural History, Burgring 7, A-1014 Wien, Austria, vogelsammlung@nhm-wien.ac.at

Biodiversity Challenges for Central Africa and the Role of the Tervuren Museum's Program in Data Sharing

Michel LOUETTE

Royal Museum for Central Africa, B 3080 Tervuren, Belgium

SUMMARY

Due to Central African colonial history, the most important collections from the ex-Belgian colonies RD Congo, Rwanda, Burundi (and others, from several other West and East African countries) were deposited in the Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium, originally named 'Musée du Congo Belge - Museum van Belgisch Congo'. Nowadays a federal Belgian institution with both research and museum activities, it was founded in 1898 at Tervuren, a town 15 km east of Brussels.

The bird collections consist of about 150,000 specimens exclusively from Central Africa. Most of these are study skins, but about 10% are in alcohol. Explorers of the 19th century obtained the oldest material. Later, H. SCHOUTEDEN, a director of the museum, collected in the Belgian Congo during expeditions in the 1920s. SCHOUTEDEN's correspondents, including A. PRIGOGINE who collected over 20,000 specimens in eastern RD Congo, sent in the bulk of the material. After about 1980, only a few specimens were added (some recent small collections originate from the Comoros). Recent technical activities include: coding of labelled data, quality control of the data, selection and start of a programme for optimal data management, and production of distribution maps. Tervuren holds type material for 226 nominal bird taxa; at least 124 of these are still in use as valid names. The Ter-

vuren collections were, in former times, mostly used as taxonomic reference collections. While this use continues (and demands for tissue increase), the collections more recently have been mined for information about local biodiversity. The collections have the potential to add a historical dimension to biodiversity research. In view of the global importance, there is increasing demand for access to the information, including researchers from the countries of origin. Indeed, the irreplaceable collections in Tervuren originate from a Biodiversity Hotspot with a wealth of natural resources, but with very few local biological collections. The African countries involved have inadequate infrastructure for research or for training. Opportunities for interactions with the global scientific community are limited, even in a time with major advances in modern information communication technology. Therefore, Tervuren launched a campaign to revive the Central African zoological research and started a cooperation between African scientists. The 'African Biodiversity Information Centre', with start funding from the Federal Belgian Government, aims to specifically address the set of obligations under the Convention on Biological Diversity. The aim is to give access to the information from our holdings to the institutions in the countries of origin.

Contact: Royal Museum for Central Africa, B 3080 Tervuren, Belgium; louette@africamuseum.be

The Bird Collection in the Museum and Institute of Zoology (Polish Academy of Sciences)

Lukasz REJT & Tomasz D. MAZGAJSKI

Museum & Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Warsaw, Poland

Abstract. In Poland the biggest and oldest collection of birds belongs to the Museum and Institute of Zoology (Polish Academy of Sciences) in Warsaw. The beginning of this collection stretches down to 1819 – the year in which a collection of approx 20,000 specimens was obtained. The collection was enriched with gifts, purchases and by scientific expeditions. It was decimated by two world wars, plunders and fire, but part of this ancient collection is still available for research. In 1953 the Museum, transformed into the Museum and Institute of Zoology, was incorporated into the Polish Academy of Sciences.

Nowadays the Warsaw bird collection holds approx 4,000 species belonging to almost all known orders and families from all continents. The majority of them has detailed label information and is catalogued. Over 42,000 of the deposited bird specimens were collected between 1813 and 1970.

Key words. bird collection, birds of South America, birds of Siberia, Museum and Institute of Zoology, Warsaw

The animal collections gathered and stored in numerous museums all over the world represent an invaluable material for comparative (e.g. STEPANYAN 1995, WHITE et al. 1995), evolutionary (e.g. KIRBY 1980, SIMPSON & CRACRAFT 1981, SWIERCZEWSKI & RAIKOW 1981), ecological (e.g. CARLSON 1998) as well as genetic (e.g. PÄÄBÖ et al. 1988, CHATIGNY 2000, IUDICA et al. 2001) studies. The results obtained can be used for bird or even habitat protection and for the assessment of changes in biodiversity.

In Poland the largest and oldest collection of birds is that of the Museum and Institute of Zoology (Polish Academy of Sciences) in Warsaw. The beginning of this collection goes back to 1819 – the year in which a collection of approx 20,000 bird specimens completed by Sylvius MINCKWITZ was acquired by the Zoological Cabinet of the Royal University of Warsaw. The collection was especially valuable and contained several types and many voucher specimens of birds species recorded in Silesia for the first time. In 1887, a private Zoological Museum was created by the BRANICKI family. The BRANICKI brothers sponsored scientific expeditions to the Ussuri Territory in 1883-1885, to Korea and Japan (1885-1887) and to Peru (1881-1902). Both collections were united in 1918 into the National Museum of Natural History, Section of Zoology, renamed State Zoological Museum in 1928. The collection was enriched with gifts, purchases and by scientific expeditions. It was decimated by two world wars, plundering and fire, but part of this ancient collection is still available for research. In 1953, the museum was transformed into the Museum & Institute of Zoology and was incorporated into the Polish Academy of Sciences. More information about the history of the museum and its

collection is available elsewhere (e.g. KAZUBSKI 1996).

According to the labels, the approx 4,000 species of the Warsaw collection represent almost all known orders and nearly all families according to SIBLEY & AHLQUIST (1990) and all continents (Table 1). The majority of the > 42,000 specimen in the collection is labelled in detail and catalogued. They were collected between 1813 and 1970 (Table 2). Before 1939 there were 427 holotypes of species and subspecies in the collection (SZTOLCMAN & DOMANIEWSKI 1927).

Table 1: Geographic origin of the specimens in the bird collection in the Museum and Institute of Zoology.

Area	%
Europe	40.62
Africa	3.45
South America	25.41
North and Central America	1.94
Australia	1.93
Asia	17.80
Arctic and Antarctic	0.07
no information	8.78

Table 2: Temporal distribution of the collected specimens.

Period	%
19th century	28.70
1901-1913	2.76
1914-1939	34.65
1939-1970	3.23
no information	30.66

About one third of the specimens in the museum was obtained in the 19th century. Among these specimens from Asia (Siberia, Near and Far East, and Caucasus), Africa and South America prevail. During that time numerous expeditions were undertaken by well known Polish zoologists like Benedykt DYBOWSKI, Tomasz BAREY, Mikołaj PRZEWAŁSKI, Ludwik MŁOKOSIEWICZ, Micha JANKOWSKI, Jan KALINOWSKI, Konstanty JELSKI, Jan SZTOLCMAN and many others who enriched the bird collection of the museum with valuable specimens. These collections formed the basis for numerous scientific publications by many native and foreign scientists (e.g. TACZANOWSKI 1877, BERLEPSCH & SZTOLCMAN 1892, 1894, 1901). Birds from Peru were studied by Władysław TACZANOWSKI, and his „Ornithologie du Perou“ (1884-1886) was the first bird monograph of South America.

After the First World War the collection was enlarged with birds from Europe and South America (Peru, Equador, Mexico, Brazil). Expeditions to Central and South America were organized mainly by Tadeusz CHROSTOWSKI, Tadeusz JACZEWSKI and Arkady FIEDLER. The European specimens came not only from the territory of Poland but also from Ukraine, the European part of Russia, Balkan Peninsula and western Europe. In this period, zoological expeditions to Egypt and Madagascar (1930-1931) were organized as well as three cruises of „Dar Pomorza“ in the Atlantic Ocean (1931-1932, 1933-1934, 1938).

Collecting was much less intensive in the period after World War II. And above all, a significant part of the specimens in this period was insufficiently labelled – the date as well as the location are in many cases not noted. Most of the collections deported by the German occupants were returned to the museum subsequently. The museum was also enriched by collections of former German institutions in Poland and by private collections. Among them were for instance a collection of the natural History Museum in Szczecin or the collection of Hummingbirds of the Museum in Cieplice.

The greater part of the bird collection in the Museum and Institute of Zoology is catalogued and available as database. The biggest problem in cataloguing of the

old specimen is the archaic nomenclature used by former zoologists.

LITERATURE

- BERLEPSCH, H. & SZTOLCMAN, J. (1892): Resultats des recherches ornithologiques faites au Perou par M. Jean Kalinowski. Proc. Zool. Soc. London, **1892**: 371-411.
- BERLEPSCH, H. & SZTOLCMAN, J. (1894): Description of a new species of Grebe from Central Peru. Ibis **36**: 109-112.
- BERLEPSCH, H. & SZTOLCMAN, J. (1901): Description des trois Especies nouvelles d'Oiseaux du Perou du Museum Branicki. Ibis **43**: 716-719.
- CARLSON, A. (1998): Territory quality and feather growth in the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. J. Avian Biol. **29**: 205-207.
- CHATIGNY, M. E. (2000): The extraction of DNA from formalin-fixed, ethanol-preserved reptile and amphibian tissues. Herpetol. Rev. **31**: 86-87.
- IUDICA, C. A., WHITTEN, W. M. & WILLIAMS, N. H. (2001): Small bones from dried mammal museum specimens as a reliable source of DNA. BioTechniques **30**: 2-4.
- KAZUBSKI, S. L. (1996): The history of the Museum and Institute of Zoology, PAS. Bull. Museum Inst. Zool. **1**: 7-19.
- KIRBY, V. C. (1980): An adaptive modification in the ribs of woodpeckers and piculets (Aves). Auk **97**: 521-532.
- PÄÄBO, S., GIFFORD, J. A. & WILSON, A. C. (1988): Mitochondrial DNA sequences from a 7000-year old brain. Nucleic Acids Res. **16**: 9775-9787.
- SIMPSON, S. F. & CRACRAFT, J. (1981): The phylogenetic relationships of the Piciformes (Aves). Auk **98**: 481-494.
- STEPANYAN, L. S. (1995): Review of taxonomic concepts for the Peregrine Falcon *Falco peregrinus* subspecies in the Western Palearctic. Acta Ornithol. **30**: 27-29.
- SWIERCZEWSKI, E. V. & RAIKOW, R. J. (1981): Hind limb morphology, phylogeny, and classification of the Piciformes. Auk **98**: 466-480.
- SZTOLCMAN, J. & DOMANIEWSKI, J. (1927): Les types d'oiseaux au Musee Polonaise d'Histoire Naturelle. Ann. Mus. Zool. Polon. **5**: 197-235, **6**: 95-194.
- TACZANOWSKI, W. (1877): Liste des oiseaux recueillis en 1876 au nord du Perou occidental par MM Jelski et Stolzmann. Proc. Zool. Soc. London, **1877**: 319-333.
- TACZANOWSKI, W. (1884-1886): Ornithologie du Perou.
- White, C. M., Ambrose, R. E. & Longmire, J. L. (1995): Remarks on systematics and the sources of variation in *Falco peregrinus*: the relevance to the reintroduction of falcons into Poland. Acta Ornithol. **30**: 31-41.

Museum & Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, 00-679 Warsaw, Wilcza 64, POLAND, e-mail: luka@miiz.waw.pl, mazgaj@miiz.waw.pl

Main Ornithological Collections in Southern Poland

Ludwik TOMIAŁOJĆ

Museum of Natural History, Wrocław University, Poland

Abstract. The main collections of avian skins and mounted specimens in Poland result largely from the collecting activity carried out by German and Polish professionals as well as amateurs in the 19th and the first half of the 20th century. At present considerable material has been accumulated in the southern Poland cities of Krakow, Bytom (Upper Silesia) and Wrocław. All collections housed in Poland suffered extensive loss and damage during World War II. Only a few new skins or mounted specimens are nowadays added to our collections yearly. The ones acquired are usually traffic kills, or they come from zoological gardens (rare species).

Key words. ornithological collections, Poland, Krakow, Bytom, Wrocław

1. INTRODUCTION

The main collections of avian skins and mounted specimens in Poland largely result from the collecting activity carried out by German and Polish professionals as well as amateurs in the 19th and the first half of the 20th century. At present, besides the largest Polish collection deposited in Warsaw (see a separate paper by REJT & MAZGAJSKI), considerable material has been accumulated in the southern Poland cities of Krakow, Bytom (Upper Silesia) and Wrocław. All collections housed in Poland suffered extensive loss and damage during World War II. Now they are preserved in a few museums which, however, owing to a recent lack of understanding, as a rule do not significantly increase their volume. Several factors contribute to the recent decline in museological activity. Among them the following ones can be listed:

- a) lack of understanding among the decision-makers in biology, who often consider traditional taxonomy and physiography as „old-fashioned“ disciplines,
- b) lack of interest among young researchers and students,
- c) shortage of finances,
- d) shortage of space for housing the remains of bigger animals,
- e) lack of taxidermists, due to very low wages paid to auxiliary staff,
- f) negative ideological pressure of animal-rights organizations, opposing any collecting of animal specimens.

For the last 20 years, a taxidermist for vertebrates was employed only at the regional museum of Bytom; elsewhere the skills of this profession are largely forgotten. Consequently, only a few new skins or mounted specimens are nowadays added to our collections yearly. The ones acquired are usually

traffic kills, or they come from zoological gardens (rare species).

The remaining smaller collections (in Jelenia Góra near the Sudety mountains, in Częstochowa, in the University of Krakow and at Białowieża in NE Poland) hold several hundred or fewer skins and mounts each, usually exclusively of regional or national origin, often unlabelled.

Against such a background, the „living“ skeleton collection established in Krakow at the Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, by Prof. Z. BOCHEŃSKI and his co-workers, and strongly developed during post-war time, is exceptional.

2. THE COLLECTION OF THE INSTITUTE OF SYSTEMATICS AND EVOLUTION OF ANIMALS (Polish Academy of Sciences) IN KRAKOW

This, one of the largest zoological collections in Poland, is moderately rich in ornithological specimens, such as skins and eggs. Its main part consists of a large (>3,000 specimens in 1,033 species) skeleton collection established and developed after World War

Table 1: The size of Polish ornithological collections

	Skins and mounts No of species		Eggs	Nests	Skeletons and skulls
Warszawa	c. 42,000	c. 3,000	6,600	–	–
Kraków	1,400	c. 250	2,309	274	c. 3,000
Bytom	1,700	c. 500	3,821	234	140
Wrocław	12,500	c. 2,460	11,260	200	c. 200
Cieplice	922	370	541	30	–
Częstochowa	135	119	567	–	–
Białowieża	946	c. 130	335	–	–
Totals	c. 59,600		25,433	738	c. 3,340

II. All avian orders except Apterygiformes, with specimens from all continents except the Antarctic, are represented in it. The Krakow school shows a specialization in the study of fossil birds. Therefore, the collection serves as a reference when fossil and subfossil avian remains are to be identified and studied.

The skin collection once established by collectors as J. SAGAN and K. WODZICKI now contains c. 1400 specimens in c. 250 species. They are mostly specimens from south-eastern Poland and the present-day eastern Ukraine (plus a few from North Korea).

The former private collection of K. WODZICKI counts over 2,300 eggs of 276 Palearctic forms (predominantly originating from SE Poland and Western Ukraine) and, additionally, there are some other smaller private collections of European bird's eggs and nests (approx 500 specimens, over 100 species, plus a few gathered in recent times in North Korea).

Address: Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, ul. Sławkowska 17, 31-016 Kraków, Poland.
Fax: 048-12-4224294

3. THE UPPER SILESIA MUSEUM AT BYTOM

The Nature History Department of the provincial museum contains over 6 000 avian specimens, in the following categories:

Skins	1,104	in	212 species
Mounts	884	in	c. 300 species
Eggs	3,821	in	214 species
Nests	234	in	77 species
Skeletons, skulls	140	in	c. 50 species

About 77 % of skins and mounted specimens come from areas within the present Polish boundaries, chiefly from the province of Silesia (67 %), the remaining ones are from Europe and Asia. Some common breeding species are represented by series of 10-50 specimens per species. The oldest specimens are dated from the 1880s. The present collection originates from two ancient collections from the Landesmuseum in Beuthen/Bytom and the Silesian Museum in Katowice as well as from several smaller Upper Silesian local collections recently combined.

Some specimens, such as two vulture species, *Tetrax tetrax*, *Stercorarius skua*, *St. pomarinus*, *Pastor roseus*, constitute the invaluable documents for an occurrence of these rare visitors in Silesia. The main collectors included: E. DRESCHER, O. NATORP, GEDROY, S. SOBANIA and M. BIELEWICZ. Exotic species are represented by approx 130 mounted specimens from the Island of Borneo.

Address: Muzeum Górnośląskie – Dział Przyrody, Plac Jana III Sobieskiego 2, 41-902 Bytom, Poland.
Fax: 048-32-2813401

4. THE COLLECTION OF THE MUSEUM OF NATURAL HISTORY AT THE WROCLAW UNIVERSITY

The University of Wrocław houses the second largest collection in Poland, after that of Warsaw. It constitutes a part of the Zoological Collection of the former Zoologisches Museum der Universität Breslau, founded in 1814. Its long history was written by many eminent directors, including the professors A.E. GRUBE, W. KÜKENTHAL, F. PAX and W. RYDZEWSKI. According to its first director, J. L. C. GRAVENHORST, already in 1832 the ornithological section contained 1739 bird skins and some eggs, nests and skeletons. The collection significantly increased during the first half of the 20th century, chiefly after the inclusion of two large private collections, that of P. KOLLIBAY and a part of O. NATORP's. Both these owners collected mostly Palaearctic species, but P. KOLLIBAY was also able to preserve series of skins from a SE-Asian archipelago.

During the Breslau siege in 1944-45 the collection was seriously damaged (a part of the building was hit by a bomb): about half the specimens from the scientific part and the majority of the exhibition specimens were destroyed.

At present the collection counts c. 12,500 skins and mounted specimens of c. 2,460 species, mostly from the Palaearctic region, plus some from the Philippines, SE-Asia, Africa and South America. However, roughly only two third of the specimens are provided with complete labels indicating the place and time of collecting. Series larger than 20 specimens are available only in approx 100, mainly Palaearctic, species.

There are no type specimens in the collection, only single specimens representing extinct species, such as *Pinguinus impennis* (2 ex.), *Conuropsis carolinensis*, *Ectopistes migratorius*, *Heteralocha acutirostris* (female), and *Vanellus macropterus*.

Among the approx 1,000 mounts there are representatives of c. 90 % of the world's bird families. Currently many of them are on display in an exhibition.

The scientific part of the collection further contains over 2,000 clutches and many single eggs, some nests and c. 100 bird skeletons or skulls (some exhibited in the vertebrate skeletons hall). The most valuable object is a well preserved egg shell of the *Aepyornis maximus* (Fig.1).

While our museum as a whole has recently grown up to hold approx 2 million zoological specimens, largely invertebrates, the collection of higher vertebrates has hardly seen an increase owing to reasons indicated above. The avian collection, chiefly the bird skins, are currently used only to solve some rare



Fig. 1: *Aepyornis maximus* egg from the collection of the Museum of Natural History, University of Wrocław.

species identification problems, as well as for the purpose of student training (mounts).

LITERATURE

- CEMPULIK, P. (1987): Zbiór ornitologiczny Muzeum Górnośląskiego. Rocznik Muzeum Górnośląskiego w Bytomiu. Przyroda **11**: 1-37. (In Polish, with a short English summary).
- POTRZEBOWSKA-DUTKA, J. (1986): (Catalogue of the collection of birds in the collections of the Upper Silesian Museum in Bytom). Rocznik Muzeum Górnośląskiego w Bytomiu. Przyroda **10**: 1-100 + 57 photos. (Polish with English summary).
- RAZOWSKI, J. (ed., 1984): Zoological collections in Polish state institutions). Przegląd zool. **28**: 291-418 (a multi-author account in Polish, with short English summary).
- WIKTOR, J. (1997): Muzeum Przyrodnicze Uniwersytetu Wrocławskiego. Historia i ludzie (1814-1994). Wyd. Uniw. Wrocławskiego, Wrocław, p. 130 (in Polish, with English summary).

Address: Prof. Dr. Ludwik TOMIAŁOJC, Museum of Natural History, Wrocław University, ul. Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław, Poland. Fax: 048-71-3225044

The History and Scientific Significance of the Ornithological Collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

Vladimir M. LOSKOT

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

SUMMARY

The collection of the Ornithology Department of the Zoological Institute, St. Petersburg (ZISP), one of the largest ornithological collections in Europe, comprises about 170,000 skins of more than 4,200 bird species, 2,700 skeletons of 1,080 species, 7,500 alcohol-preserved specimens of 850 species and numerous nests and eggs, altogether about 200,000 items.

The oldest specimens were collected by the G. H. LANGSDORFF expedition to Brazil in 1821-1829 and by F. H. KITTLITZ on his voyage round the world on the corvette „Senyavin“ in 1826-1829. 754 specimens of 314 bird species, among them unique specimens of species which are now extinct were received from KITTLITZ.

First collections from NW America and Kamchatka were made by I. G. VOSNESENSKI in 1839-1849. Subsequent quick increase of collection was due to receiving of material from expeditions of A.Th.MID-DENDORFF, L. I. SCHRENCK, N. A. SEVERTSOV, E. A. EVERS-MANN, R. K. MAACK, G. I. RADDE, K. M. BAER and Th.Th. BRANDT. Material of great scientific value was collected in Central Asia by N. M. PRZEWALSKI, G. N. POTANIN, G. E. and M. E. GRUM-GRZHIMAILO, P.K. KOZLOV and in Middle Asia by N. A. ZARUDNY. The identification of the collection from Central Asia was carried out by Th. D. PLESKE and V. L. BIANCHI. Of special note are two large collections received from M. A. MENZBIER and P. P. SUSHKIN early in 20th century. Later well known ornithologists B. K. STEG-

MANN, E. V. KOZLOVA, A. Y. TUGARINOV, A. I. IVANOV, L. A. PORTENKO, L. A. SHULPIN, K. A. JUDIN, I. A. NEUFELDT added a considerable amount of material to the collection.

As a result, the fauna of Russia and neighbouring countries, especially that of the Arctic region, Caucasus, Kazakhstan, Middle Asia, Central Siberia, Chukotka, Kamchatka and Primorskii Territory are represented amply in the collection. Many Palaearctic species are represented by long series of specimens which makes it possible to study the intraspecific variation, including the geographical variation. The Nearctic fauna is represented well enough; fauna of SE Asia, by considerable amount of material; material from Africa and Australia is scanty.

The collection comprises a great number of name-bearing types of taxa described by Russian zoologists, and also skins of 11 species and six subspecies of birds which are now extinct, among them *Phalacrocorax perspicillatus*, *Camptorhynchus labradorius*, *Aphanolimnas monasa*, *Columba versicolor*, *Aplonis corvina*, *Zootera terrestris* and *Chaunoproctus ferreorostris*. Most skins in the collection are well prepared and well preserved which permits the study of fine traits of external morphology, such as small differences in plumage colouration.

Dr. V. M. LOSKOT, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

The Ornithological Collections of the National Museum of Natural History of the Bulgarian Academy of Sciences: their History and Scientific Value

Zlatozar BOEV

National Museum of Natural History, 1, Tsar Osvoboditel Blvd, 1000 Sofia, Bulgaria

Abstract. The National Museum of Natural History in Sofia (NMNHS) was founded in 1889 by the Bulgarian king Ferdinand I. From 1889 to 1892 he personally identified and arranged the bird specimens of the collections. Between 1918 and 1943 his son Tzar Boris III worked in the collections and he was himself an expert ornithologist. In total, ten curators of birds have cared for the NMNHS's avian collections since 1889. Today, the collections contain 30,192 specimens of about 1980 recent and fossil taxa: 12,154 fossil and subfossil bones in 349 taxa, 1,995 partial and complete skeletons in 358 taxa; 11,237 stuffed skins in 1,298 taxa, 4,271 mounted skins in 1,116 taxa, 129 feather sets in 97 taxa; 259 eggs in 70 taxa, 1 fossil egg shell in one species, 122 nests in 56 taxa, and 25 fluid preserved specimens in 14 taxa. More than 340 specimens (stuffed and mounted skins) in 56 species belong to extinct, endangered and vulnerable species and subspecies.

Key words. Bulgarian bird collections, National Museum of Natural History in Sofia, NMNHS

1. HISTORY

The ornithological collections are the oldest nature collections kept at the National Museum of Natural History in Sofia (NMNHS). This paper will present data on the history of the collection, the amounts in different collection categories and on various aspects of the scientific value of the largest avian collection in Bulgaria.

Some of the specimens were collected 140 years ago (BOEV 1991a and in press). The oldest specimen is a mounted Channel-billed Toucan (*Ramphastos vitellinus*), shot in Brazil in 1860. In the period of the foundation of the NMNHS in 1889, several dozens of birds were collected by COUNT AMEDE ALLEON (1838-1904), a French ornithologist and traveller. Most of his specimens originate from the European part of Turkey. Several specimens of Glossy Ibis (*Plegadis falcinellus*) and Ruddy Shelduck (*Tadorna ferruginea*) are the oldest of the Alleon's specimens, collected in 1881 and 1885 in what is now Bulgaria. About 900 well prepared specimens of Alleon's collection bought in 1892 were the first considerable acquisition for the NMNHS's collection.

From 1889 to 1892 the Bulgarian Tzar FERDINAND I, founder of the Museum and a good ornithologist, identified and arranged the bird specimens of the collections. Many exotic specimens of cage birds (mainly Psittacidae, Loriidae, Emberizidae, Estrilidae, Ploceidae, Fringillidae) were bred by FERDINAND before he came to Bulgaria (RUSS 1878). Later, most of the specimens came from the Royal Zoological Gardens in Sofia (KORN 1999). From 1918 to 1943 his son, the Bulgarian Tzar BORIS III, replaced him. BORIS III was also a sound avian expert.

Table 1: List of the curators of avian collections of the National Museum of Natural History in Sofia.

Curators of Birds	From	To	Duration
<i>FERDINAND I Sax Coburg-Gotha*</i>	1889	1892	4
Paul LEVERKÜHN	1893	1900	8
Knut ANDERSEN	1901	1904	4
Paul LEVERKÜHN	1904	1905	2
<i>Hermann GRAETZER</i>	1905	1907	3
Henrich JULIUS	1907	19XX	XX
Pavel Patel	1928	1948	21
Nikolay BOEV	1962	1968	7
Stefan DONCHEV	1969	1974	6
Krasimir KUMANSKI**	1976	1986	11
Zlatozar BOEV	1986	-	16

* Names in italic indicate that the person was both director of the whole Museum and curator of birds

** Dr. K. Kumanski as an entomologist was only a formal curator of the bird collections

In 1893 a small part of the famous zoological and ethnological collection of the Czech traveller and naturalist, Dr. Emil HOLUB (1847-1903), collected from S Africa was purchased for the Museum. It numbered over 30,900 specimens (including 2,000 birds), but only 300 of them are still kept in the NMNHS (BOEV & STANEVA in prep.). Another considerable addition to the avian collections was the purchase of the some 2,100 bird skins of the collection of Stuart BAKER - a famous British ornithologist. His important collection from Hindustan and Indochina was divided into three parts that went to Lord ROTHSCHILD, to the Bombay Natural History Society and (the largest part) to the

Bulgarian Tzar FERDINAND I. At the end of the 19th century the bird collection of Emil WERNER, a German collector, came via Paul LEVERKUHN to FERDINAND I. In an extra paper in this issue we report on this valuable collection (BOEV 2003). In 1907 H. JULIUS was employed as a curator of birds and mammals. Being a good hunter and taxidermist, in the next six years he considerably enriched the avian and mammalian collections.

In 1904 the bird collections occupied four halls of the second storey of the old two-storey building. In 1905 Hermann GRAETZER became curator for all zoological collections. GRAETZER was the second court physician but together with Heinrich JULIUS, a talented taxidermist, he started the first arrangement of zoological exhibits, of which birds represented the largest part. In 1907 the first exhibition was opened for the public.

In the same year the first (and last!) complete catalogue of the NMNHS was published (ANONYMOUS 1907). It contains data for 8,229 bird specimens of at least 1,538 species and subspecies. During that time the ornithological collection contained 2,210 bird eggs, 45 bird nests and several dozens of fluid-preserved specimens, most of them morphological abnormalities or juveniles. It is worth mentioning that these two collections, the oological and the nidological, made no progress until recently. Even worse, most of their specimens suffered from the large fire in March 1944 during the World War II (see below). In 2001 the avian collections contain 122 nests in 56 taxa and 259 eggs in 70 taxa.

During two decades from about 1910 to 1930 (and in some sense during the whole history of the NMNHS), birds in the collections, through research and in the exhibitions, played the most important role in the museum. Furthermore, they were an excellent basis for ornithology in the Balkans. In 1927 the Bulgarian Ringing Centre was founded at the NMNHS. In 1935 the NMNHS was considered one of the richest natural history museums of Europe.

Dr. Pavel PATEV (1889-1950) was the first Bulgarian ornithologist and he became curator of the avian collections of the museum in 1928. Between 1928 and 1938 he enriched the bird skins collections by up to 9,000 specimens. Some of them were collected during joint field trips with the British ornithologist Dr. James HARRISON through Bulgaria, Greece, etc. In expeditions in NE Bulgarian swamps along the Danube river (Srebarna lake, now a Biosphere nature Reserve, Popina, Malak Preslavets, etc.) PATEV and Alexi POPOV, an eminent Bulgarian naturalist and collector, collected 166 bird skins at least, most of them of water birds – herons, spoonbills, waders, cormorants, ducks, etc. Between 1942 and 1950 PATEV

added at least 5400 new specimens to the collections (BOEV 1991 a, b). Thus, by the end of his life PATEV enriched the NMNHS's bird collection by up to 11,000 skins. He also organized specimen exchanges with the British Museum (Natural History) and some other museums of Europe. He was especially interested in the subspecies living in Bulgaria for which purpose he collected good samples of skins.

Occasionally some Bulgarians, travelling abroad, offered to the NMNHS their small bird collections or single specimens. One of them was Nenko RADEV who donated a series of valuable bird specimens from Abyssinia (Ethiopia).

The disaster of World War II came with five heavy bombs dropped over the museum's buildings on 30 March 1940. Some of the laboratories, offices, the taxidermist's laboratory and the library were completely or partially destroyed. A large fire burnt down parts of the bird (and other zoological) collections, the rich archive of the Bulgarian Ringing Centre, and parts of the most valuable library on ornithology and zoology of the Balkans.

In 1945-1947 an accelerated rebuilding of the whole museum was started. In that period 161 mounted birds and mammals were prepared for the collection. Between 1949 and 1957 another 1,100 birds and mammals came into the collections. In 1950 the Zoological Department numbered 42,000 preserved specimens, of which 15,380 were birds (BURESH 1951).

In 1960, 111 mounted specimens of birds and mammals were shown at the International Game Exposition in Florence, where they won a collective golden medal and 31 other medals (15 of them in gold), which gave the NMNHS exhibits second place in Europe. Several other participations (London 1968, Budapest 1968, Plovdiv 1981 etc) of the NMNHS with bird specimens also confirmed the high quality of its avian collections.

As the Sofia Zoological Gardens and the NMNH were two subdivisions of the Bulgarian Academy of Sciences until 1950, many exotic interesting and rare bird specimens entered the museum's halls and cabinets. When in 1950 the Sofia Zoological Gardens came under the guidance of the Sofia Municipality this beneficial collaboration was lost.

In the 1950s we observed an increasing interest in the natural resources of the country. All collections of the museum, and especially those of birds, were visited and used by numerous students, teachers and artists. Nevertheless, from 1962 to 1968 the NMNHS was closed to the public because of the severe restrictions of funds. In this time the NMNHS was reduced to a section of the Institute of Zoology of the Bulgarian

Academy of Sciences. In 1968 the museum exhibition halls opened their doors for visitors again. The newly arranged bird display was now overcrowded because it was necessary to host as many specimens as possible in the exposition cabinets. The same happened with the scientific collections in the stores. The cabinets with the study skins were stored in three and even four layers – one above the other. The drastic lack of free space for additional offices for the enlarged staff of the Institute of Zoology was the main reason for this packed arrangement of all avian specimens.

2. PRESENT STATE

In 1995, after a new division of the NMNHS was established, all avian collections were transferred to the new „Fossil and Recent Birds Department“. Since then its staff has consisted of two persons – a scientist (senior research associate) and a technical assistant.

An updated inventory of the whole bird collection is available from the author as a data file where all specimens are listed, following the systematics of PETERS (1931, 1934, 1937, 1940, 1945), DEL HOYO et al. (1992, 1994, 1996, 1997, 1999, 2001) and HOWARD & MOORE (1980). In this inventory the number of specimens are given in the categories: study skins, mounted birds, feather sets, skeletons, fossil/subfossil bones, eggs, nests, and preserved in fluid.

No catalogue of the bird collections has been published since 1907. Exceptions are several papers of BOEV (1990) on the collection of mounted parrots (Psittaciformes) and BOEV (1997a) on the mounted skins of the Stuart BAKER collection. A catalogue of the osteological abnormalities in herons, egrets and bitterns (Ardeidae) has also been published by BOEV (1986 b).

A complete catalogue of the mounted birds of extinct, endangered and vulnerable species and species of the Appendix I of CITES has been prepared by BOEV (in press). It will include 222 specimens of 51 avian species of 14 orders. At the moment it is not possible to do the same for the study skins because their number is much larger. The donation of a portable computer by Kansas University in 2001 will facilitate the work of building a database.

3. EXAMINATIONS OF THE NMNHS'S AVIAN COLLECTIONS

Most of the collections of recent birds remained almost completely unexamined in taxonomical, morphological, pathological, and other aspects. An exception is a comparative study on the morphology of bitterns, herons, and egrets (BOEV 1986 a). BOCHENSKI (1994) examined the skeletons of grebes for a comparative osteology of Podicipediformes. In addition

BOEV (1999) examined the Neogene and Quaternary birds from Bulgaria, based on the collection of fossil and subfossil remains of birds from Bulgaria, now numbering 12,153 specimens of at least 349 taxa.

Whereas the bird faunas of Bulgaria of PATEV (1950) and BOEV (1962) were based on the collections in the NMNHS, later research on Bulgarian birds (SIMEONOV et al. 1990; SIMEONOV & MICHEV 1991; NANKINOV et al. 1997) was carried out mostly without using the specimens and the collection data of the museum. However, several papers have appeared on single specimens – *Mitu mitu* (BOEV 1997 b), a hybrid of *Falco cherrug* and *F. biarmicus* (BOEV & DIMITROV 1995).

4. THE ORNITHOLOGICAL COLLECTIONS (s. table 2)

4.1. Study skins

The collection of stuffed skins contains 11,248 specimens in 1,298 species representing 37.26 % of all bird specimens. There are good series of recent species, eg: 191 *Sturnus vulgaris*, 147 *Acanthis cannabina*, 144 *Perdix perdix*, 119 *Parus major*, 109 *Alectoris graeca*, 108 *Motacilla flava*, 102 *Accipiter nisus*, 101 *Emberiza citrinella*, 100 *Fringilla coelebs*, 99 *Alauda arvensis*, 97 *Garrulus glandarius*, 87 *Turdus merula*, 85 *Picus viridis*, 85 *Picoides major*, 83 *Aegithalos caudatus*, 81 *Corvus monedula*, etc.

4.2. Mounted birds

This collection now numbers 4,270 specimens in 1,116 species. The Count Amede ALLEON, Stuart BAKER, Emil HOLUB and their taxidermists made the best examples in the last decades of the 19th century (see above). Most of the specimens are mounted on wooden stands, sometimes on a modelled specific ground, or on the nest.

4.3. Feather sets

This collection is also a new one for the NMNHS, started in 1981 and it was only occasionally completed, but by October 2001 it contains 129 sets of 97 species (Table 2). All feather sets are kept unmounted in plastic bags. All sets came from birds collected from Bulgaria, but no collection data are given on the labels.

4.4. Skeleton collection

This collection contains mainly species that live in Bulgaria and was started in 1980. Before that time the museum possessed only 18 mounted skeletons (BOEV 1993) of species, which in part are extinct now in Bul-

Table 2: Summary of quantitative data of the avian collections of the NMNHS in 2001.

Collections	Species		Specimens	
	Number	Percentage of the world's avifauna*	Number	Percentage of NHMNS avian collection
Study skins	1,298	14.3	11,237	37.26
Mounted skins	1,116	12.30	4,271	14.14
Feather sets	97	1.06	129	0.42
Skeletons	358	3.94	1,995	6.60
Fossil and subfossil bones	349	23.26	12,154	40.25
Eggs	70	0.77	259	0.85
Nests	56	0.61	122	0.40
Fluid-preserved	14	0.15	25	0.08
Total	2,006	22.11	30,192	100

*Percentage of the World's total recent and fossil avifauna – 9,072 recent species (MONROE & SIBLEY 1993) and ca. 1,500 species, known by their fossil and subfossil remains (DEL HOYO et al. 1992).

garia. At present the NMNHS osteological collection contains 1995 specimens in 358 species. Twenty-one species are represented by more than 20 specimens (partial or complete skeletons): *Accipiter nisus*, *Anas platyrhynchos*, *Ardea purpurea*, *A. cinerea*, *Asio otus*, *Athene noctua*, *Bubo bubo*, *Buteo buteo*, *Coturnix coturnix*, *Egretta garzetta*, *Fulica atra*, *Gallus gallus domestica*, *Ixobrychus minutus*, *Lanius collurio*, *Larus ridibundus*, *Nycticorax nycticorax*, *Phasianus colchicus*, *Sturnus vulgaris*, *Tadorna tadorna* and *Tyto alba*. During the last two decades skeletons from the NMNHS collection were exchanged with various corresponding institutions in France, Georgia, Hungary, Poland, Spain, Sweden, United Kingdom, etc.

4.5. Collection of fossil and subfossil bones (and egg-shells)

Within the avian collection this part is the largest; it covers 40.25 % of all avian specimens of the NMNHS. The greater part of this collection consists of subfossil and fossil bird bones and bone fragments from Bulgarian Quaternary and Tertiary deposits. Only single specimens came from abroad, e.g. from Azerbaijan, Namibia, New Zealand. Fossil eggshells are represented by a single fragment of a Pliocene *Struthio* sp. from Namibia. The collection keeps holotypes of 17 fossil species (*Phalacrocorax serdi-*

censis BURCHAK-ABRAMOVICH & NIKOLOV, 1984; *Anser thraceiensis* BURCHAK-ABRAMOVICH & NIKOLOV, 1984; *Geronticus balcanicus* BOEV, 1998; *Balcanas pliocaenica* BOEV, 1998; *Tetrao rhodopensis* BOEV, 1998; *Cygnus verae* BOEV, 2000; *Buteo spassovi* BOEV, 1998; *Falco bakalovi* BOEV, 1998; *Tetrao rhodopensis*, *Lagopus balcanicus* BOEV, 1995; *Chauvireria balcanica* BOEV, 1997; *Gallinula balcanica* BOEV, 1999; *Actitis balcanica* BOEV, 1998; *Regulus bulgaricus* BOEV, 1999; *Coccothraustes simeonovi* BOEV, 1998; *Coccothraustes balcanicus* BOEV, 1998; and *Loxia patevi* BOEV, 1999), and two fossil genera (*Chauvireria* and *Balcanas*), described from Bulgarian localities. In addition seven fossil species (*Tetrao partium* (KRETZOI, 1962), *Lagopus* aff. *atavus* JANOSSY, 1974, *Perdix palaeoperdix* (MOURER-CHAUVIRÉ, 1975), *Pavo bravardi* (GERVAIS, 1849), *Otis* aff. *khosatzkii* BOCHENSKI & KUROCHKIN, 1987, *Apus baranensis* JANOSSY, 1977, and *Corvus* aff. *praecorax* (DEPERET, 1890)) and one fossil subspecies (*Pyrrhocorax* cf. *graculus vetus* KRETZOI, 1962), known from the localities of other European countries, were determined with fossil bird remains of the NMNHS collection. Now it is one of the largest collections of this kind in the Balkans and in SE Europe.

4.6. Nests

The nest collection is very small (0.40 % of all bird items). Some of the nests are mounted on wooden stands and shown as exhibits. Most of them are kept in carton boxes and plastic bags at the depots. The nests of some hummingbirds (Trochilidae) are among the most curious exhibits. They are not included in the nests of table 2.

4.7. Eggs

As mentioned above, the egg collection in 1907 numbered a total of 2,210 items. Most of them were damaged during the bomb attack in 1944. The number of 259 eggs in table 2 are those with labels. Additionally, an unknown number of eggs (over 120) without labels are also part of the collection.

4.8. Fluid-preserved birds

This is the smallest collection of the „Fossil and Recent Birds Department“ of the NMNHS. Though the number is small it contains some valuable specimens, as nestlings of *Lophophorus impeyanus*, *Bambuscicola thoracica* and *Passer domesticus italiae*.

Table 3: Representation of threatened species of birds in the collection of the NMNHS (according to HOWARD & MOORE (1991) and BIRDLIFE INTERNATIONAL (2001)).

Taxon	Number of specimens								Total
	Study skins	Mounted skins	Feather sets	Skeletons	Fossil and subfossil bones	Eggs	Nests	Fluid-preserved	
<i>Casuarus casuarus</i>		2							2
<i>Apteryx owenii</i>		1							1
<i>Spheniscus demersus</i>	1	3							4
<i>Eudiptes chrysolophus</i>		2							2
<i>Diomedea exulans</i>		1							1
<i>Pelecanus crispus</i>		3		9					12
<i>Geronticus eremita</i>	2	2							4
<i>Phoenicopterus jamesi</i>		1							1
<i>Anser erythropus</i>	1	3	1	9	3				17
<i>Branta ruficollis</i>	3	9		6	2				20
<i>Branta sandvicensis</i>				1					1
<i>Cairina scutulata</i>	3								3
<i>Dendrocygna arborea</i>		1							1
<i>Aythya nyroca</i>	26	3	1	4	14				48
<i>Oxyura leucocephala</i>	3	14		3	2				22
<i>Gymnogyps californianus</i>	1	1				1			3
<i>Aquila clanga</i>	5	19			2				26
<i>Falco naumanni</i>	30	15							45
<i>Mitu mitu</i>	1								1
<i>Francolinus gularis</i>	2								2
<i>Syrnaticus ellioti</i>		5							5
<i>Syrnaticus reevesii</i>		22		6					28
<i>Tragopan caboti</i>		2							2
<i>Crossoptilon mantchuricum</i>		3							3
<i>Catreus wallichii</i>		4							4
<i>Pavo muticus</i>		2							2
<i>Anthropoides paradisea</i>		1							1
<i>Grus antigone</i>		2							2
<i>Grus japonensis</i>		1							1
<i>Otis tarda</i>		5		2	14				21
<i>Numenius tenuirostris</i>	4	7							11
<i>Columba inornata</i>		1							1
<i>Columba punicea</i>	2								2
<i>Goura cristata</i>		4							4
<i>Loriculus amabilis [catamene]</i>		2							2
<i>Cacatua moluccensis</i>		1							1
<i>Cacatua sulphurea [parvula]</i>	1	1							2
<i>Agapornis nigrigenis</i>	7						3		10
<i>Amazona barbadensis</i>		1							1
<i>Amazona leucocephala</i>		3							3
<i>Amazona pretrei</i>	4	1							5
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>		1							1
<i>Anodorhynchus laeri</i>		1							1
<i>Strigops habroptilus</i>		1							1
<i>Lathamus discolor</i>	2	1							3
? <i>Gymnomyza samoensis</i>	3	2							5
? <i>Moho braccatus</i>	3								3
<i>Tangara fastuosa</i>		1							1
<i>Gubernatrix cristata</i>	9	4		1					14
? <i>Sporophila melanops</i>	1								1
<i>Loxops coccinea</i>	1								1
<i>Carduelis cucullata</i>	3	1							4
<i>Chloebia gouldiae</i>	36	2							38
<i>Foudia flavicans</i>		1							1
<i>Padda oryzivora</i>	22	5							27
<i>Sporopipes frontalis</i>		1							1
Total	176	171	2	41	37	1	3	-	431

5. SCIENTIFIC VALUE OF THE COLLECTIONS

This general review shows that NMNHS's avian collection is of great scientific and cultural value, due to the following facts:

- it is a historical collection from eminent collectors and from localities which in part have since been devastated or have disappeared;
- it contains taxa which now rarely reach collections as they are either fossil, extinct, rare or now protected under CITES;
- it contains curious specimens: unique and famous specimens, avian bones worked by prehistoric humans, plumage colouration abnormalities, pathological abnormalities;
- it contains large samples of several species and has a broad representation of taxa.

The Carolina Parakeet (*Conuropsis carolinensis*) has been extinct since early 20th century (DAY 1981; DEL HOYO 1994) and the Alagoas Curassow (*Mitu mitu*) does no longer occur in the wild. The NMNHS avian collection contains at least 56 species which are now threatened with global extinction (WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE 1993). Their 431 specimens (table 3) represent a valuable source for examination of taxonomy, external and internal morphology, adaptations, former distribution, etc.

Ten subspecies, described from specimens of south-east European populations, are represented as skins in the collection: *Erithacus rubecula balcanicus*, *Picoides syriacus balcanicus*, *Picoides major candidus*, *Picus viridis dofleini*, *Picus canus perspicuus*, *Picoides minor serbicus*, *Galerida cristata meridionalis*, *Eremophila alpestris balcanica*, *Sitta neumayer neumayer*, *Parus montanus montanus*, *Prunella collaris subalpina*, *Carduelis carduelis balcanica*, and *Corvus corone sardonius*. All these taxa are considered as valid by HOWARD & MOORE (1980). Some taxa, now synonymised, have been described with material of the NHMNS: for example *Phasianus colchicus europaeus* HACHISUKA (1937). Despite the synonymy, they reflect the former stage of the development of avian taxonomy and have a valuable historical significance. The type was part of the ornithological collection, but meanwhile its whereabouts is unknown.

Acknowledgments

The author thanks Dr. Anita GAMAUF (Museum of Natural History, Vienna) for providing sources on the King Ferdinand's bird collection, Dr. Alexi POPOV (National Museum of Natural History, Sofia) for translation of some papers, written in German, and Ms Vera HRISTOVA (National Museum of Natural History, Sofia) for processing the avian collections data.

Literature

- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2001): Threatened Birds of the World. Barcelona. Lynx Edicions and BirdLife International, Barcelona & Cambridge, UK: 1-852.
- ANONYMOUS [H. GRAETZER] (1907): Collections du Musée d'Histoire Naturelle de Son Altesse Royale Ferdinand I – Prince de Bulgarie. Sofia, Impr. de l'Etat. 1-484.
- BOCHENSKI, Z., Jr. (1994): The comparative osteology of grebes (Aves: Podicipediformes) and its systematic implications. Acta zool. Cracov., 37: 191-346.
- BOEV, N. (1962): Birds. – In: PESHEV, T. & BOEV, N.: Fauna of Bulgaria. A Short Field-Guide. Narodna Prosveta Publ. House, Sofia, 106-454 (In Bulgarian).
- BOEV, Z. (1986a): Comparative morphological studies of the herons (Family Ardeidae – Aves) from Bulgaria. National Museum of Natural History. Bulgarian Academy of Sciences. Sofia. Ph. D. thesis. 193 pp. + 288 pp. supplements (in Bulgarian).
- BOEV, Z. (1986b): Morphological abnormalities of the skeleton system of herons (Aves – Ardeidae). Acta zoologica bulgarica 31: 24-31 (in Bulgarian, English summary).
- BOEV, Z. (1990): Parrots (Order Psittaciformes) in the collection of the National Natural History Museum – Sofia. Historia naturalis bulgarica 2: 3-6.
- BOEV, Z. (1991a): The ornithological collections of the National Museum of Natural History at the Bulgarian Academy of Sciences. Historia naturalis bulgarica 3: 37-48 (in Bulgarian, English summary).
- BOEV, Z. (1991b): The centenary of the birth of Pavel Patev – the founder of contemporary Bulgarian ornithology. Historia naturalis bulgarica 3: 111-116 (in Bulgarian, English summary).
- BOEV, Z. (1993): The osteological collections and their importance for the ornithological studies. Historia naturalis bulgarica 4: 3-9 (in Bulgarian, English summary).
- BOEV, Z. (1997a): Stuart Baker's collection of birds in the National Museum of Natural History (Sofia). Historia naturalis bulgarica 7: 5-12.
- BOEV, Z. (1997b): The Alagoas (Eastern-Brazil Razor-Billed) Curassow *Mitu mitu* (L.) – a World rarity in the collection of the National Museum of Natural History, Sofia. Historia naturalis bulgarica 7: 105-108.
- BOEV, Z. (1999): Neogene and Quaternary birds (Aves) from Bulgaria. – National Museum of Natural History, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia. D. Sci. thesis. 243 pp. + 243 pp. supplements (in Bulgarian).
- BOEV, Z. (2003): The ornithological collection of Emil Werner in the National Museum of Natural History in Sofia. Bonn. zool. Beitr. 51: 105-107.
- Boev, Z. (in press): Specimens of extinct, endangered, rare and vulnerable birds in the collections of the National Museum of Natural History in Sofia. – Bull. British Ornithologists' Club.
- BOEV, Z. & DIMITROV, D. S. (1995): On the Lanner Falcon (*Falco biarmicus* TEMMINCK, 1825) in Bulgaria. Acta zoologica bulgarica 48: 105-112.
- BOEV, Z. & M. STANEVA (in prep.): History of the National Museum of Natural History in Sofia. Ed. of the Nat. Mus. Natur. Hist. Sofia. (in Bulgarian, English summary).
- BURESH, I. (1951): The zoologist Pavel Patev and his activity in natural history. Izvestiya na Zoologicheskiya institut 1: 348-370 (in Bulgarian).
- DAY, D. (1981): The Doomsday Book of Animals. The Viking Press. New York. 1-288.

- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1992): Handbook of the Birds of the World. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Lynx Edicions, Barcelona. 1-696.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1994): Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl. Lynx Edicions, Barcelona. 1-626.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1996): Handbook of the Birds of the World. Vol. 3. Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona. 1-821.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1997): Handbook of the Birds of the World. Vol. 4. Sandgrouse to Cuckoos. Lynx Edicions, Barcelona. 1-679.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1999): Handbook of the Birds of the World. Vol. 5. Barn-Owls to Hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona. 1-759.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 2001): Handbook of the Birds of the World. Vol. 6. Mousebirds to Hornbills. Lynx Edicions, Barcelona. 1-589.
- HACHISUKA, M. (1937): Description d'une nouvelle race de faisans des Balkans. *L'oiseaux et RFO* 7: 1-6.
- HOWARD, R. & MOORE, A. (1980): A complete checklist of the Birds of the World. Oxford Univ. Press, Oxford, 1-701.
- [KORN, W.] (1999): Ferdinand, Zar von Bulgarien, und die Naturkunde. *Jb. Cob. Ld. Stiftung. Coburg*, 44 (5 Abb.): 171-186.
- MONROE, B. L. & SIBLEY, C. G. (1993): A World Checklist of Birds. Yale Univ. Press, New Haven & London, 1-393.
- Nankinov, D., Simeonov, S., Michev, T. & Ivanov, B. (1997): Aves. Part II. – Fauna of Bulgaria. 27, „Prof. Marin Drinov“ Acad. Publ. House, „Pensoft“ Publ. House, Sofia, 1-426 (In Bulgarian, English summary).
- PATEV, P. (1950): The birds in Bulgaria. – Fauna of Bulgaria, 1. Bulg. Acad. of Sci. Publ. House, Sofia, 1-364 (In Bulgarian).
- PETERS, J. L. (1931): Check-list of birds of the world. Vol. 1 Cambridge. Harvard Univ. Press, 1-345.
- PETERS, J. L. (1934): Check-list of birds of the world. Vol. 2 Cambridge. Harvard Univ. Press, 1-400.
- PETERS, J. L. (1937): Check-list of birds of the world. Vol. 3 Cambridge. Harvard Univ. Press, 1-311.
- PETERS, J. L. (1940): Check-list of birds of the world. Vol. 4 Cambridge. Harvard Univ. Press, 1-291.
- PETERS, J. L. (1945): Check-list of birds of the world. Vol. 5 Cambridge. Harvard Univ. Press, 1-306.
- RUSS, K. (1878): Die Vögel des Prinzen Ferdinand von Sachsen Coburg-Gotha. *Zeitschrift für Vogelliebhaber, „Züchter und Sängler“*. Berlin, 8 (34): 348-350; (35): 360-362; (36): 370-371.
- SIMEONOV, S. & MICHEV, T. (1991). The Birds of the Balkan Peninsula. Petar Beron Publ. House, Sofia. 1-250. (In Bulgarian).
- SIMEONOV, S., MICHEV, T. & NANKINOV, D. (1990): Aves. Part I. – Fauna of Bulgaria. 20, Bulg. Acad. of Sci. Publ. House, Sofia, 1-350 (In Bulgarian, English summary).
- WORLD CONSERVATION MONITORING CENTER (1993): World checklist of threatened birds. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, 1-310.

Dr. Zlatozar BOEV, National Museum of Natural History, 1, Tsar Osvoboditel Blvd, 1000 Sofia, Bulgaria
e-mail: boev@nmnh.bas.bg

The Past and Present State of Bird Collections in the Zoological Museum of the Department of Vertebrate Zoology, St. Petersburg University

Irina SAVINICH & Ivan ILJINSKY

Dept. of Vertebrate Zoology, St. Petersburg University, Russia

Abstract. The Zoological Museum was founded in 1819 simultaneously with the University, mostly for study purposes. During the 19th and 20th century, due to numerous zoological expeditions and some valuable presents from other museums and individuals, the collections constantly increased. Today the ornithological collections contain about 7,000 specimens in 1,100 species from various regions of the world. These are stuffed birds and skins (ca 4,500), skeletons (150), alcohol specimens (150), frozen/buffered tissue samples (140), nests (ca 100), eggs sets (ca 800), and records of bird vocalisations. The bird fauna of the former Soviet Union is represented most completely. Practically all of the 768 recorded species are available, including rare and Red Data Book species. Many species are represented by geographical series of skins and mounted birds in different plumage. The Animal Sound Library of the Museum consists of more than 5,000 recordings from more than 400 species, including especially birds but also amphibians, reptiles and mammals. Bird recordings come from Russia, Crimea, Caucasian mountains, and the deserts and highlands of the Central Asia. Antarctica, Bulgaria and Alaska are also represented in the collection. The museum and its library is accessible for study, not only for zoologists and students of St. Petersburg University, but any persons from outside working in zoology and bioacoustics are welcome to use it.

Key words. St. Petersburg museum, ornithology, skins, avian collection, bird recordings

1. HISTORY

The Zoological Museum – originally the Zoological Cabinet of Department of Zoology – was founded in 1819. At the same time the University in its central building „Twelve Collegiae“ was founded. The museum served mostly for study purposes, although there is no information about any collections from that time. We only know that a curator was included in the staff of the Cabinet.

A considerable increase of the museum collections happened later when in 1833 Stepan KUTORGA became head of the department. Prof. KUTORGA studied bird anatomy and provided a special course in ornithology. In the museum there are still some mounted specimens from that time. Karl KESSLER, a student of Stepan KUTORGA, followed him as head of the department. It is Prof. KESSLER who is considered to be the founder of ornithology in Russia (MALCHEVSKY & POLYANSKY 1969). In 1847 he wrote the first bird handbook on „Russian ornithology“ for this country. KESSLER was the initiator and inspirer of zoogeographical research at the university of St. Petersburg. Under his supervision expeditions were organized to the White Sea and the Arctic Ocean (1869-70, 1876, 1877, 1880), to Onega Lake (1868), the Aral-Caspian-Black Sea region (1871, 1874), to Turkistan (1872), and to Khiva (1873). Famous zoologists of that period, as F. YARZHINSKY, O. GRIMM, I. POLYAKOV, M. BOGDANOV, A. NIKOLSKY, or F. PLESKE, took part in these expeditions. All were skilled taxidermists and brought rich collections back to the museum.

M. BOGDANOV, who became head of the department after the death of KESSLER in 1881, followed this tradition. During 1881-1887 birds were studied and collected in different Russian regions: Southern Russia and Caucasus by M. BOGDANOV, Lapland by F. PLESKE, St. Petersburg Province by E. BUCHNER, Novgorod Province by V. KHLEBNIKOV, Sakhalin, Altai, Balkhash Lake, Persia, Crimea and Middle Asia by A. NIKOLSKY (SCHIMKEWITSCH & VAGNER 1899).

Additionally, several other collections were acquired from different sources. In 1873 Grand Prince ALEXIS donated to the Museum the collection of Brazilian humming birds; Dr. MEVES from Stockholm presented an egg collection; in 1872 the museum bought 787 bird specimens (including 499 mounts) from the area of St. Petersburg, prepared by the remarkable taxidermist V. ANDREEVSKY. In 1878, due to intercession of Dr. FINSCH, 32 specimens of 25 bird species came from the museum in Bremen. In 1881, V. TRETYAKOV donated the excellent mounted Griffon Vulture. In 1882, A. NIKOLSKY delivered more than 200 bird specimens from China and 64 specimens from Persia and Trans-Caucasus in 1885. In 1884, the unique black grouse hybrid collection of Mr. BILKEVICH was bought. In the 1890th 150 bird skins from the province of Orenburg, collected by N. ZARUDNY, and 300 bird skins from the province of St. Petersburg, collected by D. GLAZUNOV, were added to the collection. The special cabinets for stuffed birds were produced at that time, and until now they adorn the interior of the department.

In 1889, V. SHIMKEVITSCH became head of the department. For his famous investigations in comparative

anatomy he used specially prepared skeletons and alcohol specimens, which enriched the collections of the museum. He also collected abnormalities and gathered about 100 specimens including birds, e.g. a goose with three hind limbs.

The next strong increase of the ornithological inventory by expedition collections fell in the period of 1933-1941 when D. KASHKAROV, the founder of the Russian scientific school of ecology, headed the department. The outstanding representatives of this school were P. MALCHEVSKY, G. DOPPELMAIR, A. ALEKPEROV, G. NOVIKOV, L. SHULPIN, and A. MALCHEVSKY.

2. PRESENT STATE

Today the ornithological collections contain about 7,000 bird specimens in 1100 species from different regions of the world: New Zealand, Australia, New Guinea, Asia, Africa, Brazil, North America, and Europe. These are mounts and skins (ca 4,500), skeletons (150), alcohol specimens (150), frozen/buffered tissue samples (140), nests (ca 100), eggs sets (ca 800), and also records of bird sounds (5,000). The bird fauna of the former Soviet Union is represented most completely. Practically all of the 768 species are available including rare and Red Data Book species, such as Japanese Crested Ibis, Marbled Duck, Red-breasted Goose, White-fronted Goose, White Crane etc. Many species are represented by geographical series of skins and stuffed birds in different plumages. All recent bird orders of the world are represented.

The bird collections are used in the department of vertebrate zoology to present the following lectures and courses: vertebrate zoology, general ornithology, bird systematic, zoogeography, vertebrate ecology, terrestrial vertebrate fauna of NW Russia, and practical courses of bird identification. The collections are also very significant for the environmental education of schoolchildren, teachers and birdwatchers. Every year the final stage of the „biological olympiad“ for schoolchildren of St. Petersburg is held in the department, and seminars to improve the qualification of schoolteachers are regularly carried out here.

Unfortunately, a catalogue of the ornithological collections has never been published. Catalogues for the internal use were compiled several times, but as consequence of large-scale historical perturbations (revolutions, wars) they were destroyed. A last attempt to compile a hand-written catalogue was undertaken in 1980s. All ornithological specimens were listed. But the fate of this manuscript was also sad: a half of it was consumed by fire in 1995. Now an electronic database is being created, but this work goes on slowly because of lack of staff. Only one technician is employed for the collection. All other work for the museum is carried out by volunteers in the department.

Collaborators in the department gained good experience in cleaning and restoring old skins. During many years the plumage of many specimens became dirty. In 1971-1973 a method of feather cleaning was developed (STARIKOV & SAVINICH 1999). It was very successful and later on was used for restoring stuffed birds damaged by fire. Some of them could not be restored, because part of the plumage was burnt. The feathers retained from labeled skins marked the beginning of the feather collection which is used for the study of feather structure, DNA-analysis etc. Additionally, a special collecting of feathers began according to the method of HARTMANN (1999). Today additions to the museum collections come from dead birds in zoological gardens or birds killed on roads, at electric lines etc.



Fig. 1: Sonagram of two calls of a Woodcock chick (*Scolopax rusticola*), recorded by A. MALCHEVSKY on June 1959 in the Leningrad region.

3. THE ANIMAL SOUND LIBRARY OF THE DEPARTMENT OF VERTEBRATE ZOOLOGY

The archive of tape recordings of animal acoustic signals occupies a particular significant status in the collection of the Zoological Museum of the Department of Vertebrate Zoology. More than 40 years ago the first tape recordings of birds were the start of the Animal Sound Library at St. Petersburg University. In May and June 1959 A. MALCHEVSKY (1915-1985) obtained these first recordings (MALCHEVSKY 1963, VEPRINTSEV 1979). Records of Common Crane (*Grus grus*), Black Woodpecker (*Dryocopus martius*), mating signals of Corn Cracker (*Crex crex*), Eurasian Cuckoo (*Cuculus canorus*), songs of the Redwing (*Turdus iliacus*), calls of the Woodcock chick (*Scolopax rusticola*) and some others were among the first. Due to his enthusiasm and energy, Prof. MALCHEVSKY obtained about 100 recordings of 50 bird species up to 1961 (MALCHEVSKY 1963). Many of these recordings not only have a historical significance, but are a basic part of the sound archive.

In 1971, on the basis of the sound recordings collection of Prof. MALCHEVSKY the Animal Sound Library (Phonoteka) was established. From 1971 to 1973 K. BOLSHAKOV was the first curator of this archive. The number of zoologists who are mainly involved with the recording of sounds (especially of birds) significantly increased at the University during that time. A. BARDIN, K. BOLSHAKOV, I. ILJINSKY, G. NOSKOV, YU. PUKINSKY, S. REZVIY and some other zoologists contributed significantly to the Sound Library. In 1984 the famous zoologist, Dr. I. NEUFELDT, passed a huge part of her own collection of bird recordings which she had obtained in the southern part of the Far East and Amursky region to the Sound Library.

Now the Sound Library consists of more than 5,000 recordings from more than 400 species, including birds but also amphibians, reptiles and mammals. However, recordings of birds are more varied and numerous. Recordings were gathered in the extensive area of Russia, and exceptionally in Crimea, the Caucasian Mountains, and the deserts and highlands of Middle Asia (Turkmenia and Uzbekistan). Some recordings were obtained from Antarctica, Bulgaria and some other places. In the 1990s the collection was completed with some recordings of bird voices from Alaska (E. KRETCHMAR).

The basic aim of the sound recording collection is to serve scientific studies (MALCHEVSKY 1981, 1982). Therefore the archive is documented. Every unit of the collection bears such data as scientific and common name of the recorded animal, its gender and age, date and location of the recording, description of probable functional and situational context, author of the recording, and some additional technical information (weather data, recording equipment etc). The sound archive is also used for educational purposes in biology. Recordings are used not only for some special courses, but also for practical and experimental work in the students' individual graduate programs. Additionally, recordings of the Animal Sound Library were used as acoustic illustrations in educational and popular scientific movies, in sound guides on cassette: „Talking birds and birds of the White Nights“, „Voices of rare mammals and birds“, „Voices of birds in Ussuriland“ and some others (ZYKOVA 1974, SELLAR, BOSWALL & KETTLE 1977, BOSWALL 1979, BOSWALL & DICKSON 1979, BOSWALL 1981, et al.).

At the present time conservation and restoration of tapes is carried out in the Sound Library. Recordings are copied in a digital form (CD-R) by means of processing on personal computers. The Animal Sound Library still has no special staff in the University's budget. The assistant professor of the Department of Vertebrate Zoology, Dr. Ivan ILJINSKY, has been the curator of this collection since 1973. S. MENSHIKOVA,

E. KRETCHMAR and many other teaching zoologists also participate in the collecting activity and contribute to its growth.

The Museum is open for research not only for zoologists and students of St. Petersburg University. Any person from outside working on zoology or bioacoustics is welcome to use the collections of the department.

Acknowledgements. We are grateful to Eugene KRETCHMAR and Sergey REZVIY for reading the manuscript and providing useful comments.

Literature

- BOSWALL, J. A. (1979): Discography of Soviet wildlife sound. *J. Brit. Inst. of Recorded Sound* **74-75**: 52-60.
- BOSWALL, J. A. (1981): Soviet discography of wildlife sounds. Institute of biophysics of the Academy of Sciences of the Soviet Union, Pustchino-on-Oka (in Russ.)
- BOSWALL, J. & DICKSON, W. (1979): Additions to a discography of Soviet wildlife sound. *J. Brit. Inst. of Recorded Sound* **74-75**: 61-70.
- BUCHNER, E. (1887): Die Vögel des St.-Petersburger Gouvernements. *Beitr. Kennt. Russ. Reiches* **3, 2**: 1-150.
- HARTMANN, G. (1999): Preparation of feathers: the new method of increasing the effectiveness of use of ornithological materials with numerous possibilities for further application. *Trans. Darwin Museum, Moscow* **II**: 28-36. (in Russ.)
- MALCHEVSKY, A.S. (1963): About study of bird voices. *Proc. Leningrad Nat. Society* **1**: 57-61 (In Russ.).
- MALCHEVSKY, A. & POLYANSKY, J. (1969): Development of Zoological Departments. *Vestnik LGU* **3**: 37-59. (in Russ.)
- MALCHEVSKY, A.S. (1981): A new understanding of sound communications of birds. *Vestnik Leningrad State Univ., Ser. Biol.* **21**: 58-64 (in Russ., Engl. summary).
- MALCHEVSKY, A.S. (1982): Biological foundations of sound communication in birds. *Zool. J.* **7**: 1000-1008 (in Russ., Engl. summary).
- RAYKOV, B. (1953): History of Zoology in Leningrad State University. *Vestnik LGU* **4**: 73-87 (in Russ.).
- SCHIMKEWITSCH, V. & VAGNER, J. (1899): History of Zoological and Zootomical Departments of St. Petersburg University. *Trans. St. Petersburg Naturalists Society* **XXVIII, 4**: 31-54 (in Russ.).
- SELLAR, P., BOSWALL, J. & KETTLE, R. (1977): Palearctic bird sound recordings, 1973-75. *Brit. Birds* **70**: 530-539.
- STARIKOV, J. & SAVINICH, I. (1999): Bird skins' cleaning and restoration. *Trans. Darwin Museum, Moscow* **II**: 52-56 (in Russ.).
- VEPRINTSEV, B. (1979): Wildlife sound recording in the Soviet Union. *J. Brit. Inst. of Recorded Sound* **74-75**: 45-50.
- ZYKOVA, L. (1974): Voices of a Forest. *J. „Science and life“* **6**: 149-150 (in Russ.).

Irina SAVINICH, Dept. of Vertebrate Zoology, St. Petersburg University, Universitetskaya nab., 7/9, 199034, St. Petersburg, Russia, Fax/Telephone + 7 812 324 08 85, Email: Irene@is1137.spb.edu.

Ivan ILJINSKY Email: Ivan.Iljinsky@pobox.spbu.ru, ekre@EK2531.spb.edu

History of the Bird Collections at the Zoological Museum of Moscow University and their Role for Russian Ornithology

Mikhail V. KALYAKIN & Pavel S. TOMKOVICH

Zoological Museum of Moscow University, Moscow, Russia

Abstract. A history covering the past 210 years of the bird collection of the Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University (ZMMU) is presented here. Periods of increase of the collection reflect stages of increasing interest in ornithology in Russia, because science priorities correlate with the need of scientific collections. Many regional and national handbooks are based on specimens deposited in the museum. The value of the collection of ZMMU will be demonstrated by some examples, and comparisons will be made between this collection and others in the former USSR. The results of recent efforts to prepare a catalogue of type specimens are also discussed.

We will give information about (1) the collection: volume, composition, forms of preservation, geographic coverage, completeness of documentation, and availability of rare and extinct species, and (2) the staff of the Ornithological Department.

The possibilities for collecting birds in Russia and the main directions of the ZMMU collection management are also discussed. New types of collection material, creation of computerized catalogues, and cooperation in this field with other museums are among the future priorities.

Key words. bird collection, Moscow, history of the avian collection, ZMMU, Russian ornithology



Fig.1: The Zoological Museum of the Moscow State Lomonosov University

1. HISTORY OF THE COLLECTION

We welcome you to the Zoological Museum of Moscow State Lomonosov University (ZMMU) and provide here some information about its ornithological collection. The Museum was established in 1791 as a Natural History cabinet, but was soon transformed into a purely zoological museum (ROSSOLIMO 1991). Unfortunately however, most of the original collections including all ornithological material were lost in 1812 during the Napoleon War. A new director of the Museum, Fischer von Waldheim, then began to restore the collections with his own material as well as with help from the Moscow Society of Naturalists which he himself founded in 1805.

In 1822, the museum had 422 bird specimens. Prior to the 1840s the collection mostly comprised mounted specimens, usually without associated documentation. This material can still be found in the current museum exhibition. As they lack any collection data, it is difficult to use these specimens for research.

The next period of the museum's history was linked with activities of its director (from 1863) Anatolii BOGDANOV. His energy stimulated an increase in collecting activity. He established both the activities of the Society Amateurs for Natural History & Anthropology, and the Moscow Zoo. Several thousand specimens were added to the ornithological collection in the second



Fig. 2: Johann Gotthelf FISCHER VON WALDHEIM (or Gregory I. FISHER) 1771-1853



Fig. 3:
Anatoli Bogdanov
1834-1896

half of the 19th century, mainly in the form of skins with labels containing scientific data. The style of collecting and the careful attention to scientific materials were formed in the museum in BOGDANOV's time and became the tradition which is still followed today.

At the end of the 19th century, Mikhail A. MENZBIER published his two-volume (1,200 pages) „Birds of Russia“ (MENZBIER 1893-1895). It was the first all-Russian review of birds, and it was based entirely on the collections of the ZMMU. MENZBIER mentioned that Russian ornithology was far behind that of the rest of Europe and the following historical events, such as the revolution and following decades of isolation in Russia did not help to reduce these differences. But this book stimulated the studies – and collecting in particular – of Russian birds in all parts of this huge country.

As a result of MENZBIER's book and due to activities of ornithologists from St.Petersburg, birds became the best studied animals in Russia at the turn of the cen-



Fig. 4:
Georgy DEMENTIEV
1898-1969

ture. However, the gain for the collections of the ZMMU was still low, at least much lower than that of the Zoological Institute in St. Petersburg. By 1917 the bird collection in the ZMMU numbered 10,955 specimens.

After the October Revolution of 1917, our collection sharply increased in size. Initially this was due to private collections being donated to the ZMMU, but later special expeditions were organized, especially in the 1930s. We also suppose that the move of the country's capital from St.Petersburg to Moscow was another reason for further collection growth; that is because from the official point of view the Zoological Institute in St. Petersburg (ZISP) had decreased in its role as an all-union centre of studies on systematics and of collecting. As a result, this period saw the most intensive increase in growth of our bird collection.

In 1931, the position of a curator of the bird collection was introduced, and Georgy DEMENTIEV (Fig. 4) was appointed to fill this role. In the following years a team of scientific staff was established in the museum. This period saw the start of active collecting by Eugenii SPANGENBERG, Alexey MIKHEEV and others in different parts of the Soviet Union, and to some extent this tradition is still alive today.

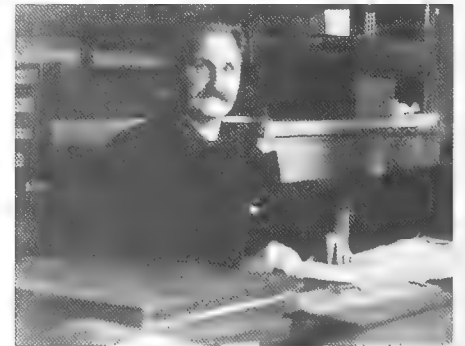


Fig. 5:
Sergey Buturlin
1872-1938

In the first half of the 20th century, especially after 1917, the museum bird collection was most effectively used for research. Sergey BUTURLIN (Fig. 5), though an amateur, undertook a comprehensive study of all specimens in the museum collection and identified them to species and subspecies level. He was later joined by Georgy DEMENTIEV. Their five volume „Complete Key to the Birds of the USSR“ (BUTURLIN & DEMENTIEV 1934-1941) was the main result of that work. In it, the birds of the former USSR were described in detail on a subspecific level for the first time. With only a few amendments it is still in use for the Russian bird fauna (STEPANYAN 1990).

During World War II, collecting activity ceased completely. The whole University, including the Museum, was evacuated to Ashkhabad, Turkmenistan, where an inventory of the bird fauna of Turkmenistan was

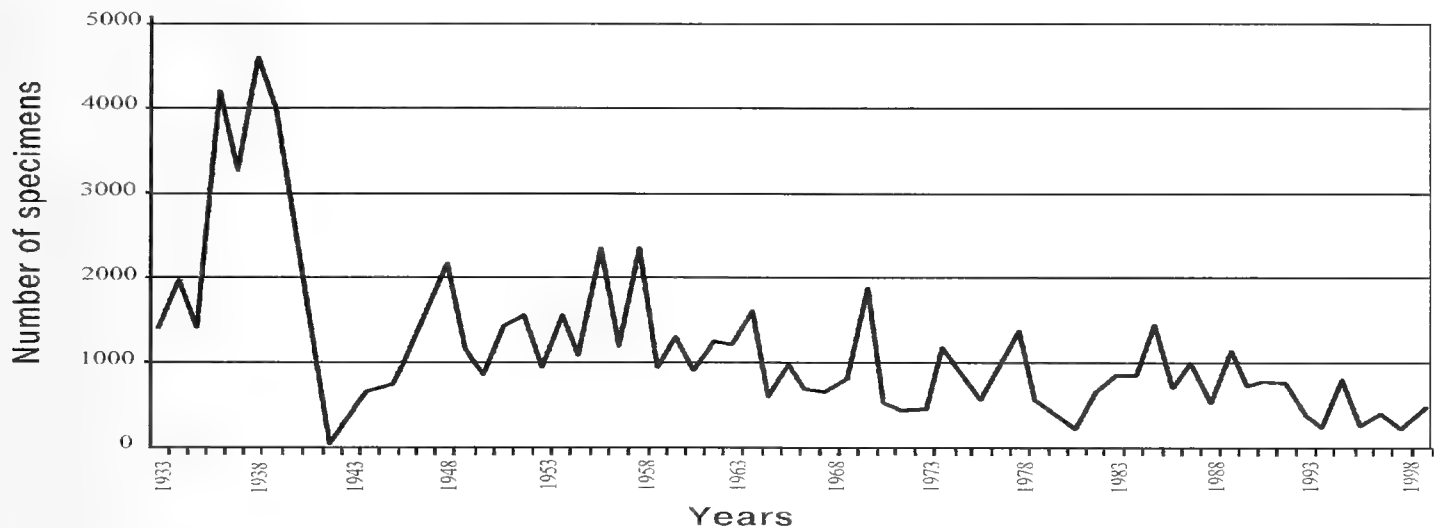


Fig. 6: Annual increase of the bird skin collection in the Zoological Museum of Moscow State University in the years 1933-1999 (from Kalyakin et al. 2001).

started (DEMENTIEV 1952). By the way, this was the only field research DEMENTIEV did in his life, as his main field was the study of literature and museum collections.

After World War II, birds were again actively collected as a result of a programme by the Academy of Science of the USSR to obtain an inventory of nature resources in the country. However, collecting was not as effective as it had been in the 1930s.

The bird collection of the ZMMU was also the main source of information for the compilation of the most complete handbook on Russian birds: the famous „Birds of the Soviet Union“. This key work in six volumes was edited and published by Georgy DEMENTIEV and Nikolay GLADKOV in only three years (1951-1954), and was also translated into English.

In the 1960s, other fields of ornithological research took priority over faunistics, zoogeography and systematics in the USSR. As a result, collecting activity and thus increase of the bird collection of the ZMMU gradually diminished (Fig. 6). Another probable reason for this trend was the establishment and progressive development of regional science centres where collections were also started (such as those in Kiev, Alma-Ata, Vladivostok, Kharkov, and Tashkent).

Currently, the museum primarily receives small collections or single dead birds from various research institutions, amateurs and the public. A certain amount is obtained by museum staff during expeditions. The use of the collections for the preparation of a new handbook on birds of the USSR that was started in the early 1980s, was far from being intensive; it was even less intensive than in the 1930-1940s, as PRIKLONSKI (2001) recently evaluated.

It can be concluded that in Russian museums a clear trend can be seen, which possibly is similar to that in West European countries. This is a sharp decrease in funds for the collection of new materials. The recent state of museum research is characterized by revived interest in historical studies based on the available collections, such as studies of memorial collections, original descriptions, type specimens, taxonomic revisions, and the hope for a possibility to monitor regional faunas.

Even when we see hardly any chance to obtain new collections at the moment, we are looking for possibilities to receive new specimens (KALYAKIN et al. 2001). Collecting is difficult nowadays because of financial problems, difficulties of getting collecting permits in certain regions, „greener“ attitudes in the society, lack of special courses in universities, lack of clear short-term aims for collecting, and also by difficulties in stuffing skins. However, we hope to overcome these difficulties.

2. THE BIRD COLLECTION TODAY

At present the ornithological collection of the ZMMU contains 117,000 bird skins, over 6,000 nests with clutches of eggs, and 2,900 alcohol specimens. We are also proud of our collection of downy chicks, which contains about 3,000 specimens. The 1,760 bird skeletons belong to the Section of Evolutionary Morphology. Recently we also started to collect and keep bird tissues for DNA analysis in buffer or alcohol (2,000 specimens from 350 bird species) and flat spread wings (750 specimens) (Fig. 7). When we compare the current bird collection of the ZMMU with other similar collections in Russia, we see that it is the second in size after ZISP with over 160,000 bird

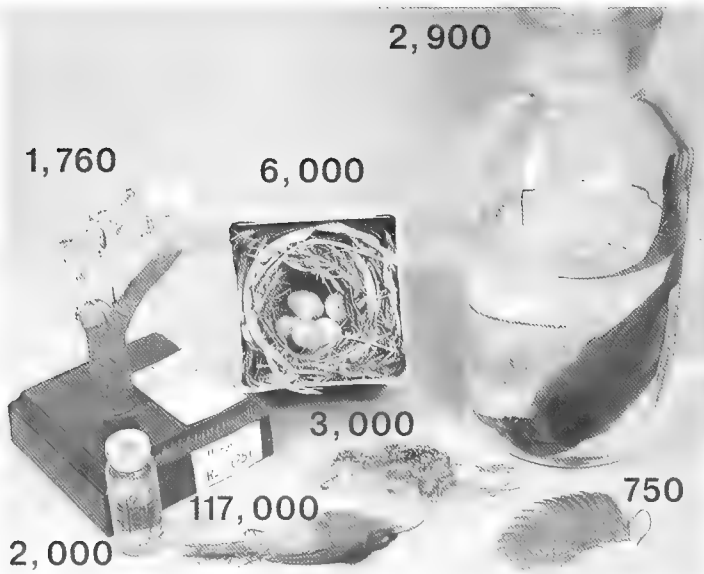


Fig. 7: Numbers of specimens (bird skins, downy chick skins, bird skeletons, nests with clutches, spread wings, tissue for DNA analysis) in the bird collection of the Zoological Museum of Moscow University (November 2001).

skins. The museum collection of nests and eggs is the largest one in East Europe and North Asia, and undoubtedly the largest in the world for the fauna of North-East Palearctic. The bird exhibition of the museum is not very large, it has 1184 specimens displayed, but the space in the exhibition halls limits our possibilities to show bird diversity.

In the collection of study skins, birds from the former USSR territory predominate. Only a few vagrant and extremely rare species are missing. In the collection of downy chicks, divers, geese & ducks, waders, gulls and auks are all well represented. Other rather large collections are from Mongolia and China (about 1,000 each), and the USA (several hundred).

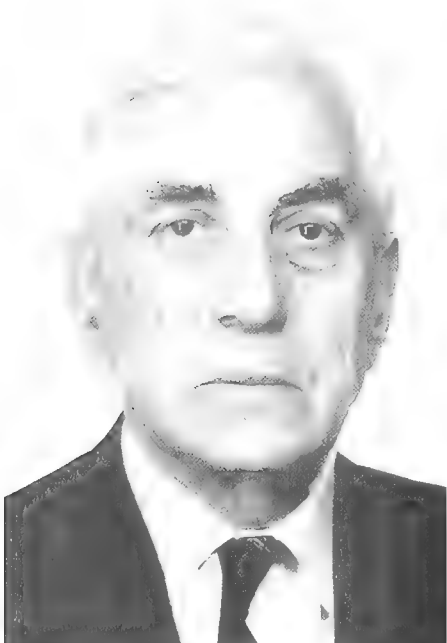


Fig. 8:
Vladimir LEONOVICH
1924-1998

Among specimens of extinct and threatened species, the following species deserve mention: a Passenger Pigeon (*Ectopistes migratoria*) and a Carolina Parakeet (*Conuropsis carolinensis*) which are in the museum exhibition, skins of Short-tailed Albatross (*Diomedea albatrus*), Slender-billed Curlew (*Numenius tenuirostris*), Common Scaly Woodpecker (*Picus squamatus*), Aquatic Warbler (*Acrocephalus paludicola*), Jankowski's Bunting (*Emberiza jankowskii*).

Series of skins of Hawk Owls (240 specimens), large falcons (600), Goshawks (420), Willow Grouses (720 specimens) and some other species are also of great scientific importance. Series of hybrid buntings, grasshopper warblers, dippers, goldfinches (in total up to 1,000 specimens) are also unique.

The collection of nests together with eggs is a pride of the museum. The oldest labelled eggs are those of House Sparrow, Pied Wagtail and Isabelline Wheatear from the collection of Ivan OSTROUKHOV. They were collected north of the Caspian Sea in 1854 and 1855. The tradition to collect and keep together both eggs and nests started in the 1930s, and is unusual for western museums. The collection of Vladimir FLINT (initially 760 egg sets) was donated to the museum in 1970 and became the real basis for the modern oological collection in the museum. The largest and most valuable additions to the oological collection were private collections of Vladimir LEONOVICH (Fig. 8) and Alexander KUZYAKIN (1,200 and 1,000 egg sets, respectively). Approximately 80% of the breeding bird fauna of the former USSR are represented in this oological collection.

Most of the museum collections are kept in cardboard boxes, though large birds are stored in large wooden boxes. Previously all these were placed in wooden cabinets, however by the request of firemen the cabinets were broken down about 25 years ago and replaced by open metal shelves. Absence of tightly closed rooms and cabinets creates a lot of problems: it is necessary to use insecticide for each individual specimen box annually. Nests with eggs are mostly kept in cardboard boxes with glass lids. Alcohol specimens are stored in various glass vessels on shelves. All the collections are placed according to the Checklist of the USSR bird fauna by Leo STEPANYAN (1990).

Researchers are allowed to study specimens in the collection by appointment. Russians also have to complete a special application form. The study of eggs, with few exceptions, is allowed in the presence of a curator. Up to 50 researchers, usually 25-30, visit us annually to work in the collection, with only about five visiting from abroad. Exchange of specimens is rare, especially during the past 15 years when funding difficulties have prevented it. Exchanges have been

arranged with about a dozen countries, with the largest number of specimens received in exchange with museums from the United States.

Recording of new specimens continues in a traditional way by completing a museum label and a catalogue card. However, about 3% of the collection remains uncatalogued. Computer databasing of the collection started in 2001. Without special funding and because of lack of technical staff the progress is at low rate. However, we hope to combine our data with the database of the Paris Museum.

Type specimens: the ZMMU collection of types are kept separate to the main collection and comprises currently 335 specimens of 191 taxa (PAVLINOV & BORISSENKO 2001). A further 10 specimens can be added in the near future following their publication. The oldest type is that of *Podoces panderi* FISCH., collected in Kizil-Kum Desert in 1820 or 1821. It represents a type for a new bird species and genus. Most of the other types are of subspecific level. We recently published a catalogue of ZMMU type specimens, though during its preparation many queries were raised. However, we have already received feedback on this catalogue with some additions and corrections (thanks to Vladimir LOSKOT and Edward DICKINSON). Data for all type specimens are now recorded in a special database, which probably will be included in the Museum web site in the near future (www.zmmu.msu.ru).

3. RESTRICTIONS

The library of the Museum specialise in zoological literature and currently contains about 200,000 volumes. It is based on several private collections donated to the museum by former museum directors and professors (DEMENTIEV, GLADKOV, PLAVILSCHIKOV, OGNEV, NIKOLSKY and others). It also subscribes to a number of journals and receives others in exchange. However, sets of the most popular international ornithological journals are far from complete. With a now complete absence of funding, the library receives only a few ornithological journals thanks to foreign friends. Soviet periodicals and books on ornithology are rather more complete, though series of modern Russian periodicals and books have many gaps.

Financial situation: in the last decade the university has covered the costs of salaries, some building facilities, local phone calls, and occasionally stationery, computers and some collection management expenses. However all travel costs, part of office facilities, alcohol, and some of the literature for the library are paid from research funds and some special grants, often from abroad. The museum has neither

sponsors, nor patrons, nor its own societies. Salaries currently vary between an equivalent to US\$ 40-50 and \$ 120-130 per month.

4. STAFF

Many well-known ornithologists have been employed by the ZMMU. They have always had to combine their research and care for the collection with collection management. For the first 16 years after the foundation of the Department of Ornithology in 1932 the collection-leader was Georgy DEMENTIEV. Subsequent leaders have been: Nikolay GLADKOV (1947-1954, 8 years), Angelina SUDILOVSKAYA (1954-1975, 22 years) and Pavel TOMKOVICH (since 1977, over 25 years).

Other well known ornithologists who formerly belonged to the museum staff are Alexey MIKHEEV (1935-1940), Eugeny PTUSHENKO (1936-1940), Eugeny SPANGENBERG (1946-1968), Ryurik BOEHME (1959-1964), Vladimir FLINT (1969-1976), Alexander KUZNETSOV (1977-1988) and Vladimir BABENKO (1976-1989).

Currently, there are three scientists in the Ornithology Section of the museum. These are: Pavel TOMKOVICH (since 1976), Eugeny KOBLIK (since 1989) and Yaroslav RED'KIN (since 2000). Additionally, Mikhail KALYAKIN was on the staff in 1988-1999, but currently his official position is that of the Museum's Secretary. Only one technician works for the section and we have help from two museum taxidermists.

Literature

- BUTURLIN, S.A. & DEMENTIEV, G.P. (1934-1941): Complete guide of birds of USSR. Vols. 1-5. Moscow-Leningrad: KOIZ;
- Vol. 1.** BUTURLIN, S.A.: Waders, Gulls, Auks, Sandgrouses and Pigeons. 1935. 255 p.;
- Vol. 2.** BUTURLIN, S.A.: Gaviiformes, Pelecaniformes, Ardeidae, Anseriformes, Galliformes, Rallidae, Turnicidae. 1935. 280 p.;
- Vol. 3.** BUTURLIN, S.A.: Procellariiformes, Piciformes. Dementiev, G.P.: Accipitriformes, Strigiformes. 1936. 254 p.;
- Vol. 4.** DEMENTIEV, G.P.: Passeriformes. 1937. 334 p.;
- Vol. 5.** 1941. DEMENTIEV, G.P.: Additions to the First, Second, Third and Fourth volume of «Complete guide of birds of USSR». 1941. 367 p. (in Russian).
- DEMENTIEV, G.P. (1952): Birds of Turkmenistan. Ashkhabad: Academy of Science of TSSR. 546 p. (in Russian)
- DEMENTIEV, G.P. & GLADKOV, N.A. (eds., 1951-1954): Birds of Soviet Union. Vols. 1-6. Moscow: Sovetskaya Nauka. 1951. Vol. 1. 652 p.; 1951. Vol. 2. 480 p.; 1951. Vol. 3. 680 p.; 1952. Vol. 4. 604 p.; 1954. Vol. 5. 803 p.; 1954. Vol. 6. 792 p. (in Russian).
- KALYAKIN, M.V., RED'KIN, Ya.A. & TOMKOVICH, P.S. (2001): Bird Collecting – State by the Year 2001 and Prospects. Achievements and Problems of Ornithology

- of Northern Eurasia on a Boundary of Centuries. The Works of the International Conference «Urgent Problems of Bird's Study and Protection in East Europe and Northern Asia», Republic of Tatarstan, January 29-February 3, 2001. E. KUROCHKIN & I. RAKCHIMOV (eds.). Kazan: Magarif Publishers. P. 50-67 (in Russian, with English summary).
- MENZBIER, M.A. (1893-1895): Birds of Russia: Vols. 1, 2. Moscow: I.N. Kushnariov & Co. Vol. 1, CVIII, p. 1-836; Vol. 2, XV, p. 837-1120 (in Russian).
- PAVLINOV, I.Ya. & BORISSENKO, A.V. (eds., 2001): Types of Vertebrates in the Zoological Museum of Moscow University. Moscow: Moscow University. 250 p.
- PRIKLONSKI, S.G. (2001): On the Necessity and Forms of Use of Collection Materials at Compilations of Handbooks. Urgent Problems of Bird's Study and Protection in East Europe and Northern Asia, Materials of the International Conference. (XI Ornithological Conference). Republic of Tatarstan, January 29-February 3, 2001. E. KUROCHKIN & I. RAKCHIMOV (eds.). Kazan: Matbugat Iorti Publishers. p. 510-512 (in Russian).
- ROSSOLIMO, O.L. (ed., 1991): Two Centuries in Collections of the Zoological Museum of Moscow University. Moscow: Moscow State University. 264 p. (in Russian).
- STEPANYAN, L.S. (1990): Conspectus of ornithological fauna of USSR. Moscow: Nauka. 728 p. (in Russian).
- Mikhail V. KALYAKIN, Pavel S. TOMKOVICH, Zoological Museum of Moscow University, Bolshaya Nikitskaya Str., 6, Moscow, 103009, Russia
kalyakin@rambler.ru, pst@zmmu.msu.ru

The History of the bird collection of the Museum of Zoology, Kazan State University

Tatyana VODOLAJSKAYA

Department of Zoology, Kazan State University, Russia

SUMMARY

An exceptional number of seven museums belong to the Kazan State University. They are the heritage of former university generations, their spiritual legacy and tradition.

The start of the museums dates back to the first years that the Kazan University existed. According to the Charter of 1804, the Department of Natural History and the Department of Minerals were formed, which were the basis of the museums of Geology, Mineralogy, Botany and Zoology of our days. The museums are internationally acknowledged. The information about their collections is presented in international catalogues and reference books.

The first head of the Departments of Natural History and of Minerals of Kazan State University was Karl FUKS (1804), who was the spiritual father of many Kazan naturalists. The Museum of Zoology became an independent institution in the time of E. F. EWERSMANN (1828-1860). In that period a great number of mounted bird and mammal specimens was bought in Germany. These acquisitions formed the basis of the

rich collection of vertebrates. Later on it was enlarged by expeditions of Kazan zoologists, such as E. A. EVERS-MANN, M. D. RUZSKIY, A. A. OSTROYUMOV, E. PELZMANN and others.

At the present time some 6,000 mounted specimens are on display in the exhibition of the Museum of Zoology which give us an idea about the great diversity of animals from unicellular protozoa to primates. The total number of specimens of vertebrates is about 3,000: 1,100 fishes, 45 amphibians, 170 reptilians, 160 mammals, and 1,000 stuffed birds and 500 spirit specimens of birds. The avian specimens represent 27 orders, 116 families and 390 genera.

According to the richness of forms in the Museum it ranks immediately after the museums of the Academy of Sciences in the capital. Among the outstanding exhibits, there are stuffed *Equus quagga* that are extinct now, *Sphenodon punctatum*, *Apteryx owenii*, *Ridgera piscesae* etc.

Dr. Tatjana Vodolajskaya, Department of Zoology, Kazan State University, Kremlevskaya 18, 420008 Kazan, Russia

Darwin, Rüppell, Landbeck & Co. - Important Historical Collections at The Natural History Museum, Tring

Frank D. STEINHEIMER

The Natural History Museum, Bird Group, Tring, UK

Abstract. The nationality of a particular collector is irrelevant to the location of his/her specimens today. Selected examples from The Natural History Museum (BMNH) will illustrate this fact.

Many people expect that all (avian) specimens of British scientific explorers like James COOK (1728-1779), Charles DARWIN (1809-1882) and Alfred Russel WALLACE (1823-1913) have ended up in the national collection. However, neither COOK's nor DARWIN's entire collection is possessed by the BMNH. Furthermore, WALLACE's bird specimens, of which large portions had been obtained by the BMNH, were used for exchanges decades later. Therefore, many of the bird skins from famous British travellers are found in museums world-wide, illustrated here by selected examples of the current whereabouts of COOK's and DARWIN's avian material.

Conversely, The Natural History Museum holds among others, ornithological material from German and Austrian collectors. Duplicates, including syntypes, of Eduard RÜPPELL's (1794-1884) Abyssinia-expedition and nearly a hundred skins of Ernst HARTERT's (1859-1933) collecting activities in East Prussia are found at BMNH, as well as the majority of Christian Ludwig LANDBECK's (1807-1890) Chilean bird eggs & skins. Moreover, a volume of LANDBECK's illustrations for a planned book on the „Birds of Germany, Alsace and Switzerland“ has been a unique item of The Natural History Museum's library since 1936.

Altogether, The Natural History Museum has gathered material from more than 100 German/Austrian ornithologists, numbering several thousands of skins and eggs.

Key words. COOK, DARWIN, WALLACE, HARTERT, LANDBECK, RÜPPELL, BMNH

1. INTRODUCTION

Enquiries and publication on certain collectors have increased over the last few decades. This is partly due to recognition of the importance of early collections for taxonomy and distribution, but also due to the intrinsic interest of historical facts of ornithology and early explorations. Certain figures in British scientific history command a huge public attention, among them James COOK, Charles DARWIN and Alfred RUSSEL Wallace. Surprisingly, the whereabouts of their avian collections is not completely known. Parts are found at The Natural History Museum, hereafter referred to as the BMNH, but many specimens were also distributed to other institutions. Conversely, some of the avian specimens from famous German and Austrian collectors have ended up at the BMNH. This situation is linked to the former Linnéan thinking, that two or three of each taxon would be enough to understand the avian world. The remaining specimens were happily exchanged, donated or sold as duplicates to other institutions world-wide. A real understanding of the importance of types, of long series of specimens from the same subspecies & locality and of early collections as indicators for changes in distribution pattern did not arise much before the end of the 19th century. On the other hand, many of the very early collections might have not survived had they stayed at the institution of

their first display, because distributing duplicates prevented total loss of important material through disasters or neglect of certain curators. I would like to give some examples of the consequences this procedure had for selected collections.

2. FAMOUS EARLY BRITISH COLLECTIONS AT THE NATURAL HISTORY MUSEUM AND THEIR DUPLICATES ELSEWHERE

2.1. James COOK and William BULLOCK

Some of the first expeditions with naturalists on board were those of James COOK (1728-1779). Once returned, the collected bird specimens went to the private museums of Ashton LEVER (1729-1788) and Joseph BANKS (1743-1820), and subsequently to James PARKINSON (1755-1824) and William BULLOCK (~1773-1849; ALEXANDER 1985). The history of these collections is well known until the sale of the Museum Leverianum in 1806 and of BULLOCK's collection in 1819 (LEVER 1790; BULLOCK 1809, 1811, 1812, 1813; SHARPE 1906; MULLENS 1917-1918; STRESEMANN 1951; CHALMERS-HUNT 1976; ALEXANDER 1985; JACKSON 1998; MEARNES & MEARNES 1998), but the whereabouts and the amount of still extant COOK specimens are surprising.

The institutions which still hold a share of COOK's and, respectively, BULLOCK's avian collections (bird remains in human artefacts are not taken in account, cf. e.g. SVET & FEDOROVA 1978) are as follows (compiled from PELZELN 1873; SHARPE 1906; SALVADORI 1914; STRESEMANN 1949, 1950; WHITEHEAD 1969, 1971, 1978; SWEET 1970 and ROSELAAR 2003 and STEINHEIMER in prep.): Naturalis Nationaal Natuurhistorisch Museum (Leiden), Zoölogisch Museum (Amsterdam), Naturhistorisches Museum (Vienna), National Museum of Scotland (Edinburgh), National Museums & Galleries on Merseyside (Liverpool), University Museum of Zoology (Cambridge), Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), Universitet Zoologiske Museum (Stockholm), Hancock Museum (Newcastle upon Tyne; the two specimens were not found in the 1960s, cf. WHITEHEAD 1969), Zoologisches Museum der Universität (Göttingen), Niedersächsisches Landesmuseum (Hannover), Museo Regionale di Scienze Naturali (Turin), Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität (Berlin) and The Natural History Museum (BMNH Tring). The Ottoneum Naturkundemuseum der Stadt (Kassel), University of Glasgow Hunterian Museum & Art Gallery (Glasgow), Hancock Museum (Newcastle upon Tyne) and the Royal College of Surgeons of England (London) once possessed COOK/BULLOCK birds, but could not produce them anymore on my request (P. MANSFELD, M. REILLY, L. JESSOP & B. DAVIS in litt. 2001-2003). In the following paragraph I only list those collections for which I can add some new information.

2.1.1 Göttingen: Institut für Ethnologie, Völkerkundliche Sammlung der Universität

One specimen of *Moho nobilis* and one *Vestiaria coccinea*, which were acquired for the museum by the London dealer George HUMPHREY on behalf of King GEORGE III of Britain & Elector of Hanover (1738-1820) in 1782, derive from COOK's last voyage (cf. MERREM 1784; STRESEMANN 1950; HAUSER-SCHÄUBLIN & KRÜGER 1998). The former specimen probably went within the Heinrich KIRCHHOFF (1789-1871) collection to the Niedersächsisches Landesmuseum (Hanover), where it is still found today (Chr. SCHILLING pers. com. February 2003). The latter specimen has remained in the Institut für Ethnologie on public display since then (MEDWAY 1979; HAUSER-SCHÄUBLIN & KRÜGER 1998). There are still two specimens of the assumed *Pennula sandwichensis* at Göttingen, whose provenance is unknown but would have been likely to have derived from COOK's voyages. However, the identification proved to be wrong, and they are now considered to be the species *Poliolimnas cinerea*, a common species throughout its wide range (STORRS OLSON in litt. 25 October 2001, cf. DEKKER 1999; cf. FULLER 2001). Therefore these specimens

cannot certainly be linked with COOK, and it seems unlikely that Göttingen Museum still has any avian COOK material. There was a rumour that the specimens might have been given away within the KIRCHHOFF collection to the museum at Hannover, but enquiries there revealed no further evidence of the existence of these specimens (in litt. Christiane SCHILLING & Michael SCHMITZ, 1 November 2001). Last but not least, COOK material was used shortly after the Second World War for teaching purposes at the university of Frankfurt a.M. (pers. com. Karl-Ludwig SCHUCHMANN, 10 November 2001), which has not been followed up yet.

2.1.2 Kassel: Ottoneum Naturkundemuseum der Stadt

A sailor on COOK's last voyage, Barthel LOHMANN, brought four specimens of *Vestiaria coccinea* with him to Kassel, where at least one ended up in the museum's collection (STRESEMANN 1950: 70). However, this has not been seen since the Second World War, when the museum was heavily damaged (pers. com. Peter MANSFELD, 22 October 2001).

2.1.3 Turin: Museo Regionale di Scienze Naturali

The museum at Turin got its share of the BULLOCK collection via Franco Andrea BONELLI (1784-1830), who was at the auction of BULLOCK's museum in London (SALVADORI 1914; ELTER 1986). Concerning the catalogue data of Turin museum (by courtesy of Claudio PULCHER in 2001), the museum holds at least 5 original specimens from James COOK, two being the Common Akepa *Loxops coccineus* from Hawaii and three being woodpeckers from North America (WHITEHEAD 1978). The holotype of *Fregetta tropica melanoleuca* SALVADORI, 1908 from Capt. Dugald CARMICHAEL's (1772-1827) collecting on Tristan da Cunha (see Berlin Museum, SALVADORI 1908) is another of the early important birds from BULLOCK's museum. Most other remaining specimens of the BULLOCK collection at Turin are from Africa and South America.

2.1.4 Berlin: Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin

During several months of intensive studies, it was possible to locate many specimens and archive material relating to the BULLOCK collection. The documentation of this collection is good and several letters from BULLOCK to Martin Hinrich Carl LICHTENSTEIN (1780-1857) are preserved in Department of Historical Research (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Historische Bild- u. Schriftgut-sammlungen, Bestand: Zool. Mus., Signatur: S I, BULLOCK, W.; see fig. 1). BULLOCK originally offered to sell the entire collection to LICHTENSTEIN (the same

offer exists for the BMNH, cf. WHITEHEAD 1969). However, within days another letter announced the sale by public auction. Nevertheless, LICHTENSTEIN rescued 263 specimens for the Berlin Museum and compiled a full list of the specimens that were acquired (in Department of Historical Research). A total of 138 entries for the BULLOCK collection were found in the Cat. Musei Zool. Berol. Aves I and II. Furthermore, 20 of these specimens have localities which were also visited by James COOK, the others being mainly from Senegal and North America. Among the most interesting specimens which could be located in the Berlin collection are three birds presumably collected by COOK, a *Prothemadera novaezeelandiae* from New Zealand (listed in BULLOCK's Sale catalogue under 11th day, lot 8: *Merops Novae Zeelandiae*), a *Halcyon sancta* from New South Wales (listed in the Sale catalogue under 3rd day, lot 12: as *Alcedo sacra*) and, last but not least, a *Psittirostra psittacea* from Hawaii (listed in the Sale catalogue under 20th day, lot 65: as Parrot-billed Grosbeak). Further important specimens from BULLOCK's museum are the two (contra one in STRESEMANN 1953) birds collected by Capt. Dugald CARMICHAEL on Tristan da Cunha in 1816-17 (cf. BOURNE 2001): the holotype of *Nesospiza acunhae* and a *Eudypetes chrysocome* (cf. Crested Penguin in CARMICHAEL 1819: 497). A full documentation of Berlin's BULLOCK holdings is in preparation.

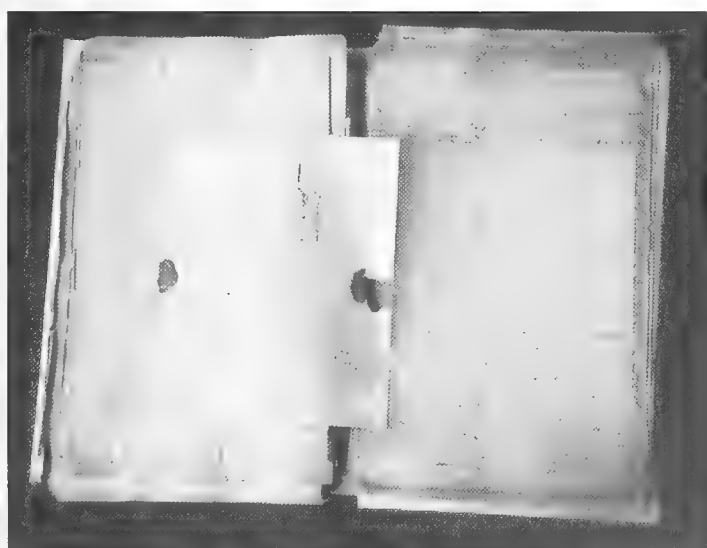


Fig. 1: William Bullock's correspondence at the Department of Historical Research of the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (Historische Bild- u. Schriftgutsammlungen, Bestand: Zool. Mus., Signatur: S I, BULLOCK, W.).

Foto: F. STEINHEIMER

© Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin

2.1.5 Tring: The Natural History Museum (BMNH)

The BMNH still possesses at least 11 likely specimens from COOK's & BULLOCK's collections. One is the famous last Great Auk *Pinguinus impennis* from British shores (cf. FULLER 1999 for more details), which was obtained at the BULLOCK museum's sale, though it is not from COOK. The following eight specimens are certainly from one or the other voyage of James COOK, three may be of this origin.

Two of them, *Vestiaria coccinea* from Hawaii and *Creadion carunculatus* from New Zealand, are preserved in alcohol and came via the Royal College of Surgeons to the BMNH in 1845 (BURTON 1969). An additional mounted bird of *Vini peruviana* from Otaheite might also have a COOK origin as it was also obtained from the Royal College of Surgeons in 1845.

A third is a *Nestor meridionalis septentrionalis* from the North Island of New Zealand. This specimen was re-discovered during work on this publication, although it had already been listed in SALVADORI (1891: 8). It is probably one of the two birds (that considered „female“) of lot 114 acquired by Dr. W. E. LEACH (1790-1836) on behalf of the BMNH at the 14th day of BULLOCK's auction (see fig. 2). The specimen is a mounted bird (without stand) in a pre-1840 preparation style (glass-eyes, shape) and registered before 1837 (cf. KNOX & WALTERS 1992). The old British Museum label reads »[Vellum Cat. 22, No.] 43a. *Nestor meridionalis* (Gm.) imm. Loc. New Zealand Pres. by Capt COOK. / *Nestor hypopodius*«. In COOK's journal some „Brown Parrots“ are mentioned for the third voyage. However, the subspecies *septentrionalis* occurs exclusively on the North Island, which was extensively visited during the first voyage only (BEAGLEHOLE 1955, 1961, 1967). The collected bird was regarded as an immature individual of the already known subspecies from the South Island (LORENZ 1902), and it was not until 1896 that this subspecies was considered as distinctive enough to be described (LORENZ 1896). Another *Nestor meridionalis* specimen, this time from the South Island, came to the BMNH via Baron Guillaume Michel Jerome MEIFFREN-LAUGIER DE CHARTROUSE (1772-1843, cf. birth register of the Département Bouches-du-Rhone), and may also have a COOK origin (cf. SHARPE 1906, LYSAGHT 1959, WHITEHEAD 1978). Baron LAUGIER acquired a „male“ (i.e. ssp. *meridionalis*) Nestor-parrot on BULLOCK's auction (14th day, lot 115, cf. JOHN-SON & HEWETT 1979). Further research into the history of both specimens is wanted.

Two further COOK specimens are the Raiatea Parakeet *Cyanoramphus ulietanus* (cf. KNOX & WALTERS 1994) and Red-fronted Parakeet *Cyanoramphus novaezeelandiae* (cf. WARREN 1966: *Platycercus cookii*). Both

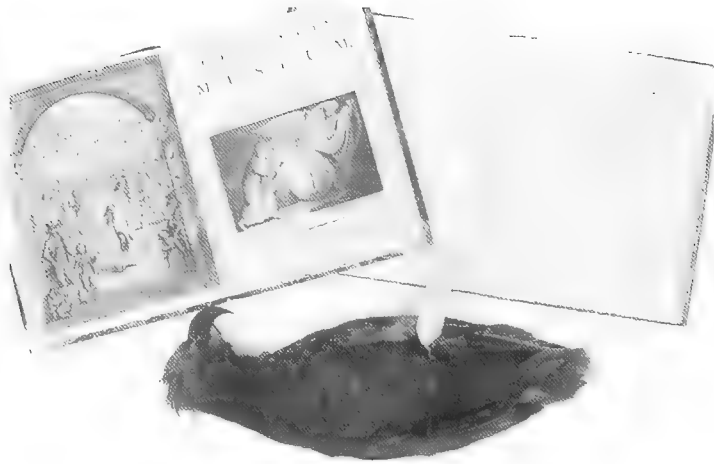


Fig. 2: *Nestor meridionalis septentrionalis* from the North Island, New Zealand, deriving from COOK's voyages, registered in the old British Museum's Vellum Catalogue 22, No. 43a (right book), together with Ashton LEVER's publication (1790) „A companion to the Museum“.

Photo: H. TAYLOR

© The Natural History Museum

were among the batch of BULLOCK's auction bought by LEACH on Friday, 21st May 1819 (probably lots 33 & 42 and 112, respectively, cf. JOHNSON & HEWETT 1979).

In W. E. LEACH's catalogue, the so-called „Old Catalogue“ (KNOX & WALTERS 1992; WHEELER 1996), an entry (p. 109) for an Australian Maned Wood Duck *Chenonetta jubata* is found, which refers to the collection of Sir Joseph BANKS and to LATHAM's (1801) description. Most of BANKS' specimens from Australia derived from COOK's voyages (WHITEHEAD 1969) or the Australian collector John WHITE (1756-1832) (STRESEMANN 1951; FARBER 1982). The younger Vellum Catalogue (cf. KNOX & WALTERS 1992) volume 42 no. 20a refers to a specimen of Maned Wood Duck from „N. Holl.“ with no further data, a specimen which is still in the collection today. Between these two catalogue entries lie (in the longest case) two decades of collecting in Australia. However, other Australian specimens (i.e. BROWN, Lady CARRINGTON, HARDWICK et al.) are all well documented in the Vellum Catalogue. Therefore I believe that it is fair to state that the two entries mentioned above refer to the same bird, and that the specimen bearing the Vellum Catalogue number 20a is indeed a specimen of BANKS' collection and perhaps of COOK origin.

The BMNH also possesses a *Trichoglossus haematodus moluccanus* from the former collection of Sir Ashton LEVER, the famous Museum Leverianum. The BMNH acquired the bird in 1909 among a batch of 29 Leverianum specimens from the Royal College of Surgeons. The BMNH cruelly dismantled LEVER's old

glass-cases, ex-mounting the birds and even destroying several of them during this process, leaving the museum subsequently with 8 LEVER specimens only. This surviving specimen of the Australian Rainbow Lorikeet was collected on COOK's voyages.

The last specimen from the COOK collection is a recently re-discovered hummingbird nest housed in the BMNH nest collection which originates from COOK's first voyage in 1768-1771. This nest arrived together with the botanical collection of COOK's naturalists, Joseph BANKS & Daniel Carlsson SOLANDER (1733-1782) (STEINHEIMER 2003).

One additional specimen, the type of *Aplonis mavor-nata*, previously assumed to derive from one of COOK's voyages (cf. SHARPE, 1906), turned out to have a different origin (STRESEMANN 1949; LYSAGHT 1959; OLSON 1986).

There is further potential in the BMNH collection for the revelation of additional COOK specimens, especially among the ex-mounted birds from the Royal College of Surgeons, Baron LAUGIER and the dealer Benjamin LEADBEATER. Additional research is also wanted into the hummingbird case of the Natural History Museum's public galleries at South Kensington, London. The case has always been associated with BULLOCK's name and may be the item mentioned in BULLOCK's auction catalogue, 17th day, lot 92.

2.2 Charles DARWIN

The detailed study of Charles DARWIN's (1809-1882) Beagle bird collection started 162 years after its arrival at Britain, when Richard KEYNES, one of the great-grandchildren of Charles DARWIN, asked to see these specimens at the BMNH in 1998. However, ad hoc, only a handful of DARWIN specimens could be produced, besides most types and Galapagos specimens, which were already well known. Since then a detailed analysis of Charles DARWIN's bird collection has been undertaken (Keynes 2000; Steinheimer 1999, 2000, 2001). During the voyage of the H.M.S. Beagle Darwin collected 483 dry bird items (459 skins, with the rest being nests, eggs and bird parts), mainly in southern South America. When he returned to Britain in October 1836, he started to sort out his bird specimens in a rented place in London, having already left one specimen at Cambridge, where his collection had been stored until his arrival at John Steven HENSLOW's (1796-1861) house (specimens had arrived already as early as 1835 when shipments were sent „home“ from the voyage).

Some were given to the BMNH directly, some to his friend and colleague Thomas Campbell EYTON (1809-1880), others to Baron MEIFFREN LAUGIER DE

CHARTROUSE (see above), but most went to John GOULD (1804-1881) at the Zoological Society Museum in London (STEINHEIMER 1999). This museum was broken up in 1855. George Robert GRAY (1808-1872), on behalf of the BMNH, was allowed first choice, but missed out many of DARWIN specimens (SHARPE 1906), which subsequently disappeared into many private collections. Some of them later came to the BMNH via the John GOULD, Philip Lutley SCLATER (1829-1913), John Henry GURNEY (1819-1890) and Osbert SALVIN (1835-1898) & Frederick DU CANE GODMAN (1834-1919) collections, whereas others are found today at Washington DC (via GOULD), Edinburgh (via GOULD), Melbourne (via GOULD), Leiden (via GOULD, Gustav Adolph FRANK (1808-1880)) & Coenraad Jacob TEMMINCK (1770-1858), Liverpool (via GOULD & Henry Baker TRISTRAM (1822-1906)), Norwich (via J. H. GURNEY), and Manchester and probably Dundee (via exchange BMNH).

About 200 specimens have not been located at all so far. I have also been unable to identify 20 bird entries of DARWIN's notes, which are generally addressed as „bird“, „Lanius“, „finch“, etc. (see also BARLOW 1963, SULLOWAY 1982a,b).

Fifteen specimens still bear an original field label by Charles DARWIN. The labels are made from a piece of scrap paper tied to the legs or necks of the birds (see fig. 3). The labels contain only an ink/pencil-written number, except for three labels which bear additional information. The numbers refer to Charles DARWIN's note books, which list locality, date and a very basic name (mainly a genus name of a similar European equivalent) of each bird specimen, and rarely, additional information on certain characters, behaviour and habitat. A detailed list of all avian specimens col-

lected by Charles DARWIN is in preparation (some are already included in KEYNES 2000).

Besides the famous and much studied Beagle collection, The Natural History Museum also possesses specimens which DARWIN researched for his ideas on evolution, i.e. 60 domestic pigeon skins and 6 domestic duck skins as well as 11 skeletons of ducks, 46 of pigeons and 28 of chickens. Furthermore, DARWIN also donated a small collection of 26 (25 still at the BMNH) Persian birds from Teheran to the museum, which were previously in Sir John MURRAY's (1841-1914) possession.

2.3. Alfred Russel WALLACE

The last specimen to arrive at the BMNH from Alfred Russell WALLACE's (1823-1913) bird collection was a skin of the Fork-tailed Woodnymph *Thalurania furcata furcatoides*, which was donated by Richard WALLACE, the grandson of A. R. WALLACE, in July 1999 on the initiative of the author. It probably originally belonged to the type series of 7 specimens used by John GOULD (1861) for the first description of this (sub-) species (inclusive the new specimen, 6 of the types are now at the BMNH). This male specimen, collected at Pará in Brazil in April 1849, still has an original field label by WALLACE bearing in pencil a collector's number (201), locality (Pará), sex (male), date (Ap. 49) and the collector's initials (AW) on a tiny cardboard label, size 7 x 19 mm; plus the well-known printed label of WALLACE's collection. Most of WALLACE's surviving South America collection was sold via his agent Samuel STEVENS (1817-1899) in London directly to the BMNH and to Frederick DU CANE GODMAN (1834-1919), whose collection later also came to the BMNH. However, WALLACE had already lost two thirds of the collection in a fire on the homebound voyage. The Birds of Prey from this expedition were directly given to Richard Bowdler SHARPE (1847-1909) at the BMNH for his work on the first volume of the „Catalogue of Birds“ (SHARPE 1906). Many of these specimens at the BMNH still have the original field label attached to them. Such careful labelling was rarely done in these early days of the exploration of Brazil; only the Austrian Johann NATTERER (1787-1843), from whom the BMNH obtained some specimens via Vienna Museum, and the SALVIN & GODMAN and SCLATER collections had similar data completeness. Subsequently, the BMNH also acquired thousands of WALLACE's skins from the „Malay Archipelago“, which were widely used by the BMNH for exchanges. WALLACE also sold many skins directly or via the dealer STEVENS to other institutions. In Britain, WALLACE's specimens are found at e.g. Derby Museum and Art Gallery, National Museums & Galleries on Merseyside Liverpool, Manchester

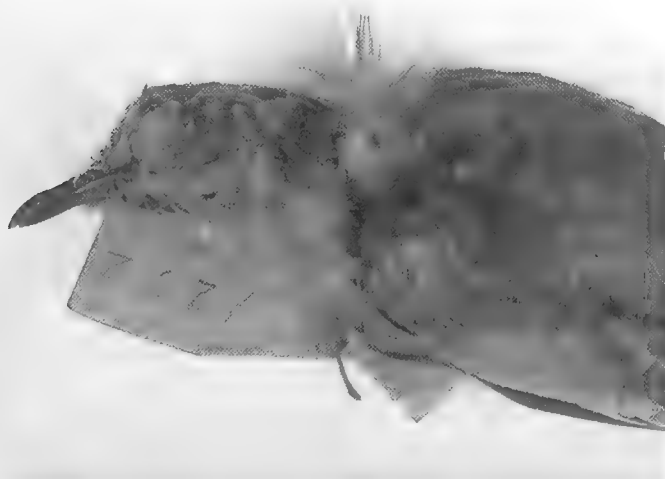


Fig.3: *Columbina picui picui* from Charles DARWIN's Beagle collection – original field label no. 1272.

Photo: H. TAYLOR

Museum, Nottingham Natural History Museum, Sheffield City Museum, The Natural History Museum, etc.

2.4 A selection of German/Austrian ornithologists represented with specimens at the BMNH

That the ornithological collection at the BMNH, Tring, also holds archival/printed material (cf. WARR 1996; STEINHEIMER 2002a, 2002b) and some specimens collected by Austrian and German collectors may seem obvious. However, the great amount of such material, normally thought of as mainly being at German or Austrian institutions, makes it worthwhile to point out certain facts. As a generality, German and Austrian collectors made an essential contribution to the BMNH holdings of birds from Central & Eastern Europe, Palaearctic Asia, some parts of South America (especially Brazil, Chile and Guianas) and East Africa. While most material from Asia and Europe came via the Henry SEEBOHM (1832-1895) and Edward HARGITT (1835-1895) collections, those from America were included in the collections of Philip Lutley SCLATER and Osbert SALVIN & Frederick DU CANE GODMAN. The BMNH eggs collected by German and Austrian collectors derive mainly from Walter ROTHSCHILD's (1868-1937) collection (see appendix).

2.4.1 Ernst HARTERT

HARTERT (1859-1933) came to world-wide fame as the curator of Walter ROTHSCHILD's zoological museum at Tring (i.a. SHARPE 1906, ROTHSCHILD 1983) and as the author of the Vögel der paläarktischen Fauna (HARTERT 1903-1922, 1923; HARTERT & STEINBACHER 1932-1938). However, earlier he was already very active in ornithology and collecting (i.a. HARTERT 1887, 1901-02; HAFFER 1997), and from a very early age until his old days he had a special affection for East Prussia. In spring 1892, just a few months before HARTERT himself moved to Britain to take up the directorship of the ROTHSCHILD Museum (Tring), the BMNH obtained 98 bird skins in exchange, mainly from HARTERT's early trips to East Prussia and Central Germany (information extracted from register; BMNH reg. no. 1892.4.11.1-98). It is not known what HARTERT received from the BMNH in exchange. However, in those days the BMNH still exchanged widely all kinds of specimens, including syntypes or other important, exotic material (e.g. three of Charles DARWIN's specimens from South America went to Manchester and Dundee Museums in the same year).

The birds received by the BMNH originate from a 22 to 24 year old HARTERT, when he was collecting around the military bases Wesel at the Rhine and Pil-

lau in East Prussia, where his father was stationed as an officer. Others come from HARTERT's study times at Marburg in 1884 and from his stays in East Prussia during the spring months of 1881-1884. The most recent specimen is a female *Phoenicurus ochruros* from Frankfurt, which was collected in the same month in which the collection was registered at the BMNH in London. One specimen, an *Eremophila alpestris*, is from Lake Baikal, one *Serinus serinus* from Nizza (ex.coll. J. G. C. E. REY (1838-1909), Leipzig), 6 *Aegithalos caudatus trivirgatus* (all still at BMNH, collector unknown) and one *Picus major* from Japan (not found October 2001). Two *Sturnus vulgaris* originate from North Spain (one still at the BMNH: original label: »Nord Spanien« [in pencil] seems to have been written by the teenager HARTERT). Meanwhile some of the specimens can no longer be traced or have been given away to other institutions (e.g. Oxford University Museum in 1951), but the major part of HARTERT's collection is still to be found at Tring. HARTERT had himself added English locality names prior to the sale. The rest of the labels is handwritten German (all in ink on little pieces of cardboard). From HARTERT's time in Britain, the museum holds many eggs from North Africa.

Among the 48 different species listed in the BMNH register, *Eremophila alpestris* from the Island of Neuwerk and *Acrocephalus paludicola* (however, not the specimen mentioned in HARTERT 1887) would have been the most exciting records, but none of them could be located in October 2001. However, a *Crex crex* from Militsch in Silesia and a male *Sterna albifrons* from Wesel, a very rare summer vagrant to Central Germany, are still at the BMNH today (both original HARTERT labels). The latter is an excellent example of HARTERT's thoroughness, as the detailed label information reads as follows: »[No.] 287. Sterna minuta. ad G [loc.] Wesel [date] 20. 7. 1883. Totalbreite 51, Totallänge 25 cm, Lg. bis Schwanzende 21 ½ cm. Schnabel u. Ständer rothgelb. Im Magen Fische bis zu 5 cm Länge. E. Hartert.«

It is also of interest that the BMNH library possesses a copy of HARTERT's guest book from his house „Bellevue“ between 1896-1918. The original book is still in family possession at Amsterdam, Netherlands, to where HARTERT's widow Claudia Bernadine Elisabeth HARTERT (1863-1958) emigrated in 1939. The guest book lists many of the international visitors to the Rothschild Museum at Tring and shows well the signatures of the leading ornithologists at the turn of century. It also includes treasures like drawings by J. G. KEULEMANS and little poems by C. GRIMM.

2.4.2 Christian Ludwig LANDBECK

Christian Ludwig LANDBECK's (1807-1890) contribution to ornithology is already well documented (i.a. SHARPE 1906; BACMEISTER 1914, 1950; HELLMAYR 1932; GEBHARDT 1964; TORRES-MURA & LEMUS 1989; ROUNDS 1990; ARAYA & BERNAL 1995; MEARNs & MEARNs 1998; STEINHEIMER 2002). However, I would like to draw attention to the whereabouts of his avian collections from Chile, on which he based much of his science. Surprisingly, the BMNH holds a large number of these bird skins from Chile. Several hundred bird skins at the BMNH are labelled with a reference to LANDBECK as the collector. None of them comes directly from the Santiago Museum, where LANDBECK was deputy director, but rather from the private collectors Philip Lutley SCLATER, Harry Berkeley JAMES (1846-1892) and Osbert SALVIN & Frederick DU CANE GODMAN. For several bird taxa, namely the Rhinocryptidae (cf. LANDBECK 1877), LANDBECK's specimens were the first which the BMNH obtained, thus being very important material in those days. Furthermore, even today BMNH holdings of certain Chilean bird subspecies were nearly entirely collected by LANDBECK.

Other institutions which share the LANDBECK collection are the Museo Nacional de Historia Natural in Santiago (~1,000 specimens from LANDBECK's times there, J.C. TORRES-MURA, in litt. 18 May 2001), the Muséum National d'Histoire Naturelle at Paris and the Nationaal Natuurhistorisch Museum at Leiden (not clearly assigned to LANDBECK as collector, however), the Museo Regionale di Scienze Naturali at Turin (Claudio PULCHER, in litt. 4 December 2000), the Zoologische Staatssammlung at Munich (one *Ortygonax rytirhynchos*) and the Staatliches Museum für Naturkunde at Stuttgart (one *Cathartes aura* specimen).

Furthermore, the BMNH houses also some of LANDBECK's Chilean bird eggs as well as several of his original illustrations for the planned book of the Birds of Germany, Alsace and Switzerland, entitled *Abbildungen der Vögel Deutschlands, des Elsaßes und der Schweiz* (cf. WARR 1996, JACKSON 1999). These LANDBECK drawings comprise 53 watercoloured pencil sketches and one galley proof of 48 Middle European bird species and 3 from elsewhere (Northern Flicker, Rose-coloured Starling and Black-headed Bunting). For a detailed account of each drawing see NEUMANN (1982) and STEINHEIMER (2002). These paintings and his many pre-emigration publications (e.g. LANDBECK 1834, 1842, 1843a-f, 1844a-c, 1846a-e, 1850) show well that LANDBECK was already an authority in ornithology before his emigration in 1852 (NEUMANN 1982; HÖLZINGER 1985; SCHLENKER 1985, 1989; STEINHEIMER 2002).

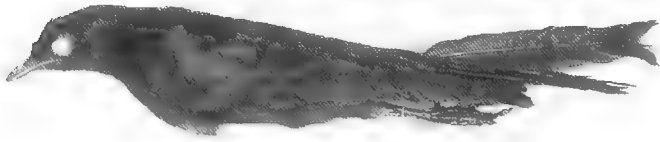
2.4.3 Eduard RÜPPELL

The history of Eduard RÜPPELL's (1794-1884) material at the BMNH starts with Ronald Campbell GUNN's (1808-1881) residency and collecting activities in Tasmania from 1829 onwards. When GUNN presented 157 avian specimens from Tasmania to the BMNH in the years 1829-1834 (not registered until January 1838), three Emu skins were among the lot. GUNN (1852) later pointed out that there was a slight difference between the Emus from Tasmania and those from mainland Australia. However, it took until the early 20th century, before the idea of a separate Emu (sub-) species, *Dromaius n. diemenensis*, was established in science (LE SOUËF 1907, cf. SCOTT 1923). Long before this, in the year 1834, the BMNH started an extended exchange/trade with Eduard RÜPPELL from Frankfurt am Main. One of the three „Tasmanian“ Emu skins of the BMNH went already in the same year to Frankfurt, leaving the BMNH with only two whole skins of this nowadays extinct (sub-) species. RÜPPELL himself came on a visit to the BMNH-predecessor, the Zoology Department of the British Museum (RÜPPELL 1845). During the next 27 years or so, the BMNH was able to obtain many skins from RÜPPELL's famous travels to Abyssinia (RÜPPELL 1835-40, 1845) for the BMNH museum's collection. Some birds of the first lot of RÜPPELL's skins are listed in the old BMNH Vellum catalogues only (in use until 1837, cf. KNOX & WALTERS 1992), but later purchases and some later registered specimens of the first lot are also found in the BMNH registers for 1842, 1845 and 1861, making it very difficult to enumerate an exact number of RÜPPELL's skins at the BMNH (at least 57 skins among the registered material).

Modern comparisons, however, have revealed that the exchanged Emu specimen, now at the Senckenberg Museum at Frankfurt a.M., is in fact an Australian Emu, *Dromaius n. novaehollandiae* (STEINBACHER 1959; G. MAYR in litt. 13 January 2000), which GUNN had reported lived in his gardens (GUNN 1852). But even the latter subspecies was new for the Frankfurt Museum as Philipp Jacob CRETZSCHMAR (1786-1845), then director of the museum, reported to John GOULD in a letter dated from 26 August 1833 (NHM archives, GOULD correspondence).

Since then, the BMNH holds since then a very fine collection of early Abyssinian birds, among them some syntypes and paralectotypes (cf. STEINBACHER 1949), respectively, of RÜPPELL's names, while Frankfurt holds an early skin of an introduced Australian Emu to Tasmania and presumably other material from the BMNH. All types were acquired from the Frankfurt Museum except four, which were collected by Sir William Cornwallis HARRIS (1807-1848) and were

been described by RÜPPELL subsequently to his trip to London. Other „co-types“ of RÜPPELL's Abyssinian expeditions are at Frankfurt, Berlin, Vienna, Leiden and Turin. A complete list of RÜPPELL's type specimens at the BMNH, many of them currently not recognized as such, is in preparation (see figure 4).



Lamprotornis purpuropterus purpuropterus Rüppell, 1845

Fig. 4: *Lamprotornis purpuropterus purpuropterus* RÜPPELL, 1845, a newly discovered type specimen of Eduard RÜPPELL at the BMNH (reg. no. 1845.6.2.12.).

Photo: H. TAYLOR

© The Natural History Museum

Acknowledgements

Many thanks to Effie Warr, Paul Cooper, Ann Datta and Alison Harding for their help and access to the BMNH library, Susan Snell, Paula Lucas and Polly Smith for checking correspondence files and drawings at the BMNH Archive, Michael Walters for identifying specimens and sharing information on William Bullock. Harry Taylor took with his usual professionalism many of the photos of specimens/drawings from the BMNH. Wilfried Schmid, Rolf Schlenker and Ulrich Landbeck put much of their material on Landbeck to my disposal. I would like to thank Richard Keynes, Richard Wallace, Robert Prys-Jones and George Beccaloni for their help and interest in my research on Darwin and Wallace. Sylke Frahnert, Jürgen Fiebig & Hannelore Landsberg (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin), Friederike Woog & Claus König (Naturkunde-Museum Stuttgart), Peter Mansfeld (Ottonium Naturkundemuseum der Stadt Kassel), Gert Tröster (Zoologisches Museum der Universität Göttingen), Michael Schmitz & Christiane Schilling (Naturkunde-Abteilung Niedersächsisches Landesmuseum Hannover), Hans-Walter Mittmann (Vivarium & Naturkunde-Museum Karlsruhe), Josef Reichholf (Zoologische Staatssammlung München), Matthias Mäuser (Naturkunde-Museum Bamberg), Siegfried Eck (Naturkunde-Museum Dresden), Gerald Mayr (Senckenberg-Museum Frankfurt), Ernst Bauernfeind (Naturhistorisches Museum Wien, during the years 1994-1998), René Dekker (Naturalis, Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden), Eric Pasquet (Muséum National d'Histoire Naturelle Paris), Claudio Pulcher (Museo Regionale di Scienze Naturali Turin), Juan Torres-Mura (Museo Nacional de Historia Natural Santiago), Storrs Olson (Smithsonian Institution Washington DC), Paul Sweet (American Museum of Natural History New York), Les Christidis & Michael Mules (Victoria Museum Melbourne), Bob McGowan (National Museums of Scotland Edinburgh), Maggie Reilly (University of Glasgow Hunter-

ian Museum & Art Gallery), Tony Irwin (Castle Museum Norwich), Clem Fisher (National Museums & Galleries on Merseyside Liverpool), Henry McGhie (The Manchester Museum Manchester), Malgosia Atkinson (University Museum Oxford), Ray Symonds (University Museum Cambridge), Les Jessop (Hancock Museum Newcastle upon Tyne), Barry Davis (Royal College of Surgeons London) and The Natural History Museum Tring made it possible to use their collections and data-bases, respectively. Jürgen Fiebig assisted my work at Berlin incredibly. Thanks also to Phil Rainbow and the Department of Zoology of The Natural History Museum for funding my studies at Paris, Norwich, Liverpool and Leiden. Renate van den Elzen, Christoph Hinkelmann, Michael Walters and Robert Prys-Jones commented on earlier drafts. Goetz Rheinwald assisted in the editing process.

Literature

- ALEXANDER, E. P. (1985): William Bullock: Little-Remembered Museologist and Showman. *Curator* **28**(2): 117-147.
- ARAYA, B., & BERNAL, M. (1995): Aves. – pp. 350-360 in: *Diversidad Biologica de Chile* (eds. SIMONETTI, J. A., M. T. K. Arroyo, A. E. Spotorno, E. Lozada). Comité Nacional de Diversidad Biológica, Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Santiago.
- BACMEISTER, W. v. (1914): Christian Ludwig Landbeck. *Jh. Ver. vaterländ. Nat.kde. Württ.* **70**: 30-46.
- BACMEISTER, W. v. (1950): Christian Ludwig Landbeck. *Landwirt und Naturforscher 1807-1890. Schwäbische Lebensbilder* **5**: 314-329.
- BAEGE, L. 1964: Über ehemalige private Vogelsammlungen in Thüringen – Ihre Entstehung, ihr Schicksal und Verbleib. *Beiträge zur Vogelkunde* **10**(3): 129-147.
- BARLOW, N. (1963): Darwin's ornithological notes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Historical series* **2**(7): 201-278.
- BEAGLEHOLE, J. C. (ed.) (1955): *The voyage of the Endeavour 1768-1771 – The Journals of Captain James Cook on his voyages of Discovery*. Hakluyt Society, Cambridge University Press, Cambridge.
- BEAGLEHOLE, J. C. (ed.) (1961): *The voyage of the Resolution and Adventure 1772-1775 – The Journals of Captain James Cook on his voyages of Discovery*. Hakluyt Society, Cambridge University Press, Cambridge.
- BEAGLEHOLE, J. C. (ed.) (1967): *The voyage of the Resolution and Discovery 1776-1780 – The Journals of Captain James Cook on his voyages of Discovery*. 2 vols., Hakluyt Society, Cambridge University Press, Cambridge.
- BOURNE, W. R. P. (2001): The status of the genus *Lugensa* Mathews and the birds collected by Carmichael on Tristan da Cunha in 1816-1817. *Bull. Brit. Ornithol. Club* **121**(3): 215-216.
- BULLOCK, W. (1809): *A companion to the Liverpool Museum [...]*. 7th ed. Richard Cruttwell, Bath.
- BULLOCK, W. (1811): *A companion to Mr. Bullock's Museum [...]*. 10th ed.. Henry Reynell, London.
- BULLOCK, W. (1812): *A companion to Mr. Bullock's London Museum [...]*. 12th ed. Bullock, London.
- BULLOCK, W. (1813): *A companion to London Museum [...]*. 15th ed. Whittingham & Rowland, London.
- BURTON, P. J. K. (1969): Two Bird Specimens probably from Cook's Voyages. *Ibis* **111**: 388-390.
- CARMICHAEL, D. (1819): *Some Account of the Island of Tristan da Cunha and of its Natural Productions*. *Trans.*

- Linn. Soc. Lond. **12**: 483-499.
- CHALMERS-HUNT, J. M. (1976): Natural History Auctions 1700-1972. Sotheby Parke Bernet, London.
- DEKKER, R. (1999): [bird chapters] in *Extinct and Endangered Animals – Swift as a Shadow* (ed. Purcell, R.). Houghton Mifflin, New York.
- EAMES, C. J., STEINHEIMER F. D. & B. ROS (2002): A collection of birds from the Cardamom Mountains, Cambodia, including a new subspecies of *Arborophila cambodiana*. *Forktail* **18**: 67-86.
- ELTER, O. (1986): La Collezione Ornithologica del Museo di Zoologia dell'Universita' di Torino. *Cataloghi* **8**, Museo Regionale di Scienze Naturali, Turin.
- FARBER, P. L. (1982): The emergence of ornithology as a scientific discipline: 1760-1850. – *Studies in the History of Modern Science* **12**. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Boston & London.
- FULLER, E. (1999): *The Great Auk*. Errol Fuller, Southborough.
- FULLER, E. (2001): *Extinct Birds*. Revised edition, Cornell University Press, Ithaca.
- GEBHARDT, L. (1964): *Die Ornithologen Mitteleuropas*. Brühlscher Verlag, Giessen.
- GEBHARDT, L. (1970): *Die Ornithologen Mitteleuropas*. Band 2. *J. Ornithol. Sonderheft* **111**: 1-233.
- GEBHARDT, L. (1974): *Die Ornithologen Mitteleuropas*. Band 3. *J. Ornithol. Sonderheft* **115**: 1-126.
- GEBHARDT, L. (1980): *Die Ornithologen Mitteleuropas*. Band 4. *J. Ornithol. Sonderheft* **121**: 1-80.
- GLUTZ V. BLOTZHEIM, U. N. G. V., BAUER, K. M. & BEZZEL, E. (1977): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas - Charadriiformes* (2. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- GOULD, J. (1841): *The Zoology of the Voyage of the H.M.S. Beagle, under the command of Capt. Fitzroy [...]. Pt. 3: Birds*. London.
- GOULD, J. (1861): *An Introduction to the Trochilidae or family of Humming Birds*. London.
- GUNN, R. (1852): [letter to editor]. *Pap. and Proc. Roy. Soc. Van Diemen's Land* **II(1)**: 168-170.
- HAFFER, J. (1997): *Ornithologen-Briefe des 20. Jahrhunderts. Ökologie der Vögel* **19**: 1-980.
- HARTERT, E. (1887): *Vorläufiger Versuch einer Ornith. Preussens*. Mitteil. Ornith. Ver. Wien: 1-56.
- HARTERT, E. (1901-02): *Aus den Wanderjahren eines Naturforschers*. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
- HARTERT, E. (1903-1922): *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
- HARTERT, E. (1923): *Die Vögel der paläarktischen Fauna. Nachtrag I*. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
- HARTERT, E., & STEINBACHER, F. (1932-1938): *Die Vögel der paläarktischen Fauna. Ergänzungsband*. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
- HARTING, J. E. (1874): *On rare or little-known Limicolae*. *Ibis* **4(3)**: 241-261, plate IX.
- HAUSER-SCHÄUBLIN, B. & KRÜGER, G. (1998): *James Cook – Gifts and Treasures from the South Seas, The Cook/Forster Collection Göttingen*. Prestel, Munich, New York.
- HELLMAYR, C. E. (1932): *The Birds of Chile*. Field Museum of Natural History Publ. **308**, Zool. Series **XIX**, Chicago.
- HÖLZINGER, J. (1985): *Handschriftliche Notizen von Christian Ludwig Landbeck und Theodor Heuglin zu Landbecks »Systematischer Aufzählung der Vögel Württembergs« (1834)*. *Ornithol. Jh. Bad.-Württ.* **1**: 81-88.
- HORN, W., KAHLE, I., FRIESE, G. & GAEDIKE, R. (1990): *Collectiones entomologicae: Ein Compendium über den Verbleib entomologischer Sammlungen der Welt bis 1960*. Akademie der Landwirtschaft der DDR, Berlin.
- JACKSON, C. E. (1998): *Sarah Stone: Natural Curiosities from the New Worlds*. Merrell Holberton, London.
- JACKSON, C. E. (1999): *Dictionary of Bird Artists of the World*. Antique Collectors' Club, Woodbridge.
- JOHNSON, H. & HEWETT, J. (eds. 1979): *Sale Catalogue of the Bullock Museum 1819*. Hillman Printers, Somerset.
- KEYNES, R. D. (2000): *Charles Darwin's zoology notebooks & specimen lists from H.M.S. Beagle*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KNOX, A. G., & WALTERS, M. P. (1992): *Under the skin: the bird collections of the Natural History Museum*. *Bull. Brit. Ornithol. Club, Cent. Suppl.* **112A**: 169-190.
- KNOX, A. G., & WALTERS, M. P. (1994): *Extinct and Endangered Birds in the collections of The Natural History Museum*. *Bull. Brit. Ornithol. Club, Occasional Publ.* **1**.
- LANDBECK, C. L. (1834): *Systematische Aufzählung der Vögel Württembergs*. I. G. Cotta'schen Verlagshandlung, Stuttgart.
- LANDBECK, C. L. (1842): *Die Reiher-Insel bey Adony in Ungarn*. *Isis (Oken)* **35(4)**: 267-283.
- LANDBECK, C. L. (1843a): *Die Löffler. Plataleae LINNÉ.* – pp. 41-45, pl. 6. in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart.
- LANDBECK, C. L. (1843b): *Der Eisvogel (Alcedo LINNÉ).* – pp. 102-105 in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart.
- LANDBECK, C. L. (1843c): *Vögel-Colonien im nördlichen und südlichen Europa.* – pp. 154-159, pl. 20b in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart.
- LANDBECK, C. L. (1843d): *Beitrag zur Naturgeschichte des Pelikans.* – pp. 179, pl. 23. in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart.
- LANDBECK, C. L. (1843e): *Die Vögel Sirmiens*. *Isis (Oken)* **36(1&2)**: 2-41, 83-113.
- LANDBECK, C. L. (1843f): *Beyträge zur Vogelkunde*. *Isis (Oken)* **36(8)**: 597-604.
- LANDBECK, C. L. (1844a): *Bienenfresser. (Merops LINNÉ.)* – pp. 22-29, 2 pls. in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart [not seen by author].
- LANDBECK, C. L. (1844b): *Der Larventaucher. Mormon ILLIG.* – pp. 72-76, pl. 10 in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart.
- LANDBECK, C. L. (1844c): *Die Flamingos. Phoenicopterus LINNÉ.* – pp. 136-144, 1 pl. in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart [not seen by author].
- LANDBECK, C. L. (1846a): *Systematisches Verzeichniss der Vögel Württembergs*. *Jh. Ver. vaterländ. Naturkde. Württ.* **2. Jhrg. (2)**: 212-238.
- LANDBECK, C. L. (1846b): *Der weißschwänzige Seeadler. Falco albicilla Linné.* pp. 50-51, 1 pl. in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart [not seen by author].
- LANDBECK, C. L. (1846c): *Die Racken. Coracias Linné.* – pp. 240-244, 1 pl. in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart [not seen by author].
- LANDBECK, C. L. (1846d): *Der Seidenschwanz. Bombycilla.* – pp. 304-307, 1 pl. in: *Das Buch der Welt*. Hoffmann'sche Verlags-Buchhandlung, Stuttgart [not seen by author].

- LANDBECK, C. L. (1846e): Beiträge zur Vogelkunde. Isis (Oken) **39(9)**: 641-683.
- LANDBECK, C. L. (1850): Beitrag zur Ornithologie Griechenlands etc.. Jh. Ver. vaterländ. Naturkde. Württ. **5**. Jhrg. (6): 253-256, pl. 2.
- LANDBECK, C. L. (1877): Bemerkungen über die Singvögel Chile's. Der Zool. Garten **18**: 233-261.
- LE SOUËF, D. (1907): [without title]. Bull. Brit. Ornithol. Club **21**: 13.
- LEVER, A. (1790): A companion to the Museum, (Late Sir Ashton Lever's) [...]. Pt. 1 & Pt. 2, London.
- LORENZ, L. v. (1896): Ueber die Nestor-Papageien. Verh. k.k. zool.-bot. Ges. Wien **46**: 197-199.
- LORENZ, L. v. (1902): Zur Ornithologie Neuseelands. Ann. k.k. Naturhist. Hofmus. Wien: 301-322.
- LORENZ, T. & KOHTS, A. E. (1910-1911): Die Birkhühner Russlands, deren Bastarde, Ausartungen und Varietäten. Theodor Lorenz' Nachfolger, Moscow.
- LYSAGHT, A. M. (1959): Some eighteenth century bird paintings in the library of Sir Joseph Banks (1743-1820). Bull. Brit. Mus. (N.H.), Hist. Ser. **1(6)**: 251-371.
- MEARNS, B. & MEARNS, R. (1998): The Bird Collectors. Academic Press, San Diego.
- MEDWAY, D. G. (1979): Some ornithological results of Cook's third voyage. J. Soc. Biblioph. nat. Hist. **9(3)**: 315-351.
- MERREM, B. (1784): Beiträge zur besonderen Geschichte der Vögel. Göttingen, Leipzig.
- MOLINA, G. (1782): Saggio sulla storia naturale del Chili. Nella Stamperia di S. Tommaso d'Aquino, Bologna.
- MOREAU, R. E. & GREENWAY, J. C. (1962): Family Ploceidae, Weaverbirds. – pp. 3-75 in: Check-List of Birds of the World (eds. MAYR, E., & GREENWAY, J. C.). vol. **XV**. Museum of Comparative Zoology, Cambridge.
- MÜLLER, A. (1882): Die Ornithologie der Insel Salanga sowie Beiträge zur Ornithologie der Halbinsel Malakka. J. Ornithol. **30(4)**: 353-448.
- MÜLLER, A. (1885): Nachtrag zur Ornithologie der Insel Salanga. J. Ornithol. **33(2)**: 151-162.
- MULLENS, M. A. (1917-1918): Some Museums of old London – II. William Bullock's London Museum. Museums Journal: 51-56, 132-137, 180-187.
- NEUMANN, J. (1982): Historische Studie über die »Naturgeschichte aller Vögel Europas«. Jh. Ges. Naturkde. Württ. **137**: 117-157.
- OLPHE-GALLIARD, L. (1892): Christian Ludwig Brehm's ornithologische Briefe. Ornithol. Jb. **3(4)**: 127-162.
- OLSON, S. L. (1986): An early account of some birds from Mauke, Cook Islands, and the origin of the 'Mysterious Starling' *Aplonis mavornata* BULLER. Notornis **33**: 197-208.
- PELZELN, A. (1873): On the Birds in the Imperial Collection at Vienna obtained from the Leverian Museum. Ibis **3**: 14-54, 105-124.
- ROSELAAR, K. [S.] (2003): An inventory of major European bird collections. – pp. 253-337 in: Why Museums Matter: Avian Archives in an Age of Extinction (eds. COLLAR, N. J., C. T. FISHER, C. J. FEARE). Bulletin of the British Ornithologists' Club – Supplement **123A**.
- ROTHSCHILD, M. (1983): Dear Lord Rothschild. Hutchinson, London.
- ROUNDS, R. S. (1990): Men and Birds in South America 1492-1900. Q. E. D. Press, Fort Bragg.
- RÜPPELL, E. (1835-1840): Neue Wirbelthiere zu der Fauna von Abyssinien gehörig [...]. Siegmund Schmerber, Frankfurt a.M..
- RÜPPELL, E. (1845): Systematische Uebersicht der Vögel Nord-Ost-Afrika's [...]. Schmerber'sche Buchhandlung, Frankfurt a.M..
- SALVADORI, T. (1891): Catalogue of the Psittaci, or Parrots, in the collection of the British Museum. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- SALVADORI, T. (1908): [without title]. Bull. Brit. Ornithol. Club **21**: 78-79.
- SALVADORI, T. (1914): Notizie storiche intorno alla collezione ornithologica del Museo Torino. Mem. Acc. Sc. Torino.ser. **2**, **65(5)**: 1-50.
- SCHLENKER, R. (1985): Zum Verbleib von Christian Ludwig Landbecks Handexemplar der »Systematische Aufzählung der Vögel Württembergs« (1834). Ornithol. Jh. Bad.-Württ. **1**: 89.
- SCHLENKER, R. (1989): Christian Ludwig Landbecks »Naturgeschichte aller Vögel Europas«. J. Ornithol. **130**: 529-536.
- SCLATER, W. L. (1930): Systema Avium Aethiopicarum. British Ornithologists' Union, [London].
- SCOTT, H. H. (1923): A note on the King Island Emu. Pap. & Proc. Roy. Soc. Tasmania: 103-107.
- SEEBOHM, H. (1881): Cichlomorphae: Part II. Catalogue of the Passeriformes or Perching Birds in the collection of the British Museum. Trustees of the Brit. Mus., London.
- SHARPE, R. B. (1877): Catalogue of the Birds in the British Museum. Trustees of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- SHARPE, R. B. (1890): Catalogue of the Passeriformes of Perching Birds in the Collection of the British Museum – Sturniformes. Trustees of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- SHARPE, R. B. (1906): Birds. – pp. 79-515 in: The History of the Collections contained in the Natural History Departments of the British Museum (ed. LANKESTER, E. R.), vol. **II(3)**.
- STEINBACHER, J. (1949): Kritisches Verzeichnis von Eduard Rüppell's und Ph. J. Cretzschmar's Vogel-Typen. Senckenbergiana **30(1/3)**: 99-124.
- STEINBACHER, J. (1959): Weitere Angaben über ausgestorbene, aussterbende und seltene Vögel im Senckenberg-Museum. Senckenbergiana biol. **40(1/2)**: 1-14.
- STEINHEIMER, F. D. (1999): The whereabouts of Darwin's bird collections. Bull. Brit. Ornithol. Club **119(3)**: 141.
- STEINHEIMER, F. D. (2000): The bird collections of Tring – Restoring data to an historical collection. Nature First. The Magazine for Members of The Natural History Museum **18**: 16.
- STEINHEIMER, F. D. (2001): Geschichte und Verbleib von Darwins Beagle Sammlung. J. Ornithol. **142** Sonderheft 1: 217 (abstract).
- STEINHEIMER, F. D. (2002a): Christian Ludwig Landbeck's drawings for the „Birds of Germany, Alsace and Switzerland“ from the Rothschild Library, Tring, with some notes on Landbeck's and Wiebke's bird collections. Ökologie der Vögel **24(1)**: 1-43.
- STEINHEIMER, F. D. (2002b): Walter Rothschild's second Great Auk skeleton: a history of its posthumous voyage. Archives of Natural History **29(3)**: 337-345.
- STEINHEIMER, F. D. (2002c): Die unberührten Bergwälder Kambodschas – ein Bericht der internationalen Expedition in die Kardamom Berge (Februar/März 2000). Vogelschutz in Österreich **17**: 16-18.
- STEINHEIMER, F. D. (2002d): A newly discovered paralectotype of *Pteroptochos megapodius* KITTLITZ, 1830. Bull. Brit. Ornithol. Club **122(4)**: 312-314.

- STEINHEIMER, F. D. (2003): A hummingbird nest from James Cook's Endeavour voyage, 1768-1771. *Archives of Natural History* **30**(1).
- STEINHEIMER, F. D., EAMES, J. C., MEAS, C. & ROS, B. (2000): Birds. - pp. 87-98 in: *Cardamom Mountains Biodiversity Survey 2000* (eds. DALTRY, J. C. & MOMBERG, F.). Fauna & Flora International, Cambridge.
- STRESEMANN, E. (1949): Birds collected in the North Pacific area during Capt. James Cook's last voyage (1778 and 1779). *Ibis* **91**: 244-255.
- STRESEMANN, E. (1950): Birds collected during Capt. James Cook's last Expedition (1776-1780). *Auk* **67**: 66-88.
- STRESEMANN, E. (1951): *Die Entwicklung der Ornithologie von Aristoteles bis zur Gegenwart*. F. W. Peters, Berlin.
- STRESEMANN, E. (1953): Birds collected by Capt. Dugald Carmichael on Tristan da Cunha 1816-1817. *Ibis* **95**: 146-147.
- SULLOWAY, F. J. (1982a): The Beagle collections of Darwin's finches (Geospizinae). *Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bull. Zool. series* **43**(2): 49-94.
- SULLOWAY, F. J. (1982b): Darwin and His Finches: The Evolution of a Legend. *J. History of Biol.* **14** (1): 1-53.
- SVET, Y. M., & FEDOROVA, S. G. (1978): Captain Cook and the Russians. *Pacific Studies* **2**(1): 1-19.
- SWEET, J. M. (1970): William Bullock's collection and the University of Edinburgh, 1819. *Annals of Science* **26**(1): 23-32.
- Torres-Mura, J. C. & Lemus, M. L. (1989): *Tipos de aves en el Museo Nacional de Historia Natural: Catalogo Critico*. Publicacion ocasional No. **44**, Direccion de Bibliotecas, Archivos y Museos, Santiago.
- WARR, F. E. (1996): Manuscripts and Drawings in the Ornithology and Rothschild Libraries of The Natural History Museum at Tring. *Bull. Brit. Ornithol. Club, Occ. Publ. No. 2*.
- WARREN, R. L. M. (1966): *Type-Specimens of Birds in the British Museum (Natural History) - Non-Passerines, Vol. 1*. Trustees of the Brit. Mus. (N.H.), London.
- WARREN, R. L. M. & HARRISON, C. J. O. (1971): *Type-Specimens of Birds in the British Museum (Natural History) - Passerines, Vol. 2*. Trustees of the Brit. Mus. (N.H.), London.
- WHEELER, A. (1996): Zoological collections in the early British Museum - documentation of the collection. *Archives of Natural History* **23**(3): 399-427.
- WHITEHEAD, P. J. P. (1969): Zoological Specimens from Captain Cook's Voyages. *J. Soc. Biblphy. nat. Hist.* **5**(3): 161-201.
- WHITEHEAD, P. J. P. (1971): Museums in the history of zoology. Part 2. *Museums Journal* **70**(5): 155-160.
- WHITEHEAD, P. J. P. (1978): A guide to the Dispersal of zoological Material from Captain Cook's voyages. *Pacific Studies* **2**(1): 52-93.

APPENDIX I

This list of German and Austrian collectors with specimens at the BMNH was compiled both by extracting from SHARPE (1906) and during three years of curation at the BMNH. Data & dates are from BAEGE (1984), GEBHARDT (1964, 1970, 1974, 1980), HORN et al. (1990), STEINHEIMER (2002a, d) and The Natural History Museum library web catalogue. Additional information was obtained from the catalogue entries of the SALVIN & GODMAN, SEEBOHM and HARGITT collections, as well as from the egg collector slip catalogue which has been well maintained by the current egg curator Michael WALTERS. As for some collectors the BMNH holds a few specimens only, whereas for others many hundreds of specimens are involved, I have added a number code indicating the amount of material and its main sources. This list should not be considered as complete.

The list only comprises those collectors whose mother language was German, who were born before 1910 and who lived at least partly in one of the German or Austrian counties (pre WW I extensions), thus leaving out BMNH holdings of collectors like Henry SEEBOHM, whose father was German, but lived in Britain, Theodor PLESKE (1858-1932), whose ancestors were German, but lived in Russia, Johann XANTUS (1825-1894), who considered himself Hungarian rather than Austrian, Konstantin TYZENHAUZ (1786-1853) & Konstantin Graf VON BRANICKI (1824-1884), who spoke Polish as mother language, Fritz Wilhelm RIGGENBACH (1864-1944), who was a German speaking Swiss, and Ernst MAYR, who is a German born in 1904.

- ANGELE, Theodor (1847-1926): one skin of *Haliaeetus niger*. 1) 5)
- BALDAMUS, August Karl Eduard (1812-1893): eggs from Europe. 1) 9)
- BAMBERG, Otto (1871-1942): eggs and skins from Turkestan & Transbaikalia. 2) ex parte 5) 9)
- BAU, Alexander (1853-1926): eggs of *Circus pygargus*. 1) 7)
- BEICK, Walter (1883-1933): specimens from North Kansu, China. 1) 9)
- BERLEPSCH, Hans Graf von (1850-1915): skins from different localities (coll. by others). 2)
- BOHNDORFF, I. (collecting 1879-1882): skins of Nyam-Nyam Expedition. 1) 8)
- BRANDT, Johann Georg Wilhelm (1794-1856): i.a. from Siberia & C-Asia (coll. by others). 2)
- BREHM, Alfred Edmund (1829-1884): skins from the Geo. Graph. Exp. West Siberia. 1) 9)
- BREHM, Christian Ludwig (1787-1864): ex-mount of

- Numenius tenuirostris*. 1) 5) 10)
- BURMEISTER, Carl Hermann Conrad (1807-1892): eggs & skins from Argentina. 2) ex parte 6)
- DÖRRIES, Friedrich Nicol Daniel (1822-1917): eggs of *Butastur indicus* (from Hamburg zoo). 1) 9)
- DÖRRIES, Friedrich Carl Gustav (1852-1953): skins from East Siberia. 4) ex parte 5,7,8,9)
- EHRENBERG, Christian Gottfried (1795-1876): listed in egg accession catalogue, no eggs found. ?1) ?9)
- EICHHORN, Albert F. (died ~1929): eggs from Papua, New Britain, Nissan Isl. 1) 5)
- FINSCH, Otto (1839-1917): skins from Siberia, New Guinea. 3) ex parte 7,9)
- FISCHER, Gustav Adolf (1848-1886): skins from East-Africa. 1) 7) 9)
- FLOERICKE, Curt (1869-1934): egg clutch of *Gyps fulvus*. 1) 9)
- FRANK, Gustav Adolph (1808-1880): skins worldwide (dealer in Amsterdam). 3-4) ex parte 9)
- FÜHRER, Ludwig von (1866-1937): eggs of *Otis tarda*. 1) 9)
- GÄTKE, Heinrich (1814-1897): skins from Heligoland. 3) ex parte 7,8,9)
- GARLEPP, Gustav (1862-1907): skins from Bolivia. 1) 6,7)
- GODEFFROY, Johann Cesar (1813-1885): skins from Pacific Islands (collected by others). 3)
- GOEBEL, Hermann (1844-1910): eggs of *Gallinago stenura*. 1) 9)
- GÖRING, Anton (1836-1905): skins from Venezuela. 3) 7,8,9)
- GÜNTHER, Albrecht Carl Ludwig Gotthilf (1830-1914): eggs & skins from Britain/captivity. 3)
- GUNDLACH, Johannes (1810-1896): skins from Cuba. 1) 8)
- HAAST, Julius von (1822-1887): eggs of *Pachyptila*, Chatham Island. 1)
- HARTERT, Ernst Johann Otto (1859-1933): spec. from East Prussia and Middle Germany. 4) ex parte 5)
- HELLMAYR, Carl Eduard (1878-1944): skins from Germany and Austria. 1) 9).
- HENKE, Karl Gottlieb (1830-1899): specimens from Astrachan & Kirgisian steppes. 2) 7,8,9)
- HENRICI, Paul (1880-1971): eggs not located, but correspondence about such present.
- HEUGLIN, Theodor von (1824-1876): eggs from NE-Africa. 1) 5)
- HILDEBRANDT, Johann Maria (1847-1881): skins from East Africa. 2)
- HINTZ, Wilhelm (died 1868): egg of *Tringa ochropus*. 1) 9)
- HODEK, Eduard (1827-1911): eggs of raptors. 1) 5) 7)
- HÜGEL, Baron Anatole von (1854-1928): skins from i.a. Britain, Australia, New Zealand. 2)
- HÜSLER, [initials not known] (end 19th century): skins from New Hanover. 1)
- HUNSTEIN, Carl (~1843-1888): skins from New Guinea, New Britain etc. 2) 6,9)
- IHERING, Hermann von (1850-1930): skins from São Paulo. 1) ex parte 6,8)
- JORDAN, Karl (18-1952): eggs from Hertfordshire (UK) and Brazil. 2)
- KAUP, Johann Jacob (1803-1873): skins & eggs from Germany, eggs of Cassowary. 1) ex parte 9)
- KEITEL, G. T. (died 1893): eggs of *Numenius arquata* (dealer at Berlin). 1) 9)
- KITTLITZ, Baron Friedrich Heinrich von (1799-1874): 1 skin & ? 38 skeletons from Chile. 1) 9)
- KLEINSCHMIDT, Theodor (1834-1881): skins from Pacific Islands. 2) 7,9)
- KNOBLECH(N)ER (also Knoblehar), Ignaz (1819-1858): skins from Sudan. 1) 9)
- KOCH, Oskar (1867-1930): eggs from Europe. 1) 9)
- KOCH, Otto (active times 1880s, see also Schadenberg): eggs of *Sacrops calvus melanotis*. 1) 9)
- KOENIG, Alexander Ferdinand (1858-1940): eggs from i.a. *Aegyptius* & *Gypaetus*. 1) 5,9)
- KRAUß, Ferdinand von (1812-1890): skins from South Africa. 1)
- KRICHELDORFF, Albert (1852-1924): eggs from various localities (also coll. by others). 1) 5, 9)
- KÜHN, Heinrich (1860-1906): eggs & skins from Moluccas and Kei Islands. 2) 5,9)
- KRÜPER, Theobald Johannes (1829-1917): eggs & skins from Greece. 3) 5,6,7,8,9)
- KUHL, Heinrich (1797-1821): skins from Europe. 1) 9)
- KUHLMANN, Ludwig (1857-1928): probably eggs at BMNH, but only letter known.
- KUSCHEL, Maximilian (1851-1909): eggs from different loc. (also coll. by others). 3) ex parte 9)
- KAPPLER, August (1815-1887): skins from Surinam. 1) 6,9)
- KUBARY, Johann Stanislaus (1846-1896): skins from Palau. 1) 7)
- KUTTER, Friedrich (1834-1891): eggs & skins from Posen. 1) 5,7,9)
- LANDBECK, Christian Ludwig (1807-1890): skins & eggs from Chile, drawings. 4) 6,9).
- LEVERKÜHN, Paul (1867-1905): eggs from the Black Sea. 1) 9)
- LEYBOLD, Friedrich (1827-1879): eggs & skins from Chile and Argentina. 4) 5,6,9)
- LICHTENSTEIN, Martin H. Carl (1780-1857): from Brazil (?coll. by F. SELLOW, J. C. HOFFMANNSEGG). 1) 9)

- LINDNER, Carl (1866-1947): skins from Saale region, Germany. 2) 7,9)
- LORENZ, Theodor (died ~1910, cf. LORENZ & KOHTS 1910-1911): skins from Moscow. 1) 7)
- MAACK, Richard Karl (1826-1886, ?Russian): skins from Amur region. 1) 7)
- MALTZAN, Freiherr Hermann von (1843-1891): skins from Caribic Islands. 1)
- MARX, Arno (1887-1970): skins from Saxonia, Germany. 1) 9)
- MAYHOFF, Hugo (1888-1917): skins from Germany. 1) 9)
- MAYR, Ernst (1904): eggs from Indonesia & New Guinea. 1) 5,9)
- MEVES, Friedrich Wilhelm (1814-1892): skins from South Sweden. 3)
- MEYER, Adolf Bernhard (1840-1911): skins from New Guinea. 2) 9)
- MEYER, Otto (1877-1937): eggs from Halmahera & New Britain. 1) 5)
- MÖSCHLER, Albert (1864-1945): skins and eggs from the Wolga and Thuringia. 3) 7,8,9)
- MÖSCHLER, Heinrich Ferdinand (1800-1885): eggs from C-SE-Europe. 1) 7,9)
- MÜLLER, August (1853-1913): skins from Salanga Island (coll. by WEBER), Persia and Amur region. 2) 7,8,9)
- MÜLLER, Johann Wilhelm von (1824-1866): skins from Abyssinia. 1) 9)
- NATTERER, Johann (1787-1843): skins from Brazil. 2-3) 6,9)
- NEHRKORN, Adolph (1841-1916): eggs world-wide (coll. mainly by others). 1) ex parte 5) 9)
- Neumann, Oscar (1867-1946): egg of *Porphyrio porphyrio*. 1)
- PASHA, Emin (1840-1892): skins & ?eggs from Equatorial Africa. 3) ex parte 6)
- PHILIPPI, Rudolf Amandus (1808-1904): skins from Chile. 3) 9)
- PLATEN, Carl Constantin (1843-1899): skins from Sarawak. 1) 7)
- RADDE, Gustav (1831-1903): eggs & skins from Siberia - Irkutsk & Caucasus. 2) 6,7,9)
- REICHENOW, Anton (1847-1941): skins and eggs from North Germany. 1) ex parte 9)
- REISCHEK, Andreas (1845-1902): skins from New Zealand. 1) 9)
- REISER, Othmar (1861-1936): skins from Bosnia. 1)
- REY, Jean Guillaume Charles Eugène (1838-1909): eggs of the Leipzig region. 1) 5)
- RÖDERN, Erdmann Graf von (? - 1890/91): eggs mainly from Germany, also Great Auk egg. 4) 5)
- RÜPPELL, Eduard (1794-1884): skins from the expedition to Abyssinia. 2)
- SACHSE, Otto Karl Adolf (1818-1902): eggs of *Pernis apivorus* & *Regulus ignicapillus*. 1) 7)
- SCHADENBERG, Alexander von (1851-1896): eggs of *Sacrops c. melanotis* (coll. with O. Koch) 1) 9)
- SCHAUFUSS, Ludwig Wilhelm (1833-1890): skins from Abyssinia (dealer, Dresden). 1)
- SCHAUINSLAND, Hugo Hermann (1857-1937): eggs of *Diomedea* & *Sula*. 1) 5,9)
- SCHLAGINTWEIT, Adolph (1829-1857): wet anatomical spec. from Himalayas & India. 1)
- SCHLAGINTWEIT, Hermann (1826-1882): wet anatomic. spec. from Himalayas & India. 1)
- SCHLAGINTWEIT, Robert (1833-1885): wet anatomical spec. from Himalayas & India. 1)
- SCHLÜTER, Wilhelm (1828-1919): spec. from Germany and elsewhere (some coll. by others). 4) ex parte 5,7,8,9)
- SCHMIDT, Richard (1865-1936): eggs of *Falco eleonora*. 1) 9)
- SCHNEIDER, Gustav (1834-1900): skins from New Guinea and Texas (collected by others). 1) ex parte 8)
- SCHÖNWETTER, Max (1874-1961): egg clutch of *Saxicola torquata*. 1) 9)
- SCHOMBURGK, Moritz Richard (1811-1891): 2 nests Brit. Guinea. 1)
- SCHOMBURGK, Robert Hermann (1804-1865): skins Brit. Guinea, Barbados, Bermuda. 3) ex parte 6,7,9)
- SCHRADER, Leopold (1812-1878): skins from Asia Minor and Greece. 1) 7)
- SCHRENCK, Leopold von (1826-1894): skins from Sachalin. 2) 7,8,9)
- SEIDENSACHER, Eduard (1823-1867): eggs of European birds of prey. 1) 5,7,9)
- SEMPER, ? Carl Gottfried (1832-1893): skins from Santa Lucia. 1) 6)
- SINTENSIS, Brothers Max & Paul (active times: 1868-1879): skins from Dobrudscha. 1) 9)
- SPATZ, Paul (1865-1942): skins and eggs from Tunis. 1) ex parte 9)
- SPENGLER, ? Johann Wilhelm F. (1852-1921): skins from New Granada. 1) 8)
- STAUDINGER, ? Otto Carl Heinrich Richard (1830-1900): skins from Samarkand. 2) 7,8)
- STEINBACH, Josef (died 1930): eggs of *Aratinga aurea* (dealer in Bolivia). 1) 5)
- STEINDACHNER, Franz (1834-1919): skins from Austria. 1) 8)
- STRESEMANN, Erwin (1889-1972): skins from Germany,

23 eggs from Moluccas & E. Indies. 1) ex parte 5)
 TANCRÉ, Rudolf (1842-1934): skins & eggs from Poland & mainly Asia (coll. by others). 2) 5,9)
 THANNER, Rudolf von (1872-1922): eggs from Fuerteventura. 1) 9)
 THEOBALD, Philipp Wilhelm (1819-1893): eggs from Greenland, egg *Aegypius* via A. G. V. THEOBALD. 1) 6,9)
 THIENEMANN, Friedrich August Ludwig (1793-1858): 17 eggs and 5 nests, bought in 1845. 1)
 TSCHUSI ZU SCHMIDHOFFEN, Viktor Ritter v. (1847-1924): Germany, Austria & Switzerland. 1) 9).
 UMLAUFF, J. F. G. (active times ~1868-1910): skins Germany, photos Africa (dealer, Hamburg). 1) ex parte 5)
 VIERTHALER, Richard (1820-1852): skins from the White Nile. 1) 7)
 WALDBURG-ZEIL, Karl Graf v. (1841-1890): skins from Geogr. Soc. Exp. to W-Siberia. 1) 9)
 WEBER, Johannes (active times 1880s): skins and eggs from Salanga (cf. MÜLLER 1882, 1885). 2) 9)
 WEIGOLD, Max Hugo (1886-1973): skins from Saxonia, Germany. 1) 7,9)
 WEISKE, Emil (1867-1950): skins from New Guinea. 1) 7,9)
 WIEBKE, Anton Wilhelm (active times ~1860-1900): specimens from Germany & Siberia. 2) 5)
 WIEBKE, Paul M. (died 1898): specimens from Germany & Siberia. 2) 5)
 WIED-NEUWIED, Prinz Max. A. P. (1782-1867): few eggs (*Buteo rufina*, *Aquila clanga*). 1) 5)
 WOLF, Joseph (1820-1899): skins from Germany (e.g. *Milvus migrans*). 1) 9)

1) <50 specimens known, 2) <100 specimens known, 3) >100 specimens known, 4) several hundred specimens known, 5) via Rothschild collection, 6) via Salvin & Godman collection, 7) via Seebohm collection, 8) via Hargitt collection, 9) via other collections, 10) first German record and one of the few certain museum's specimens of this species from Germany, with Brehm's handwriting on stand (cf. OLPHE-GALLIARD 1892: 159; BLOTZHEIM et al. 1977: 296).

For the following names I could not trace any information on living dates/nationality: BERNSTADT (eggs), BISCHOFF F. (Kodiak), GERNET von (eggs), HAFSTEIN (eggs), HEERMANN A. L. Dr. (Amazon), HUGEL (Hiddensee), KOLB (Madras), KOTZE (eggs), KRIENKE Walter (Rhodesia), KURZ A. (Andalusia), MEYDELL Baron von (Estonia), RUDOLPH Dr. (eggs), SCHMIDT Th. (Crim), STADER Dr (Asia), THESSIGER W. (Persia), WALDECK C. H. (Nigeria), WEBER J. (Salanga, cf. HORN et al. 1990), WEDEKIND M. G. (Zambia), WEISSHAUPT Dr (Chile), WELTZ G. Dr. (eggs), WIELDT J. B. (Europe) and WUCHERER (Professor at Bahia, many specimens in several European museums).

Only recently, German/Austrian collectors made some additions to the BMNH collection. The author of this paper, Frank D. STEINHEIMER, participated in a museum's collecting trip to SW-Cambodia (cf. EAMES et al. 2002; STEINHEIMER 2002c; STEINHEIMER et al. 2000). The Cambodian specimens as well as a few Middle European are housed now at the BMNH. Gerhard NIKOLAUS enlarged the BMNH skeleton holdings by presenting several skeletons from Peru. Via an exchange with Vienna Museum in 2001, Austrian specimens of the following collectors are represented at the BMNH: Hans-Martin BERG, Anita GAMAUF, Ch. GÖTL, Alfred GRÜLL, R. KINNL, H. KÜHNEL, G. KUNST, G. LOICHMANN, G. PFIFFINGER, G. RATHBAUER, N. SCHULLER, J. SINDELAR, Karl STEINER, W. SUMMESBERGER, Stephan WEIGL, H. WINDEL and K. ZÖHRER.

The Private Bird Collection of Dr. Peter FREY at the Naturkundliches Heimatmuseum Düsseldorf-Benrath

Behrend HOHORST & Renate VAN DEN ELZEN

Rheinisches Archiv- und Museumsamt and
Alexander Koenig Research Institute and Museum of Zoology, Bonn

Abstract. Between 1888 and 1940, the physician and ornithologist Dr. Peter FREY compiled a rather extensive collection of palearctic birds, mainly from the vicinity of Leverkusen. It contains unique records of previous breeding species like Black Grouse, *Lyrurus tetrrix*, Capercaillie, *Tetrao urogallus*, Ferruginous Duck, *Aythya nyroca* and Aquatic Warbler, *Acrocephalus paludicola*. The collection is now stored at the municipality of Leverkusen.

Key words. Historical collections, historical breeding ranges; Naturkundliches Heimatmuseum Benrath

1. THE COLLECTOR

The physician and ornithologist Dr. Peter FREY was born 22.11.1872 in Linnich (Rhineland) and practiced as physician in the German town Leverkusen-Wiesloch where he died 18.07.1954. The passionate field ornithologist and hunter never married. During his life he compiled a rather extensive collection of palearctic birds, mainly from the vicinity of Leverkusen, that was stored in two rooms of his house and practice at Wuppertal-Wiesloch. He prepared and mounted nearly all specimens himself and presented them lifelike in glass display cases, the wooden backgrounds neatly painted by his own hand.

2. HISTORY OF THE COLLECTION

Peter FREY tried in vain to convince the city of Leverkusen to take over his collection after his death and present it in a museum. By his last will he therefore arranged its sale to the Naturkundliches Heimatmuseum Benrath, to secure it through the care and curation of the director of the museum, his old friend Dr. Heinrich OPLADEN.

When the Naturkundliches Heimatmuseum Benrath lost its independence and was merged with the Löbbecke-Museum Düsseldorf after OPLADEN's death only two years later, the FREY collection lost its curator at the same instant and was given up to decay. During fundamental renovations of the Benrath Museum it was moved and great parts were completely destroyed in ignorance of its scientific value. The remains suffered from bad storage conditions and some parts of the collection are still lost.

In 1976, when the first author started his curatorship at the Naturkundliches Heimatmuseum Benrath, he

received the collection in even worse condition, due to the fact that most of the labels were lost or mixed up.

A nearly complete reconstruction of the FREY collection became possible due to some lucky circumstances. In 1954 the city of Leverkusen had ordered a complete photographic documentation (made by AGFA) of the collection before selling it to the museum in Benrath. The remains of this photo series and a complete inventory list with comments on finding localities were handed over to the Benrath Museum. Additionally, the lost catalogue was recovered together with a great part of the displaced collection of smaller birds without legs, that unfortunately had been cut off during removal from the display cases before storing.

This completion of information allowed reconstruction of the collection and listing all lost specimens. Today the collection is stored at the municipality of Leverkusen.

3. SCIENTIFIC VALUE OF THE COLLECTION

The first information on collection data and field observations was given by Peter FREY himself, when he published and edited his „Avifauna of Leverkusen“, which was distributed only in limited numbers (FREY 1948). Some of the collection data are unique documents of previous breeding ranges of bird species that soon after their documentation either became extinct or endangered (Red List Species), due to habitat loss and deterioration. Other scientists recognised the value of these collection data early and thus they were included in the succeeding avifaunas of the Rheinland (NEUBAUR 1957, MILDENBERGER 1982, 1984) or the Handbook of Birds of Middle Europe (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966-1997).

The most important of these records are perhaps those of Black Grouse, *Lyrurus tetrix*, Capercaillie, *Tetrao urogallus*, Ferruginous Duck, *Aythya nyroca* and Aquatic Warbler, *Acrocephalus paludicola*.

Black Grouse and Capercaillie were scarce breeders in the Rhein-Wupper region even in former days. FREY (1948) collected a male Black Grouse in 17.04.1926 at Reuschenberg, his last field observations stemming from 1933. The Capercaillie specimen, a female from Kirchen a. d. Sieg, collected November 1926, is now lost. All recorded Capercaillie individuals are treated by FREY (1948) as stragglers from the Sauerland area.

A nest of *Aythya nyroca* was secured by P. FREY in June 1937 in Reuschenberg, when the clutch was destroyed during hay-harvest. This is the first and sole certain breeding record of the Ferruginous Duck for the whole Rheinland area (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1969).

The specimen of the Aquatic Warbler was mounted in a showcase together with Savi's Warbler, *Locustella luscinioides*, Grasshopper Warbler, *Locustella naevia*, Sedge Warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*, Marsh Warbler, *Acrocephalus palustris*, Reed Warbler, *Acrocephalus scirpaceus*, Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus* and Blue-Throat, *Luscinia cyanecula*. All were collected in the Wupper estuaries and swamp areas at Leverkusen-Wiesdorf and -Bürrig between 1906 and 1931. Their status is given (FREY 1948) as common to regular breeding species with

exception of the Aquatic Warbler. The former occurrence and breeding records of these reed dwelling ecological specialists are evidence of undisturbed natural habitat conditions during that period.

Acknowledgements

This work would never have been possible without the help of B. Hohorst's former assistants Barbara Enders, Hartmut Schmiess and Valentin Steinmüller. Warmest thanks for their great efforts to reconstruct the Frey collection!

Literature

- FREY, P. (1948): Die Vogelfauna von Leverkusen und Umgebung. Selbstverlag.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1966-1997): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, 14 Bde, Akademische Verlagsgesellschaft/Aula-Verlag, Wiesbaden.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 3: Anseriformes (2. Teil), Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- MILDENBERGER, H. (1982-1984): Die Vögel des Rheinlandes. Kilda-Verlag, Greven.
- NEUBAUR, F. (1957): Beiträge zur Vogelfauna der ehemaligen Rheinprovinz. Decheniana **110**: 1-278.

Dr. Behrend HOHORST, Rheinisches Archiv- und Museumsamt, Abtei Brauweiler, Ehrenfriedstraße 19, D-50259 Pulheim.

Dr. Renate van den ELZEN, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, r.elzen.zfmk@uni-bonn.de

Search for the Green Woodpecker from Schwennigdorf – the Early Bird Collecting of Alexander Koenig

E. MÖLLER & K. NOTTMEYER-LINDEN

Biologische Station Herford

SUMMARY

More than 125 years ago, young Alexander KOENIG, later on the well known naturalist, collector and ornithologist, started his career as collector at the estate Böckel in Westphalia. His first collection items were already stuffed for his private collection in Bonn which later on became the basis for the famous Museum that bears his name. For avifaunistic research in that region these early documents were not yet used. Stimulated by some notes in his autobiography – among others a note about a hunted Green Woodpecker in the neighbouring Schwennigdorf – we tried to find some skins of the collecting period in Böckel in the large skin collection of the Bonn

Museum – and surprisingly we were successful. In the extensive nest and egg collection too, clutches from that region were found. The investigation of the findings enables us to reconstruct birdlife at the end of the 19th century around Böckel to some extent. This is a period from which no written records have been known till now.

Finally, we demonstrate with this how to prepare so-called „antiquated“ museum work in an appetizing manner for an interested public.

Klaus NOTTMEYER-LINDEN, Astrid-Lingren-Weg 20,
33824 Werther

The Goeldi Collection in Bern

Marcel GÜNTERT

Naturhistorisches Museum Bern, Schweiz

SUMMARY

In the years 1898-1911, the Natural History Museum Bern (NMBE) received a sizeable collection of vertebrates and insects from Brazil. The collection was donated by the Swiss zoologist Emil August GOELDI (or GÖLDI, 1859-1917), then director of the Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) in Belém (Pará, Brazil). Some of the specimens belonged to GOELDI's private collection; however, the majority were given as a permanent loan of the MPEG to the Museum in Bern to be kept as a reference collection outside the risks of the tropical climate.

GOELDI was born in eastern Switzerland and received his training as a zoologist at the universities of Leipzig and Jena, supervised by Oskar HERTWIG and Ernst HAECKEL. From 1884 to 1889 he was curator of vertebrates at the National Museum in Rio de Janeiro. In 1894 he was appointed director of the Museu Paraense in Belém. Founded in 1866, this museum – after a first period of prosperity – had reached a state of almost complete decay by 1890. GOELDI invited several scientists and taxidermists, mainly from Switzerland and Germany. The museum was soon revived, and also enlarged by a zoological and botanical garden.

It was to acknowledge GOELDI's services to the country in the political field as well as his merits as director of the museum, that the name 'Museu Paraense' was then changed into 'Museu Emílio Goeldi' (today Museu Paraense Emílio Goeldi) by a governmental decree.

With regard to his professional activities, GOELDI was rather a jack-of-all-trades. Besides papers on taxon-

omy and faunistics of birds, mammals and fishes, he published articles on the biology of insects and on Amazonian archaeology. After his ultimate return to Switzerland he became professor of zoology at the University of Bern where he worked on the homology of arthropod mouth parts and on sex determination in honeybees.

In 1992, an inventory of the zoological collection, which had been donated by GOELDI to the NMBE, was compiled (GÜNTERT, M., GROSSENBACHER, K., HUBER, CH., AERNI, A. & MORGENTHALER, H. U. (1993): The E. A. Goeldi zoological collection in the Natural History Museum Bern: Comments on an inventory. *Jahrb. Naturhist. Mus. Bern* **11**: 147-161). The avian specimens amount to almost 3,000 – some 2,800 skins and 120 mounts – and include type specimens of at least three avian taxa: *Galbalcyrhynchus purusianus* GOELDI, 1905 (Piciformes, Galbulidae); *Pipra caelesti-pileata* GOELDI, 1905; *Pipra fasciicauda purusiana* SNETHLAGE, 1907 (Passeriformes, Pipridae). Some concerns occurred with respect to a considerable number of Trochilidae skins with GOULD collection and British Museum labels. They were thought to have been erroneously attributed to the GOELDI collection, but an investigation into the British Museum register revealed that they were given to the Museu Paraense in 1895 and that they are indeed part of the permanent loan to NMBE (GÜNTERT, STEINHEIMER & GESSNER, in press).

Dr. M. GÜNTERT, Naturhistorisches Museum, Bernstraße 15, CH-2300 Bern, Schweiz. marcel.guentert@nmbe.unibe.ch

The Ornithological Collection of Emil WERNER in the National Museum of Natural History of Sofia

Zlatozar BOEV

National Museum of Natural History, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia, Bulgaria

Abstract. According to a catalogue published in 1907, the collection of Emil WERNER in the National Museum of Natural History of Sofia (NMNHS) contains 695 birds. WERNER's birds were acquired by LEVERKÜHN and Tzar FERDINAND I for the National Collection. The majority of specimens had been collected by WERNER himself mostly in Germany, some in Austria and few also in the countries of the Balkan peninsula. Some additional birds from elsewhere were obtained for WERNER's collection by exchange. Meanwhile, however, a quarter of them seem to be lost. The WERNER collection contains specimens of 27 families. Almost half of them belong to the Passeriformes.

Key words. Historical collection, National Museum of Natural History of Sofia (NMNHS), Emil WERNER

A total of 695 specimens of birds, collected by Dr. Emil WERNER, an eminent German ornithologist, are listed in the catalogue of the King Ferdinand's Royal Natural History Museum, today's National Museum of Natural History of Sofia (NMNHS) (ANONYM. 1907; this catalogue might have been compiled by Dr. GRAETZER).

WERNER was born in Kiel in 1865. Less than thirty years later, on 23 May 1894, Dr. Emil WERNER already died in Linz, Austria, of typhus, just 7 months after his marriage. He was by training a dentist. However, he was also an outstanding ornithologist with a keen interest in ornithological field research, avian biology and taxonomy. He contributed a lot to the knowledge of the bird life of Schleswig-Holstein. Especially his ornithological collection served as an indispensable source of information for the birds of Lower and Upper Austria as well as the West Palearctic (LEVERKÜHN 1894; GEBHARDT 1964: 382).

During numerous hunting excursions throughout Europe, WERNER built up a considerable avian collection. During most of these excursions WERNER was accompanied by his colleague and friend Dr. Paul LEVERKÜHN, the court physician of Tzar FERDINAND I. The exotic birds in WERNER's collection were very likely obtained from other collections in exchange. The number of these exchanged specimens in the WERNER collection is 94. They derive from 13 different countries in Europe, Africa, Asia and America. However, the great majority of his specimens were collected in Germany and Austria: 385 birds from Kiel, 98 from Linz (Austria) and 45 from the German state of „Holstein“. Some birds were also collected in the vicinities of Ebersberg (18 specimens), Halle/Saale (12), Oedenburg (5), Gaming (4). A few

specimens were obtained from Hungary, Italy, Norway, The Netherlands, Poland, Russia (13 from Volgograd), and Turkey. Forty-five specimens originated from South America: Brazil 23, Colombia 12, Trinidad 4, Mexico 3, Venezuela 2, Peru 1. Other 20 specimens came from USA: Rhode Island 12, Pennsylvania 3, Florida 2, Oregon, Michigan, Maine one specimen each. Six specimens originate from India and five from Malaysia. No specimens derive from Bulgaria, despite its considerably larger territory in the last decade of the 19th century.

This valuable historical collection was built up in the last ten years of WERNER's life (1884-1894). His skillfully prepared birds (mounted specimens as well as study skins) are of high quality. Subsequently to WERNER's death his collection passed to Dr. Paul LEVERKÜHN and Tzar FERDINAND I of Bulgaria.

The only paper written entirely by WERNER himself is on the occurrence of Pallas' Sandgrouses (*Syrnhaptes paradoxus* PALL.) in the vicinity of Kiel in 1888 (WERNER 1889), suggesting a talented researcher. Three of these specimens, shot in the surroundings of Kiel, are still in the NMNHS. These additional records of the Sandgrouse invasion of the year 1888 were not recorded in BLOTZHEIM et al. (1977: 875-879). WERNER became an active member of the German Society for the Protection of Birds in 1886. In the same year WERNER was one of the compilers for the annual report of bird observations in Germany (section Kiel; BLASIUS et al. 1888). He showed a thorough approach when researching and studying wild birds. He was a modest, but very careful researcher and naturalist.

WERNER's collection was not handled as a separate collection of the NMNHS (BOEV 1991). Only the

mounted specimens of WERNER's collection are registered properly with numbers of the NMNHS. No NHHNS' numbers have been given to the study skins. Following the catalogue of GRAETZER, about one fourth (24.3 %) of the original specimens seems to

stinus as an endangered subspecies, distributed only in the Alaka'I Swamp forest on the Kauai Island (Hawaiian Islands). A proper taxonomic examination of this specimen has not taken place so far.

Because of the limited access to GRAETZER's catalogue, the data of all specimens of WERNER's collection housed at the NMNHS have been checked and subsequently re-issued. This new edition of the catalogue to WERNER's collection is available from the author as a data file. The taxonomy follows DEL HOYO et al. (1992, 1994, 1996, 1997, 1999, 2001), which follows that of PETERS (1931, 1934, 1937, 1940, 1945) and HOWARD & MOORE (1991), respectively.

Table 1: Overview of WERNER's collection at the NMNHS (2001).

Order	number of families	number of genera	number of species	Specimens number		
				Available	Non-available	Total
Podicipediformes	1	2	5	15	-	15
Ciconiiformes	2	2	2	4	2	6
Anseriformes	1	6	9	23	14	37
Falconiformes	2	3	4	4	4	8
Galliformes	2	5	5	8	6	14
Gruiformes	1	4	4	13	2	15
Charadriiformes	9	19	30	123	39	162
Pterocliiformes	1	1	1	3	-	3
Columbiformes	1	4	5	7	-	7
Psittaciformes	1	1	1	2	-	2
Cuculiformes	1	1	1	1	2	3
Strigiformes	1	5	5	10	2	12
Caprimulgiformes	1	2	2	1	1	2
Apodiformes	2	14	17	14	14	28
Coraciiformes	3	6	6	9	1	10
Piciformes	2	8	10	21	6	27
Passeriformes	27	65	102	265	79	344
Total	58	148	209	527	169	695

Acknowledgements

The author thanks Hans-Martin Berg (Natural History Museum – Vienna) and Dr. Gerhard Aubrecht (Biological Center, Upper Austria – Linz) for the provided information on Emil Werner, Dr. Alexi Popov (NMNHS) for translating some of the German texts, and Ms Vera Hristova (NMNHS) for extracting the collection data of Werner's specimens.

have been lost, and their present existence and whereabouts, respectively, is unknown. On the other hand, after the publication of GRAETZER's catalogue in 1907, 79 specimens were posthumously added to WERNER's collection. The WERNER collection contains also some bird heads besides the study skins and mounted birds.

The WERNER collection contains specimens of 27 families. Almost half of them (344 specimens) belong to 102 species of the Passeriformes. Charadriiformes include specimens of 30 species, Apodiformes of 17 species and Anseriformes of 9 species (for details see table 1).

Possibly the most valuable specimen is a study skin of an adult female Hawaiian Thrush (*Phaeornis obscurus*), collected on „Hawaii“ in July 1887. Two of the four subspecies of *P. obscurus* (*rutha* from Molokai Island and *lanaiensis* from Lanai Island) are today considered to be extinct (HOWARD & MOORE 1991). The nominate subspecies is distributed over the island of Hawaii, while the subspecies *myadestinus* from Kauai Island is listed as a candidate for the Red Data Book (MOUNTFORT 1989) and „under review“ (WORLD CONSERVATION MONITORING CENTER 1993), respectively. KING (1981) handles *P. obscurus myade-*

Literature

- ANONYMOUS [Graetzer] (1907): Collections du Musée d'Histoire Naturelle de Son Altesse Royale Ferdinand I - Prince de Bulgarie. Sofia, Impr. de l'Etat. 1-484.
- BLASIUS, R., REICHENOW, A., BERG, BÜNGER, DEDITIUS, LEVERKÜHN, MATSCHIE, MEYER, A. B., ROHWEDER, WACKE, WALTER & ZIEMER (eds. 1888): XI. Jahresbericht (1886) des Ausschusses für Beobachtungsstationen der Vögel Deutschlands. J. Ornithol. **184**: 313-571.
- BOEV, Z. (1991): The ornithological collections of the National Museum of Natural History at the Bulgarian Academy of Sciences. *Historia naturalis bulgarica* **3**: 37-48 (in Bulgarian, English summary).
- DAY, D. (1981): The Singers. Thrushes, Warblers, Finches and Allied Songbirds. In: D. Day. *The Doomsday Book of Animals*. The Viking Press. New York. 107-116.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., BAUER, K. M. & BEZZEL, E. (1977): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 7 – Charadriiformes (2. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden: 893 pp.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1992): *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Lynx Edicions, Barcelona. 696 pp.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1994): *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl. Lynx Edicions, Barcelona. 638 pp.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1996):

- Handbook of the Birds of the World. Vol. 3. Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona. 821 pp.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1997): Handbook of the Birds of the World. Vol. 4. Sandgrouse to Cuckoos. Lynx Edicions, Barcelona. 679 pp.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 1999): Handbook of the Birds of the World. Vol. 5. Barn-Owls to Hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona. 759 pp.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds., 2001): Handbook of the Birds of the World. Vol. 6. Mousebirds to Hornbills. Lynx Edicions, Barcelona. 589 pp.
- GEBHARDT, L. (1964): Die Ornithologen Mitteleuropas. Ein Nachschlagewerk. Brühlscher Verlag Giessen. 403 pp.
- HOWARD, R. & MOORE, A. (1991): A complete checklist of the Birds of the World. Oxford Univ. Press, Oxford, 732 pp.
- KING, W. (1981): Endangered Birds of the World. The ICBP Bird Red Data Book. Smiths. Inst. Press, Washington.
- LEVERKÜHN, P. (1894): Notizen für die Vereinsmitglieder – Literarisches: No. 15. Werner, Emil. Ornithologische Monatsschrift des Deutschen Vereins zum Schutze der Vogelwelt **19**: 242-243.
- MOUNTFORT, G. (1989): Rare Birds of the World. Lexington, Massachusetts. The Stephen Greene Press, 256 pp.
- WERNER, E. (1889): Das Steppenhuhn 1888 bei Kiel. Monatsschrift des Deutschen Vereins zum Schutze der Vogelwelt **13**: 122-126.
- WORLD CONSERVATION MONITORING CENTER (1993): World checklist of threatened birds. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough: 310 pp.
- Dr. Zlatozar BOEV, National Museum of Natural History, Bulgarian Academy of Sciences, 1, Tsar Osvo-boditel Blv., 1000 Sofia, Bulgaria. e-mail: boev@nmnh.bas.bg or boevzazo@yahoo.co.uk

The Whereabouts of Salvadori's Bird Collections

Carlo G. VIOLANI & Fausto BARBAGLI

Dipartimento di Biologia Animale dell'Università di Pavia
and Centro Interdipartimentale di Servizi „Musei Universitari“, Pavia, Italy

SUMMARY

Among the Italian naturalists of the 19th century who studied local and exotic avifaunas, Count Tommaso SALVADORI (1835-1923) stands out as one of the most celebrated ornithologists in Italy and abroad. Owing to his vast knowledge of ornithology and to his untiring activity in the study of museum material, the production of SALVADORI as a scientific author is indeed remarkable: approximately 350 publications, including the famous „Ornitologia della Papuasias e delle Molucche“ in three volumes and three supplements.

Many Museums of Natural History and private collectors entrusted him with series of birds, obtained from the exploration of little known countries, to be described. Therefore he soon became an expert on the birds of New Guinea, Moluccas, Indonesia, East Asia, Korea, Central and East Africa, Bolivia, Ecuador, Argentina, the North Pole, as well as Italy. A considerable achievement was also the compilation of three volumes of the „Catalogue of Birds in the collection of the British Museum“ (dealing with Parrots, Pigeons, Ducks, Flamingos, Tinamous and Ratites), with accurate descriptions of the rich collections then preserved in London, and now at Tring. The finest specimens in the series studied in Italy by SALVADORI are still preserved in the Museums of Genoa, Turin and, at a lesser extent, Milan and Florence, including the majority of the types of his new taxa.

The richness in exotic birds preserved in Genoa Museum is due to the activity of its founder and director Marquis Giacomo DORIA who financed several naturalistic expeditions in which ornithological series were particularly sought after. SALVADORI as deputy director of the Zoological Museum of Turin University was the only one entrusted with the study of all the birds brought back to Genoa Museum and his work was rewarded with duplicates of the skins, also including some syntypes, for the Turin Museum. After the relevant papers were published, part of the studied collections was often broken up by the owners and part of them was sold or exchanged with other institutions. Some important material was unfortunately destroyed (e.g. most of the Turati collection in Milan Museum, some specimens in Lisbon and Dresden Museums), while several series were actually dispersed and scattered as single specimens in other Museums (Palermo, Parma, Pavia, Pisa, Rome, Verona, Leiden, Rothschild collection, now in New York).

C.G. VIOLANI, Dipartimento di Biologia Animale dell'Università di Pavia, Piazza Botta 9 - I-27100 Pavia, Italy.

F. BARBAGLI, Centro Interdipartimentale di Servizi „Musei Universitari“, Piazza Botta 9 - I-27100 Pavia, Italy.

A Relational Database as a Tool in Ornithological Taxonomy and Comparative Systematics

Rémy BRUCKERT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

Abstract. Computer programs that store information on historical and current taxa names are called 'taxonomic referentials'. I created such a taxonomic referential for the class of birds (*Aves*) in the form of a relational database using the software 4D (www.4d.fr).

About 40,000 original designations of species and subspecies of birds, which were supposed new to science at the time of publishing, have been entered into the database so far. The designations of approx 2,000 authors were compiled using about c. 1,400 different books or journals. All these Linnean bi- or tri-nomina are combined with approx 7,000 genera names, which are themselves published with their own descriptions and, however not always, with a proper designation of their type species.

All genera, species and subspecies names retained by the three main classifications used in modern ornithology, i.e. PETERS et al. (1931-1987), SIBLEY & MONROE (1990-1993) and HOWARD & MOORE (1980-1994), are also defined in the database and linked with the original names. Additionally, suprageneric categories and many synonyms of different taxonomic levels were included in the database. English and French common names and geographical distributions are also recorded therein.

In conclusion I show how a taxonomic referential can be used to computerize a collection and how it plays a vital part in assembling type data.

Key words. Taxonomic referential, avian types, comparative systematic, ornithological collections, collection management

1. INTRODUCTION

The base line of any taxonomy is the 10th edition of *Systema Naturae* by LINNÉ (1758). The publishing year of this work, 1758, or even more accurately, 1st January 1758, is considered to be the point „zero“ of zoological nomenclature by article 3.1. of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999). From then onwards, any new name of a bird species or subspecies published in a book or journal in the standard form of a Linnean binomen or trinomen is regarded as a valid contribution to nomenclature.

A collection of such published scientific names associated with their references is called a 'taxonomic referential'. Meanwhile, the number of animals known to science has become very large and hence there is a demand to manage the huge set of names and bibliographic references with computers. I have commenced the task of creating such a taxonomic referential for the class of birds (*Aves*) in form of a database.

2. MATERIAL AND METHOD

My computerized taxonomic referential is based on a relational database invented in the 1970s (Codd 1970). The key structural element of a relational database is that any information is stored only once in the whole system. Avoiding any duplications minimizes the size of such a database and allows quick and easy adjustments in the case of errors or taxonomic revisions. In doing this, links among data follow the logical structure of the scientific approach. I used the database management system 4D (www.4d.fr/) on MAC OS 9.

3. THE DATABASE AS A TOOL IN ORNITHOLOGICAL TAXONOMY

The taxonomic referential consists of three main traits. Firstly, there are three tables for names of genera (genus by original designation), species and subspecies (top of fig. 1), secondly tables for the references of each taxon (bottom row) and lastly tables for the author(s) of each taxon (middle row).

Each species or subspecies in the table TAXA is brought in relation by an identifier ('pointer') joining the following tables: (1) its current genus stored in a table of GENERA NAMES and (2) its current species name and, if existing, its subspecies name (might be the same name(s) as in the table 'TAXA', if the taxon is not considered to be a synonym), both stored in a table SPECIES & SUBSPECIES NAMES. It is further connected (3) with a table for its first and subsequent authors stored in a table of authors (AUTHORS TAXA) and lastly with its references in a table of references of taxa (REFERENCES TAXA). There might be more than one reference linked as a taxon that may have been described or discussed in several different publications even though only the first, the oldest reference, is important in terms of priority.

The same scheme has been followed for generic names. Each genus name of the table GENERA NAMES is related to the tables AUTHORS and REFERENCES by the table AUTHORS GENERA and the table REFERENCES GENERA.

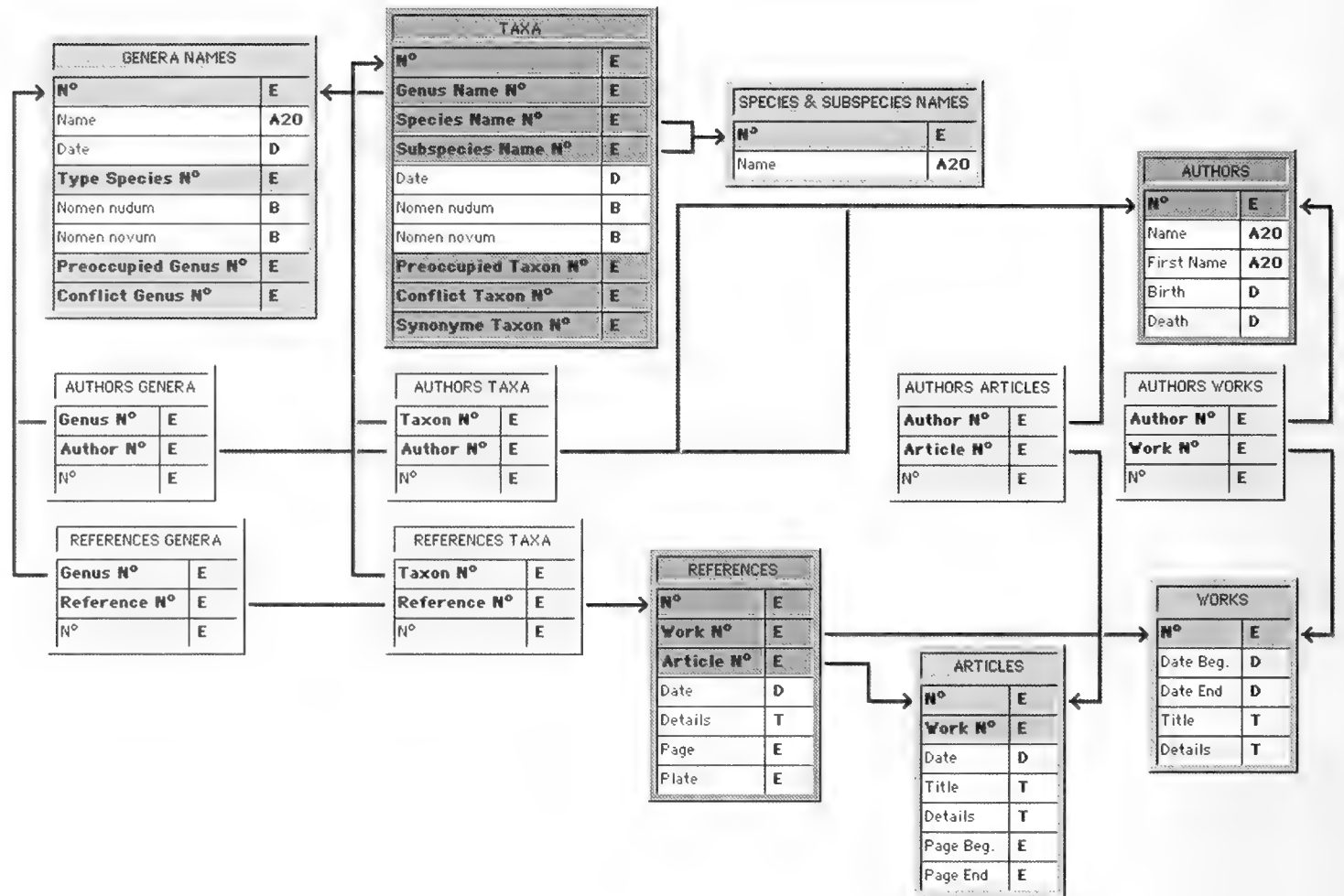


Fig. 1: Structure of the taxonomic referential with three major traits: upper row: names of genera, species and subspecies, middle row: authors of genera, species and subspecies, lower row: references.

Each reference is listed in context to the medium it was published in. Books are entered in the table WORKS related to all their authors and editors (table AUTHORS) by the table AUTHORS WORKS. If the publication medium is a journal, a full quotation of the reference also includes an article stored in the table ARTICLES related to its own authors through the table AUTHORS ARTICLES.

Thirteen tables are needed to store the taxonomic referential. This can be seen as a look-up table of avian names, consisting so far of approx 40,000 original designations of avian species and subspecies which were supposed new to science, published in approx 10,000 scientific papers by about 2,000 authors in about 1,400 different books and journals. All these Linnean bi- or tri-nomina include about 17,000 species or/and subspecies and 7,000 generic names.

Obviously, all taxonomical rules have been taken into account. Therefore the database distinguishes nomina nuda and nomina nova. In the latter case, where a newly established name replaces a preoccupied name, the database has to use two identifiers ('pointers') connecting the old with the new name.

For all genus names the type species (if known) may be stored in the table TAXA.

4. THE DATABASE AS A TOOL IN COMPARATIVE SYSTEMATICS

Due to the continuous growth of ornithological knowledge, avian names have changed significantly in different classifications over time. Furthermore, some of the original descriptions were considered to be of no relevance to modern systematics and their names subsequently became synonyms.

Nowadays, three main classifications are commonly used by ornithologists. The classification of James Lee PETERS et al. (1931-1986, JLP) has been generally adopted by museums for arranging their collections. The first classification partially based on DNA analysis, the work of SIBLEY & MONROE (1990-1993, SM), although often criticized, has become a major reference, mostly in biomolecular studies. Finally, the check-list of HOWARD & MOORE (1980-1994, HM) provides a modern update of PETERS' classification.

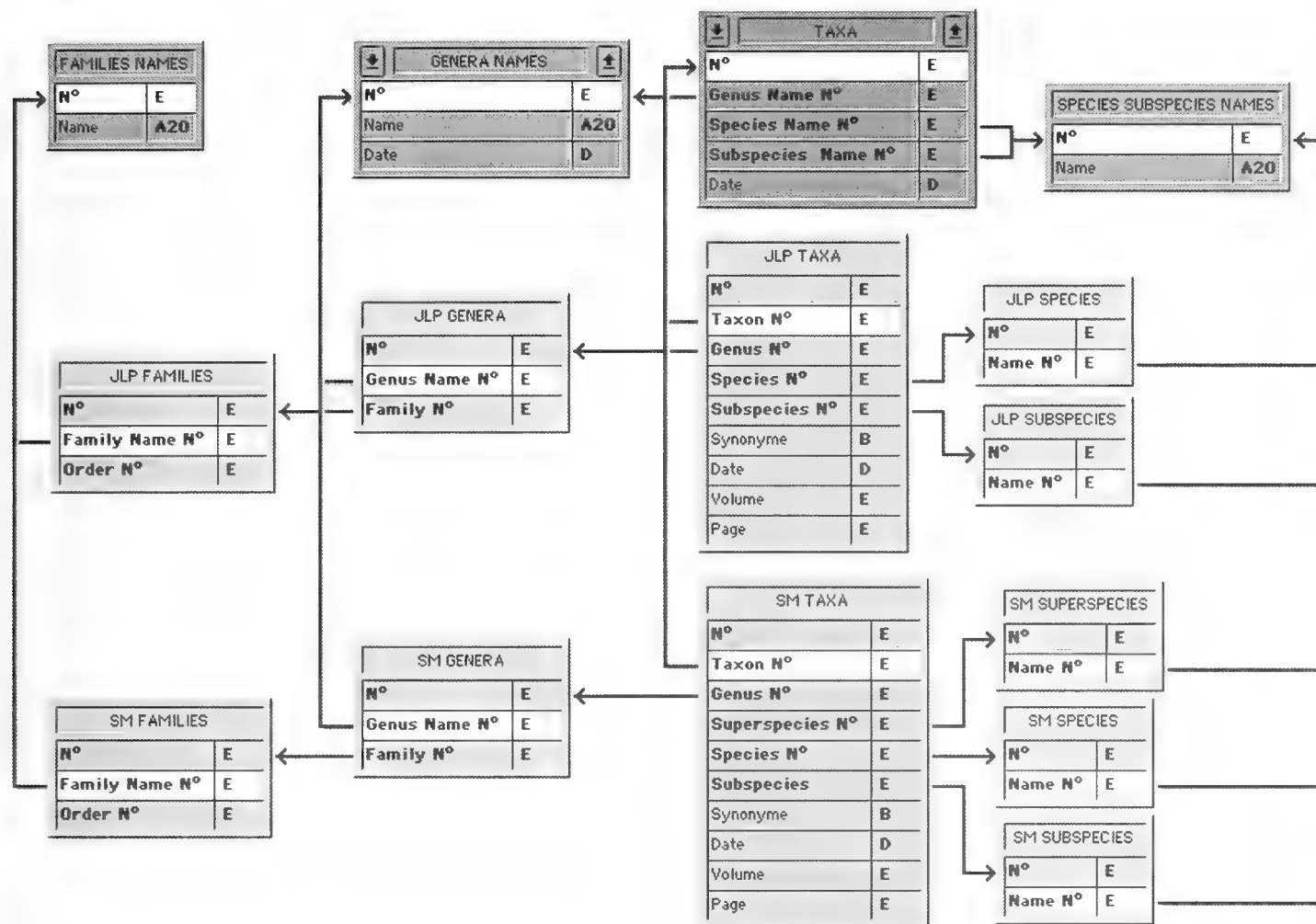


Fig. 2: Structure of the table comparing the classifications of SIBLEY & MONROE (bottom row) with PETERS' Checklist (middle row).

Any classification reflects the personal knowledge and views of its author(s), thus changing names from one classification to the other. Therefore I have created a table comparing the same taxon (species or subspecies) among the tree major classifications mentioned above.

Fig.2 shows the basic structure which enables my database to compare different classifications. At the top right corner, one finds again the previously defined table TAXA with its two companion tables GENERA NAMES and SPECIES & SUBSPECIES NAMES. In the middle row follow the corresponding tables of names used in PETERS' classification (JLP). Each name of a species/subspecies of JLP is brought in relation with a name of the original table of species/subspecies as well as with JLP's generic names. The latter must be present in the table GENERA NAMES.

This „standard set“ can be seen as the taxonomic referential's dictionary of names. The classification of SIBLEY & MONROE (SM), tables shown at the bottom of fig. 2, with a supplementary table for the superspe-

cific names, are fed into the database in the same way. All higher taxonomical levels of SM, i.e. subfamilies, tribes, families, orders, etc., are also entered as shown on the left of fig. 2 (here for families). Last but not least, HOWARD & MOORE (HM) is combined with the same links to the rest of the database. In future, further classifications like WOLTERS (1975-1982) and SHARPE et al. (1874-1898) can be added in the same way.

Table 1 gives a summary of the contents entered into the database so far. The specific qualities of each classification are shown in bold. The numbers of genera and subgenera given in parentheses include synonyms. The two numbers given in parentheses in the subspecies category are the totals of nominal subspecies and non-nominal subspecies, respectively. WOLTERS' classification is left in the table with some question marks, as this information has not been obtained yet.

In this taxonomic referential, common English names and geographical distributions follow SIBLEY & MONROE (1990). French names are from The International

CLASSIFICATION	J. L. PETERS et al.	H. E. WOLTERS	SIBLEY & MONROE	Howard & Moore
Dates	1931-1986	1975-1982	1990-1993	1990-1994
Authors & Date of Taxa	YES	YES	YES	NO
References	YES	NO	NO	NO
Orders	25	51	23	27
Families	164	236	147	172
Subfamilies	123	175	81	81
Tribes	7	59	0	0
Genera	2,129 (4,434)	2,669 (4,228)	2,064	2,018
Subgenera	149 (164)	1,757 (2,691)	0	0
Superspecies	0	0	1,451	0
Species	8,897	?	9,702	9,359
Subspecies	22,217 (4,928 + 17,289)	?	2,115 (910+1,205)	22,589 (5,061+17,528)
Synonymes	8,714	?	67	0
Type localities	YES	NO	NO	NO
Distribution	YES	YES	YES	YES
Common names	NO	German+English	English	English
Genera nova	1	15	0	0
Nomina nova	38	2	0	0

Table 1: The number of genera, species, subspecies and other peculiarities in the main classifications.

Commission on French Names of Birds (DEVILLERS & OUELLET 1993).

A query interface offers the following query options:

- name or part of a name of any taxonomical category,
- name or part of a name of authors,
- year or time interval of publications,
- name of publishing organ (book or journal)

Queries can be made in a specified classification or across all classifications. Synonyms of names can also be requested.

Fig. 3 shows an example of the database's output after a query for the following information on all classifications: generic name begins with „an“ and species name with „rubr“.

The output table is entitled by the total account for the particular query. In the above mentioned case seven possibilities of 41,373 entries fit the criteria (five are presented). Each taxon fulfilling the search criteria is given under its original designation as well as under its corresponding name in each classification, including its publication reference.

5. TAXONOMIC REFERENTIAL FOR MANAGING COLLECTIONS AND TYPES

The dictionary of names, which is built up from the different publications entered, helps to find the names used in different publications, on specimen labels and in type lists and may also help to computerize avian collections.

Fig. 4 indicates a possible use of my taxonomic referential to computerize a collection. For illustrative purposes, all tables introduced above are merged into one table (TAXONOMIC REFERENTIAL) shown at centre left of fig. 4. The table SPECIMENS on the right side represents the collection of the Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN).

Each record of the table SPECIMENS stands for a specimen of any kind (skin, skeleton, tissue, ...) registered under a collection number and collected at a given date and place (table LOCALITIES) by one or several collectors. Each specimen is brought in relation with a name found in any of the classifications of my database by the table IDENTIFICATIONS. This table is necessary to store the successive identifications made by further ornithologists who have been working on the particular specimen at different times. One additional table is linked into the identification table: that of the

Taxa: 7 sur 41373

Classification	Genus	Subgenus / SuperSpecies	Species	Subspecies	Author(s)	Day/Month	Year
J. L. Peters	Anas		obscura		Gmelin		1789
	Anas		rubripes		Brewster	Synonyme	1902
Publication name							
Details of reference							
Systema Naturae, Editio decima tertia							
Tomas 1							
J. L. Peters	Anas		rubrirostris		Vieillot		1816
	Anas		bahamensis	rubrirostris	Vieillot		
Howard & Moore	Anas		bahamensis	rubrirostris			
Publication name							
Details of reference							
Mouv. Dict. Hist. Nat., nouv. éd.							
vol. 5							
J. L. Peters	Ploceus	(Hyphantornis)	rubriceps		Sandevall		1850
Sibley & Monroe	Melampus		rubriceps	rubriceps	(Sandevall)		
Howard & Moore	Anaplectes		rubriceps	rubriceps	(Sandevall)		
Howard & Moore	Anaplectes		melanotis	rubriceps			
Publication name							
Details of reference							
Öfv. K. Vetensk.-Akad. Förhandl							
vol. 7							
J. L. Peters	Ploceus		leucotus		S. Müller		1851
Sibley & Monroe	Melampus		rubriceps	leucotus	(S. Müller)		
	Anaplectes		rubriceps	leucotus	(S. Müller)		
Publication name							
Details of reference							
Neumannia							
Erster Band, Viertes Heft							
Anas			obscura	rubripes	Brewster		1902
J. L. Peters	Anas		rubripes		Brewster		
Sibley & Monroe	Anas		rubripes		Brewster		
Howard & Moore	Anas		rubripes		Brewster		
Publication name							
Details of reference							
Auk							
vol. 19							
Pages							
541							
Pages							
108							
Pages							
97							
Pages							
28							
Pages							
184							

Add Modify Search Sort Cancel

Fig. 3: Output of an exemplary search.

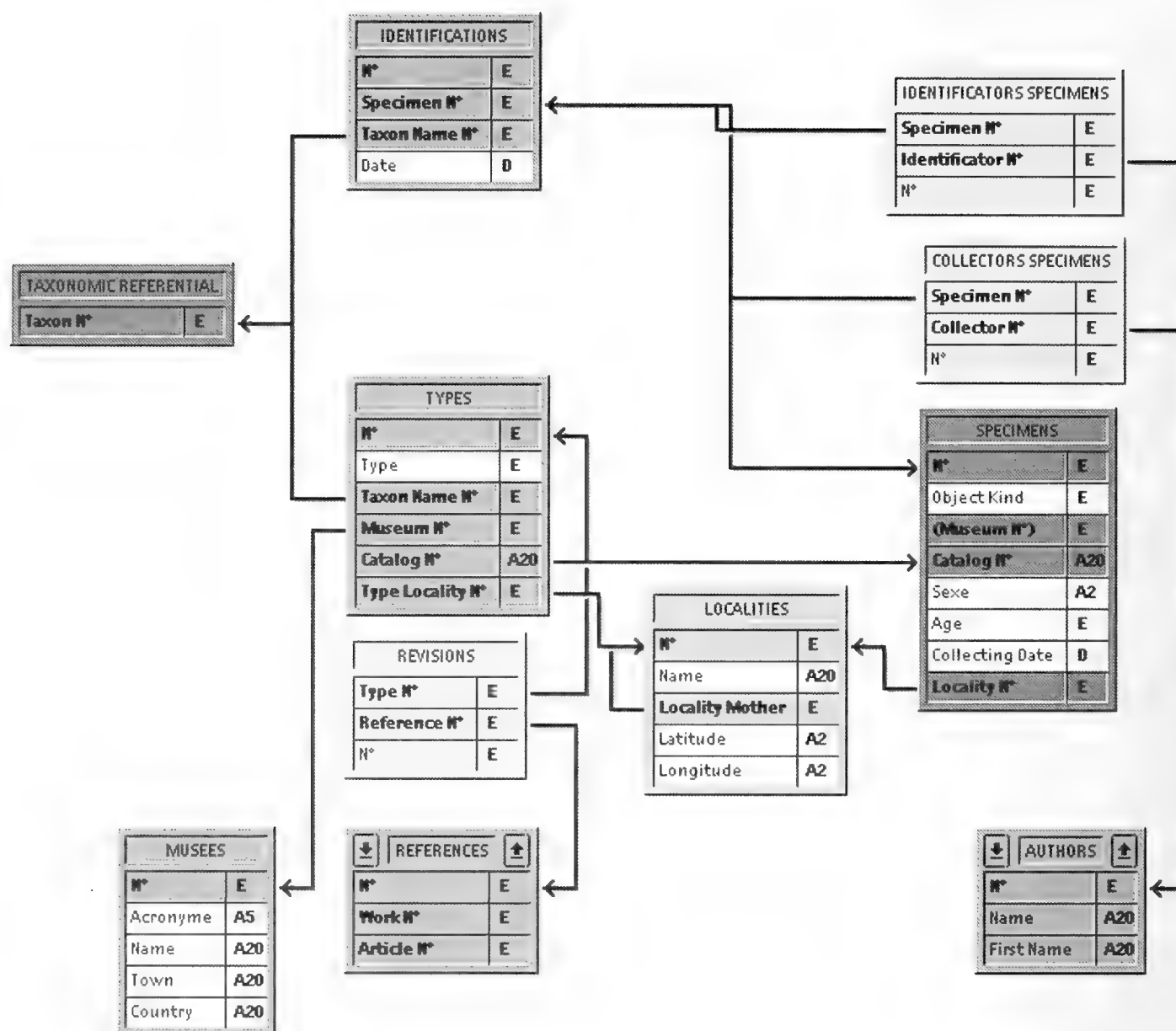


Fig. 4: Taxonomic referential: managing collections and types.

names of scientists identifying the specimen (table IDENTIFIATORS). Collectors of specimens and persons that identified specimens are stored in separate tables linked to the table AUTHORS.

I have added another table to my database, the table TYPES. Each record of this table is joined – by definition – with a taxon name (table TAXA), which obviously should exist in the taxonomic referential. Further information, which would be wanted for each type, is the correct type status (neo-, lecto-, syn- and holotype, perhaps also para-, paralectotype), the LOCALITY where it was collected (terra typica), the name of the type-holding institution (MUSEES) and a catalogue/register number. If additional papers quote further information on a type and if these papers are already entered in the 'REFERENCES' table, then these

papers might also be cross-linked to the former table (REVISIONS).

About 500 types from the MNHN, and more than 7,000 types from the Natural History Museum, Tring, NHM, are already listed in my database. The unique combination of register/catalogue numbers of each specimen with the internationally accepted acronym of each museum forms a code which would facilitate any connections between single specimens of numerous museums' databases world-wide. This uniqueness of each entry of my database, combined with possible digital photos, would make it possible in the near future to construct a virtual, international, ornithological museum via the internet. Each institution sharing their databases with my database would have free access to this resource.

6. FUTURE WORK

My database still needs some taxonomic consolidation. For example, I still have to assess the type-species of many of the genera as well as the names involved in many nomina nova.

An immediate target is to finish entering the classification of WOLTERS, but the ultimate goal of my taxonomic referential database is to contain all names of birds that have been published until today. Therefore the next logic step would be to computerize the Catalogue of Birds in the British Museum (SHARPE 1874-1898). Given the different quality of the taxonomic information varying from author to author of the 27 volumes of this enormous work, any added name needs careful checking of its reference. It is difficult to estimate the time outlay for this work.

A different and/or additional way to increase the completeness of my database is to continue entering type data of different museums world-wide. A first trial with the digitalized type data of the NHM was a great success: more than 80% of all names could be matched with taxa already entered into the database.

Obviously, further co-operation with additional museums possessing types is welcome. In return each museum would be allowed to access my database, which will be housed on the MNHN web site.

Acknowledgments

First of all, I want to thank Eric Pasquet for his continuous encouragement and his help introducing me into the world of ornithologists. Secondly, I thank Robert Prys-Jones and Frank Steinheimer for their co-operation in sharing the type data of the NHM, and Frank for his careful reading of the French/English draft of this paper and Edward C. Dickinson for his critics and advice. I also address my thanks to Renate van den Elzen for inviting me to present my talk at the Bonn conference.

Literature

- CODD, E. F. (1970): A relational model of data for large shared databanks. *CACM* **13** (6).
- DEVILLERS, P. & OUELLET, H. (1993): Noms français des oiseaux du monde avec les équivalents latins et anglais. Sainte-Foy, Québec, Canada: Éditions MultiMonde inc.; Bayonne, France: Éditions Chabaud. xiv+452 pp.
- HOWARD, R. & MOORE, A. (1980): A complete checklist of the birds of the world, Oxford: Oxford University Press, viii + 701 pp.
- HOWARD, R. & MOORE, A. (1984): A complete checklist of the birds of the world, Rev. ed., London: Macmillan, viii + 732 pp.
- HOWARD, R. & MOORE, A. (1994): A complete checklist of the birds of the world, 2nd ed., London: Academic Press, xxxiv + 630 pp. ISBN 0-12-356910-9.
- ICZN (1999): International Code of Zoological Nomenclature. 4th edition. International Trust for Zoological Nomenclature, London, XXIX + 306 pp. ISBN 0-85301-006-4.

- MAYR, E. & COTTRELL, G. W., eds. (1979): Check-list of Birds of the World. Revision of the Work of James L. Peters, Vol. **I**, 2nd edition, XVII+547 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- MAYR, E. & COTTRELL, G. W., eds. (1986): Check-list of Birds of the World. A Continuation of the Work of James L. Peters, Vol. **XI**, XII+638 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- MAYR, E. & GREENWAY, J. C., jr., eds. (1960): Check-list of Birds of the World. A Continuation of the Work of James L. Peters. Vol. **IX**, XII+506 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- MAYR, E. & GREENWAY, J. C. jr., eds. (1962): Check-list of Birds of the World. A Continuation of the Work of James L. Peters. Vol. **XV**, X+315 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- MAYR, E. & PAYNTER, R. A. jr., eds. (1964): Check-list of Birds of the World. A Continuation of the Work of James L. Peters. Vol. **X**, IX+502 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER, R. A. jr., ed., in consultation with E. MAYR (1967): Check-list of Birds of the World. A Continuation of the Work of James L. Peters. Vol. **XII**, IX+495 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER, R. A. jr., ed., in consultation with E. MAYR (1968): Check-list of Birds of the World. A Continuation of the Work of James L. Peters. Vol. **XIV**, X+433 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER, R. A. jr., ed., in consultation with E. MAYR (1970): Check-list of Birds of the World. A Continuation of the Work of James L. Peters. Vol. **XIII**, XIV+443 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER, R. A. jr. (1987): Check-list of Birds of the World, Comprehensive index, XI+550 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- PETERS, J. L. (1931-1951): Check-list of Birds of the World. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. (reprinted, Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology)
- Vol. I, XVIII+345 pp., 1931, reprinted 1979 (cf. MAYR & COTTRELL 1979).
- Vol. II, XVII+401 pp., 1934, reprinted 1963 ;
- Vol. III, XIII+311 pp., 1937, reprinted 1961 ;
- Vol. IV, XII+291 pp., 1940, reprinted 1964 ;
- Vol. V, XI+306 pp., 1945, reprinted 1955 ;
- Vol. VI, XI+259 pp., 1948, reprinted 1964; Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology
- Vol. VII, X+318 pp., 1951.
- Vol. VIII see TRAYLOR (1979)
- Vol. IX see MAYR & GREENWAY (1960)
- Vol. X see MAYR & PAYNTER (1964)
- Vol. XI see MAYR & COTTRELL (1986)
- Vol. XII see PAYNTER (1967)
- Vol. XIII see PAYNTER (1970)
- Vol. XIV see PAYNTER (1968)
- Vol. XV see MAYR & GREENWAY (1962)
- Vol. XVI see PAYNTER (1987)
- SHARPE, R. B. (Ed., 1874-1898): Catalogue of Birds in the British Museum. 27 vols., London
- Vol. I, by R. B. Sharpe, XIII+479 p., 14 pls. col., text ill., 1874.
- Vol. II, by R. B. SHARPE, XI+325 p., 14 pls. col., text ill., 1875.

- Vol. III, by R. B. SHARPE, XII+343 p.: 14 pls. col., text ill., 1877.
- Vol. IV, by R. B. SHARPE, XVI+494 p., 14 pls. col., text ill., 1879.
- Vol. V, by H. SEEBOHM, XVI+426 p., 18 pls. col., text ill., 1881.
- Vol. VI, by R. B. SHARPE, XIII+420 p., 18 pls. col., text ill., 1881.
- Vol. VII, by R. B. SHARPE, XVI+698 p., 15 pls. col., text ill., 1883.
- Vol. VIII, by H. GADOW, XIII+385 p., 9 pls. col., text ill., 1883.
- Vol. IX, by H. GADOW, XII+310 p., 7 pls. col., text ill., 1884.
- Vol. X, by R. B. SHARPE, XIII+682 p., 12 pls. col., text ill., 1885.
- Vol. XI, by Ph. L. SCLATER, XVI+431 p., 18 pls. col., text ill., 1886.
- Vol. XII, by R. B. SHARPE, XV+871 p., 16 pls. col., text ill., 1888.
- Vol. XIII, by R. B. SHARPE, XVI+701 p., 15 pls. col.: text ill., 1890.
- Vol. XIV, by Ph. L. SCLATER, XIX+494 p., 26 pls. col., text ill., 1888.
- Vol. XV, by Ph. L. SCLATER, XVII+371 p., 20 pls. col., text ill., 1890.
- Vol. XVI, by E. HARTERT, XV+703 p., 14 pls. col., text ill., 1892.
- Vol. XVII, by R. B. SHARPE & W. R. OGILVIE-GRANT, XI+522 p., 17 pls. col., 1892.
- Vol. XVIII, by E. HARGITT, 597 p., 14 pls. col., text ill., 1890.
- Vol. XIX, by G. E. SHELLY, XII+484 p., 13 pls. col., text ill., 1891.
- Vol. XX, by T. SALVADORI, XXVI+658 p., 18 pls. col., text ill., 1891.
- Vol. XXI, by T. SALVADORI, XVII+676 p., 15 pls. col., 1893.
- Vol. XXII, by W. R. OGILVIE-GRANT, XVI+585 p., 8 pls. col., 1893.
- Vol. XXIII, by R. B. SHARPE, XIII+353 p., 9 pls. col., 1894.
- Vol. XXIV, by R. B. SHARPE, XII+794 p., 7 pls. col., text ill., 1896.
- Vol. XXV, by H. SAUNDERS, 1-339 and by O. SALVIN, 340-455; XV+475 p. 8 pls. col., 1896.
- Vol. XXVI, by R. B. SHARPE and W. R. OGILVIE-GRANT, XVII+687 p., 14 pls. col., 1898.
- Vol. XXVII, by T. SALVADORI, 636 p., 19 pls. col., 1895.
- SIBLEY, C. G. & B. L. MONROE, Jr. (1990): *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*, Yale University Press, New Haven & London XXIV+1111 pp., ISBN 0-300-04969-2.
- SIBLEY, C. G. & B. L. MONROE, Jr. (1993): *A supplement to Distribution and Taxonomy of Birds of the World*, Yale University Press, New Haven & London, VI+108 pp., ISBN 0-300-05549-8.
- TRAYLOR, M. A. jr., ed. (1979): *Check-list of Birds of the World, A Continuation of the Work of James L. Peters*. Vol. VIII, XV+365 pp. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology.
- WOLTERS, H. E. (1975-1982): *Die Vogelarten der Erde: eine systematische Liste mit Verbreitungsangaben sowie deutschen und englischen Namen*, Hamburg: Verlag Paul Parey XX+748 p., ISBN 3490091183.
- Rémy BRUCKERT, Muséum National d'Histoire Naturelle, Département systématique et évolution - Unité taxonomie et collections, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France, e-mail: bruckert@mnhn.fr

Computerizing Bird Collections and Sharing Collection Data Openly: Why Bother?

A. Townsend PETERSON & Adolfo G. NAVARRO-SIGÜENZA

Natural History Museum, Lawrence, Kansas, USA and Museo de Zoología, México, México

Abstract. Natural history museum collections provide the basic documentation of life on Earth. As such, they represent the critical and unique resource by which that life may be understood, and have immense economic and scientific importance. Nevertheless, particularly in recent decades, natural history museums have seen less and less attention – and resources – in spite of their importance. A series of new efforts, however, aim to recoup that prominence via community efforts to unite data resources towards a vastly improved understanding of biodiversity and its implications. The Species Analyst represents an effort to unite natural history collections databases worldwide to this end: 77 institutions now cooperate or are committed to cooperate in serving records of 51 million natural history museum specimens to users worldwide, and has seen more than 700,000 users to date.

Key words. The Species Analyst, TSA, archive for biodiversity, worldwide facilities

1. INTRODUCTION

Computerization of ornithological collections is increasingly considered a priority for curators and staff of natural history museums. A common quandary, however, is how and why to get started. The curator is presented with a bewildering variety of databasing programs, some especially designed for specimen records, and others off-the-shelf generic database programs that can be customized for any use. Choice of a platform, choice of data fields, and choice of computerization strategy all become critical – and difficult – consideration. Unfortunately, these considerations can often seem so complex that computerization efforts are not initiated.

Moreover, presented with a thousand and one other priorities of collections building, specimen conservation, institutional politics, and research efforts, and given the significant time investment that computerization requires, the question arises as to whether the result is worth the time. That is, one must consider what are the benefits of computerization, and how much do they benefit the collection, the curator, and the broader community.

The purpose of this contribution is to provide a rationale for computerizing bird collections as a critical step forward in their care. Along the way, we review steps involved – a sort of minimum-standard guide to starting computerization efforts. Finally, we provide a series of examples of how computerizing collections data, and sharing those data across many institutions worldwide, benefits the collections themselves.

2. WHY COMPUTERIZE A COLLECTION?

Databasing or computerizing a collection is a lot of work, and may easily absorb years of effort. So why do it? Several reasons argue strongly for taking this step. A partial list follows:

- *Get to know your collection* – a sweep through the whole collection, drawer by drawer, gives a unique knowledge of a particular collection.
- *Discover important specimens* – many fascinating discoveries have resulted from the specimen-by-specimen attention during computerization efforts, including species new to science, lost type specimens, important historical specimens, etc.
- *Detect problems* – again, the specimen-by-specimen attention can help to detect serious problems that might otherwise not be noticed ... damage from insects or water, fading of plumages, drying of spirit specimens, etc.
- *New views of the collection* – although we are familiar with summaries of collections in terms of taxonomic completeness, and perhaps regional summaries, many new views of collections open when a collection is computerized, e.g., maps of the geographic distribution of specimens, summaries of accessions over time, etc.
- *Save curatorial time* – making summaries of holdings, preparing loan invoices, tracking down particular specimens, and many other curatorial tasks are considerably more efficient when the collection is available in database form.
- *Standardize taxonomy* – once data are in electronic form, comparing names against a standard list (e.g., the Peters' check-list) can identify a first set of non-

- standard names that require checking and updating.
- *Efficient information access* – many questions and data requests that require hours or days of work for an uncomputerized collection will suddenly become feasible to answer in minutes, making possible much more creative uses of the information in collections. For example,
 - What are your holdings of taxon X?
 - What are your holdings from country X?
 - Do you have specimens collected by person X?
 - What is the history of specimen acquisition rates in your collection?
 - And many more ...

In short, computerization of a collection is a major undertaking, but ends up repaying the investment of time and effort many times over.

3. CHOOSING A PLATFORM

The first big question to be answered is about which platform (databasing program) to use. This decision becomes complex ... sometimes, museum administrators decide to force all collections in the museum to use the same program. Even if one has the freedom to choose, should one choose among the many programs that have been developed specifically for natural history museum specimens (BIOTA, BIOTICA, SPECIFY, etc.), or a generic program off the shelf (e.g., Microsoft Access, Ora-

cle)? Regarding this choice, each option has its strengths and weaknesses (Table 1). In general, we would recommend the off-the-shelf option for small, old, or inactive collections, and the specimen databasing programs for larger, data-rich, and very active collections.

Regardless of this choice, one should insist on several minimum criteria for a databasing platform. These criteria are critical features of a program that must be fulfilled in order to avoid problems. As follows:

- Capacity for export to other, generic formats, particularly ASCII delimited format, to allow reporting, export to other programs, and porting to future technologies and platforms.
- Compatible with Standardized Query Language (SQL), which permits many functionalities to be added to your database related to sharing data.

Once a platform has been identified that fits the particular needs of a collection, and meets these basic requirements, then design of the computerization effort can begin.

If the reasoning outlined above suggests that the best solution to computerization is that of a more complex program specifically designed for natural history specimen data, then you should read about several of the programs that are available. Links to a number of such programs are presented in Table 2.

Table 1: Summary of advantages and disadvantages of specialized versus generic programs as platforms for computerizing bird collections.

NATURAL HISTORY MUSEUM SPECIMEN DATABASING PROGRAMS	OFF-THE-SHELF GENERIC DATABASING PROGRAMS
<p>Advantages</p> <p>Designed specifically for specimen management</p> <p>Features such as authority lists, loan invoice reporting, etc.</p> <p>No customization or little customization required</p> <p>Most complex solutions specific to natural history specimens are tractable</p>	<p>Long-term continuity of support from the company</p> <p>Easy availability of expert advice, given broad usage in many communities</p> <p>Simplest solutions are feasible</p> <p>Simple learning curve</p>
<p>Disadvantages</p> <p>Can disappear – long-term support often depends on a person – researcher or developer – who can decide not to support the program further, or who may decide not to update to newer versions (e.g., MUSE)</p> <p>Expert advice may be unavailable in a particular city</p> <p>May not permit very simple solutions to simple problems</p> <p>Steeper learning curve</p>	<p>May need customization of program for intermediate-to-complex situations</p> <p>Not designed specifically for specimen data</p> <p>Complex features (e.g., reporting, authority lists) not automatically available</p>

Table 2: Selected specialized programs designed specifically for collections data. Provided are World Wide Web links for more information.

Program	URL
SPECIFY	http://usobi.org/specify/
Biótica	http://www.conabio.gob.mx/biotica_ingles/distribucion_b.html
BioLink	http://www.biolink.csiro.au/
BIOTA	http://viceroy.eeb.uconn.edu/biota
KE EMu (not recommended for integration via <i>Species Analyst</i>)	http://www.kesoftware.com/

4. CHOOSING DATA FIELDS

This step may prove to be the most critical of all in the process of computerization. With too many fields, time and filespace are wasted, whereas with too few, they will have to be added later or one will have to live without them. If an incorrect structure is chosen, the database may be forever handicapped by this design flaw. However, the challenge is reduced quite a bit with an understanding of a few basic ideas. Specimen data, in their simplest form, distill down to three linked sets of information about each specimen:

- *Taxonomic information* – the taxonomic identity of the specimen
- *Geographic information* – the geographic location of its collection
- *Detailed documentation of the specimen* – time of collection, collector identity, museum catalogue number, sex, age, body mass, etc.

Thinking in this manner, we can envision a structure for a specimen database that would capture this information optimally. Taxonomy and geography are both hierarchical concepts, and so we can represent them as such, which would make for three interacting sets of information (Fig. 1).

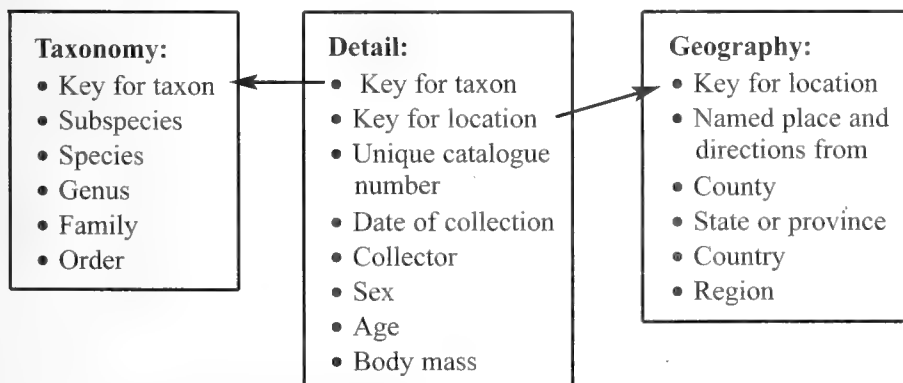


Fig. 1: Diagrammatic illustration of a simple relational database structure designed to link hierarchically organized geographic and taxonomic information with specific data regarding a particular specimen.

In the simplest sense, then, even in a spreadsheet program such as Microsoft Excel, or (better still) as a single table in a database program such as Microsoft Access, one could use a straightforward single table that holds critical fields (see Table 3). This very simple structure provides a clear, workable solution for small collections. In a more complex situation, in which more specimens are to be computerized, this structure can be made relational (Fig. 1) (that is, made up of several tables that interconnect). The advantage of a relational database structure is that elements of the database are entered only once: e.g., the locality descriptor for the 150 specimens collected at USA/Kansas/Douglas Co./Lawrence/10 km E is entered only once, reducing the possibility of typographical errors.

Table 3: Critical minimum set of fields for a simple collections database.

Field	Example
Catalogue number	15230
Genus	Cyanocitta
Species	cristata
Subspecies	cristata
Date of collection	24 October 1956
Collector	Fredrick E. Jones
Sex	Female
Age	Adult
Body mass	120 g
Country	USA
State or province	Ohio
County	Butler Co.
Named place and directions from	Oxford, 10 km E

This sort of simple relational structure can be implemented in a program such as Microsoft Access with a few hours' attention by a technician familiar with the program. The custom specimen database programs use a more complex relational structure, but one that is in essence based on this overall backbone. Again, the more complex the demands that one will wish to place on the database (e.g., more complex queries, more detailed reporting, more specimens), the more complex the database structure that will be required. For relatively simple applications, however, the simple flat file (single table) setup described above will often be adequate.

5. COMPUTERIZATION STRATEGY

The next question to be faced is the strategy for computerization. This decision depends heavily on the exact situation of a collection. If, on the one hand, an excellent paper catalogue or card file exists, one may wish to computerize directly from that, and then verify the accuracy and completeness later from the actual specimens. If, on the other hand, a good card file or catalogue does not exist, or if many specimens may have been omitted (exchanged or deaccessioned) or not entered in the catalogue, then you may be better off computerizing directly from specimens.

In general, two passes through the collection will be necessary as part of any computerization effort. The first will simply get each specimen's data into the computer as efficiently as possible. The second will verify (1) the existence of the specimen, (2) that all data elements are entered in the database, and (3) that all of the specimen's data are correct as entered. This verification step, although labor-intensive, is critical to making the database a correct representation of the information contained in the specimens' labels.

All computerization efforts should involve the critical step of backing up data at regular intervals. Too many 'impossible accidents' have removed a year of work, and set a computerization effort back terribly. Backing up data should be done as permanently as possible ... that is, compact disks are better than floppy disks. It should also be done with redundancy: each time that you make a copy, if at all possible, it should not over-write the previous copy. This preservation of 'versions' of the database allows one to go back a week or a month if some error appears in the data set. Finally, given the possibility of more catastrophic losses, the back-up copies should be stored off-site, preferably in several places. Excellent storage sites for these copies can include libraries or archives, or curators' homes, or they can even be transferred via the Internet or via mail to another country.

6. THE SPECIES ANALYST (TSA)

The Species Analyst (<http://speciesanalyst.net/>) is a collection of software tools that permits integration of computerized collections data among institutions around the world into a distributed biodiversity information facility. For example, a user might wish to ask for records of any taxon from Yellowstone National Park or from Burma, or all specimens collected by Alexander von Humboldt, and retrieve information in a matter of seconds from 50 institutions around the world.

TSA uses a hybrid of Z39.50 (an information transfer protocol developed about 20 years ago in the bibliographic community) and XML (a more modern and efficient protocol) to permit efficient query and

retrieval of data. TSA may be accessed via a web portal that permits basic queries, or via extensions to Microsoft Excel (for retrieval of data in spreadsheet format) and ArcView (for retrieval of data as GIS coverages) (downloads available at <http://speciesanalyst.net/downloads>).

TSA currently integrates data sets from 22 institutions, for a total of 15 million specimen data records for over 50,000 species; a total of 58 institutions has committed to participation formally, which will take the total number of specimen records served to about 50 million. A special strength at present is in ichthyological data, as FishNet (<http://speciesanalyst.net/fishnet/>) has taken excellent advantage of TSA technology to create a data facility linking most important computerized fish collections. Now funded is a parallel network for mammal collections data (MANIS, based at the Museum of Vertebrate Zoology; <http://elib.cs.berkeley.edu/manis/>), and networks for herpetological and ornithological (expanded) specimen data are pending and in preparation, respectively.

7. WHY SHARE DATA ONCE COMPUTERIZED?

Above, we listed the first set of benefits of computerization of bird collections – namely, freer and more complete access to the information content of the specimens that make up the collection. These benefits are indeed considerable, and add enormously to a curator's ability to take care of a collection. However, once data are computerized, if they are shared, and integrated with data from other collections around the world, an additional set of benefits accrues.

In essence, a set of emergent properties comes into being once all (or nearly all) data are integrated for a particular taxon or region. We have come to appreciate these emergent properties as we have assembled the Atlas of Mexican Bird Distributions (NAVARRO & PETERSON, in prep.), a centralized database now including the contents of more than 60 natural history museum collections of Mexican birds. This 11-year project has resulted in a diversity of synthetic publications regarding the Mexican avifauna (NAVARRO-SIGUENZA et al. 1992a, b; PETERSON 1993; PETERSON et al. 1993; PETERSON 1998; PETERSON et al. 1998a, b; NAVARRO-SIGUENZA & PETERSON 1999, 2000; PETERSON et al. 2000, 2001, 2002). Herein, we will use this exemplar data set to demonstrate a variety of potential benefits to broad integration of data across institutions, as follows:

7.1 Georeferencing as a Community

Georeferencing locality data for specimens opens doors to a multitude of new capabilities and new func-

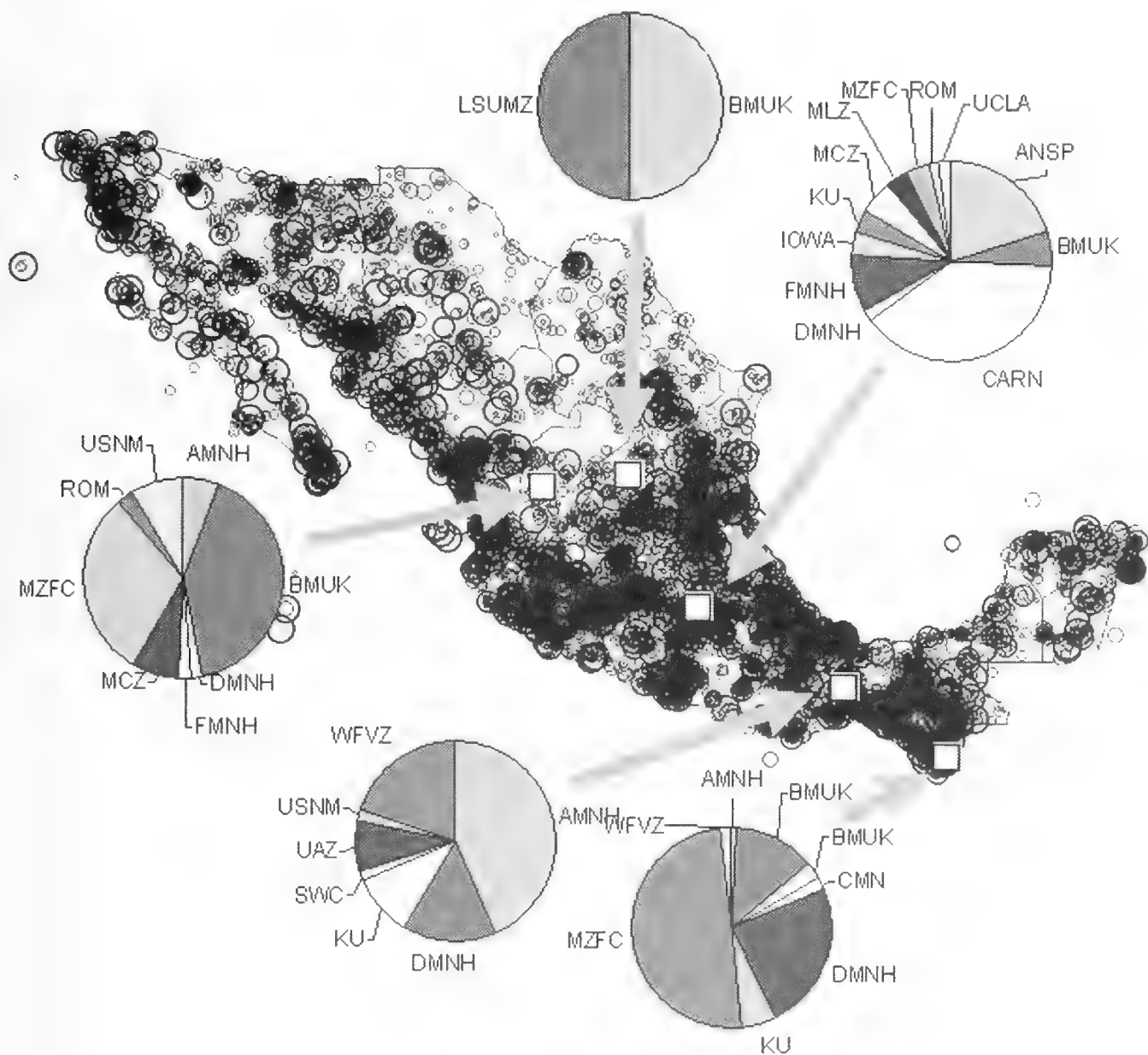


Fig. 2: Map of Mexico with collecting localities plotted by numbers of specimens collected at each point (graded symbol size: smallest = 1 specimen, largest = >100 specimens). For five points, to illustrate the redundancy of collecting localities among museums, we provide pie diagrams that illustrate the relative holdings of specimens from that particular site among scientific collections (see Acknowledgements for institutions and abbreviations).

tionalities to collections data. Indeed, all of the advances of geographic information systems (GIS) open up to collections data once latitude and longitude data are available for the collecting localities for each specimen. Nevertheless, georeferencing collections data – even once they are in electronic form – represents an enormous task.

Integrating this task over many institutions, however, takes advantage not just of having more people to help in a large task, but also of the redundant nature of the geographic sampling of birds (Fig. 2). Indeed, more than 25% of Mexican bird collecting localities occur in more than one museum, and some in more than 20 museums. This redundancy results from col-

lections being dispersed among numerous museums (e.g., the specimens of Wilmot W. BROWN from Chilpancingo, Guerrero), and from certain sites being especially accessible or well-known as collecting localities in particular regions (e.g., Cerro San Felipe, Oaxaca).

A first experiment in cooperative georeferencing is beginning in the mammal community in the United States. The MANIS network, a U.S. National Science Foundation-funded effort, is connecting 17 institutions with computerized holdings of mammal specimens. A first step in MANIS' integration efforts is the pooling of institutional lists of localities to be georeferenced; institutions are then 'signing up' for particu-

lar regions, perhaps a home state, or an area of particular interest to the curator. In this way, efforts in georeferencing have a direct return for a particular investigator or institution, and add to the community pool of georeferenced information.

7.2 Detecting Errors in Date and Locality

Once specimen data are integrated, and have been georeferenced, further data refinements are possible. A common question is that of the relative reliability of the data associated with specimens from different collectors (BINFORD 1989). Because of the fragmented and dispersed nature of collector's material it has always been out of reach before. For instance, the still-living collector and ornithologist Robert W. DICKERMAN has deposited specimens at 14 of the 32 museums included in our present summary; the early twentieth century collector Wilmot W. BROWN has specimens distributed across 23 of the 32 museums. Once these data are pooled, however, new insights become possible regarding collectors' relative reliability.

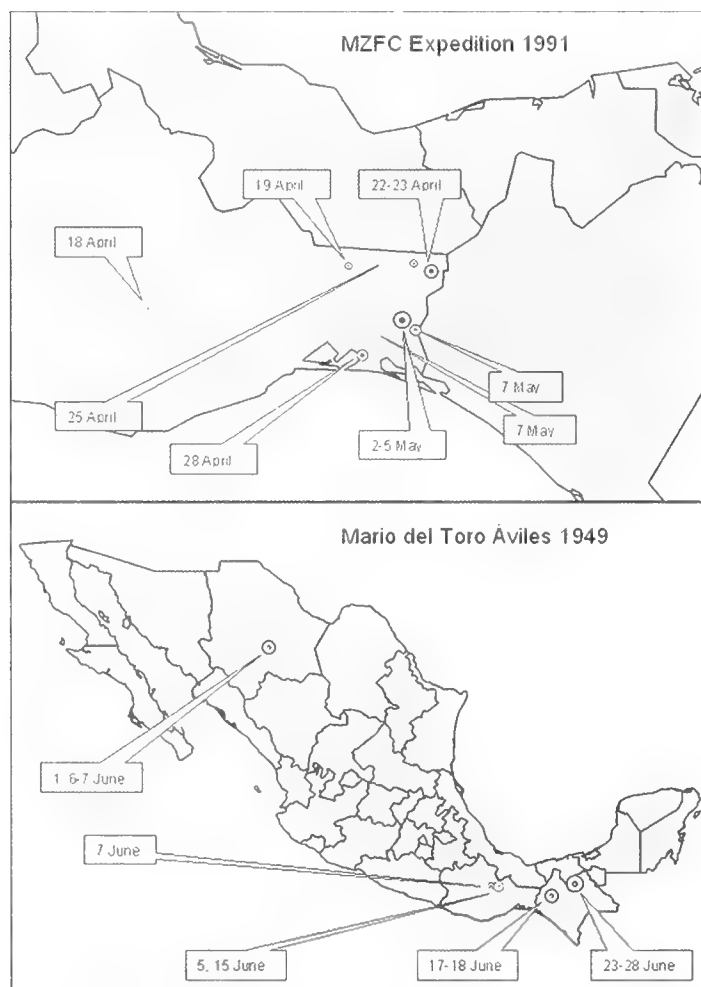


Fig. 3: Maps of collecting localities for two contrasting groups of collectors in Mexico: a Museo de Zoología, UNAM (MZFC) expedition in Spring 1991, and the collections of Mario del Toro Áviles in June 1949. Organized by collections date, consistencies and inconsistencies of specimen labeling become clear.

Basically, by assembling the entire opus of a collector, and sorting specimen locality by collecting date, it is possible to assess how geographically reasonable the combination of dates and localities is. Hence, to present a contrasting pair of examples, a Museo de Zoología, UNAM, expedition in 1991 scouted numerous sites in central and eastern Oaxaca (Fig. 3, top); although its route was complex, specimens from particular localities were clumped in time, and a sensible route could be reconstructed (although, in constructing this example, we detected an error in our georeferencing ... the 'Benito Juárez' referred to in the locality descriptor was the one in eastern Oaxaca, not the one in central Oaxaca). In stark contrast, specimens scattered across four museums (MLZ, LACM, FMNH, USNM) suggest that the infamous collector Mario del TORO ÁVILES worked at several sites across Mexico in June 1949; plotting these localities by date, however, reveals a number of points at which impossibly long journeys would have had to have been made in too short a time (Fig. 3, bottom). This result confirms earlier suspicions that del TORO ÁVILES' dates and localities are to be regarded with utmost caution (BINFORD 1989; PETERSON & NIETO-MONTES DE OCA 1996).

This approach can be used to detect problems in collectors' series, which will either be errors in date of collection or in collecting locality. Indeed, for an integrated, distributed data set consisting of the holdings of many institutions, it could be implemented as an error-seeking module that scans the data set collector by collector, and flags particular records as potential problems. These flagged specimen lists could then be distributed to collection curators for checking.

7.3 Detecting Errors in Identification or Georeferencing

A further refinement to specimen data also becomes possible, which will detect problems either in species identification or in georeferencing of localities. In essence, by viewing large quantities of occurrence data for a particular species, it is possible to detect spatial outliers, which likely represent identification or georeferencing problems. This process can be refined still further via ecological niche modeling for species: the ecological needs of a species are modeled (PETERSON 2001; PETERSON et al., in press) using high-end computational tools (STOCKWELL & NOBLE 1992; STOCKWELL 1999; STOCKWELL & PETERS 1999). These procedures use known occurrences of a species to produce a geographic view of areas meeting and not meeting its ecological needs; overlaying the same known occurrence points used to build the models allows identification of outlier occurrences.

As an example of this approach, we used the known occurrences of the brush-finch *Atlapetes pileatus* to



Fig. 4: Map of known collecting localities for the brush-finch *Atlapetes pileata*, overlain on a map of regions fitting the modeled ecological needs of the species (in gray), showing an old coastal locality in Tamaulipas as falling outside of the species' ecological niche.

build an ecological model and identify areas of appropriate and inappropriate ecological conditions for the species (Fig. 4). The modeling algorithm used is detailed elsewhere (STOCKWELL & NOBLE 1992; STOCKWELL 1999; STOCKWELL & PETERS 1999; PETERSON 2001; PETERSON et al., in press), but the result is that all known occurrence points fall into areas predicted to be appropriate for the species except one. This point (Fig. 4) represents an old locality on the coast of Tamaulipas, in the lowlands of eastern Mexico. The ecological modeling procedure identifies this site as a specimen locality that is not within the ecological possibilities of the species, and most likely represents an erroneous locality designation.

Like the collector itinerary approach, a procedure based on ecological niche modeling could be implemented as an error detection facility. A computer could periodically scan the pooled data resources for known occurrence points of each species, build ecological niche models for each species, and detect occurrence points that fall outside the ecological limits of the species. These points can then be flagged for checking by curators or collections staff.

7.4 Community-wide Activities: The Power of Numbers

Much more generally than for the preceding examples, it is important to emphasize the power of working of a community. When a proposal stems from a Division of Mammalogy at a particular museum, it carries far less force than a proposal that comes from all of the Mammalogy divisions from 17 institutions. This power of numbers – working as a community – makes possible many bold new funding initiatives.

Indeed, in the Species Analyst effort, several such community proposals have already been prepared, and have proven enormously successful. Proposals have been prepared and funded for a pilot North American bird network (U.S. National Science Foundation, funded 1998), a 15-member fish data network (U.S. National Science Foundation and U.S. Office of Naval Research, funded 2000), and a 17-member mammal data network (U.S. National Science Foundation, funded 2001). This success clearly results from the community nature of the proposals, and has resulted in more than \$2 million of new funding being available to the systematics collections community.

More generally, community efforts constitute an important step towards demonstrating the power of the systematics collections community in many real-world challenges. Work as a community shows the true analytical power of the data that the systematics collections community holds. This power is a key in convincing funding agencies, museum administrators, and decision-makers in general of the importance of systematic collections.

8. CONCLUSIONS

The point of this piece is that computerization is not a prohibitively difficult or expensive endeavor; rather, it is an important step in curating a collection that more than pays for itself in (1) saving time and effort in curatorial activities, (2) improving data quality and removing erroneous elements, and (3) improved funding possibilities and recognition by administrators and decision-makers. Most important is to make some simple decisions, start into the task, and methodically carry it out.

Acknowledgements

This summary is based on long years of work by David A. Vieglais, and several others, in the nascent field of biodiversity informatics. Funding was provided by the U.S. National Science Foundation. Museums included in the Mexican birds summary at the point of the analyses used herein are American Museum of Natural History, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Bell Museum of Natural History, British Museum (Natural History), Carnegie Museum of Natural History, California Academy of Sci-

ences, Canadian Museums of Nature, Denver Museum of Natural History, Delaware Museum of Natural History, Fort Hays State University, Field Museum of Natural History, Iowa State University, University of Kansas Natural History Museum, Los Angeles County Museum of Natural History, Naturhistorisches Museum (Vienna), Louisiana State University Museum of Natural Science, Museum of Comparative Zoology (Harvard University), Moore Laboratory of Zoology (Occidental College), Museum Nationale D'histoire Naturelle (Paris), Museum of Vertebrate Zoology (Berkeley), Museo de Zoología (Facultad de Ciencias, UNAM), University of Nebraska, Royal Ontario Museum, San Diego Natural History Museum, Texas Cooperative Wildlife Collections, University of Arizona, University of British Columbia Museum of Zoology, University of California at Los Angeles, Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo, United States National Museum of Natural History, Western Foundation of Vertebrate Zoology, and Yale Peabody Museum.

Literature

- BINFORD, L. C. (1989): A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca. *Ornithol. Monogr.* **43**: 1-405.
- NAVARRO-SIGÜENZA, A. G. & PETERSON, A. T. (1999): A restricted type locality for *Cynanthus doubledayi*. *Bull. Brit. Ornithol. Club* **119**: 109-112.
- NAVARRO-SIGÜENZA, A. G. & PETERSON, A. T. (2000): Western Mexico: A significant center of avian endemism and challenge for conservation action. *Cotinga* **14**: 42-46.
- NAVARRO-SIGÜENZA, A. G., PETERSON, A. T. & ESCALANTE-PLIEGO, P. (1992a): New distributional information on Mexican birds. I. The Sierra de Atoyac, Guerrero. *Bull. Brit. Ornithol. Club* **112**: 6-11.
- NAVARRO-SIGÜENZA, A. G., PETERSON, A. T., ESCALANTE-PLIEGO, P. & BENITEZ-DIAZ, H. (1992b): *Cypseloides storeri*: A new species of swift from Mexico. *Wilson Bull.* **104**: 55-64.
- PETERSON, A. T. (1993): Species status of *Geotrygon carrikeri*. *Bull. Brit. Ornithol. Club* **113**: 166-168.
- PETERSON, A. T. (1998): The distribution and type locality of the extinct Slender-billed Grackle, *Quiscalus palustris*. *Bull. Brit. Ornithol. Club* **118**: 119-121.
- PETERSON, A. T. (2001): Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* **103**: 599-605.
- PETERSON, A. T., FLORES V., O. A., LEON P., L. S., LLORENTE B., J. E., LUIS M., M. A., NAVARRO-SIGÜENZA, A. G., TORRES CH., M. G. & VARGAS F., I. (1993): Conservation priorities in northern Middle America: Moving up in the world. *Biodiversity Letters* **1**: 33-38.
- PETERSON, A. T. & NIETO-MONTES DE OCA, A. (1996): Sympatry in *Abronia* (Squamata: Anguillidae) and the problem of Mario del Toro Aviles' specimens. *J. Herpetol.* **30**: 260-262.
- PETERSON, A. T., ESCALONA-SEGURA, G. & GRIFFITH, J. A. (1998a): The birds of northern Central America: A preliminary distributional analysis. *Wilson Bull.* **110**: 534-543.
- PETERSON, A. T., NAVARRO-SIGÜENZA, A. G. & BENITEZ-DIAZ, H. (1998b): The need for continued scientific collecting: A geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis* **140**: 288-294.
- PETERSON, A. T., EGBERT, S. L., SANCHEZ-CORDERO, V. & PRICE, K. P. (2000): Geographic analysis of conservation priorities using distributional modelling and complementarity: Endemic birds and mammals in Veracruz, Mexico. *Biol. Conserv.* **93**: 85-94.
- PETERSON, A. T., SANCHEZ-CORDERO, V., SOBERON, J., BARTLEY, J., BUDDEMEIER, R. H. & NAVARRO-SIGÜENZA, A. G. (2001): Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling*.
- PETERSON, A. T., BALL, L. G. & COHOON, K. C. (2002): Predicting distributions of tropical birds. *Ibis* **144** (Electronic edition): E27-E32.
- PETERSON, A. T., STOCKWELL, D. R. B. & KLUZA, D. A. (in press): Distributional prediction based on ecological niche modeling of primary occurrence data. – In: J. M. SCOTT (ed.) *Predicting species occurrences: Issues of scale and accuracy*. Island Press, Washington, D.C.
- STOCKWELL, D. R. B. (1999): Genetic algorithms II. Pages 123-144 in A. H. FIELDING, editor. *Machine learning methods for ecological applications*. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- STOCKWELL, D. R. B. & NOBLE, I. R. (1992): Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* **33**: 385-390.
- Stockwell, D. R. B. & Peters, D. P. (1999): The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. Geograph. Informat. Syst.* **13**: 143-158.

A. Townsend PETERSON, Natural History Museum, The University of Kansas, Lawrence, Kansas 66045 USA

Adolfo G. NAVARRO-SIGÜENZA, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Apartado Postal 70-399, México, D.F. 04510 México

Linking Specimens and Collectors - a Pilot Study (The Th. Angele Bird Collection and the Database ZOBODAT)

Gerhard AUBRECHT

Biology-centre of the Museum of Upper Austria, Linz/Austria

Abstract. The geographical database ZOBODAT (www.biologiezentrum.at) aims to contribute to the understanding of biodiversity by offering an interactive information system for scientists, nature protection and the public. Linking specimen data with biographical information about collectors is a new development towards this aim in order to provide as much interrelated information as available. The new possibilities presented lead the user from specimens to collectors and vice versa, thus giving insight into collection and collecting history, a field of natural history still poorly investigated.

The collection Th. ANGELE (museum of Upper Austria) comprises 1,473 specimens, mainly birds of prey and owls, collected between 1895 and 1925. It was chosen for this pilot study because of the world-wide origin of specimens and their widely distributed collectors. 49 out of 67 collectors' names could already be identified according to biographical sources. Still open questions will hopefully be answered when the whole system is run via the world wide web and therefore open to a wide forum of prospective contributors of biographical information.

Technical details concerning the database are presented.

Key words. Biodiversity database, bird collection, collection history, biographies, Th. Angele collection, Austria

1. INTRODUCTION

The biogeographical database ZOBODAT (www.biologiezentrum.at) aims to contribute to the understanding of biodiversity by offering an interactive information system for scientists, nature conservationists and the public (MALICKY & AUBRECHT 2001).

Historically biogeographical databases were developed mainly for the technique of plotting distribution maps. This goal has become especially important with the rise of biodiversity research as a focal conservation issue (BIBBY et al. 1992). GIS techniques now contribute to interpreting species distribution patterns on all geographical scales. Results increase with the availability of geographically based information layers comprising non-biotic and biotic parameters.

Museum specimen information systems have to deal with additional parameters linked to biological specimens like persons involved in collecting, determination and revision. The mode of preparation and type specimens must be documented as well.

Meanwhile discussions have started and prototypes are being developed for linking decentralized biodiversity databases on regional and global levels (The Species Analyst, Univ. Kansas, USA- www.habanero.nhm.ukans.edu/; ENHSIN – European Natural History Specimen Information Network – www.nhm.ac.uk/science/rco/enhsin/; ENBI - European Network of Biodiversity Information, European Union – www.faunaeur.org/enbi).

Common taxonomic reference lists available for all contributors will be one of the focal points for the future success of these projects (Species 2000 – www.sp2000.org/ and Fauna Europaea – www.faunaeur.org/).

By technical means, the world-wide-web already offers the communication medium as far as databases can provide the standards needed.

The aim of our pilot project was to link specimen data with biographical data in order to provide insight into collection and collecting history. Such information is urgently needed for interpreting and reconstructing historical collections and for better understanding the fate of individual specimens and the scientific information they contain.

For demonstrating the function and use of such links in a pilot project we used the bird collection Th. Angele and the database ZOBODAT, both located at the biology centre of the Museum of Upper Austria.

The development and testing of new database queries and links is also carried out within the frame of the European Union project ENBI.

2. BIRD COLLECTION THEODOR ANGELE

This collection comprises 1,473 specimens, mainly birds of prey and owls from all over the world, purchased by Theodor ANGELE from different collectors and dealers of natural history specimens between 1895 and 1925.

A special part of the „Angele-collection“ are bird specimens from Natal collected by A.G.J. RUDATIS. 331 specimens can be directly contributed to this collector (AUBRECHT et al., in print).

After ANGELE's death in 1926 the Museum of Upper Austria became care-holder of his collection in 1927 and bought it in 1941. Th. KERSCHNER, curator of the zoological collections, started to take into inventory and determinate all specimens (KERSCHNER 1942). In a big exhibition most of the specimens were presented to the public in Linz during October 1953 (KLOIBER 1953, 1954, 1955; TRATZ 1954). From this time until 1980 Mrs. G.Th. MAYER was curator for this collection and worked on improving the inventory-data and in preserving the specimens. All mounted specimens were screwed in wooden boxes and thus were well preserved during these decades.

Since the mid-1990s G. AUBRECHT, J. PLASS and S. WEIGL started to work on the collection. All specimens were re-investigated for proper determination together with A. GAMAUF and H. SCHIFTER (NHMW, Natural History Museum Vienna) by means of new literature, and data were digitized in a data-base. All information available originates from the original specimen labels and inventory books. Only very few correspondence of Th. ANGELE with collectors and natural history dealers could be found especially concerning sales negotiations when ANGELE wanted to dispose of his collection in the 1920s.

3. THEODOR ANGELE

*5.4.1847 Erolzheim, Württemberg, Germany, † 28. 6. 1926 Linz, Austria, studied at the Technical University in Stuttgart and started a career as railway engineer with numerous projects in the Austrian-Hungarian monarchy in 1869. 1871 he married J. RÖSSLER in Iglau (4 children). After his wife's death he married a second time in 1882, P. SCHWAB (4 children). As railway engineer he worked in Austria, Moravia, Bohemia, Silesia, Galicia, Hungary, Siebenbürgen, Bukowina and Romania (ASCHAUER 1964) and founded his own firm in 1875. In 1897 he started a cooperation with Th. HOCK (HOCK & ANGELE, Linz, until 1905).

From 1889 until 1893 he lived in Brno, Moravia (now Czech Republic), where he became member of the „Naturforschende Gesellschaft Brünn“ in 1891 (ANONYMUS 1892).

As an ardent hunter he began playing with the idea of composing a world-wide collection of birds of prey and owls in 1892. Since 1894 he kept his residence in Linz, Austria. From 1895 until 1915 (irregularly until 1925) he devoted his spare-time to building up his bird-collection, consisting mainly of birds of prey and

owls, using personal links and sales offers of natural history dealers all over the world. Th. ANGELE did not publish a single word about his huge collection.

4. DATABASE ZOBODAT

ZOBODAT (Zoological-Botanical Database, former ZOODAT) is a digitally organized biogeographical database including facilities for analysis, documentation and communication (MALICKY & AUBRECHT 2001; REICHL 1986; MALICKY 1998). Founded 1972 by Univ. Prof. Dr. Ernst Rudolf REICHL, ZOBODAT was taken over by the federal country of Upper Austria in 1999. It is now located at the Biology Centre of the Museum of Upper Austria.

The database comprises information about the temporal and spatial distribution of animal and plant species and various supporting information topics. Most of the data refer to insects taxonomically and to Austria geographically. But ZOBODAT can be used for all groups of organisms and world-wide. Besides plotting traditional distribution maps, new goals include user friendly analysis which enable rapid retrievals of information about certain geographical areas and site-specific conservation matters. Special user accounts provide a differentiated data protection.

A comprehensive survey about the recent structure of ZOBODAT is given by MALICKY & AUBRECHT (2001). Data for input can be provided on standardized lists or via desktop database-systems like MS-Access or dbase. Meanwhile people and institutions contributing to ZOBODAT have full access to their own data and to ZOBODAT's documentation programs via the internet by holding special user identifications.

Staff:

Biology: Dr. Gerhard AUBRECHT

Technical part: D.I. Michael MALICKY

Technical development:

IBM 1130 (1972-1975)

IBM 370 - Mainframe (1975-1993)

Software: TSO, PL/I, FORTRAN

Intel 80486 - Personal Computer (1993-1999)

Software: Windows NT, Oracle, PLSQL, C

Intel Dual PII 350 - Databaseserver, Intel PII 400 - Webserver (since 1999)

Software: Linux, Postgresql, Grass GIS, Apache Webserver, PHP

Table 1: Geographical and taxonomical contents of the database ZOBODAT: (online Top 10, Dec. 2001) AUT = Austria

Area	No. records	Taxa	No. records
Upper Austria, AUT	572,076	Lepidoptera	1,494,891
Lower Austria, AUT	386,378	Coleoptera	453,532
Carinthia, AUT	259,323	Hymenoptera	88,499
Tyrol, AUT	233,083	Trichoptera	58,788
Styria, AUT	213,316	Mollusca	47,976
Salzburg, AUT	184,886	Homoptera	22,802
Romania	101,172	Arachnida	17,462
Italy	93,972	Aves	8,189
Vorarlberg, AUT	93,944	Diptera	7,719
Burgenland, AUT	69,512	„Vermes“	7,562

5. PILOT STUDY - LINKING SPECIMENS AND COLLECTORS

The documentation of the collection Th. ANGELE is still progressing. For the pilot study names of collectors and natural history dealers have been identified on specimen labels. By literature study and the help of numerous colleagues biographic information of collectors has been gathered for gaining short biographies and available photos. Of course this process is a „never-ending“ one and a number of questions are still open concerning unidentified or poorly documented cases. In the near future this information will be freely accessible via the internet and will hopefully bring new biographical results.

Table 2: Collectors of Coll. Th. ANGELE with biographical information available

Collector	year of birth and death	selected literature source
Angele, Theodor	1847 - 1926	Kerschner (1942)
Barlow, Chester	1874 - 1902	Taylor (1903)
Blanc, Marius	1857- 1944	Horn et al. (1990)
Blohm, Wilhelm	1875 - 1944	Gebhardt (1964)
Boucard, Adolphe	1839 - 1905	Mearns & Mearns (1998)
Briceno, Gabaldon L.	?	Phelps (1944)
Dombrowski, Robert	1869 - 1932	Schuster (1933)
Dybowski, Benedikt	1833 - 1930	Gebhardt (1964)
Erlanger, C. V. Heinrich	1872 - 1904	Kleinschmidt (1905)
Fleck, Eduard	1841(3) - 1917	Gunn & Codd (1981)
Franke, Rudolfo	?	pers. comm. S. Eck
Fritsche, Karl	?	Archiv Biol. centre, Linz
Führer, Ludwig	1866 - 1937	Gebhardt (1964)
Garlepp, Otto	1864 - 1959	Niethammer (1972)
Geisler, Bruno	1857 - 1945	Gebhardt (1964)
Harvie-Brown, J. A.	1876 - 1955	Love (1982)
Henseler, Carl	1876 - 1955	Horn et al. (1990)
Herron, Robert Byron	1859 - 1943	pers. comm. R. Quigley
Hildebrandt, J. Maria	1847 - 1881	Schalow (1881)
Hoffmanns, Wilhelm	1865 - 1909	Gebhardt (1970)
Humblot, Leon	1852 - 1914	Horn et al. (1990)
Kellen, Veth	?	Reichenow (1902)
Kny-Scheerer	?	Horn et al. (1990)
Kühn, Heinrich	1860 - 1906	Hartert (1907)
Lano, Alberto	1860 - 1928	Stone (1928)
Meek, Albert Stewart	1871(2) - 1943	Mearns & Mearns (1998)
Molnar, Lajos	1853 - 1942	Keve (1939-42)
Palmer, Mervyn Grove	1882 - 1954	Horn et al. (1990)
Penther, Arnold	1865 - 1931	Kühnelt (1978)

Table 2 continued

Collector	year of birth and death	selected literature source
Platen, C. Constantin	1843 - 1899	Gebhardt (1964)
Price, W. Wightman	1871 - 1922	Fisher (1923)
Reed, Carlos Samuel	1888 - 1949	Etcheverry (1993)
Reischek, Andreas	1845 - 1902	Aubrecht (1995)
Rolle, Franz Hermann	1864 - 1929	Gebhardt (1970)
Rosenberg, W. F. Henry	1868 - 1957	Mearns & Mearns (1998)
Rudatis, A. G. Hans	1875 - 1934	Gunn & Codd (1981)
Schlüter, Wilhelm	1828 - 1919	Schmidt (1919)
Schlüter, Willy	1866 - 1938	Kleinschmidt (1938)
Schrader, Gustav	1852 - 1942	Gebhardt (1964)
Schwanda, Ferdinand	?	pers. comm. H. Schifter
Thompson, Seton Ernst	1860 - 1946	Palmer (1947)
Tancré, Rudolf	1842 - 1934	Gebhardt (1964)
Teichmann, Otto	? - 1941	Gerber (1939-1941)
Tschusi zu Schmidhoffen, V.	1847 - 1924	Gebhardt (1964)
Umlauff, J. F. G.	?	Horn et al. (1990)
Voelschow, A. D. K. Martin	1866 - ca. 1940	Horn et al. (1990)
Weiske, Emil	1867 - 1950	Heyder (1964)

Table 3: Collectors of Coll. Th. ANGELE with biographical information still unavailable

Collector	origin of specimen
Black, J.W.	N-America
Flickigg, E.	Siberia
Franklin, I.	N-America
Garner, E.	N-America
Gebgardi	Russia
Gordon, Theodore	N-America
Guelf, G.F.	N-America
Krebs, A.	N-America
Leblanc, J.	E-Africa
Leizear	N-America
Lenssen, Robert	Brazil
Monthu, M.	N-America
Riedel, Georg	S-America, Ethiopia
Rodriguez, J.H.	Guatemala
Rostowsky	Venezuela
Schlegel (prob. not H. or R.)	S-America
Schnerrer	Cameroon
Witte Palob	Brazil
Wyszonirski, Ludwik	Russia

6. TECHNICAL PROCEDURE WITHIN THE DATABASE (D.I. M. MALICKY)

Within the database system ZOBODAT pathways were provided by linking relationally organized thematic files in order to gain easy access to related specimen information issues (Fig. 1). Most important was the possibility to enable the user to jump from species to specimen and to collector and vice versa and to combine this information with mapping the geographical components.

Example:

Query (1) for species *Buteo buteo*

Result: number of specimens referring to *Buteo buteo* (sub)species (Fig. 2), with possibilities for

- creating a list of specimens or
- map of listed specimens or
- link to NCBI-genbank

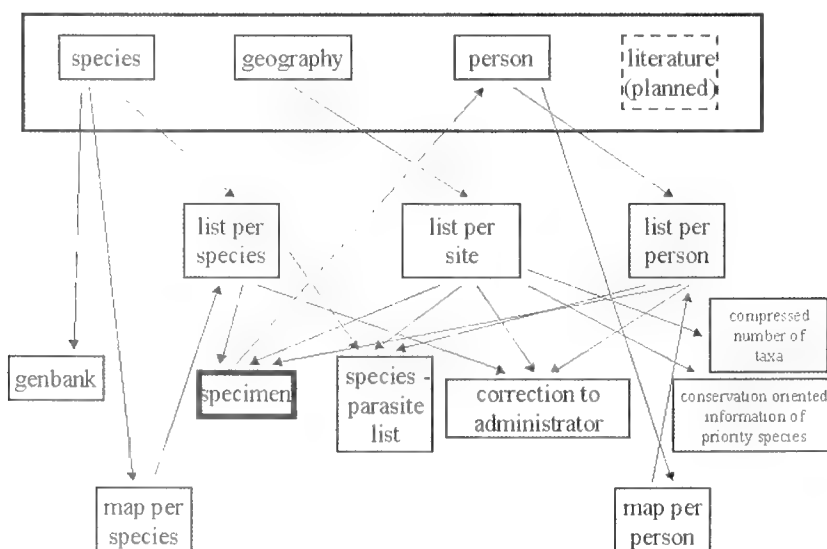


Fig. 1: Query pathways demonstrating the interactive functions and links within the database ZOBODAT, referring to species-related, site-related and person-related specimen information (M. MALICKY, Linz, Austria).

Stamm	Klasse	Ordnung	Familie	Gattung	Art	Unterart	Autor	Daten	Karte	NCBI Genbank
Chordata	Aves	Accipitriformes	Accipitridae	Buteo	buteo	arrigonii	Picchi, 1903	<u>1</u>	<u>X</u>	Nucleotide
Chordata	Aves	Accipitriformes	Accipitridae	Buteo	buteo	japonicus	Temminck & Schlegel, 1844	<u>3</u>	<u>X</u>	Nucleotide
Chordata	Aves	Accipitriformes	Accipitridae	Buteo	buteo	menetriesi	Bogdanov, 1879	<u>4</u>	<u>X</u>	Nucleotide
Chordata	Aves	Accipitriformes	Accipitridae	Buteo	buteo	vulpinus	Gloger, 1833	<u>2</u>	<u>X</u>	Nucleotide
Chordata	Aves	Accipitriformes	Accipitridae	Buteo	buteo		(Linnaeus, 1758)	<u>148</u>	<u>X</u>	Nucleotide

Fig. 2: Result of query 1: number of specimens referring to *Buteo buteo* (sub)species (ZOBODAT, Linz, Austria).

Query (2) for list of specimens referring to *Buteo buteo*

– to look at individual specimen information,
– parasite data, or

Result: list of specimens including collecting sites and dates (Fig. 3), with possibilities

– send correction of certain record information to administrator

Czernavoda, Rumänien	RO	28° 1' 0"E 44°22' 0"N	-	13. 2.1900				B E K
Czernavoda, Rumänien	RO	28° 1' 0"E 44°22' 0"N	-	19. 6.1902				B E K
Czernavoda, Rumänien	RO	28° 1' 0"E 44°22' 0"N	-	.				B E K

Fig. 3: Result of query 2: Detail of list of specimens including collecting sites and dates (ZOBODAT, Linz, Austria).

Query (3) for an individual specimen from the specimen list

– determinator,
– reviser,

Result: names of person related to this specimen (Fig. 4) like

– collection
with possibilities of looking at short biographies and photos

– collector,

Belegtext1:	
Belegtext2:	
Leg:	<u>Robert Ritter von Dombrowski, Linz bei Wien, Austria</u>
Det:	<u>Anita Gamauf, NHMW, Wien</u>
Rev:	
Lit:	
Conf:	
Coll:	<u>Theodor Angele, Linz, Austria</u>

Fig. 4: Result of query 3: names of person related to an individual specimen (ZOBODAT, Linz, Austria).

Query (4) for name collection Th. ANGELE

Result: short biography and photo of Th. ANGELE (Fig. 5), with possibilities to create

- list of all records of coll. ANGELE or
- map of all records of coll. ANGELE (Fig. 6)



Fig. 5: Result of query 4: Photo of Th. ANGELE (the short biography included in this query result is omitted here because already included in the text above) (ZOBODAT, Linz, Austria).

From this list one can again trace back to any individual specimen record.

Other query possibilities include searches for manually defined or pre-defined geographical regions with stepwise resulting site lists and specimen records.

For certain protected areas (pilot version) it is also possible to get compiled information of species or record numbers of higher taxa within chosen time periods (e.g. number of Piciformes species or records) or lists of priority species including the latest year of record.

Another query can start with names of persons, resulting stepwise in short biographies and lists of specimens referring to determinators, collectors or collections as shown above.

These interactive query functions are already installed in the database ZOBODAT and ready for further improvement and testing. In a next step we are going to include and to link literature sources to this system.

7. DISCUSSION

Including biographies into a biodiversity database is only one further step within the development of databases made possible by new technical improvements.

The history of biodiversity (historically biogeographical) databases shows interesting changes of paradigms. The first aim was to develop individual databases according to a wide range of taxonomic and geographical contents. Most databases tried to get monopoly status for certain taxa or regions. Nevertheless individual and technical developments led to a steady increase of newly founded databases mostly without consideration of common standards.

A change in thinking arose with the common availability of the world wide web's communication possibilities. Now it became apparently necessary to eval-



Fig. 6: Result of query 4: map of all located collecting sites referring to the collection Th. ANGELE. Collecting sites which do not exactly match geographical point information are included but not yet specifically made visible on this map by different symbols (ZOBODAT, Linz, Austria).

uate new means of data transfer and documentation between highly diverse databases on national and international levels. This development was especially driven by the global biodiversity initiatives which became politically established.

Plans for better communication and linking of biodiversity information arose and were pushed from institutions independently of database holders and without knowledge of their individual technical and administrative problems.

The new challenge was to develop common standards, technical facilities and the financial background for allowing the linking of decentralized databases.

The world wide web allows decentralized communication by offering nodes wherever technical possibilities are available. It is only because of political reasons that national nodes have been installed and are going to be developed for linking biodiversity information.

The database ZOBODAT has successfully tried to keep pace with these developments. Technical structures have been steadily improved and the aim to increase the data volume has still high priority. A basis was set for the input of all zoological and botanical taxa and for a global geographical reference allowing analysis and documentation of data. With internet suitability, the step for communication with related databases was logically prepared.

The volume of data input is mainly restricted by the time needed for scientifically recording and digitizing the data. Especially the GBIF (Global Biodiversity Information Facility) program deals with these problems common to all scientific biological collections.

Plans and pilot studies for linking biodiversity databases raise especially technical questions and are limited by administrative restrictions of individual databases.

Technical possibilities allowing individual databases to specify and restrict the amount of data made available for common use should help to overcome existing fears of data misuse.

ZOBODAT as well as other biodiversity databases involved in these new communication programs offer their experience for other database holders willing to cooperate.

The pressure of the international community for making biodiversity data globally available increases. Therefore any improvement in the communication between databases is highly recommended. Tools for data analysis and documentation as developed by ZOBODAT could then be available for a much larger community of users.

Acknowledgements

First of all I want to thank my colleague M. Malicky (biology centre, Linz) for his enthusiasm and creativity for technically realizing the new query possibilities and links within the database ZOBODAT on the internet.

For helping me with literature studies I especially want to thank my colleagues from the bird collection of the Natural History Museum in Vienna, E. Bauernfeind, A. Gamauf and H.M. Berg, who always gave me any support I was asking for. I also thank them as well as H. Schifter (NMW), H. Winkler (KLIVV, Academy of Sciences, Vienna), J. Plass and S. Weigl (biology centre, Linz) for all the help with determination.

Biographical investigations need many contacts and the readiness to communicate. Therefore I am very grateful to all colleagues from all over the world who helped with information, literature and photos:

Bashta, T., Lviv, Ukraine; Bibliothek der Hansestadt Lübeck, Germany; Blank, S.M., Eberswalde, Germany; Bracker, C., Hamburg, Germany; Constantinides, J., Michigan, USA; Cooper, P., Tring, GB; Datta, A., Tring, GB; Dickinson, E.C., GB; Diesener, R., Munich, Germany; Eck, S., Dresden, Germany; Fisher, C., Liverpool, GB; Frahnert, S., Berlin, Germany; Gemel, R., Vienna, Austria; Gusenleitner, F., Linz, Austria; Hackethal, S., Berlin, Germany; Haffer, J., Essen, Germany; Harding, A., Tring, GB; Hevers, J., Braunschweig, Germany; Hinshaw, J., Michigan, USA; Kiff, L., USA; Lockwood, M., USA; Louette, M., Tervuren, Belgium; Luniak, M., Warsaw, Poland; Mammen, U., Halle, Germany; Mayr, G., Senckenberg, Germany; McGowan, B., Edinburgh, GB; Mearns, R., Kirkton, GB; Millen, B., Ontario, Canada; Müller, M., Lübeck, Germany; Pieper, H., Kiel, Germany; Pullen, S., Ilfracombe, GB; Quigley, R., Hemet, USA; Rakosy, L., Bucarest, Romania; Restall, R., Caracas, Venezuela; Roselaar, K., Amsterdam, Netherlands; Schifter, H., Vienna, Austria; Schlenker, R., Radolfzell, Germany; Schlüter, A., Winnenden, Germany; Schulz-Parthu, A., Ingelheim, Germany; Speta, F., Linz, Austria; Stanescu, M., Bucarest, Romania; Steiner, E., St. Pölten, Austria; Steinheimer, F., Tring, GB; Tarmann, G., Innsbruck, Austria; Tiedemann, F., Vienna, Austria; Torres-Mura, J.C., Santiago, Chile; van den Elzen, R., Bonn, Germany; West, V., Tring, GB; Zink, R., Minnesota, USA.

Very helpful was the electronic Bulletin board for European Avian Curators (eBEAC) organized by the Bird Group, Natural History Museum, Tring, GB.

Literature

- ANONYMUS (1892): Sitzung am 14. Jänner 1891. Verh. Naturforsch. Ver. Brünn **30**: 31-34.
- ASCHAUER, F. (1964): Oberösterreichs Eisenbahnen. Schriftenreihe Oberösterreichische Landesbaudirektion **18**: 291 pp.
- AUBRECHT, G. (1995): Andreas Reischek (15.9.1845-3.4.1902) – ein österreichischer Ornithologe in Neuseeland. *Illustrierte Notizen. Stapfia* **41**: 9-50.
- AUBRECHT, G., SCHIFTER, H., PLASS, J. & WEIGL, S. (2002, submitted): The A. G. H. Rudatis Bird collection (1904-1906) from Natal (KwaZulu-Natal) at the Museum of Upper Austria. Submitted Durban Mus. Novitates.
- BIBBY, C. J., COLLAR, N. J., CROSBY, M. J., HEATH, M. F.,

- IMBODEN, C., JOHNSON, T. H., LONG, A. J., STATTERFIELD, A. J. & THIRGOOD, S. J. (1992): Putting biodiversity on the map. Priority areas for global conservation. ICBP, Cambridge, 90 pp.
- ETCHEVERRY, M. (1993): Los naturalistas de la familia Reed en Chile: Edwyn Charles (1841-1910), Edwyn Pastor (1880-1966) y Carlos Samuel (1888-1949). *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* **64**: 85-86.
- FISHER, W. K. (1923): William Wightman Price. *Condor* **25**: 50-57.
- GEBHARDT, L. (1964): Die Ornithologen Mitteleuropas. Giessen, 403 pp.
- GEBHARDT, L. (1970): Die Ornithologen Mitteleuropas. Bd. 2. *J. Ornithol.* **111**, Sonderheft, 233 pp.
- GERBER, R. (1939-1941): Nachruf Teichmann. *Mitt. Ver. Sächs. Ornithol.* **6**, Beilagen, pp. IX-X.
- GUNN, M. & CODD, L.E. (1981): Botanical Exploration of Southern Africa. – Introductory volume to the Flora of Southern Africa. A. A. Balkema, Cape Town, 304 pp.
- HARTERT, E. (1907): Nachruf [Kühn]. *Novitat. Zool.* **14**: 340-341.
- HEYDER, R. (1964): Emil Weiske – Ein Leben für die Kenntnis der Natur fremder Länder. *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden* **27/5**: 81-128.
- HORN, W., KAHLE, I., FRIESE, G. & GAEDIKE, R. (1990): *Collectiones entomologicae. Vol. I*, Berlin.
- KERSCHNER, T. (1942): Theodor Angele. *Jahrb. Ver. Landeskde. Heimatpfl. Oberdonau* **90**: 343-346.
- KEVE, A. (1939-42): In Memoriam! [Molnar] *Aquila* **46-49**: 525.
- KLEINSCHMIDT, O. (1905): Carlo Freiherr von Erlanger †. *J. Ornithol.* **53**: 34-41.
- KLEINSCHMIDT, O. (1938): Nachruf Willy Schlüter. *Falco* **34**: 75.
- KLOIBER, Ä. (1953): Sonderausstellung: Die Raubvögel der Welt – Collection Angele. Katalog des Oberösterreichischen Landesmuseums, Linz, 32 pp.
- KLOIBER, Ä. (1954): Collection Theodor Angele: Die Raubvögel der Welt. *Oberösterreichischer Kulturbericht* **1/1954**, 3 pp.
- KLOIBER, Ä. (1955): Theodor Angele und seine Raubvogelsammlung. *Notring Almanach*: 46-47.
- KÜHNELT, W. (1978): Penther Arnold. *Österr. Biogr. Lexikon. 1815-1950. VII*. Wien, p. 410.
- LOVE, J.A. (1982): Harvie-Brown – a profile. *Scottish Birds* **12**: 49-53.
- MALICKY, M. (1998): Neue Konzepte und Methoden für die tiergeographische Datenbank Österreichs – ZOODAT. Diplomarbeit Univ. Linz, Österreich, 124 pp.
- MALICKY, M. & G. AUBRECHT (2002, in print): Die biogeografische Datenbank ZOBODAT (ehemalige ZOODAT) am OÖ. Landesmuseum/Biologiezentrum in Linz, Oberösterreich – eine öffentliche Einrichtung für Wissenschaft und Naturschutz im Umfeld nationaler und internationaler Kooperationsmöglichkeiten. *Entomologica Austriaca* **4/2001**: 8-14.
- MEARNS, B. & R. MEARNS (1998): *The Bird Collectors*. Academic Press, London, 472 pp.
- NIETHAMMER, G. (1972): Otto Garlepp zum Gedächtnis. *Vogelkdl. Ber. Niedersachsen* **4**: 59-64.
- PALMER, T. S. (1947): Seton, Ernest Evan Thompson. p. 516 in: *Biographies of members of the American Ornithologists' Union* (eds. Palmer T.S. et al., 1954, reprinted from „The Auk“ 1884-1954). The Lord Baltimore Press, Baltimore, MD, 630 pp.
- PHELPS, W. H. (1944): Resumen de las Colecciones Ornitológicas Hechas en Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana da Ciencias Naturales, Oct-Dic*, **61**: 325-444.
- REICHENOW, A. (1900-1901): *Die Vögel Afrikas. Bd. I. Geschichte: XVIII-XIX*.
- REICHL, E. R. (ed.) (1986): *Computers in Biogeography. Schriftenreihe für Informatik*. Trauner Verlag, Linz, 224 pp.
- SCHALOW, H. (1881): Johann Maria Hildebrandt †. *Ornithol. Cbl.* **6**: 119-120.
- SCHMIDT, R. (1919): Nachruf Wilhelm Schlüter. *Z. f. Ornithol. Oologie* **24**: 7-10.
- SCHUSTER, W. (1904): Nachruf [Dombrowski]. *Zool. Garten* **45**: 319-320.
- STONE, W. (1928): Lano, Albert. – pp. 338-339 in: *Biographies of members of the American Ornithologists' Union* (eds. Palmer T.S. et al., 1954, reprinted from „The Auk“ 1884-1954). The Lord Baltimore Press, Baltimore, MD, 630 pp.
- TAYLOR, H.R. (1903): In memoriam: Chester Barlow. *The Condor* **5,1**: 2-7.
- TRATZ, E.P. (1954): Würdigung [Angele]. *Der Anblick* **8/1954**: 306-307.

Dr. Gerhard AUBRECHT, Biology-centre of the Museum of Upper Austria, J.-W.-Klein-Straße 73, A-4040 Linz/Austria, g.aubrecht@landesmuseum-linz.ac.at, www.biologiezentrum.at

Ornithological Databases at some German Natural History Museums

Gerald MAYR, Goetz RHEINWALD & Friederike WOOG

Forschungsinstitut Senckenberg, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig and Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

Abstract. At the moment there is no cataloguing software worldwide that fits all demands for avian collections. Scientists working at three German Natural History Museums report on their cataloguing system and demonstrate their experience. This joint lecture was presented at the symposium to stimulate the discussion on the status and progress in bird collection cataloguing in Europe. Is there any advice that can be given to those that have not started cataloguing yet?

Key words. Cataloguing, avian collections, experience in ornithological cataloguing, Germany

1. INTRODUCTION

Until now there has been no joint initiative for all bird, animal or natural history collections in Germany to develop a cataloguing software for the computerisation of museums and institutes. The same is true on the international level. In this situation several natural history museums and institutes started to develop a cataloguing software on their own. In this joint paper we give an insight into the progress and failure of three large German natural history museums. After reports about the Research Institute Senckenberg, Frankfurt, the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, Bonn and the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart we discuss the possibility to access data from different databases by means of a common internet platform, i.e. using the software Species Analyst (<http://speciesanalyst.net/>) (TSA, see the paper of PETERSON & NAVARRO-SIGÜENZA, this issue).

2. GERALD MAYR: DATABASES USED AT THE ORNITHOLOGICAL SECTION OF THE RESEARCH INSTITUTE SENCKENBERG

The ornithological section of the Research Institute Senckenberg in Frankfurt has so far entered about 16,000 data sets into the database system Microsoft ACCESS. The entire skeleton and spirit collection (about 4,000 specimens each), and about 8,000 of a total of more than 90,000 skins as well as all newly acquired specimens have been entered into the database. Due to limited personnel capacities, the current entry rate of earlier specimens (which are catalogued on index cards) is rather low: about 2,000 specimens a year. Only those data which are already on index cards are entered into the database, i.e. the name of the taxon, collecting data, locality, and the collector. The locality names are updated, but not verified

against the actual specimen label; coordinates are normally not added. The taxonomy follows PETERS (1931-62). Currently, collection data stored in ACCESS are not available on the internet.

In the course of 2002, a new database system was installed which is especially designed for the Research Institute Senckenberg and is named SESAM (SENCKENBERGISCHE SAMMLUNGEN, i.e. Senckenbergian collections). The complete information currently stored in ACCESS will be transferred into SESAM, so that none of the current data sets is lost. SESAM will be used by all sections of the Research Institute Senckenberg. Therefore, a large variety of data fields will exist to meet the needs of all sections of the institute. It will then be possible to add digital scans of the original labels, additional fields for the identification history of a given specimen and all loan arrangements of a particular specimen.

SESAM is a relational data base, so that common data sets, like coordinates for a defined locality, will be available to all users and are entered by any person into SESAM only once. Some data, not yet specified, will later on be accessible for external users over the internet.

3. GOETZ RHEINWALD: CATALOGUING AT THE ORNITHOLOGICAL SECTION OF THE ZOOLOGICAL RESEARCH INSTITUTE AND MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

In the early 1980s we started with an inventory of the skin collection. Based on the inventory we prepared a card index for each taxon, i.e. to species or subspecies level. As far as time was available we then transferred the data of the labels onto the cards. The skeleton collection as well as the fluid collection have already been on index cards since the end of the 1960s. When about 50 % of all skins were entered onto these cards, the elec-

tronic age started. On the basis of PARADOX, the cataloguing software BIODAT (first version) was developed, and since the beginning of the 1990s cataloguing had to switch from cards to electronic databasing.

We learned to handle a rather difficult cataloguing system and until 1997 we entered another 20 % of the skin collection into BIODAT (first version). Meanwhile, the experts had developed another version of BIODAT which is much easier to handle. The new relational database is linked with several thesauri, one containing the avian system and another geography with coordinates for all localities in the background. It is possible to build up these thesauri by adding taxa and names of locations, but it is more desirable to import both tables from elsewhere.

There are two fundamental disadvantages in the new version of BIODAT. One is that all entries of the labels have to be verified in advance. That means firstly, that the taxon name has to be adjusted to the thesaurus stored in the background. At the moment BIODAT is not able to deal with synonyms. It also means that all localities have to be checked and changed according to the most recent geographical thesauri. It is this second point which does impend the transfer of those 20 %

computerized skins from the first version into the second one, so that all entries between the beginning of the 1990s and 1997 have been lost.

The second „mistake“ is more serious. In the first version we had a master file number for every specimen that connected the different tables in the database. In the second version, the collection number connects the different tables. But for this task the collection numbers have to be in numeric format (numbers only). All labels from the days of Alexander Koenig – we have many thousands of skins from that time – have an alphanumeric format: a combination of Greek and Roman letters, with Arabic and Roman numerals. This means that we would have to change about one third of the collection numbers in the avian skin collection. It is obvious that this will never be done.

At the moment, all computerizing of the collection has been stopped and we are discussing the possibility to start anew with a rather simple system like ACCESS or EXCEL because it is always possible to transfer data from such a simple database to a more sophisticated database, the opposite way being more difficult. It is our feeling that BIODAT is an excellent tool for collection management but not for cataloguing.

Fig. 1: Entry mask of IMDAS-Pro®

4. FRIEDRIKE WOOG: IMDAS PRO® – A SCIENTIFIC DATABASE FOR MUSEUM COLLECTIONS

In 1997, as part of the MusIS (Museum Information System) Project, the State of Baden-Württemberg contracted Joanneum Research to adapt their IMDAS-Pro® inventory software for the use at museums. The aim was to develop a large-scale database which would serve all museums in Baden-Württemberg. To develop the database for the use in natural history collections, a pilot project was launched at the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS). Both, scientists and computer specialists (Angela JANDL and Markus GRABERT) worked out the structure and user interfaces of the database, and after various tests and improvements IMDAS-Pro® is now being used by various departments (i.e. in malacology, palaeontology and photographic archive). Numbered museum objects can be linked with data on i.e. sound, digital photographs, literature, preservation technique or habitat. So far, about 50,000 bird data sets have been stored in a dBase database, but the transfer of the complete dataset into IMDAS-Pro® is planned.

The IMDAS-Pro® database is a relational database for multi-users with ORACLE® or for single-users with WINDOWS®. It contains about 370 data fields with over 200 background tables and links with numerous thesauri (i.e. systematics, location, collector). The thesauri can be updated easily. Import and export of data from other programs is possible as well as user restrictions (i.e. for guests or volunteers).

Media objects can be inventoried, i.e. sound or film, with information on when and where a tape was recorded, under what conditions, duration etc. Digitised images (i.e. photographs, sonagrams) can be linked to the main objects. Simple, detailed, complex and even SQL searches are possible. For curators, this is probably the most important tool. Searches can be carried out using ,and‘, ,or‘ and ,and not‘ commands. Searches are not restricted to the bird database. It is possible to search objects within other databases at the museum (mammals, fossils). Within the systematics database, details about the taxonomic status of a species can be found (at the moment after HOWARD & MOORE 1998). Subspecies can be included, but a complete thesaurus is not yet available.

IMDAS-Pro® is more than a simple program for inventoring museum specimens. It is a complex database that allows linking data with multiple thesauri and from different collections. Thesauri on the systematics of molluscs and mammalian fossils as well as geographical regions i.e. Germany, Pacific islands and Ecuador are being developed or refined.

5. DISCUSSION

With their software „Species Analyst“ (<http://tsadev.speciesanalyst.net/>), Townsend PETERSON and colleagues have shown that it is possible to access different kinds of databases on natural history collections worldwide from a common platform. Therefore, it is not necessary to use a particular database, but one that suits an institution best. The variety of databases available is confusing and the choice which one to use will be difficult for many. For more information on this point see in PETERSON & NAVARRO-SIGÜENZA, this issue.

In order to save time and money, institutions that have not yet started to computerize their collection are advised to use existing software, such as IMDAS Pro®, SESAM or Specify 4.0. Contact addresses for test versions are given below. The databases available vary in their complexity, and, more importantly, cost. A single user license for the sophisticated IMDAS Pro® is about □ 1050,- + tax, the SESAM software is still at a trial stage and Specify 4.0 is free (download at <http://usobi.org/specify/>). Small museums may not be able to afford a database like IMDAS Pro® and may use a less expensive or free option such as Specify 4.0, that fulfills most requirements.

If an institution decides to develop their own database anyway, we advice to follow the adapted guidelines of the DNFS (1997). The entry mask should contain the fields as in Fig.2, where we distinguish between obligatory fields (in bold), general fields and facultative fields (*).

We recommend not to store too many data under „remarks“ but to create additional, optional fields, i.e. for measurements, colours etc. Everyone should start to computerize their collection data as soon as possible, to save time when answering data requests and to be able to share the data worldwide. Even using a relatively simple Access or Excel table is possible, as export options within these programs will allow data transfer to a more complex database. Some scientists and collection managers hesitate to simply transfer data from bird labels or index cards onto the computer without thoroughly checking and reidentifying the bird in the hand. Although at some point this needs to be done, it takes a lot of time and, especially for large collections, it may not be possible to finish this task in the lifetime of one person. Therefore, we suggest computerizing data in a rough, first run. This can even be done by data inputters or students without any thorough knowledge in ornithology. When checking the input data, simple data queries will quickly show where data needs to be checked, changed or

Systematic	Locality	Object	Others
Phylum	Continent	Coll. number	Collector
Class	Country	Field coll.number	Coll. method
Order	Province	Conservation	Wing length
Family	Area	Age	Tail length
Genus	Locality	Sex	Bill length
Species	Latitude	Diff. parts***	Bill depth
Subspecies	Longitude	Room*, Closet*, Drawer*	Tarsus- Metatarsus length
Subclass*	Method to gain coordinates**	Coll. date	Claw length
Suborder*			Eye colour
Subfamily*	Biogeogr. region		Colour of bare parts
Subgenus*	Ecological data		Size of gonads
Identifier			Remarks
Classification following			

** = gained by GPS, Times Atlas, estimated value, Gazetteer or others

*** = from the same specimen parts exist in another collection (skeleton, fluid, tissue)

Fig. 2: Fields for the entry mask. Obligatory fields in bold, facultative fields with *.

improved. Once the data is in the database this can be easily queried i.e. for certain specimens or specimens coming from a particular country. In a data use agreement the museum can state that data may be inaccurate and that researchers shall not use the data unchecked. Any serious scientist will visit a collection to check the provided data anyway. With the help of these visiting specialists data can be improved further and further. If there is ever such a thing as a final state of the database, it should contain coordinates so that the name and the spelling of a given locality is clear, the specimens should be identified to the subspecies level and the name of the taxon should agree with one of the accepted avian classifications. If possible, the collection date should be verified according to the life data of the collector and where possible checked against a diary of the collector. To simplify future data entry, thesauri on taxa, geographic information or collectors should be developed.

Regardless of the database in use, splitting up work on thesauri on i.e. different geographical regions or collectors between museums world-wide could avoid duplicate efforts. As most databases can be made compatible, a thesaurus from one museum could be linked or combined with the thesauri in use by another museum. A comparative thesaurus of bird species and subspecies as developed by Rémy BRUCKERT from MNHN, Paris (see this issue) could be shared with museums throughout Europe to avoid further duplicate efforts. An important step would be to set up a European thesaurus working group to coordinate these efforts.

Our natural history collections are the basis for thorough science on avian systematics, taxonomy, evolution, ecology, morphology, changes in bird distribution and contain tissues for environmental studies. Transferring this valuable information from dusty cabinets into a database is the first, most important step to safeguard collections in the future. Funding bodies should understand the importance of databasing these unique witnesses of natural history and provide sufficient funding.

Useful web-sites:

International Working Group on Taxonomic Databases – <http://www.tdwg.org/>

GBIF (Global Biodiversity Information Facility) – <http://www.gbif.org/>

Contact addresses for

Specify 4.0 <http://usobi.org/specify/>

IMDAS Pro® grabert.smns@naturkundemuseum-bw.de, or Markus GRABERT, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Tel. +49/711/8936255

SESAM Lothar.Menner@senckenberg.de, or Lothar MENNER, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt/M, Tel. +49/69/7542363

Literature

Direktorenkonferenz naturwissenschaftlicher Forschungssammlungen Deutschlands (1997): Datenbanken und Datenbankanwendungen zur Sammlungsverwaltung an Instituten der DNFS – ein Zwischenbericht. – EDV-Arbeitsgemeinschaft der DNFS.

Dr. Gerald MAYR, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt/M, email: Gmayr@sng.uni-frankfurt.de

Dr. Goetz RHEINWALD, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, e-mail g.rheinwald.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Friederike WOOG, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, e-mail: woog.smns@naturkundemuseum-bw.de

eBEAC — electronic Bulletin board for European Avian Curators

Jörn P. W. SCHARLEMANN

Bird Group, The Natural History Museum, Tring, UK

The electronic Bulletin board for European Avian Curators (eBEAC) emerged from discussions during the 1999 British Ornithologists' Union/The Natural History Museum/British Ornithologists' Club/BirdLife International conference and workshop (BROOKE 2000, COOPER 2000). Considering that email is now widely available, workshop participants decided that an email list to discuss matters relevant to avian curators, curation and collections would be useful. Further, participants felt that a list with a European focus would be preferable to joining AVECOL, the electronic bulletin board for bird collections and curators based in the United States (REMSEN 2001).

eBEAC is intended for curators and collection managers of European museums, but anyone working in curation, management or archiving of bird collections elsewhere is not excluded. It provides an informal forum for European bird curators and collection managers. Discussions on specimen exchange, curation techniques, whereabouts of specimens, types and parts of collections, conference announcements, jobs, current debates (e.g. active collecting), changes in legislation, database projects, or anything else related to avian collections and curation are encouraged. Currently, with a single email one can reach 66 curators from 51 museums or organisations in 23 countries that are subscribed to eBEAC.

The computer running eBEAC is based at The Natural History Museum, London, U.K., using the major-

domo software. eBEAC is a closed list, i.e. only subscribers can read and post messages to the list. Messages are not moderated. Presently, messages posted on eBEAC are neither archived nor is a digest version available. To subscribe to eBEAC send an email to majordomo@nhm.ac.uk containing the following two lines:

subscribe eBEAC

end

Questions relating to eBEAC or technical problems should be emailed to owner-eBEAC@nhm.ac.uk.

Literature

- Brooke, M. de L. (2000): Why museums matter. *TREE* 15: 136-137
- Cooper, J. (2000): Report on Why museums matter: Avian archives in an age of extinction. A conference hosted jointly by the BOU, The Natural History Museum, British Ornithologists' Club and BirdLife International at Green Park, Buckinghamshire, 12-14 November 1999. *Ibis* 142: 347-348.
- Remsen, J.V. (2001): AVECOL – <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/AVECOLintro.html> (accessed 10.12.2001).

Jörn P. W. SCHARLEMANN, Bird Group, The Natural History Museum, Akeman Street, Tring, HP23 6AP, U.K. or

Conservation Biology Group, Department of Zoology, University of Cambridge, Downing Street, Cambridge, CB2 3EJ, U.K., email: jors@nhm.ac.uk

Global Register of Migratory Species

Klaus RIEDE

Alexander Koenig Research Institute and Museum of Zoology, Bonn

SUMMARY

The „Global Register of Migratory Species“ – GROMS summarises information about migratory species in digital format. Up to now, GROMS concentrates on „true migrants“, showing clearly predictable back-and-forth migrations covering distances larger than 100 km. The system has been designed to administer digital distribution maps in GIS format (GIS: Geographical Information System), which can be exported to any other application. Maps are on a global scale. Sources are major reviews (e.g., Birds of

the World: DEL HOYO et al., 1992-2001, www.hbw.com). Further geo-information includes sites (point information) or flyways, or satellite tracks, including software for animated display. The GROMS is available as a book with CD-ROM, or a web-version at www.groms.de.

Klaus RIEDE, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany; email: k.riede.zfmk@uni-bonn.de

ZEFOD - Register for Biological Research Collections in Germany

I. BRAKE², W. BRAUN¹, E. GROB³, D. GUTTWEIN¹, F. KLINGENSTEIN³, K.-H. LAMPE² & S. ROSCHER¹

SUMMARY

Only occasional overviews and analyses of botanical and zoological research collections in Germany exist at the moment, but individual collections are in various stages of self documentation. The existing data will be combined by ZEFOD, systematized and, together with new data, presented via the Internet as an expandable, interactive information network for a broad range of users in science, administration and the general public. Apart from an overview of collections, the ZEFOD information system will provide a structural and content-orientated description of biological research collection in Germany based on metadata provided by collection holders. The collections included are zoological and botanical collections in museums, universities, zoological gardens, and botanical gardens. To record the metadata, questionnaires have been designed, mailed to the collection holders, and made available via the ZEFOD homepage (www.genres.de/zefod). Metadata areas covered include data on the institution or collection holder (address, contacts, staff), general information about the collection (taxonomic and geographical foci, state of documentation), and a description of the collec-

tion's contents (number of subjects, degree of computer recording, number of nomenclatural types).

ZEFOD stands for „Zentralregister für biologische Forschungssammlungen in Deutschland“. The project is funded by the Federal Research Ministry (BMBF) within the framework of the research focus „Biodiversity and Global Change (BIOLOG)“ and is a direct contribution to international initiatives like the ‘Global Taxonomic Initiative (GTI)’, the Convention on Biological Diversity (CBD), and the ‘Global Diversity Information Facility (GBIF)’. ZEFOD is co-ordinated by the German Centre for Documentation and Information in Agriculture (ZADI), the Botanical Institute and Botanic Garden of the University of Bonn and the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig.

Contacts:

1) <http://www.zadi.de/igr/>

2) <http://www.uni-bonn.de/museumkoenig>

3) <http://www.uni-bonn.de/biogart>

SAVINICH, Irina & ILJINSKY, Ivan: The past and the present of bird collections in the Zoological Museum of the Department of Vertebrate Zoology, St. Petersburg university	164-166
KALYAKIN, Mikhail V. & TOMKOVICH, Pavel S.: History of bird collections at the Zoological Museum of the Moscow university and their role for Russian ornithology	167-172
VODOLAJSKAYA, Tatyana: The history of the bird collection of the Museum of Zoology, Kazan State University	173

Avian Collections of single Persons

STEINHEIMER, Frank D.: Darwin, Rüppell, Landbeck & Co. – important historical collections at the Natural History Museum, Tring	175-188
HOHORST, Behrend & VAN DEN ELZEN, Renate: The private bird collection of Dr. Peter Frey at Naturkundliches Heimatmuseum Düsseldorf-Benrath	189-190
MÖLLER, Eckhard & NOTTMEYER-LINDEN, Klaus: Search for the Green Woodpecker from Schwennigsdorf – the early bird collecting of Alexander Koenig	191
GÜNTERT, Marcel: The Goeldi collection in Bern	192
BOEV, Zlatozar: The ornithological collection of Emil Werner in the National Museum of Natural History in Sofia	193-195
VIOLANI, Carlo G. & BARBAGLI, Fausto: The whereabouts of Salvadori's bird collections	196

Computerizing Avian Collections

BRUCKERT, Rémy: A relational database as a tool in ornithological taxonomy and comparative systematics	197-204
PETERSON, A. Townsend & NAVARRO-SIGÜENZA, Adolfo G.: Computerizing bird collections and sharing collections data openly: why bother?	205-212
AUBRECHT, Gerhardt: Linking specimens and collectors – a pilot study (The Th. ANGELE bird collection and the database ZOBODAT)	213-220
MAYR, Gerald, RHEINWALD, Goetz & WOOG, Friederike: Databases at some German natural history museums	221-224

Communication

SCHARLEMANN, Jörn P. W.: eBEAC – electronic bulletin board for European avian curators	225
BRAKE, I., BRAUN, W., GROß, E., GUTTWEIN, D., KLINGENSTEIN, F., LAMPE, K.-H. & ROSCHER, S.: ZEFOD – Register for biological research collections in Germany	226
RIEDE, Klaus: Global Register of Migratory Species	227



Contents

Editor's note 89

Introduction

VAN DEN ELZEN, Renate: Bird collections and biodiversity – the scientific contribution of natural history museums 91-95

Investigations on the Basis of Avian Museum Collections

PAYNE, Robert B. & SORENSON, Michael D.: Museum collections as sources of genetic data 97-104
 HELBIG, Andreas J.: Molecular phylogenetics - what can museums contribute? 105-108
 MARTENS, Jochen, ECK, Siegfried, PÄCKERT, M. & SUN, Y.-H.: Methods of systematic and taxonomic research on passerine birds: the timely example of the *Seicercus burkii* complex (Sylviidae) 109-118
 LEISLER, Bernd & WINKLER, Hans: Morphological convergence in papyrus dwelling passerines 119
 FRAHNERT, Silke & ADE, Manfred: Historical collection material – what information can it provide for the study of the change of biodiversity? 120
 POTAPOV, Roald L.: Bird species in ornithological collections as a unique source of information ... 121-125
 HROMADA, Martin, KUCZYŃSKI, Lechosław, KRIŠTIN, Anton, & TRYJANOWSKI, Piotr: Ecological studies in the museum: Great Grey Shrikes of different phenotypes use different foraging niches 126
 KUCZYŃSKI, Lechosław, TRYJANOWSKI, Piotr, ANTCZAK, Marcin, SKORACKI, Maciej & HROMADA, Martin: Repeatability of measurements and shrinkage after skinning: the case of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor* 127-130
 MEY, Eberhard: Bird study collections – an essential resource for collecting ectoparasites, in particular chewing lice 131-135

Avian Collections in Europe

BARREIRO, Josefina: The scientific bird collections in Spain: The Museo Nacional de Ciencias Naturales bird collection 137-140
 STEINHEIMER, Frank D.: Bamberg's natural history museum – the scientific significance of small collections 141-146
 BAUERNFEIND, Ernst: The Vienna bird collection: History and main research focus 147-149
 LOUETTE, Michel: Biodiversity challenges for Central Africa and the role of the Tervuren museum's program in data sharing 150
 REJT, Lukasz & MAZGAJSKI, Tomasz D.: The bird collection in the Museum and Institute of Zoology (Polish Academy of Sciences) 151-152
 TOMJALOJC, Ludwik: Main ornithological collections in southern Poland 153-155
 LOSKOT, V.M.: The history and scientific significance of the ornithological collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 156
 BOEV, Zlatozar: The ornithological collections of the National Museum of Natural History of the Bulgarian Academy of Sciences: their history and scientific value 157-163

QL
1
B72z
NH

Bonner zoologische Beiträge

MUSEUM
MAR 25 2004
LIBRARIES

Herausgegeben vom
Zoologischen
Forschungsinstitut
und Museum
Alexander Koenig,
Bonn



Band
51
Heft 4
2003 (2002)

Bonner zoologische Beiträge werden publiziert im Eigenverlag Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany)

Die Zeitschrift erscheint mit vier Heften im Jahr, zum Preis von 11,50 € je Heft bzw. 46,- € je Band incl. Versand. Korrespondenz betreffend Abonnement, Kauf oder Tausch bitten wir zu richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany). E-mail: d.steinebach.zfmk@uni-bonn.de.

© Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn, Germany

ISSN 0006-7172

Druck: J.F.Carhaus, Bonn

Bonner zoologische Beiträge

Editorial Board

(in brackets: editorial competence)

- Prof. Dr. Michael SCHMITT (editor-in-chief, Coleoptera, theory), Tel./Fax: +49 228-9122 286, E-mail: m.schmitt@uni-bonn.de
- Dr. Renate VAN DEN ELZEN (Vertebrata, except Mammalia), Tel. +49 228-9122 231, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: r.elzen.zfmk@uni-bonn.de
- Dr. Bernhard A. HUBER (Invertebrata, except Insecta), Tel. +49 228-9122 294, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.huber.zfmk@uni-bonn.de
- Dr. Gustav PETERS (Mammalia, bioacoustics), Tel. +49 228-9122 262, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: g.peters.zfmk@uni-bonn.de
- Dr. Bradley J. SINCLAIR (Diptera, language advisor), Tel. +49 228-9122 292, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.sinclair.zfmk@uni-bonn.de
- Dr. Dieter STÜNING (Insecta, except Coleoptera and Diptera), Tel. +49 228-9122 220, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: d.stuening.zfmk@uni-bonn.de

Editorial office:

Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany

Advisory Board

- Prof. Dr. Miguel Angel ALONSO-ZARAZAGA, Museo nacional, Ciencias Naturales, E-28006 Madrid, E-mail: zarazaga@mncn.csic.es
- Prof. Dr. Ulrike ASPÖCK, Naturhistorisches Museum, 2. Zoologische Abteilung (Insekten), Postfach 417, A-1014 Wien, E-mail: ulrike.aspoeck@nhm-wien.ac.at
- Prof. Dr. Paolo AUDISIO, Università di Roma „La Sapienza“, Dip.Biol.Anim. e dell'Uomo (Zool.), Viale dell'Università 32, I-00185 Roma, Tel.: +39 6-49914744, E-mail: paolo.audisio@uniroma1.it
- Prof. Dr. Aaron M. BAUER, Villanova University, Department of Biology, 800 Lancaster Avenue, Villanova, PA 19085-1699, USA, Tel. +1-610-519-4857, Fax +1-610-519-7863, E-mail: aaron.bauer@villanova.edu
- Dr. Jürgen HAFFER, Tommesweg 60, D-45149 Essen, Tel.: +49 201-710426, E-mail: j.haffer@web.de
- Prof. Dr. Andreas J. HELBIG, Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Vogelwarte Hiddensee, D-18565 Kloster, Tel.: +49 38300-212, Fax: +49 38300-50441, E-mail: helbig@mail.uni-greifswald.de
- Dr. Jeremy D. HOLLOWAY, The Natural History Museum, Department of Entomology, Cromwell Road, London SW7 5BD, U.K., E-mail: j.holloway@nhm.ac.uk
- Dr. Marion KOTRBA, Zoologische Staatssammlung, Diptera, Münchhausenstr. 21, D-81247 München, Tel.: +49 89-8107 147, Fax: +49 89-8107 300, E-mail: marion.kotrba@zsm.mwn.de
- Prof. Dr. Boris KRYŠTUFEK, Slovenian Museum of Natural History, P.O.Box 290, SI-1001 Ljubljana, E-mail: boris.krystufek@uni-lj.si
- Prof. Dr. Sven O. KULLANDER, Swedish Museum of Natural History, Department of Vertebrate Zoology, P.O. Box 50007, SE-104 05 Stockholm, E-mail: sven.kullander@nrm.se
- Prof. Dr. Steven PERRY, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Institut für Zoologie, Poppelsdorfer Schloss, D-53115 Bonn, Tel. +49 228-73 3807, E-mail: perry@uni-bonn.de
- Dr. Wolfgang SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany, Tel. +49 711-8936 221, Fax +49 711-8936 100, E-mail: schawaller.smns@naturkundemuseum-bw.de
- Dr. W. David SISSOM, Dept. of Life, Earth and Environmental Sciences, W. Texas A. & M. University, WTAMU Box 60808, Canyon, Texas 79016, USA, E-mail: dsissom@wtamu.edu/dsissom@wtamu-mathl.wtamu.edu
- Dr. Miguel VENCES, University of Amsterdam, Zoological Museum, Mauritskade 61, PO Box 94766, NL-1090 GT Amsterdam, The Netherlands, Tel. +31 20-525 7319, E-mail: vences@science.uva.nl
- PD Dr. Heike WÄGELE, Ruhr-Universität, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie, Gebäude NDEF 05/755, D-44780 Bochum, Tel.: +49 234-322 4585, p: +49 2325-61991, Fax: +49 234-322 4114, E-mail: heike.waegle@ruhr-uni-bochum.de
- PD Dr. Erich WEBER, Eberhard-Karls-Universität, Zoologische Schausammlung, Sigwartstr. 3, D-72076 Tübingen, Germany, E-mail: erich.weber@uni-tuebingen.de

Annotated Checklist of the Mammals of the Republic of Macedonia

Boris KRYŠTUFEK¹⁾ & Svetozar PETKOVSKI²⁾

¹⁾Slovenian Museum of Natural History, Ljubljana, Slovenia

²⁾Macedonian Museum of Natural History, Skopje, Republic of Macedonia.



Abstract. Eighty-two mammals in 51 genera, 18 families and 6 orders occur in the Republic of Macedonia. Eight species were introduced, either deliberately or accidentally by humans, and the red deer, *Cervus elaphus*, has been reintroduced. The number of recent human induced extinctions is low, and includes, besides the red deer, also the golden jackal, *Canis aureus*.

Any domesticated mammal has established permanent feral populations. Among the 25 taxa originally named and described from the Republic of Macedonia, three are currently considered to be valid species: *Talpa stankovici*, *Microtus felteni*, and *Mus macedonicus*. All new names, proposed for Macedonian mammals are listed and type localities are shown on a map. Distribution of 20 species is spot mapped.

Key words. Mammalia, status, biogeography, distribution, bibliography

INTRODUCTION

1.1. General

The Republic of Macedonia, one of the top European hot spots of biodiversity (GASTON & RHIAN 1994), has attracted considerable attention of naturalists in this century. Consequently, compared with the general level of knowledge in the Balkans, its mammal fauna is fairly well known. The results, however, have been published in numerous, very different languages and are widely scattered in many periodical or occasional publications, at least some of which are not easily accessible. Thus, the aim of this checklist is to provide the reader with an up-to-date summary of the current state of knowledge concerning Macedonian mammals. Although all available published information known to the authors has been considered, the report is also based on the authors' first hand experience with the mammals of the Republic of Macedonia.

1.2. Geography

The Republic of Macedonia is located in the central part of the Balkan Peninsula (Fig. 1). It has existed within its present borders since 1945 as one of the federal units of the Socialist Federal Republic of Yugoslavia; in 1991 the Republic of Macedonia declared its independence. Until 1912, this area was a part of the Ottoman Empire, then was included as Southern Serbia within the Kingdom of Serbia (until 1918), and then within the Kingdom of Yugoslavia (until 1941). The area under study should not be confused with the province of Macedonia in northern Greece.

Republic of Macedonia consists of three main natural units (Fig. 1): the mountainous eastern and western

regions and the lowlands. The first two are delimited by the River Vardar. Western Macedonia is a part of the Šara-Pindus mountain massifs (highest peak 2748 m), while Eastern Macedonia contains portions of the Rhodope mountains (highest peak 2252 m). The bedrock is mostly sediments of the Lower Palaeozoic, as well as metamorphic rocks with occasional limestones. The Macedonian lowlands stretch primarily along the River Vardar, albeit there is also an extensive lowland (Pelagonija) in Western Macedonia.

Summers are hot and winters generally cold. The average temperature of the warmest month in the lowlands is 26.0°C (Demir Kapija), and of the coldest, -0.1°C (Skopje). The climate is dry with annual precipitation up to about 600 mm in the lowlands. Temperatures rapidly drop with increasing altitude; the average temperature of the warmest month on Mt. Pelister (at an altitude of 1220 m) is 18.9°C and of the coldest month, -1.9°C. Mt. Pelister receives annual precipitation of 1060 mm; however, precipitation is lower in the majority of remaining mountains. Mediterranean climatic influences penetrate along the River Vardar as far north as Skopje, but the effects generally remain to the south of Demir Kapija.

The indigenous vegetation of the lower altitudes is forests of *Quercus pubescens*, *Q. cerris* and *Carpinus orientalis*. The dry areas of south-eastern Macedonia are overgrown with degraded remnants of *Q. coccifera* shrublands. At higher altitudes forests are mainly of *Q. petraea* and *Fagus moesiacus*. For more comprehensive information about vegetation see JOVANOVIĆ et al. (1986).

Lower areas are subject to intensive cultivation, the forests being preserved only in the mountains. Nevertheless, montane forests are also frequently overex-

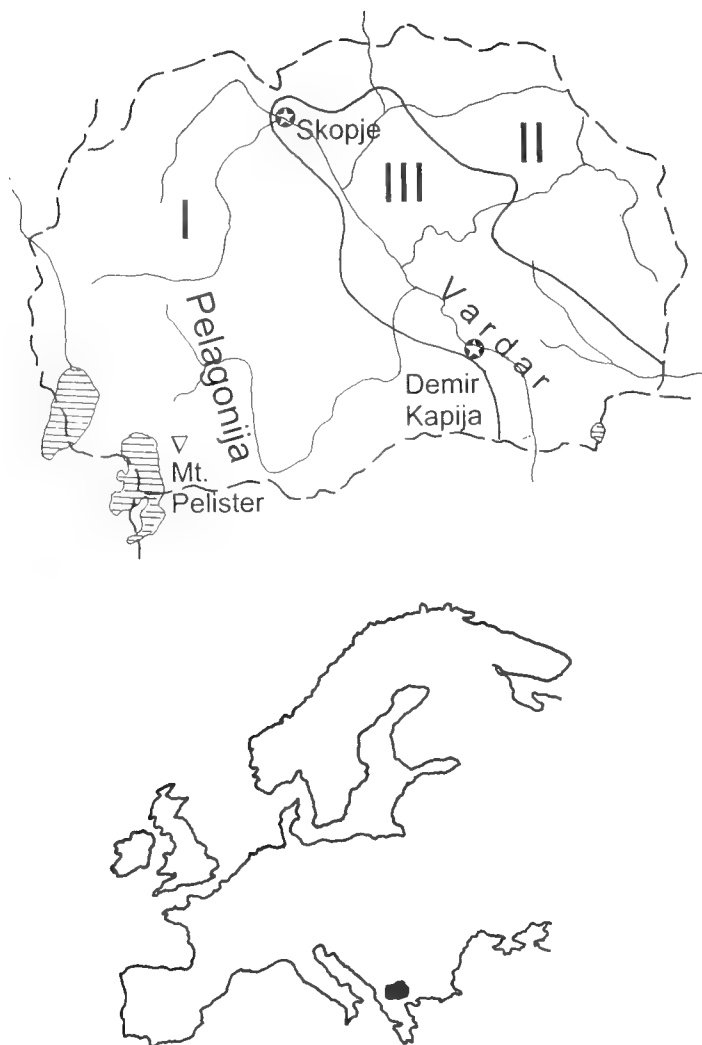


Fig. 1. The three main natural regions of the Republic of Macedonia. I – Western Macedonia, II – Eastern Macedonia, III – low Macedonia. See text for explanation.

plotted, and cleared pastureland above the tree line is usually overgrazed by extensive sheep flocks. Impacts from human activities are more obvious in Eastern Macedonia (25–50% of area under cultivation) than in Western Macedonia (10–15% of area being cultivated). The human population of the Republic of Macedonia (area 25,713 km²) is 2,034,000 (1991), which gives an average density of 79 persons per km² (45 per km² in 1948).

1.3. History of Mammal Research

The first known mammal research in the territory of the present Republic of Macedonia was undertaken by a German zoologist, F. DOFLEIN, during World War I (DOFLEIN 1921). In the post-war period, extensive studies of Macedonian fauna were initiated by S. KARAMAN from the Natural History Museum in Skopje (established in 1926). KARAMAN was a zoologist of broad scientific interest. Mammal papers (KARAMAN 1929, 1931, 1937) are only a minor part of his exten-

sive bibliography. The most detailed research on Macedonian mammals was, however, performed by the Russians, V. E. MARTINO and his wife E. V. MARTINO. During the period between the First and Second World Wars, this couple organised field expeditions to different parts of region which, at that time, had not been explored by any researcher of mammals: Mt. Pelister (1929), Mt. Bistra (1933), Mt. Korab (1935), Mts. Jakupica and Karađica (1937), and Mt. Kožuv (1938).

In addition, the MARTINOS also studied specimens collected either by themselves or by their collaborators from Ohrid, Gevgelija, Kočani, Prilep, Mt. Šar planina, Skopje, Kumanovo, and Mariovo. Of the 25 new names proposed so far for Macedonian mammals, 14 were published by the MARTINOS. Among numerous other papers (see list of references) they also provided the first list of the mammals from this region, then known as Southern Serbia (MARTINO, V. 1939a); the 75 specific and subspecific names indicate the presence of 61 different species, as they are understood today. Shortly before World War II, B. M. PETROV began his lifelong study of the mammals of the region by his independent collection of insectivores, bats, and rodents in the Vardar valley (PETROV 1939a, b, 1940).

After 1945, Macedonian mammals attracted the attention of researchers from Skopje (A. DIMOVSKI, L. STOJANOVSKI), Belgrade (B. M. PETROV, A. RUŽIĆ-PETROV, Đ. MIRIĆ, M. TODOROVIĆ, I. R. SAVIĆ, M. TODOROVIĆ, Z. DUNĐERSKI, S. ŽIVKOVIĆ, D. RIMSA), Zagreb (B. ĐULIĆ, Z. VIDINIĆ), and Germany (F. FELTEN, F. MALEC, G. STORCH, H. HACKETHAL, G. PETERS). A Catalogue of the mammals of the Socialist Federal Republic of Yugoslavia, compiled by B. ĐULIĆ and Đ. MIRIĆ (1967), is still the most recent checklist available for Macedonian mammals; 70 species, as understood today, are listed (introductions were not considered). Although nomenclature and taxonomy are out of date in several cases, the Catalogue is still a valuable source for references published by the mid-1960s.

Further information concerning the history of mammal research in the Republic of Macedonia may be found in the papers of ĐULIĆ (1987), PETROV (1992), and ZIMMERMANN (1962).

2. Material and Methods

This checklist is based on published information (see list of references); however, we also consulted specimens in the collections of the Slovenian Museum of Natural History, Ljubljana; Macedonian Natural History Museum, Skopje; Natural History Museum, London (MARTINO's collection); Naturhistorisches Museum Wien, Vienna; Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main; and Zoologische Staatssammlung München, Munich (DOFLEIN's specimens).

Listed are all species of mammals known to occur in the territory of the Republic of Macedonia in the wild, no matter whether they are indigenous or introduced by man. We also endeavoured to provide the most recent information regarding their status. Taxonomy and nomenclature follow WILSON & REEDER (1993) and MITCHELL-JONES et al. (1999). For common names (in Macedonian) see MITCHELL-JONES et al. (1999).

Annotations are intended to provide concise information on the actual status, both taxonomic and distributional, of a particular species in the Republic of Macedonia. Wherever we confronted a lack of published primary sources, we substituted other relevant data, if available.

Taxonomic content includes information on conventional diagnostic characters, morphology and morphometrics, karyotype, and genetic makeup. Described subspecies were considered in spite of the fact that very few have been subjected to comprehensive comparative studies and critical re-evaluations. Listed are all taxa described from the territory of the Republic of Macedonia. **Type localities** of all mammalian taxa (species, subspecies or lower rank) are mapped on Fig. 2. Because many place names were subjected to changes during this century, it is not unusual to encounter geographic names in Turkish, Serbian, Albanian and Macedonian. In this paper, valid Macedonian names are given; see also KRYŠTUFEK et al. (1992).

The section on **Distribution** provides the reader with published sources containing distributional map(s). In cases where we had at our disposal significant additions to maps already published, or where there was a total lack of information, we have provided amended maps. Whenever possible, dot maps with place names and sources are given. Any other relevant information for a particular species is given as **Other information**.

2. CHECKLIST

Eighty-two mammals in 51 genera, 18 families and 6 orders occur in the Republic of Macedonia (Table 1); however, the continuous presence of several introduced species is doubtful (e.g., the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*). Eight species were introduced, either deliberately or accidentally by humans, and the red deer, *Cervus elaphus*, has been reintroduced. The number of recent human induced extinctions is low, and includes, besides the red deer, also the golden jackal, *Canis aureus*.

Any domesticated mammal has established permanent feral populations. Among the 25 taxa originally named and des-

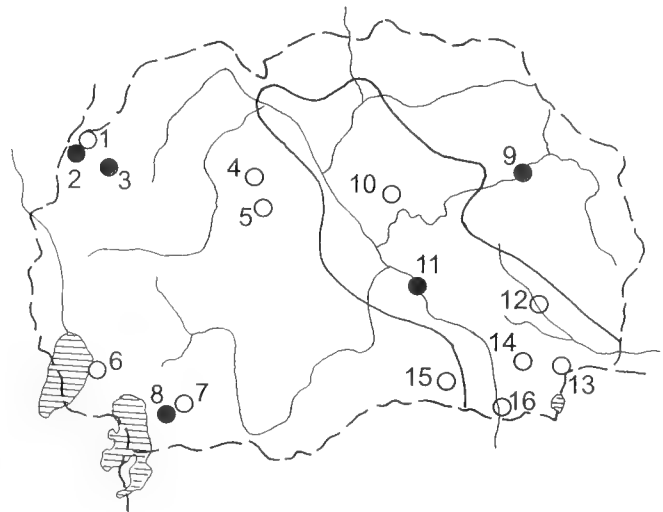


Fig. 2. Type localities of mammals which were described and named on specimens originating from the territory of the Republic of Macedonia. Taxonomic names (in parentheses) are given as they appear in original descriptions; valid name follows after equation mark for all those taxa which were named under different generic or specific names. Closed circles indicate type localities with more than one taxon described from.

1 – Mt. Korab: Velika Korabska vrata, 1,900 m (*Dolomys grebenščikovi korabensis* = *Dinaromys bogdanovi*); **2 – Mt. Korab: Čos-Alija**, 1,500 m (*Arvicola terrestris korabensis*); **Mt. Korab: Štirovica**, 1,300 m (*Pitymys mustersi* = *Microtus subterraneus*); **Mt. Korab: Guri Velpnis**, 1,700 m (*Sylvaemus sylvaticus stankovici* = *Apodemus flavicollis*); **3 – Mt. Bistra: Senečki suvati**, 2,000 m (*Dolomys grebenščikovi* = *Dinaromys bogdanovi*); **Mt. Bistra: Senečki suvati** (*Dryomys nitedula ravijojla*); **Mt. Bistra: Trnica**, 900 m (*Mus hortulanus caudatus* = *Mus domesticus*); **4 – Mt. Karaöica: above Patiška**, 2,000 m (*Citellus citellus karamani* = *Spermophilus citellus*); **5 – Mt. Jakupica** (*Spalax /Mesospalax/ macedonicus* = *Nannospalax macedonicus*); **6 – Ohrid** (*Neomys milleri josti* = *Neomys anomalus*); **7 – Mt. Pelister: Magarevo**, 1,000 m (*Talpa romana stankovici* = *Talpa stankovici*); **8 – Mt. Pelister** at 1,800 m (*Talpa caeca beaucournui*); **Mt. Pelister** (*Clethrionomys glareolus makedonicus*); **Mt. Pelister: Trnovo**, 1,200 m (*Pitymys savii felteni* = *Microtus felteni*); **9 – Kočani** (*Erinaceus roumanicus roumanicus morpha drozdovskii* = *Erinaceus concolor*), (*Sylvaemus sylvaticus sylvaticus morpha dichruroides* = *Apodemus sylvaticus*); **10 – Ovče Pole**, 300 m (*Spalax /Mesospalax/ ovchepolensis* = *Nannospalax leucodon*); **11 – Pepe-lište near Krivolak** (*Talpa europaea velessiensis*), (*Sumeromys guentheri martinovi* = *Microtus guentheri*); **Trifunoviævo brdo near Pepe-lište**, 400 m (*Rhinolophus ferrum-equinum martinovi* = *Rhinolophus ferrumequinum*); **12 – Dabilja near Strumica**, 240 m (*Spalax /Mesospalax/ strumiciensis* = *Nannospalax leucodon*); **13 – Banja Bansko**, 265 m (*Apodemus agrarius kahmanni*); **14 – Valandovo** (*Mus hortulanus macedonicus* = *Mus macedonicus*); **15 – Mt. Kozuv: Asan-Česma** (*Sorex araneus petrovi*); **16 – Gevgelija** (*Citellus citellus gradojevici* = *Spermophilus citellus*).

Table 1

Taxonomic breakdown of the mammals of the Republic of Macedonia, by order (numbers of taxa).

Order	Families	Genera	Species	Introduced species	Taxa described from Macedonia
Insectivora	3	6	11		6
Chiroptera	3	10	24		1
Lagomorpha	1	2	2	1	
Rodentia	4	17	26	5	18
Carnivora	4	10	13		
Artiodactyla	3	6	6	2	
Total	18	51	82	8	25

cribed from the republic of Macedonia, three are currently considered to be valid species: Balkan mole, *Talpa stankovici*, Balkan pine vole, *Microtus felteni*, and Balkan short-tailed mouse, *Mus macedonicus*. Although the first two have very small ranges in the western Balkans, any of them is strictly endemic to the Republic of Macedonia.

Order: INSECTIVORA

Distributional data are summarised by PETROV (1992). BRELIH & PETROV (1978) provide data on ectoparasites (Siphonaptera).

Family: Erinaceidae Fischer von Waldheim, 1817
Subfamily: Erinaceinae Fischer von Waldheim, 1817

Genus: *Erinaceus* Linnaeus, 1758

Eastern hedgehog *Erinaceus concolor* Martino, 1838

Taxonomy.

Erinaceus roumanicus roumanicus morpha *drozdovskii* Martino & Martino, 1933

Type locality: Kočani, Republic of Macedonia.

Erinaceus roumanicus drozdovskii V. Martino, 1939 (MARTINO, V., 1939a)

The subspecific position of *drozdovskii* was accepted by the majority of subsequent authorities (e.g. HOLZ & NIETHAMMER 1990); GIAGIA-ATHANASOPOULOU & MARKAKIS (1996) synonymise *drozdovskii* with *E. c. bolkayi* V. Martino, 1930.

Distribution. Widespread and common throughout the Republic of Macedonia. For spot distribution map see PETROV (1992).

Family: Soricidae Fischer von Waldheim, 1817

Subfamily: Soricinae Fischer von Waldheim, 1817

Genus: *Sorex* Linnaeus, 1758

Pygmy shrew *Sorex minutus* Linnaeus, 1766

Taxonomy. PETROV (1939b) considered Macedonian pygmy shrews as con-specific with *S. m. volnuchinii* Ognev, 1921; as understood today, *volnuchinii* is an independent species of the Caucasus and northern Asia Minor (HUTTERER 1993). The karyotype of pygmy shrews from Mt. Pelister ($2n = 42$, $NF = 56$) is identical to the one in *S. minutus* (PETROV et al. 1983; ZIMA et al. 1997).

Distribution. All the records are from mountain regions of Western Macedonia (KRYŠTUFEK & PETKOVSKI 1990a; PETROV 1992); no doubt, the species occurs also in the mountains of Eastern Macedonia.

Common shrew *Sorex araneus* Linnaeus, 1758

Taxonomy

Sorex araneus petrovi V. Martino, 1939 (MARTINO, V. 1939a)

Type locality: Asan-Česma, Mt. Kožuv, Republic of Macedonia.

Due to the lack of correspondence between phenetic and chromosomal variation in the common shrew, subspecies seem to be poor predictors of phyletic groups. The Mt. Pelister population displays a unique karyotype within the common shrew (MACHOLÁN et al. 1994): $2n_a = 28$; Y_1 is small

metacentric. This chromosomal form is known as the "Pelister race (Pe)" with the type locality at Mt. Pelister (ZIMA et al. 1996). Genetic properties are described in the papers by MACHOLÁN et al. (1994) and ZIMA et al. (1994), but the evolutionary relationship to other common shrew samples is not clear. Phenetic variation is poorly documented (e.g. MARTINO 1939a, FELTEN & STORCH 1965).

Distribution. All the records are from the mountainous regions of Western Macedonia (Fig. 3), the lowest being from the banks of Lake Prespa at 1,000 m above sea level (KRYŠTUFEK & VOHRALÍK 1992). Its presence is still not confirmed for the mountains of Eastern Macedonia in spite of intensive field work conducted there.

Genus: *Neomys* Kaup, 1829

For distinguishing characters of the two species see KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1989). Phenetic relationships between Macedonian water shrews and those from the Balkans and Asia Minor have been evaluated by KRYŠTUFEK & GRIFITHS (2000).

Water shrew *Neomys fodiens* (Pennant, 1771)

Taxonomy. MARTINO (1939a) ascribed Macedonian water shrews to the nominal race, which was also followed by ĐULIĆ & MIRIĆ (1967). For biometric data, see KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1989) and SPITZENBERGER (1990b). Karyotype was described by ZIMA et al. (1997) on the basis of specimens from Mt. Pelister: $2n = 52$. Species identity of Macedonian water shrews was confirmed by an approximate 379 base pair sequence of 12S rRNA fragments (KRYŠTUFEK et al. 2000).

Distribution. Widespread in the mountains of Eastern and Western Macedonia (Fig. 4).

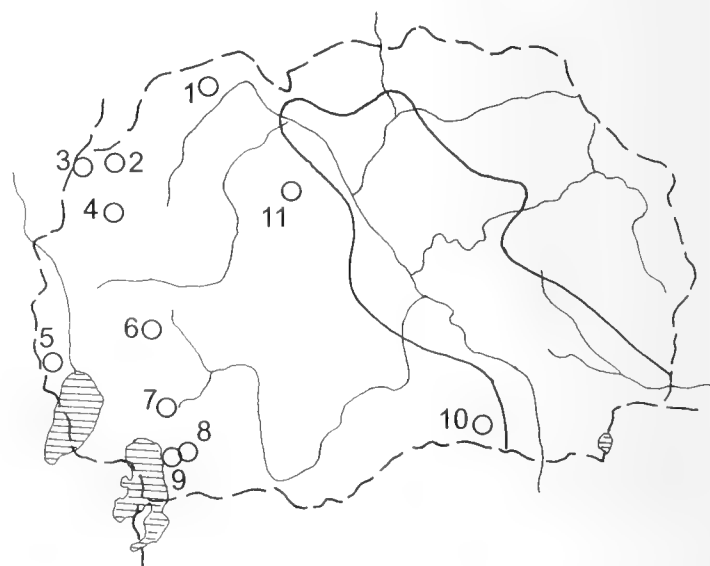


Fig. 3. Localities of the Common shrew *Sorex araneus* in the Republic of Macedonia.

1 – Mt. Šar planina: Popova Šapka; Jelak and Lešnica; 2 – Dolno Lukovo; 3 – Mt. Korab: Strezimirovo; Čosalije; 4 – Mt. Bistra: above Mavrovi Anovi; 5 – Mt. Jablanica: Gorna Belica; 6 – Mt. Karaorman: above Crven Kamen; 7 – Mt. Pelister: Kopanki; Begova Češma; 8 – Mt. Pelister: Golemo Ezero; 9 – Asamati, Kurbinovo; 10 – Mt. Kožuv: Asan Češma; 11 – Mt. Jakupica: Kitka. Based on PETROV (1992), STOJANOVSKI (1996) and new unpublished records.

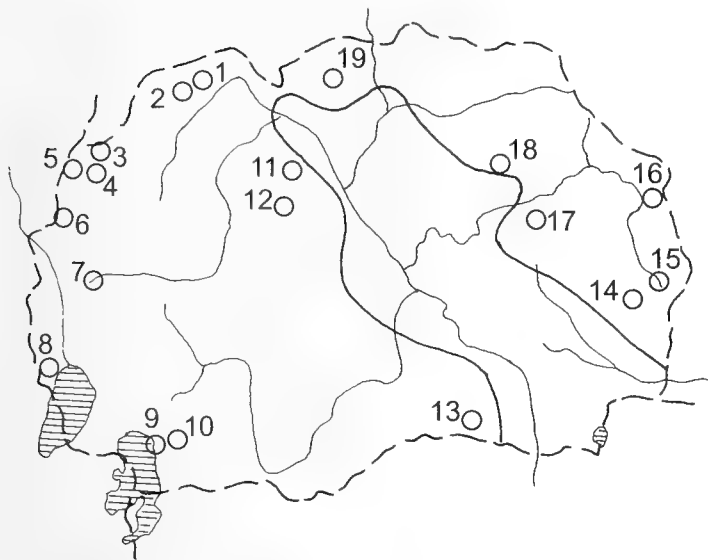


Fig. 4. Localities of the Water shrew *Neomys fodiens* in the Republic of Macedonia.

1 – Mt. Šar planina: Popova Šapka; Lešnica; 2 – Mt. Šar planina: spring of the River Ulevička reka; 3 – Gorno Lukovo Pole; 4 – Dolno Lukovo Pole; 5 – Mt. Korab: Čosalije; 6 – Bituše; 7 – Mt. Stogovo: Ajdar Česma; 8 – Mt. Jablanica: Gorna Belica; 9 – Asamati, Kurbinovo; 10 – Mt. Pelister: Kopaniki; Begova Česma; 11 – Mt. Jakupica: Kitka; 12 – Mt. Jakupica: Aldinci; 13 – Mt. Kožuv: Asan Česma; 14 – Mt. Džami Tepe, Suvi Lak; 15 – Ratevska Reka; 16 – Delčevo, 4 km east of Zvegor; 17 – Zrnovci; 18 – Mt. Osogovo: Ponikva; 19 – Mt. Skopska Crna Gora: Monastery Matejče. Based on KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1990), PETROV (1992), STOJANOVSKI (1996) and new unpublished records.

Miller's water shrew *Neomys anomalus* Cabrera, 1907

Taxonomy

Neomys milleri josti Martino & Martino, 1940 (MARTINO, & MARTINO 1940a).

Type locality: Ohrid, Republic of Macedonia.

MARTINO (1939a) reported two subspecies of *N. anomalus* from the Republic of Macedonia: *N. a. josti* and *N. a. milleri* Mottaz, 1940. SPITZENBERGER (1990a) synonymised *josti* with the nominal subspecies. For biometric data, see MARTINO & MARTINO (1940a), MALEC & STORCH (1963), FELTEN & STORCH (1965), TVRTKOVIĆ et al. (1980), KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1989), and SPITZENBERGER (1990a)

Distribution. Widespread, but restricted to lower altitudes than *N. fodiens* (KRYŠTUFEK & PETKOVSKI 1989; PETROV 1992). The specimen reported by PETROV (1969) for the Šar planina Mts. (at 1,700 m above sea level) seems to be the result of a misidentified *N. fodiens*.

Subfamily: Crocidurinae Milne-Edwards, 1872

Genus: *Suncus* Ehrenberg, 1832

Pygmy white-toothed shrew *Suncus etruscus* (Savi, 1822)

Distribution. Two records are available (Fig. 5); a report for Belčišta needs confirmation.

Genus *Crocidura* Wagler, 1832

Lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811)

Taxonomy. MARTINO (1939a) ascribed lesser white-toothed shrews from the Republic of Macedonia to the nominal subspecies, while FELTEN & STORCH (1965) considered them as subspecies *debeauxi* Dal Piaz, 1925. The larger size of Macedonian shrews no doubt follows the general cline representing a negative Bergman's response in Europe (VLASÁK & NIETHAMMER 1990; TOŠKAN 1999). There are also local differences in the Republic of Macedonia, with larger shrews in the lowlands (KRYŠTUFEK, unpublished). For biometric data see FELTEN & STORCH (1965) and VESMANIS (1976). Karyotype was described by RIMSA et al. (1978) based upon five specimens from Lake Dojran: $2n = 40$, $NF = 50$.

Distribution. Fairly widespread but restricted mainly to lowlands (i.e., along the Vardar and its tributaries in Eastern Macedonia; around the Lakes of Prespa and Ohrid). The highest record from the Šar planina Mts. (2,000 m above sea level) is an anomaly. See PETROV (1992) for a spot map.

Bicoloured white-toothed shrew *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780)

Taxonomy. MARTINO (1939a) considers the Macedonian bicoloured white-toothed shrew to represent the nominal subspecies; they are actually smaller than central European populations and thus closer to subspecies *narentae* Bolkay, 1925 (KRYŠTUFEK 1997a). The karyotype of specimens from Lake Dojran and Prilep is $2n = 28$, $NF = 56$ (RIMSA et al. 1978).

Distribution. Evidently widespread but uncommon. See PETROV (1992) for spot map.

Family: Talpidae Fischer von Waldheim, 1817

Subfamily: Talpinae Fischer von Waldheim, 1817

Genus: *Talpa* Linnaeus, 1758

For a taxonomic key see PETROV (1971); eye conditions in three Macedonian species were illustrated by PETROV

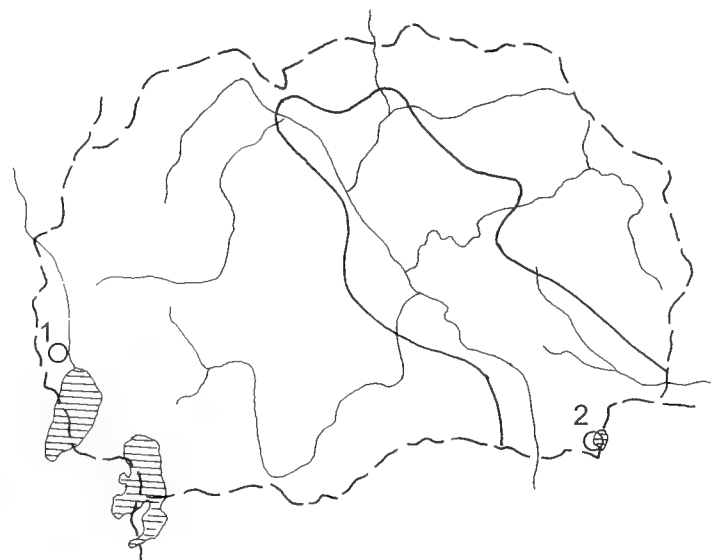


Fig. 5. Localities of the Pygmy white-toothed shrew *Suncus etruscus* in the Republic of Macedonia.

1 – Belčišta (files of the Macedonian Museum of Nat. Hist.); 2 – Lake Dojran: Mrdaja (STOJANOVSKI 1998a).

(1974). TODORVIĆ (1970) compared crania of *T. stankovici* and *T. europaea*; KRYŠTUFEK (1994) compared *T. stankovici* and *T. caeca*.

Common mole *Talpa europaea* Linnaeus, 1758

Taxonomy

Talpa europaea velessiensis Petrov, 1940 (PETROV 1940).

Type locality: Pepelište near Krivolak, Republic of Macedonia.

In the absence of agreement regarding the subspecific division of the northern mole, subspecies *velessiensis* is considered differently, based upon the authority; DOĞRAMACI (1989) ascribes to *velessiensis* moles from European Turkey, while STEIN (1963) synonymised it with the nominal race. Distribution in the Republic of Macedonia of moles with *velessiensis* properties is discussed by PETROV (1992). PETROV (1971) provides morphometric data. Karyotype was studied on specimens from the Tetovo area (TODORVIĆ et al. 1972): $2n = 34$, $NF = 68$, $NFa = 64$.

Distribution. Restricted to Eastern Macedonia, where it is widespread and common. A spot map is provided by PETROV (1992). The only records to the west of the Vardar valley are from Mt. Šar planina and Mt. Kožuv.

Additional information. TODORVIĆ (1955) gives data on moulting.

Blind mole *Talpa caeca* Savi, 1822

Taxonomy

Talpa caeca beaucournui Grulich, 1971 (GRULICH (1971)).

Type locality: Mt. Pelister, Republic of Macedonia, at 1,800 m above sea level.

Balkan blind moles, including Macedonian ones, differ from the Alpine *T. caeca* in the fundamental number of chromosome arms: $NF = 70$ in the Alps, $NF = 68$ in the Balkans (see NIETHAMMER 1990 for a review). KRYŠTUFEK (1994) synonymised subspecies *T. c. beaucournui* with subspecies *T. c. hercegovinensis* Bolkaý, 1925. Karyotype ($2n = 36$, $NFa = 64$) is reported for specimens from Mt. Jakupica (TODORVIĆ et al. 1972). A detailed morphological description of the population from Mt. Pelister has been provided by GRULICH (1971a); PETROV (1971) published biometric data from some other localities in the Republic of Macedonia; see KRYŠTUFEK (1994) for statistics on biometric data of subspecies *hercegovinensis*, including Macedonian material. Variability of the pelvis is described by GRULICH (1971b) and KRYŠTUFEK (1994).

Distribution. Mountainous regions of Western Macedonia (to the west of the Vardar River). See PETROV (1992) for a spot map.

Additional information. GRULICH (1970) describes habitat requirements.

Balkan mole *Talpa stankovici* Martino & Martino, 1931

Taxonomy

Talpa romana stankovici Martino & Martino, 1931 (MARTINO & MARTINO 1931).

Type locality: village Magarevo, Mt. Pelister, Republic of Macedonia, altitude 1,000 m.

Note: An error occurred in the original description of the type locality; Magarevo is not a mountain, but rather a village on Mt. Pelister.

Morphometric (CORTI & LOY 1987) as well as electrophoretic data (FILIPPUCCI et al. 1987) support the status of *stankovici* as an independent species; PETROV (1992) continues to consider it conspecific with *romana* THOMAS, 1902. Subspecies were reviewed by KRYŠTUFEK (1994), who listed the nominal race for the entirety of the Republic of Macedonia. Biometric data and their variability were provided by PETROV (1971) and KRYŠTUFEK (1987, 1994). Variability of the pelvis is described by GRULICH (1971b), PETROV (1971) and KRYŠTUFEK (1994). Karyotype ($2n = 34$, $NF = 66$, $NFa = 62$) is reported from the Šar planina Mts., Mt. Jakupica, Mt. Bistra, and Mt. Pelister (TODORVIĆ et al. 1972; ZIMA et al. 1997).

Distribution. Western Macedonia, i.e., to the west of the Vardar River. A spot map is provided by PETROV (1992). In contrast to *T. caeca*, with which it is broadly sympatric, *T. stankovici* is also common in the lowlands; the vertical range is from 580 to 2,200 m above sea level.

Additional information. See PETROV (1992) for biological observations.

Order: CHIROPTERA

A faunal review with spot maps and biological observations is provided by KRYŠTUFEK et al. (1992), as updated by KRYŠTUFEK et al. (1998).

Family: Rhinolophidae Gray, 1825

Genus: *Rhinolophus* Lacépède, 1799

Greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774)

Taxonomy

Rhinolophus ferrum-equinum martinoi Petrov, 1940 (PETROV 1940).

Type locality: Trifunovićevo brdo (č Orl-Bajir) near Pepelište, Republic of Macedonia, altitude 400 m.

Subspecies *R. f. martinoi* was studied in detail by FELTEN et al. (1977); KRYŠTUFEK (1993a) synonymised it with the nominal subspecies. For descriptive statistics of morphometric data see FELTEN et al. (1977).

Distribution. Widespread troglophilous bat. For a spot map see KRYŠTUFEK et al. (1992).

Lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) described two subspecies for the Republic of Macedonia: the nominal and *R. h. minimus* Heuglin, 1861. FELTEN et al. (1977) restricted the latter to Africa and the island of Crete only. Measurements of a single individual were provided by HACKETHAL & PETERS (1987).

Distribution. Scattered throughout the Republic of Macedonia, but the lesser horseshoe bat is less common than its greater counterpart. See KRYŠTUFEK et al. (1992) for a spot map.

Additional information. HACKETHAL & PETERS (1987) and STOJANOVSKI (1994) give some biological notes.

Mediterranean horseshoe bat *Rhinolophus euryale* Blasius, 1853

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) report the nominal subspecies.

Distribution. All records (seven in total) are from caves in the valley of the Vardar River and from Western Macedonia (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Additional information. See HACKETHAL & PETERS (1987) for biological observations.

Mehely's horseshoe bat *Rhinolophus mehelyi* Matschie, 1901

Taxonomy. For a comparison between this species and *R. euryale* see KRYŠTUFEK et al. (1992).

Distribution. Known from two caverns: Belica and Rabrovo (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Blasius' horseshoe bat *Rhinolophus blasii* Peters, 1866

Taxonomy. ĐULIĆ & MIKUŠKA (1966) provide biometric data.

Distribution. Known from three caves only: Mečkina dupka, Leskoec and Demir Kapija (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Additional information. For biological observations on the colony from Demir Kapija see ĐULIĆ & MIKUŠKA (1966).

Family: Vespertilionidae Gray, 1821

Subfamily: Vespertilioninae Gray, 1821

Genus: *Myotis* Kaup, 1829

Whiskered bat *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1819)

Taxonomy. MARTINO (1939a) described "*Myotis (mystacinus) brandti*" for Kočani, Eastern Macedonia, which was followed by ĐULIĆ & MIRIĆ (1967). BENDA (1999) demonstrates that MARTINO's specimens do not belong to *M. brandti* (Eversmann, 1845), but resemble closely *M. mystacinus popovi* Strelkov, 1983. All recently examined "whiskered bats" from the Republic of Macedonia are also *M. mystacinus* (KRYŠTUFEK et al. 1998).

Distribution. Widespread bat (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Geoffroy's bat *Myotis emarginatus* (Geoffroy, 1806)

Distribution. Demir Kapija, where a nursing colony was found, is the only record of Geoffroy's bat in the Republic of Macedonia (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Natterer's bat *Myotis nattereri* (Kuhl, 1818)

Distribution. This species was recently recorded on Mt. Šar planina (KRYŠTUFEK et al. 1998).

Greater mouse-eared bat *Myotis myotis* (Brokhausen, 1797)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) list for the Republic of Macedonia the nominal subspecies. For a comparison between this species and *M. blythi* see HACKETHAL & PETERS (1987) and KRYŠTUFEK et al. (1992). HACKETHAL & PETERS (1987) also give biometric data.

Distribution. Widespread cave dweller. See KRYŠTUFEK et al. (1992) for a spot map.

Additional information. Biological notes are given by ĐULIĆ & MIKUŠKA (1966) and HACKETHAL & PETERS (1987).

Lesser mouse-eared bat *Myotis blythi* (Tomes, 1857)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) use the name *oxygnathus* Monticelli, 1885.

Distribution. Widespread but probably less common than the previous species with which it co-occurs in caves (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Daubenton's bat *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819)

Distribution. Recorded only from Lake Ohrid (BOGDANOWICZ 1990).

Long-fingered bat *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian long-fingered bats to the nominal subspecies.

Distribution. Three localities are known in southern Macedonia: Golem Grad on the Lake Prespa, Rabrovo, and Demir Kapija (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Genus: *Vespertilio* Linnaeus, 1758

Parti-coloured bat *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian parti-coloured bats to the nominal subspecies.

Distribution. This species was reported only once in Skopje (KARAMAN 1931).

Genus: *Eptesicus* Rafinesque, 1820

Serotine *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774)

Taxonomy. MARTINO (1939a), and later, ĐULIĆ & MIRIĆ (1967), tentatively ascribe Macedonian serotine to the nominal subspecies.

Distribution. In addition to the four locations provided by KRYŠTUFEK et al. (1992), we collected an additional male near the Monastery Sc. Jovan Bigorski. Serotine seems to be widespread, but uncommon in the Republic of Macedonia.

Genus: *Nyctalus* Bowdich, 1825

Leisler's bat *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1818)

Distribution. Recorded only once near Valandovo (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Noctule *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) ascribe Macedonian noctules to the nominal subspecies.

Distribution. The few known localities from the valley of the Vardar river are summarised by KRYŠTUFEK et al. (1992). We collected additional specimens near Ponikve on Mt. Osogovske planine.

Additional information. HACKETHAL & PETERS (1987) provide biological observations.

Genus: *Pipistrellus* Kaup, 1829

Common pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774)

Taxonomy. MARTINO (1939a), and later, ĐULIĆ & MIRIĆ (1967), ascribe Macedonian common pipistrelles to the nominal subspecies.

Distribution. Scattered localities suggest this bat to be widespread (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Nathusius' pipistrelle *Pipistrellus nathusii* (Keyserling & Blasius, 1839)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIKUŠKA (1966) provide biometrical data.

Distribution. Locations are known from the Vardar valley and from Eastern Macedonia (KRYŠTUFEK et al. 1992, 1998).

Additional information. For biological notes see ĐULIĆ & MIKUŠKA (1966).

Kuhl's pipistrelle *Pipistrellus kuhli* (Kuhli, 1819)

Taxonomy. HACKETHAL & PETERS (1987) provide biometrical data.

Distribution. Records are mainly from the Vardar valley (KRYŠTUFEK et al. 1992), but the species was also recorded recently from Eastern and Western Macedonia (KRYŠTUFEK et al. 1998).

Additional information. For notes on biology see HACKETHAL & PETERS (1987).

Savi's pipistrelle *Pipistrellus savii* (Bonaparte, 1837)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian Savi's pipistrelles to the nominal subspecies.

Distribution. Probably widespread (KRYŠTUFEK et al. 1992, 1998).

Genus: *Barbastella* Gray, 1821

Barbastelle *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774)

Distribution. Known only from two localities (Fig. 6).

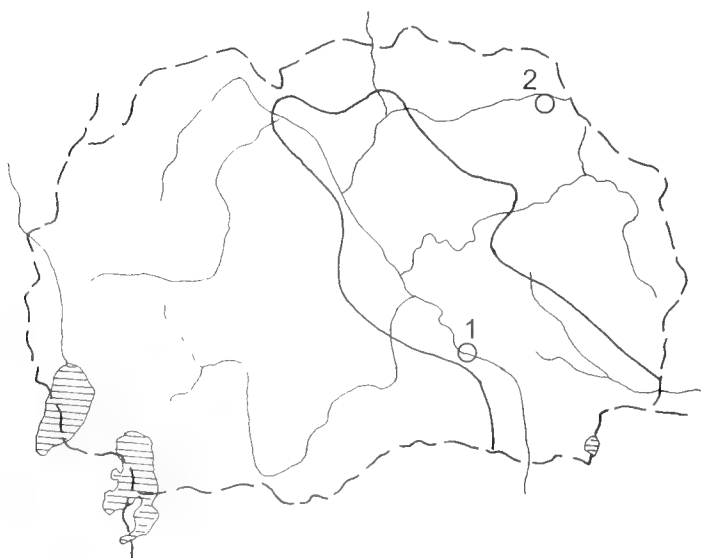


Fig. 6. Localities of the Barbastelle *Barbastella barbastellus* in the Republic of Macedonia.

1 – Demir Kapija (ĐULIĆ & MIKUŠKA 1966); 2 – 3.5 km northeast of Kriva Palanka (STOJANOVSKI 1998b).

Genus: *Plecotus* Geoffroy, 1818

Grey long-eared bat *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829)

Taxonomy. ĐULIĆ (1980) ascribe Macedonian material to the nominal subspecies. Biometrical data are found in ĐULIĆ & MIKUŠKA (1966) and HACKETHAL & PETERS (1987).

Distribution. Three localities are known, all from the lowlands along the River Vardar: Štip, Skopje, and Demir Kapija (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Additional information. HACKETHAL & PETERS (1987) give biological observations.

Subgenus: *Miniopterinae* Dobson, 1875

Genus: *Miniopterus* Bonaparte, 1837

Schreiber's bat *Miniopterus schreibersi* (Kuhl, 1819)

Taxonomy. MARTINO (1939a) ascribes Macedonian Schreiber's bats to subspecies *inexpectatus* Heinrich, 1936, which is listed by CORBET (1978) in the synonymy of the nominal race. Descriptive statistics of biometrical data, according to sex, given by HACKETHAL & PETERS (1987).

Distribution. This cavernicolous bat is widespread in the Vardar valley and in Western Macedonia (KRYŠTUFEK et al. 1992).

Additional information. ĐULIĆ & MIKUŠKA (1966) and HACKETHAL & PETERS (1987) give some biological observations.

Family: Molossidae Gervais, 1856

Genus: *Tadarida* Rafinesque, 1814

European free-tailed bat *Tadarida teniotis* (Rafinesque, 1814)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) ascribe Macedonian bats to the nominal subspecies. ĐULIĆ & MIKUŠKA (1966) give measurements of a male specimen and provide its photograph.

Distribution. Recorded in three places in the valley of the Vardar river: Demir Kapija, Markova Kula near Veles, and Skopje (KRYŠTUFEK et al. 1992, 1998).

Order: LAGOMORPHA

Family: Leporidae Fischer, 1817

Genus: *Lepus* Linnaeus, 1758

Brown hare *Lepus europaeus* Pallas, 1778

Taxonomy. MARTINO (1935b) noted the small size of hares from the Republic of Macedonia. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) list for the region two subspecies: *transsylvanicus* Matschie, 1901, and *macedonicus* Martino & Paspalev, 1953. The validity of these two taxa is doubtful; there is no evidence of the existence of two distinct morphotypes in the Republic of Macedonia. DONČEV & TRPKOV (1971a) provide external measurements for a pooled sample from different Macedonian localities.

Distribution. Probably widespread but not many distributional records are available.

Additional information. For notes on game biology see DONČEV & TRPKOV (1971b).

Genus: *Oryctolagus* Lilljeborg, 1874

Rabbit *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758)

Distribution. Feral rabbit occurred on the islet of Golem grad (Lake Prespa) in the 1980s; there is no evidence of its recent occurrence in the Republic of Macedonia.

Order: RODENTIA

PETROV (1992) provides spot distribution maps.

Family: Sciuridae Hemprich, 1820

Subfamily: Sciurinae Hemprich, 1820

Genus: *Sciurus* Linnaeus, 1758

Red squirrel *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758

Taxonomy. MARTINO (1939a) ascribed Macedonian red squirrels to subspecies *lilaeus* MILLER, 1907, which was followed by subsequent authors (ĐULIĆ & MIRIĆ 1967; FELTEN & STORCH 1965). For colour variation and biometric data see MARTINO (1934a) and FELTEN & STORCH (1965).

Distribution. Common in wooded parts of the entirety of the Republic of Macedonia. For a spot map see PETROV (1992).

Genus: *Spermophilus* Cuvier, 1825

European souslik *Spermophilus citellus* (Linnaeus, 1766)

Taxonomy. *Citellus citellus gradojevici* Martino & Martino, 1929 (MARTINO & MARTINO 1929).

Type locality: Gevgelija, Republic of Macedonia.

Note: see KRYŠTUFEK (1993b) for comments on the type locality as it appeared in the original description.

Citellus citellus karamani Martino & Martino, 1940 (MARTINO & MARTINO (1940b).

Type locality: above Patiška, Mt. Karadžica, Republic of Macedonia, altitude 2,000 m.

For a detailed comparison of the two subspecies see KRYŠTUFEK (1993b). KRYŠTUFEK (1996) evaluated the validity of the recognised subspecies, including both Macedonian taxa; subspecies *karamani* is phenetically most unique among European sousliks. Data are available on the variability of different segments of the phenon: colour (KRYŠTUFEK 1996), skull (KRYŠTUFEK 1993b, 1996), non-metric cranial traits (KRYŠTUFEK 1990a), baculum (KRYŠTUFEK & HRABE 1996), and pelvis (KRYŠTUFEK 1998). Karyotype ($2n = 40$, $NF = 80$) is reported for both Macedonian subspecies (SAVIĆ et al. 1971, SOLDATOVIĆ et al. 1984).

Distribution. Known from two areas: subspecies *karamani* is restricted to high pastures on Mt. Jakupica; subspecies *gradojevici* populates lowlands in the Vardar valley south of Demir Kapija. For details see KRYŠTUFEK (1993b).

Additional information. Information on biology is summarised by KRYŠTUFEK (1993b). Population decline has been documented by RUŽIĆ (1977).

Family: Muridae Illiger, 1815

Subfamily: Arvicolinae Gray, 1821

Genus *Clethrionomys* Tilesius, 1850

Bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)

Taxonomy. *Clethrionomys glareolus makedonicus* Felten & Storch, 1965 (FELTEN & STORCH 1965).

Type locality: Mt. Pelister, Republic of Macedonia.

Morphometric data are provided by FELTEN & STORCH (1965). The karyotype of specimens from Mt. Šar planina is described by VUJOŠEVIĆ & BLAGOJEVIĆ (1997), those from Mt. Pelister (i.e., the topotypes of subspecies *makedonicus*) by ZIMA et al. (1997): $2n = 56$, $NF = 58$, $NFa = 56$. The Y chromosome is metacentric.

Distribution. Wooded regions of Eastern and Western Macedonia (KRYŠTUFEK & PETKOVSKI 1990a; PETROV 1992). See Fig. 7 for details.

Genus: *Ondatra* Link, 1795

Muskrat *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766)

Distribution. Recorded along the Rivers Vardar and Bregalnica and around Lake Prespa (PETROV 1992).

Genus: *Dinaromys* KRETZOI, 1955

Balkan snow vole *Dinaromys bogdanovi* (Martino & Martino, 1922)

Taxonomy. *Dolomys grebenscikovi* Martino, 1934 (MARTINO 1934a).

Type locality: Senečki suvati, Mt. Bistra, altitude 2,000 m.

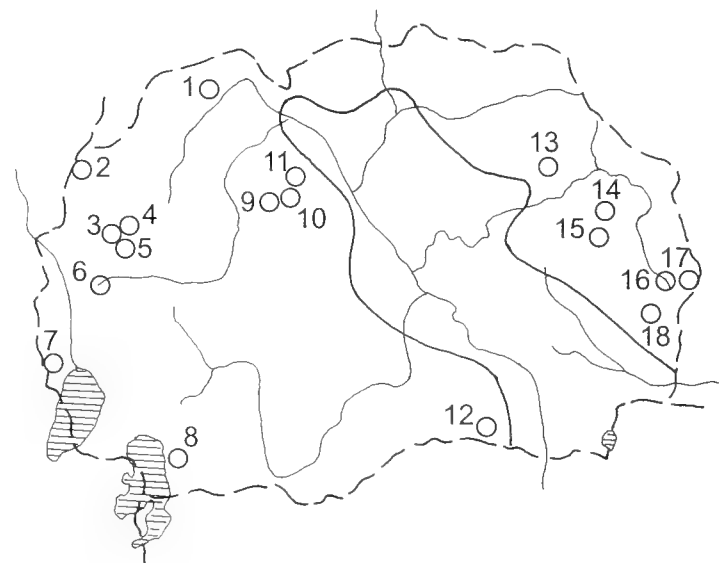


Fig. 7. Localities of the Bank vole *Clethrionomys glareolus* in the Republic of Macedonia.

1 – Mt. Šar planina: Jelak, 1700 m; Popova Šapka, 1750–1800 m; 2 – Mt. Korab: Strezimirovo; Čosalije; 3 – Mt. Bistra: Senečki Suvati; 4 – Mavrovo, Leunovo; 5 – Mt. Bistra, Carevec, 1580 m; 6 – Mt. Stogovo, Ajdar Česma; 7 – Mt. Jablanica, Gorna Belica; 8 – Mt. Pelister: Trnovo, 1200 m; Kopanki, 1600–1700 m; Begova Češma, 1430 m; 9 – Mt. Solunska Glava: Gorno Begovo, 1980 m; 10 – Mt. Karađica: above Patiška; 11 – Mt. Jakupica: Kitka; 12 – Mt. Kožuv: Asan Česma, 1330 m; Dve Uši, 1700 m; 13 – Mt. Osogovo: Ponikva; 14 – Mt. Šavka: Golak, 1200 m; 15 – Budinarci, 800 m; 16 – Berovo, 900 m; 17 – Ratevska reka, 1100 m; 18 – Mt. Ogražden, Suvi Lakim 1300 m. Based on KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1990), PETROV (1992), and new unpublished records.

Dolomys grebenscikovi korabensis Martino & Martino, 1937 (MARTINO & MARTINO 1937).

Type locality: Velika Korabska vrata, Mt. Korab, Yugoslavia, altitude 1,900 m.

TODOROVIĆ (1956) recognised Macedonian MARTINO's voles as a separate group (*grebenscikovi*), which is further supported by allozyme evidence (GILL et al. 1987). For dental variability see TODOROVIĆ (1956); for biometric data see PETROV & TODOROVIĆ (1982); for allelic frequencies of twenty eight proteins see GILL et al. (1987). Karyotype is described from Mt. Šar planina and Mt. Bistra (SAVIĆ et al. 1969; ZIMA et al. 1997): $2n = 54$, $NF = 58$.

Distribution. Restricted to the mountains of Western Macedonia above 1,500 m (Fig. 8).

Additional information. Biological information summarised by PETROV & TODOROVIĆ (1982); this rodent is strictly associated with eroded limestone bedrock, where it seeks shelter in crevices. For ectoparasites (Siphonaptera) see BRELIH (1986).

Genus: *Arvicola* Lacépede, 1799

Water vole *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. *Arvicola terrestris korabensis* Martino & Martino, 1937 (MARTINO & MARTINO 1937).

Type locality: Čos-Alija, Mt. Korab, Republic of Macedonia, altitude 1,500 m.

Taxonomy. Two additional subspecific names were in use for Macedonian water voles besides *korabensis*: *illyricus*

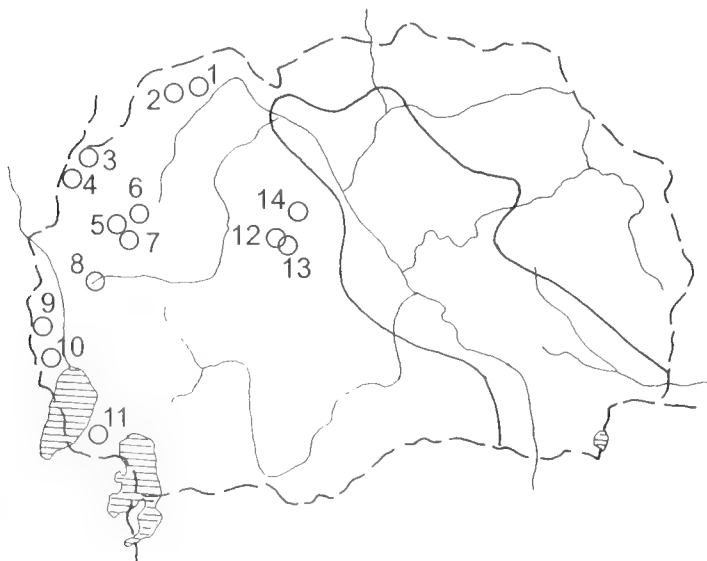


Fig. 8. Localities of the Balkan snow vole *Dinaromys bogdanovi* in the Republic of Macedonia.

1 - Mt. Šar planina: Piribeg, 1700 m; Jelak, 1900 m; 2 - Mt. Šar planina: Ceripašina, 2000 m; 3 - Mt. Korab: Golema Korabska vrata, 1900 m; 4 - Mt. Korab: Kobilino pole, Crna Čuka, 2200 m; 5 - Mt. Bistra: Senečki suvati, 1800-1900 m; Trebiški Čuk, 2000 m; 6 - Mt. Bistra: above Mavrovo, 1700 - 1750 m; 7 - Mt. Bistra, Brzovec; 8 - Mt. Stogovo, Ajdar Česma; 9 - Mt. Jablanica, Podgoriško Ezero; 10 - Mt. Jablanica, above Gorna Belica, 1600 m; 11 - Mt. Galičica, pass, 1600 m; 12 - Mt. Jakupica: Šiljegovica; 13 - Mt. Jakupica: Gorno Begovo; 14 - Mt. Karađica: above Patiška. Based on PETROV (1992) and new unpublished records.

(Barrett-Hamilton, 1899) and *italicus* Savi, 1839 (MARTINO 1939a; MALEC & STORCH 1963). All Macedonian water voles belong to a large aquatic type. For its morphometrics see FELTEN & STORCH (1965).

Distribution. Widespread but restricted to river banks and marshes (KRYŠTUFEK & PETKOVSKI 1990a; PETROV 1992).

Additional information. DUNDJERSKI (1988) documents a population outbreak in the rice fields of Eastern Macedonia.

Genus: *Microtus* Schrank, 1798

Common vole *Microtus arvalis* (Pallas, 1779)

Taxonomy. Information on this species as published before 1975 relates mainly to *M. rossiaemeridionalis* (see below). Karyotype is reported for specimens from Mt. Šar planina, Mt. Bistra and Mt. Maleš (ŽIVKOVIĆ et al. 1975b; PETROV & GAREVSKI 1983; ZIMA et al. 1997): $2n = 46$, $NF = 86$, $NFa = 82$.

Distribution. Karyotyped specimens, which provide the only reliable method of identification, are known from three mountains in north-western and Eastern Macedonia (see above).

Sibling vole *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924

Taxonomy. PETROV (1992) ascribed the Macedonian population to subspecies *M. r. epiroticus* ONDRIAS, 1966. Karyotype is reported from numerous locations throughout the republic of Macedonia (ŽIVKOVIĆ et al. 1975b): $2n = 54$, $NF = 56$; for G-banded karyotype see RADOSAVLJEVIĆ et al. (1990). GILL et al. (1987) report allele frequencies at 28 protein loci. For biometric data see PETROV & RUŽIĆ (1982), for baculum see RUŽIĆ et al. (1975).

Distribution. Widespread in the Republic of Macedonia but restricted to lowlands. See PETROV (1992) for a spot map.

Additional information. For biological data see PETROV & RUŽIĆ (1982) and PETROV (1992).

Guenther's vole *Microtus guentheri* (Danford and Alston, 1880)

Taxonomy. *Sumeromys guentheri martinoi* PETROV, 1939 (PETROV 1939a).

Type locality: Pepelište near Krivolak, Republic of Macedonia.

Microtus guentheri macedonicus Kretzoi, 1964 (KRETZOI, M. (1964).

Note: *M. g. macedonicus* is a new name for *Sumeriomys guentheri martinoi*, which is preoccupied by *Pitymys nyirensis martinoi* Ehik, 1935.

For a discussion on the validity of *M. g. macedonicus* see ONDRIAS (1966), NIETHAMMER (1982), and PETROV (1992). Cranial dimensions were published by PETROV (1939a); karyotype ($2n = 54$, $NF = 54$) was studied in specimens from Veles (ŽIVKOVIĆ & PETROV 1975).

Distribution. The range is fragmented. One portion is in the lowlands along the Vardar river (north of Pepelište). The other is in the hilly area to the east of Bitola (Fig. 9).

Additional information. See PETROV (1992) for notes on biology.

Common pine vole *Microtus subterraneus* (de Selys-Longchamps, 1836)

Taxonomy. *Pitymys mustersi* Martino & Martino, 1937 (MARTINO & MARTINO 1937).

Type locality: Štirovica, Mt. Korab, Republic of Macedonia, altitude 1,300 m.

The report of *Microtus majori* THOMAS, 1906 for Mt. Pelister (STORCH 1982) actually pertains to *M. subterraneus* (KRYŠTUFEK et al. 1994). Karyotype is described in specimens from Mt. Šar planina, Mt. Pelister and Mt. Kajmakčalan (PETROV & ŽIVKOVIĆ 1971a,b; ŽIVKOVIĆ et al. 1975b; KRYŠTUFEK et al. 1994): $2n = 52$, $NF = 60$; the Mt. Pelister population is characterised by a large Y chromosome (KRYŠTUFEK et al. 1994). For allele frequencies of the Mt. Pelister population see KRYŠTUFEK et al. (1994). For biometric data see FELTEN & STORCH (1965), MALEC & STORCH (1963), and STORCH (1982).

Distribution. According to PETROV (1992) the range covers the mountains along the borders with Albania, Greece and Bulgaria; Common pine vole also occurs in central Macedonia (Mt. Jakupica; unpublished data).

Balkan pine vole *Microtus felteni* (Malec & Storch, 1963)

Taxonomy. *Pitymys savii felteni* Malec & Storch, 1963 (MALEC & STORCH 1963).

Type locality: Trnovo, Mt. Pelister, Republic of Macedonia, altitude 1,200 m.

See PETROV et al. (1976) for a detailed description, biometric data, and the karyotype ($2n = 54$, $NF = 56$, $NFa = 54$). GILL et al. (1987) report 28 protein loci. This vole was first described as a subspecies of *M. savii* (de Selys-Longchamps, 1838) and later raised to the specific level based upon chromosomal evidence (PETROV & ŽIVKOVIĆ 1979); PETROV (1992) again considers it within the scope of *M. savii*.

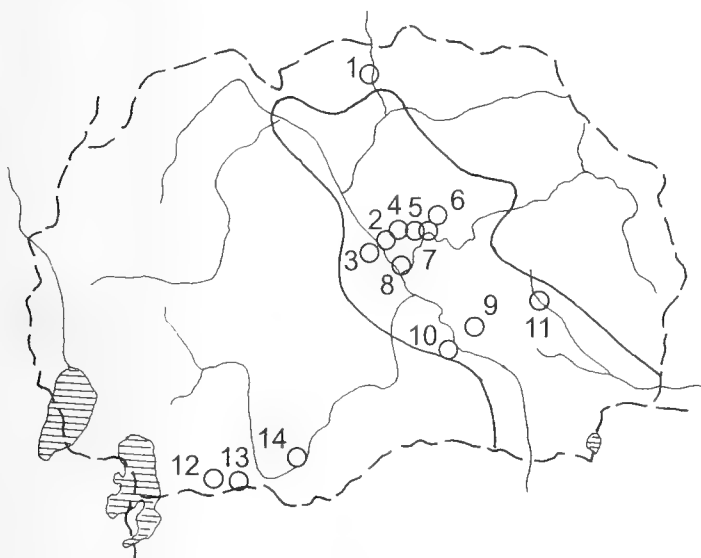


Fig. 9. Localities of the Guenther's vole *Microtus guentheri* in the Republic of Macedonia.

1 – Kumanovo; 2 – 4 km east of Veles; 3 – Orizari; 4 – Karatmanovo; 5 – Lozovo; 6 – Dorfulija; 7 – Saramazalino; 8 – Kadri fakovo; 9 – Bogoslovec; 10 – 7 km north of Gradsko; 11 – Krivolak, Pepelište; 12 – between Stobi and Negotino, 150 m; 13 – Radoviš, 350–450 m; 14 – Kremenica, 13 – Germijan; 14 – Skočivir, 800 m. Based on PETROV (1992) and new unpublished records.

Distribution. Western Macedonia. The range is restricted and the species was reported from very few other places, all of which are in the vicinity of the Republic of Macedonia (Fig. 10).

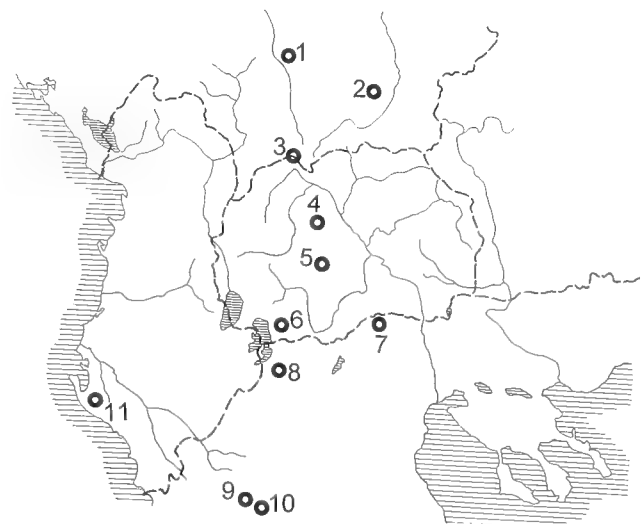


Fig. 10. Localities of the Balkan pine vole *Microtus felteni*.

Federal Republic of Yugoslavia: 1 – Mt. Kopaonik, Suvo Rudište, 2000 m (specimen No. 1937.3.22.53 in the Natural History Museum London); 2 – Buzluk, 350 m (PETROV & ŽIVKOVIĆ 1979); 3 – Mt. Šar planina, Brezovica, 900 m (PETROV 1992). Macedonia: 4 – Mt. Jakupica, Kitka, 1400 m (STOJANOVSKI 1997); 5 – Mt. Babuna, 1100 m (PETROV & ŽIVKOVIĆ 1971c); Derven Pass, 1092 m (specimen No. 21,503 in Naturhistorisches Museum Wien); 6 – Mt. Pelister: Trnovo, 1400 m (MALEC & STORCH 1963); Begova Česma (PETROV & ŽIVKOVIĆ 1979). Greece: 7 – Mt. Voras, Kalivia (VOHRALÍK & SOFIANIDOU 1987); 8 – Mt. Vernon, near Antartikon, 1400 m (NIETHAMMER 1986); 9 – Pindus Mts.: Katara Pass, 1700 m (NIETHAMMER 1986); 10 – Pindus Mts.: Petrouli, 1100 m (NIETHAMMER 1986). Albania: 11 – Mali i-Cikës Mts.: Llogora, 1050 m (Andira 1991).

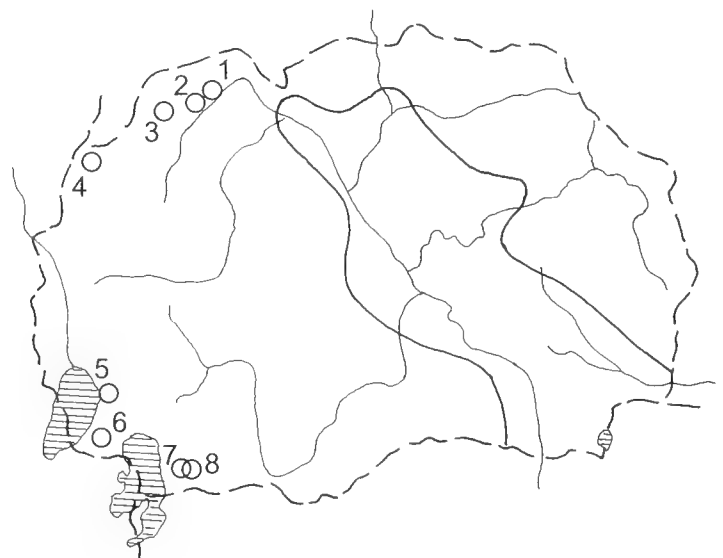


Fig. 11. Localities of the Snow vole *Chionomys nivalis* in the Republic of Macedonia.

1 – Mt. Šar planina: Jelak, 1900 m; 2 – Mt. Šar planina: Ceripašina, 2000 m, 2600 m; 3 – Mt. Šar planina: Titov vrv, 2750 m; 4 – Gorno Lukovo; 5 – Ohrid, 700 m; 6 – Mt. Galičica, Pass, 1600 m; 7 – Mt. Pelister: Golemo Ezero, 2250 m; 8 – Mt. Pelister: Kopanki, 1700 m; Virovi, 1750 m; Jorgov Kamen; Rotinska reka near Begova Česma. Based on PETROV (1992) and new unpublished records.

Genus: *Chionomys* MILLER, 1908

Snow vole *Chionomys nivalis* (Martins, 1842)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian Snow voles to subspecies *C. n. malyi* Bolkay, 1925. External, skull and dental morphology were described by KRYŠTUFEK (1990b), who found the subspecies taxon inadequate to describe the complex geographic variability in the Balkans. Karyotype is reported for specimens from Mt. Šar planina (TODOROVIĆ et al. 1971), Mt. Pelister and Mt. Galičica (ZIMA et al. 1997): $2n = 54$, $NF = 56$, $NFa = 52$. According to allozyme variation of 34 gene loci, populations from Mt. Pelister and Mt. Galičica belong to the eastern group of populations (FILIPPUCCI et al. 1991).

Distribution. Mountains of Western Macedonia (Fig. 11).

Additional information. For ectoparasites (Siphonaptera) see BRELIH (1986).

Subfamily: Murinae Illiger, 1815

Genus: *Apodemus* Kaup, 1829

Striped field mouse *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)

Taxonomy. *Apodemus agrarius kahmanni* Malec & Storch, 1963 (MALEC & STORCH 1963).

Type locality: Banja BANSKO, Republic of Macedonia, altitude 265 m.

The subspecies *A. a. kahmanni* is easily recognised by its large size and dark colour (KRYŠTUFEK 1985a) which, however, most likely results from non-genetic environmental factors (HILLE & MEINIG 1996). See HILLE & MEINIG (1996) for descriptive statistics of biometric data and SOLDATOVIĆ et al. (1971) for karyotype ($2n = 48$, $NF = 56$; specimens from Lake Dojran).

Distribution. High density population around Lake Dojran; scattered records along the Vardar valley. Exceptional observation on Mt. Šar planina at 1,700 m (PETROV 1992).

Rock mouse *Apodemus mystacinus* (Danford & Alston, 1877)

Taxonomy. Republic of Macedonia is populated by the subspecies *A. m. epimelas* (Nehring, 1902) (e.g., ĐULIĆ & MIRIĆ 1967), which might be specifically distinct from *A. m. mystacinus* (STORCH 1999). See MIRIĆ (1964) for biometrical data and ZIMA et al. (1997) for a karyotype of a single male from Mt. Galičica ($2n = 48$, $NF = 50$, $NFa = 48$).

Distribution. Widespread in the Republic of Macedonia (up to 1600 m above sea level) but restricted to rocky environments. See PETROV (1992) for a spot map.

Yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834)

Taxonomy. *Sylvaemus sylvaticus stankovici* Martino & Martino, 1937 (MARTINO & MARTINO (1937).

Type locality: Guri Velpnis, Mt. Korab, Republic of Macedonia, altitude 1,700 m.

ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) report two subspecies: the nominal one and subspecies *A. f. brauneri* Martino & Martino, 1926. The latter subspecies, however, is hardly discernible. Subspecies *S. s. stankovici*, which was synonymised with *A. f. flavicollis* by KRYŠTUFEK & STOJANOVSKI (1996), is smaller

than other yellow-necked mice from the Republic of Macedonia. Recently, PETROV (1993/94) considered *S. s. stankovici* to be an independent species and mapped its range. This opinion, based entirely on vague morphometric characters, seems tentative. The diagnostics provided certainly do not hold in this area. For morphometric data see MALEC & STORCH (1963), FELTEN & STORCH (1965) and KRYŠTUFEK & STOJANOVSKI (1996). Karyotype is described from Mt. Šar planina, Mt. Pelister, and Mt. Galičica ($2n = 48$, $NF = 48$, $NFa = 46$); additional (B) chromosomes occur in Macedonian populations (SOLDATOVIĆ et al. 1972; ZIMA et al. 1997). Separation of *A. f. flavicollis* and *S. sylvaticus* by skull characteristics (relative foramina incisiva length) was discussed by TVRTKOVIĆ (1979) and KRYŠTUFEK & STOJANOVSKI (1996). Recently, BLAGOJEVIĆ & VUJOŠEVIĆ (2000) demonstrate that B chromosomes affect morphometric characters in *A. flavicollis* and consequently questioned taxonomic value of the foramen incisivum length. Anyhow, they did not show that this variation actually affects morphological separation between *A. flavicollis* and *S. sylvaticus*.

Distribution. Widespread and common mammal throughout the Republic of Macedonia. See PETROV (1992) and KRYŠTUFEK & STOJANOVSKI (1996) for a spot map.

Wood mouse *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. *Sylvaemus sylvaticus sylvaticus* morpha *dichruroides* Martino, 1933 (MARTINO 1933a).

Type locality: Kočani, Republic of Macedonia.

Sylvaemus sylvaticus dichruroides Martino 1939 (MARTINO 1939a).

ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) list three subspecies for the Republic of Macedonia in addition to *S. s. stankovici* (see under *A. flavicollis*): *S. s. dichrurus* (Rafinesque, 1814), *S. s. hessei* (Martino & Martino, 1933), and *S. s. dichruroides* (Martino & Martino, 1933); there is no firm evidence for so many distinct races. For skull measurements see MALEC & STORCH (1963) and FELTEN & STORCH (1965). Karyotype is



Fig. 12. Localities of the Harvest mouse *Micromys minutus* in the Republic of Macedonia.

1 - Mt. Šar planina: Popova Šapka, 1750 m; 2 - Katlanovsko pole, 222 m; 3 - Kočansko pole: Kočani; Krupište; Šiflik; 4 - Vinica; 5 - vicinity of Ohrid (specimen in the Provincial museum in Struga). Based on KRYŠTUFEK & KOVAČIĆ (1984) and PETROV (1992).

described in two specimens from Mt. Bistra (ZIMA et al. 1997): $2n = 48$, $NF = 48$, $NFa = 46$.

Distribution. Widespread, but much less common than the previous species. See PETROV (1992) and KRYŠTUFEK & STOJANOVSKI (1996) for a dot map.

Genus: *Micromys* Dehne, 1841

Harvest mouse *Micromys minutus* (Pallas, 1771)

Taxonomy. VIDINIĆ (1963) ascribed Macedonian specimens to subspecies *M. m. braueri* Martino, 1930.

Distribution. Possibly widespread in lowlands, but few localities are known (Fig. 12).

Genus: *Rattus* Fischer, 1803

Black rat *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) consider different colour morphs as distinct subspecies. They reported two to occur in the Republic of Macedonia: *R. r. rattus* and *R. r. alexandrinus*.

Distribution. Widespread, but the exact distribution is unknown. The species seems to be strictly commensal. See PETROV (1992) for a spot map.

Brown rat *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769)

Taxonomy. MARTINO (1939a) lists for the Republic of Macedonia the nominal subspecies.

Distribution. Presumably widespread, but very few records are available (PETROV 1992). Possibly also occurs outdoors.

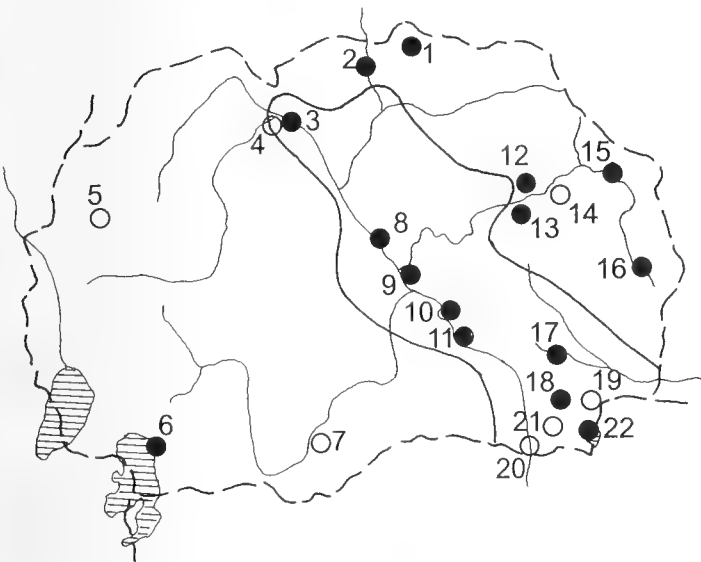


Fig. 13. Localities of the Western house mouse *Mus domestica* in the Republic of Macedonia.

1 – Arbaŋaško, 940 m; 2 – Kumanovo, Orizari; 3 – Skopje; 4 – Mt. Vodno, 600 m; 5 – Trnica, 900 m; 6 – Asamati, 860 m; 7 – Budimirci; 8 – Veles; 9 – Ulanci; 10 – Krivolak, Pepelište; 11 – Negotino; 12 – Kočani, 320 m; 13 – Zrnovci; 14 – Vinica, Pribačevo; 15 – Delčevo, Trabatovište; 16 – Berovo; 17 – Strumica, Dabilja; 18 – Valandovo; 19 – Banja Banske; 20 – Gevgelija; 21 – Bogdanci; 22 – Nov Dojran. Closed circled indicate records, verified by B.K.; all other localities are from PETROV (1992).

Genus: *Mus* Linnaeus, 1758

Western house mouse *Mus domestica* Schwarz & Schwarz, 1943

Taxonomy. *Mus hortulanus caudatus* Martino, 1934 (MARTINO 1934).

Type locality: Trnica, Mt. Bistra, Republic of Macedonia, altitude 900 m.

This species has been reported for the area under a plethora of different names: *M. musculus musculus* Linnaeus, 1758, *M. musculus domesticus* Ruddy, 1772, *M. musculus brevisrostris* Waterhouse, 1837, *M. musculus caudatus* Martino, 1934, *M. musculus azoricus* Schinz, 1845 and *M. hortulanus caudata* Martino, 1934 (see MARTINO 1939a; PETROV 1940; MALEC & STORCH 1963; ĐULIĆ & MIRIĆ 1967). ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1966) allocated *M. h. caudatus* to *M. musculus domesticus*; it is not evident whether this step is supported by an examination of type specimens. It is also not clear what MARTINO categorised under the name *M. hortulanus hortulanus*, which he listed for the region (“to the north of Skopje”), in addition to *M. h. hispanicus* (i.e., *M. h. macedonicus*) and *M. h. caudatus* (i.e., *M. m. domesticus*). For biometric data see PETROV & RUŽIĆ (1985). ĐULIĆ et al. (1980) report Robertsonian populations ($2n = 36$, $NF = 40$) from Katlanovo and Strumica.

Distribution. Widespread, but closely associated with human activity (Fig. 13).

Balkan short-tailed mouse *Mus macedonicus* PETROV & RUŽIĆ, 1983

Taxonomy. *Mus hortulanus macedonicus* Petrov & Ružić, 1983 (PETROV & RUŽIĆ 1983).

Type locality: Valandovo, Republic of Macedonia.

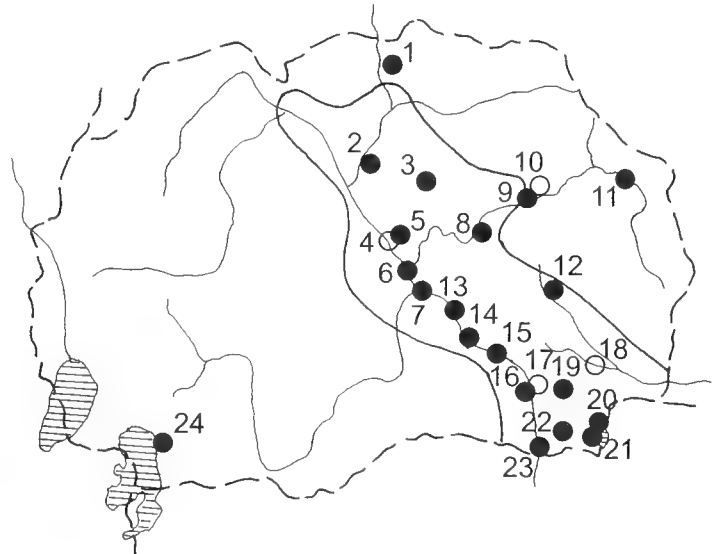


Fig. 14. Localities of the Balkan short-tailed mouse *Mus macedonicus* in the Republic of Macedonia.

1 – Kumanovo, Romanovci; 2 – Katlanovo, 224 m; 3 – Sv. Nikole, 300 m; 4 – Veles; 5 – 5 km est of Veles; 6 – 7 km north of Stobi; 7 – Stobi, 150 m; 8 – Bogoslovec; 9 – Češinovo; 10 – Kočani, 320 m; 11 – Delčevo, Trabatovište; 12 – Radoviš; 13 – Krivolak, Pepelište; 14 – Negotino; 15 – Demir Kapija; 16 – Miletkovo; 17 – Udovo, 100 m; 18 – Strumica, 224 m; 19 – Valandovo, 100 m; Anska Reka; 20 – Lake Dojra, A?ikot; 21 – Nov Dojran; 22 – Bogdanci; 23 – Gevgelija, 47 m; 24 – Asamati, 860 m. Closed circles indicate records, verified by B.K.; all other localities are from PETROV (1992).

This mouse was reported from the Republic of Macedonia under the names *M. musculus spicilegus* Petény, 1882 and *M. hortulanus hispanicus* MILLER, 1909 (MARTINO 1939a; PETROV 1940; MALEC & STORCH 1963; ĐULIĆ & MIRIĆ 1967). For biometric data see MALEC & STORCH (1963) and PETROV & RUŽIĆ (1985). KRYŠTUFEK & MACHOLÁN (1998) compared it with other conspecific populations and with closely related *Mus spicilegus* Petenyi 1882.

Distribution. An outdoor species, common in the lowlands along the Vardar and in Eastern Macedonia; an isolated population is also in Western Macedonia near Lake Prespa (Fig. 14).

Subfamily: Spalacinae Gray, 1821

Genus: *Nannospalax* Palmer, 1903

Lesser mole-rat *Nannospalax leucodon* (Nordmann, 1840)

Taxonomy. *Spalax (Mesospalax) macedonicus* Savić & Soldatović, 1975 (SAVIĆ & SOLDATOVIĆ 1975).

Type locality: Western Macedonia; restricted to Mt. Jakupica (SAVIĆ 1982).

Spalax (Mesospalax) strumiciensis Savić & Soldatović, 1975 (SAVIĆ & SOLDATOVIĆ 1975).

Type locality: Dabilja, near Strumica, Republic of Macedonia, altitude 240 m.

Spalax (Mesospalax) ovchepolensis Savić & Soldatović, 1975 (SAVIĆ & SOLDATOVIĆ 1975).

Type locality: Ovče Pole, Republic of Macedonia, altitude 300 m.

Note: 1975 seems to be the correct year of publication and not 1974 as stated by SAVIĆ (1982).

As already mentioned (KRYŠTUFEK 1997b) "the state of taxonomic uncertainty amongst Balkan mole rats is further increased by the introduction of plethora of new names which barely meet the most basic requirements of the International Code of Zoological Nomenclature." Names, proposed by SAVIĆ & SOLDATOVIĆ (1975) from the Republic of Macedonia are not an exception. Although at least some chromosomal forms most likely present distinct allopatric species, evidence available does not permit any definitive taxonomic conclusions. Four chromosomal forms occur in the territory of the Republic of Macedonia (species or subspecies sensu SAVIĆ & SOLDATOVIĆ 1984) (Fig. 15):

1. form *serbicus* ($2n = 54$, $NF = 98$, $NFa = 94$); localities: Katlanovo, Veles (SAVIĆ & SOLDATOVIĆ 1984).

2. form *macedonicus* ($2n = 52$, $NF = 86$, $NFa = 82$); localities: Mt. Jakupica, Pelagonija (between Bitola and Kukurčani), Ohrid, Mt. Pelister (Magarevo and Golemo Ezero), Mt. Bistra (SAVIĆ & SOLDATOVIĆ 1984; ZIMA et al. 1997).

3. form *ovchepolensis* ($2n = 54$, $NF = 94$, $NFa = 90$); occurs on Ovče Pole field, between Sveti Nikole and Probištip (SAVIĆ & SOLDATOVIĆ 1984).

4. form *strumiciensis* ($2n = 54$, $NF = 88$, $NFa = 84$); Strumičko Pole field, at 250 m above sea level (SAVIĆ & SOLDATOVIĆ 1984).

Some morphometric data are provided by SAVIĆ (1982). We found no stable cranial or dental characters permitting differentiation among taxa in museum material.

Distribution. Widespread over the Republic of Macedonia, from the lowlands to alpine pastures. See PETROV (1992) for a dot map.

Additional information. For biological data see SAVIĆ (1982); for Siphonaptera see SAVIĆ & Ryba (1977).

Family: Gliridae THOMAS, 1897

Subfamily: Glirinae THOMAS, 1897

Genus: *Glis* Brisson, 1762

Fat dormouse *Glis glis* (Linnaeus, 1766)

Taxonomy. MARTINO (1939a) lists for the Republic of Macedonia subspecies *G. g. minutus* (MARTINO, 1930), which was followed by ĐULIĆ & MIRIĆ (1967). ONDRIAS (1966) tentatively indicates *G. g. minutus* for northern and *G. g. pindicus* (ONDRIAS, 1966) for southern Republic of Macedonia; this must be in error since he assigns specimens from Mt. Kožuv, southern Republic of Macedonia, to *G. g. minutus*. In our opinion, *G. g. pindicus* is merely a junior synonym of *G. g. minutus*.

Distribution. Common in wooded regions of the Republic of Macedonia (Fig. 16).

Genus: *Muscardinus* Kaup, 1829

Common dormouse *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian Common dormice to the nominal subspecies. Specimens from the Republic of Macedonia we examined are larger than those from Central Europe.

Distribution. All the records are from Western Macedonia and the vicinity of Skopje. PETROV (1992) indicated the presence of common dormouse in Eastern Macedonia, as well; this might be in error however, since no such record is evident in his list of localities.

Subfamily: Leithiinae Lydekker, 1896

Genus: *Dryomys* THOMAS, 1906

Forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779)

Taxonomy. *Dryomys nitedula ravijojla* Paspaleff, Martino & Pecheff, 1952 (PASPALEFF et al. 1952).

Type locality: Senečki suvati, Mt. Bistra, Republic of Macedonia.

For morphometrics see KRYŠTUFEK (1985b) and FILIPPUCI et al. (1995). Allele frequencies of 40 loci are described by FILIPPUCI et al. (1995); the karyotype of a single specimen from Mt. Pelister is reported by ZIMA et al. (1997): $2n = 48$, $NF = 96$, $NFa = 92$.

Distribution. Widespread in Western Macedonia and in the Vardar valley, with a single record available from Eastern Macedonia. Recently we collected specimen in Trbotivište, near the Bulgarian border.

Additional information. For habitat requirements and biological data see KRYŠTUFEK (1985b) and KRYŠTUFEK & VOHRALÍK (1994).

Family: Myocastoridae Ameghino, 1904

Genus: *Myocastor* Kerr, 1792

Coypu *Myocastor coypus* (Molina, 1792)

Distribution. PURGER & KRYŠTUFEK (1991) list three localities from the valleys of the Vardar and Bregalnica and another one from the banks of Lake Prespa.

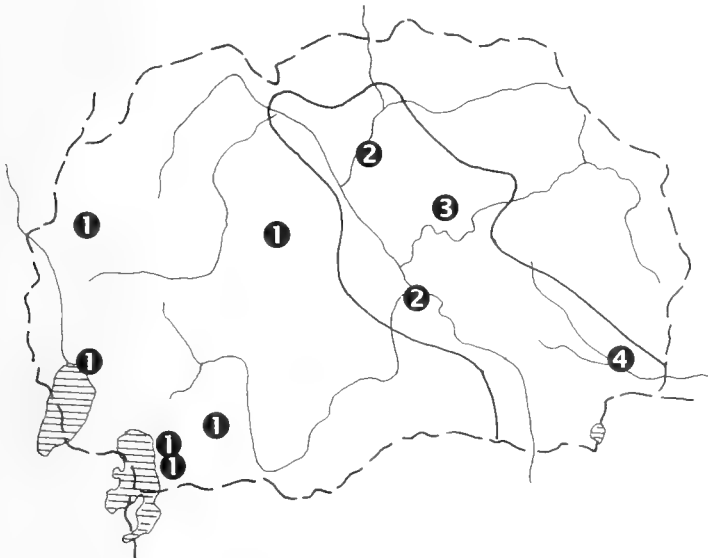


Fig. 15. Distribution of the four chromosomal forms of the Lesser mole-rat *Nannospalax leucodon* in the Republic of Macedonia (based on SAVIĆ & SOLDATOVIĆ 1984). 1 – *macedonicus*, 2 – *serbicus*, 3 – *ovchepolensis*, 4 – *strumiciensis*. Mole-rats populate the entire country.

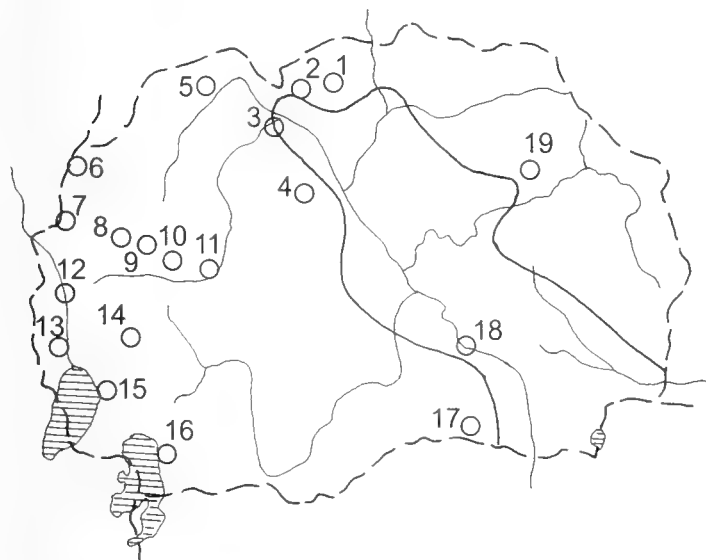


Fig. 16. Localities of the Fat dormouse *Glis glis* in the Republic of Macedonia.

1 – Mt. Skopska Crna Gora; 2 – Monastery Blagoveštenije, 860 m; 3 – Sonje; 4 – Mt. Kitka; 5 – Mt. Šar planina: Dolna Lešnica; Lešnica, 1480 m; 6 – Mt. Korab: River Štirovica; 7 – Rostuše, 750 m; 8 – Mt. Bistra: Senečki Suvati, 1800–1900 m; Senečki Livadi, 800 m; 9 – Mt. Bistra: above Mavrovo, 1750–1900 m; 10 – Kičevo; Bigor Dolenci, 620 m; 11 – Makedonski Brod, Grešnica; 12 – Selci; 13 – Vevčani; 14 – Velmej, Jaorec, 800 m; 15 – Elen Vrv, 1150 m; 16 – Asamati, Monastery Sv. Bogorodica, 1000 m; 17 – Mt. Kožuv: Dve Uši, 1700 m; Kiči-Kaj, 1600 m; Mala Rupa, 1700 m; 18 – Demir Kapija; 19 – Mt. Osogovo, Ponikva. Based on KRANJČEV (1987), KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1990), PETROV (1992), STOJANOVSKI (1996), and new unpublished records.

Order: CARNIVORA

Family: Canidae Fischer, 1817

Genus: *Canis* Linnaeus, 1758

Golden jackal *Canis aureus* Linnaeus, 1758

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe south Macedonian golden jackals to subspecies *C. a. moreoticus* Geoffroy, 1835. Dimensions are provided by ATTANASOV (1955) and KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1990b).

Distribution. The jackal was exterminated in the Republic of Macedonia, probably at the beginning of 1960s (see KRYŠTUFEK & PETKOVSKI 1990b for a review). Since then, it was recorded only twice: Želino near Skopje in March 1989 (KRYŠTUFEK & PETKOVSKI 1990b) and Nikuljane near Kumanovo in December 1996 (unpublished record based on skull specimen). These records probably result from a recent range expansion from Bulgaria (KRYŠTUFEK et al. 1997).

Wolf *Canis lupus* Linnaeus, 1758

Taxonomy. The validity of subspecies *kurjak* Bolkay, 1925, to which Macedonian wolves were ascribed by ĐULIĆ & MIRIĆ (1967), is questionable. For cranial dimensions see MARTINO (1933b) and KRYŠTUFEK (1995).

Distribution. Widespread and common (Fig. 17); 11,604 wolves were killed between 1947 and 1987, and the annual kill between 1980 and 1987 varied from 101 to 164 (DONČEV 1996).

Genus: *Vulpes* Frisch, 1775

Red fox *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. See MARTINO (1936a) for comments on cranial characters of Macedonian foxes. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) ascribe Macedonian foxes to two subspecies: larger *V. v. crucigera* (Bechstein, 1789) and smaller *V. v. meridionalis* Fitzinger, 1860. MIRIĆ (1979) distinguished between the two on the basis of the condylobasal length: 135 to 145 mm in *V. v. crucigera* and 126 to 137 in *V. v. meridionalis*.

Distribution. Widespread and common throughout the country. No map is available.



Fig. 17. Localities in the Republic of Macedonia where Wolf *Canis lupus* was killed between 1980–1987. Based on DONČEV (1996).

Family: Ursidae Fischer, 1817

Subfamily: Ursinae Fischer, 1817

Genus: *Ursus* Linnaeus, 1758

Brown bear *Ursus arctos* Linnaeus, 1758

Taxonomy. On the basis of their small size, MARTINO (1936b, 1939a) ascribed Macedonian brown bears to subspecies *U. a. meridionalis* Middendorff, 1851. Since ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1964) synonymised *U. a. meridionalis* with *U. a. syriacus* Hemprich and Ehrenberg, 1828, the latter name was subsequently applied to Macedonian bears by ĐULIĆ & MIRIĆ (1967). Such application is highly tentative. MARTINO (1936b) published measurements of a single specimen.

Distribution. Mountains of Western Macedonia; the population is in decline.

Family: Mustelidae Fischer, 1817

Subfamily: Mustelinae Fischer, 1817

Genus: *Mustela* Linnaeus, 1758

Weasel *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766

Taxonomy. MARTINO (1939a) used for Macedonian weasels the subspecific name *M. n. boccamela* Bechstein, 1800, which was followed by ĐULIĆ & MIRIĆ (1967).

Distribution. Very few records are available, but it is presumably widespread (Fig. 18).

Western polecat *Mustela putorius* Linnaeus, 1758

Taxonomy. MARTINO (1937) ascribed specimens from Eastern Macedonia to subspecies *M. p. aureolus* (Barrett-Hamilton, 1904), which is diagnosed by colour alone (MILLER 1912). The few skins we examined did not differ from other polecats of the Balkan peninsula and adjacent areas of central Europe.

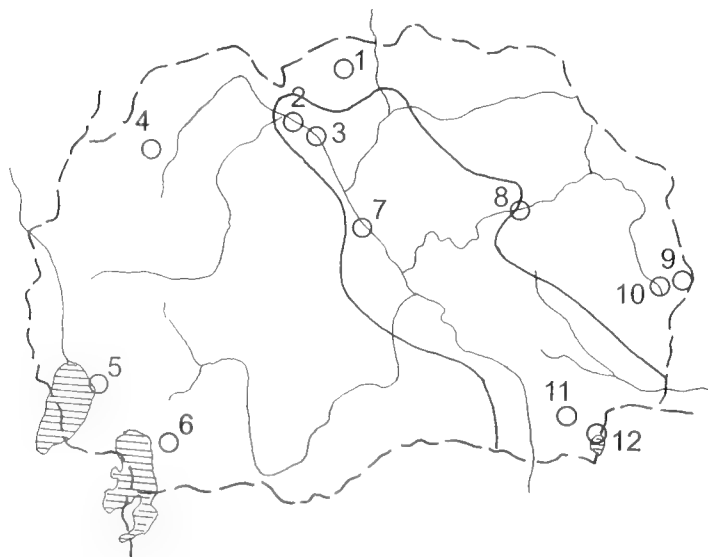


Fig. 18. Localities of the Weasel *Mustela nivalis* in the Republic of Macedonia.

1 – Kumanovo, Orizari; 2 – Skopje; 3 – Katlanovo; 4 – Vrapčište near Gostivar; 5 – Orovnik at Lake Ohrid; 6 – Mt. Pelister, Begova Česma; 7 – 3 km west of Veles; 8 – Kočani; 9 – Maleš and Pijanec; 10 – Berovo; 11 – Valandovo; 12 – Nov Dojran. Based on KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1990), PETROV & (GAREVSKI 1983) and unpublished data.

Distribution. Widespread, but rare throughout the country (Fig. 19).

Genus: *Vormela* Blasius, 1884

Marbled polecat *Vormela peregusna* (Gueldenstaedt, 1770)

Taxonomy. MARTINO (1939a) ascribes Macedonian marbled polecats to the nominal subspecies, which was followed by ĐULIĆ & MIRIĆ (1967).

Distribution. Only few locations are known from the Vardar valley and from Eastern Macedonia (MIRIĆ et al. 1983). The species is evidently rare and little known.

Genus: *Martes* Pinel, 1792

Pine marten *Martes martes* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian pine martens to the nominal subspecies.

Distribution. A few records are available from wooded, mountainous areas (Fig. 20).

Beech marten *Martes foina* (Erxleben, 1777)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian beech martens to the nominal subspecies.

Distribution. Presumably widespread and common (Fig. 21).

Subfamily: Melinae Bonaparte, 1838

Genus: *Meles* Boddaert, 1785

Badger *Meles meles* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian badgers to the nominal subspecies.

Distribution. Widespread and common (KRYŠTUFEK & PETKOVSKI 1990a).

Additional information. For conservation and management see GRIFFITHS & THOMAS (1997).



Fig. 19. Localities of the Western polecat *Mustela putorius* in the Republic of Macedonia.

1 – R'žaničko ezero; 2 – Skopje; 3 – Glumovo; 4 – Gostivar; 5 – Mavrovi Anovi; 6 – Sateska; 7 – Kališta; Radažda; 8 – Kočani; 9 – Kočansko pole; Šiflik; Orizari; 10 – Maleš and Pijanec Mts. Based on KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1990), PETROV & (GAREVSKI 1983) and unpublished data.

Subfamily: Lutrinae Bonaparte, 1838

Genus: *Lutra* Brünnich, 1771

Otter *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian otters to the nominal subspecies.

Distribution. In their distributional review for former Yugoslavia, LILES & JENKINS (1984) provide no otter records for the Republic of Macedonia. Known records are plotted on Fig. 22.

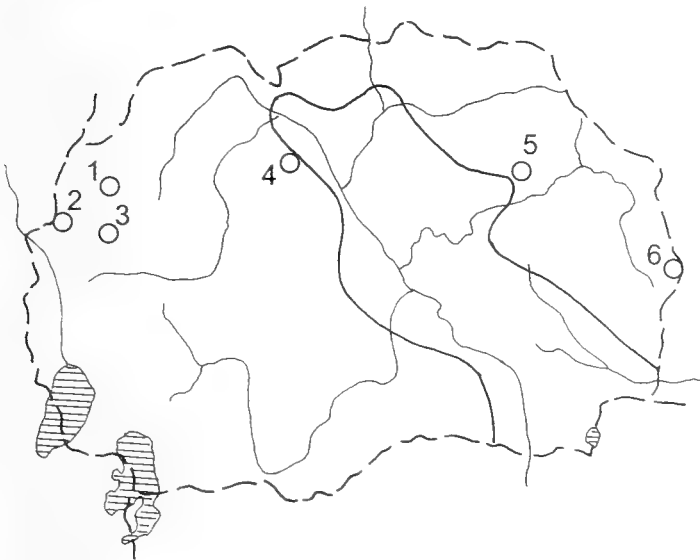


Fig. 20. Localities of the Pine marten *Martes martes* in the Republic of Macedonia.

1 – Mavrovo; 2 – Bituša; 3 – Mt. Bistra; 4 – Paligrad near Skopje; 5 – Mt. Osogovo; 6 – Maleševo and Pijanec Mts. Based on KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1990), PETROV & (GAREVSKI 1983) and unpublished data.

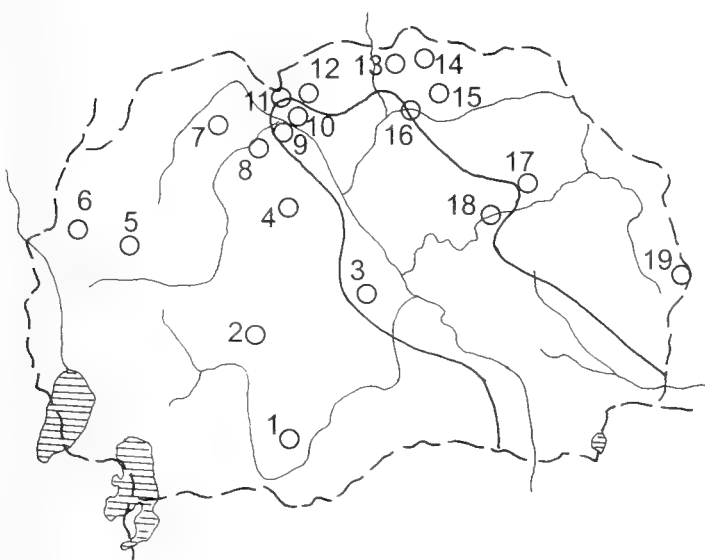


Fig. 21. Localities of the Stone marten *Martes foina* in the Republic of Macedonia.

1 – Iveni, Krapa; 2 – Pletvar; 3 – Jabolčište; 4 – Mt. Kitka; 5 – Mt. Bistra; 6 – Bituše; 7 – Grupčin; 8 – Matka near Skopje; 9 – Zelenikovo near Skopje; 10 – between Creševo and Bulčani; 11 – Volkovo; 12 – Skopska Crna Gora; 13 – Kašarevo; 14 – Suševo; 15 – Oblavsko; 16 – Klečozi; 17 – Mt. Osogovo: Ponikva; 18 – Kočani; 19 – Maleševo and Pijanec. Based on KRYŠTUFEK & PETKOVSKI (1990), PETROV & (GAREVSKI 1983) and unpublished data.

Family: Felidae Fischer, 1817

Subfamily: Felinae Fischer, 1817

Genus: *Felis* Linnaeus, 1758

Wildcat *Felis silvestris* Schreber, 1777

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian wildcats to the nominal subspecies.

Distribution. Range not know, but might be widespread (Fig. 23).

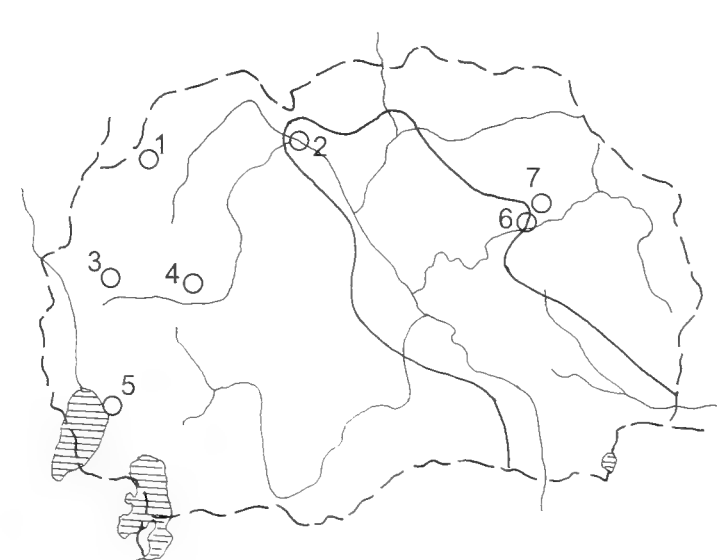


Fig. 22. Localities of the Otter *Lutra lutra* in the Republic of Macedonia. Year is in parentheses.

1 – Novo selo (1949); 2 – area of Skopje (1949, 1951, 1973); Skopje (around 1960); 3 – Izvor near Kičevo (1995); 4 – River Tresanička reka (1997); 5 – Kališta near Struga (1995); 6 – Kočansko Pole field (1995); 7 – Mt. Osogovo: Ponikva (1996). From various unpublished sources.

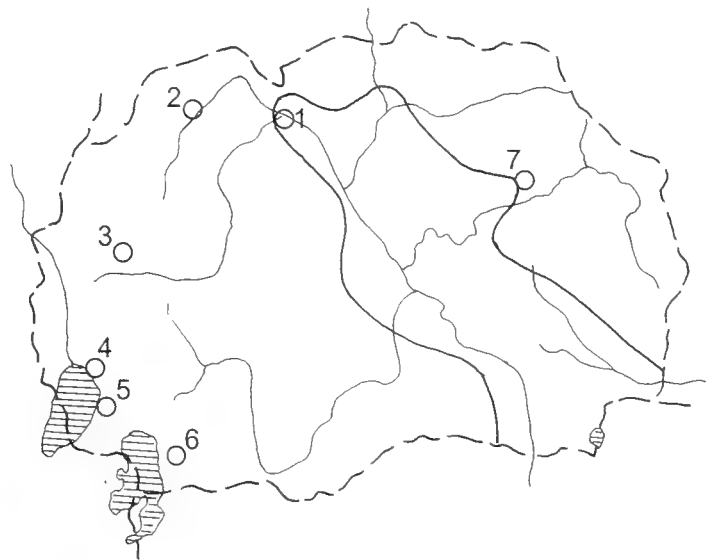


Fig. 23. Localities of the Wild cat *Felis silvestris* in the Republic of Macedonia.

1 – Vučji dol near Skopje; 2 – Žepino near Tetovo; 3 – Mt. Bistra; 4 – Livadište near Struga; 5 – Šapkar near Ohrid; 6 – Mt. Pelister: Gavran; foothills of Mt. Pelister; 7 – Mt. Osogovo: Ponikva. From various unpublished sources.

Genus: *Lynx* Kerr, 1792

Lynx *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. MIRIĆ (1978) ascribed Macedonian specimens to subspecies *L. l. martinoi* Mirić, 1978.

Distribution. Survives in the mountains of Western Macedonia; for details see MIRIĆ (1981). We found its tracks on Mt. Korab (1997); in 1990 hunters also reported it to be still common in Mt. Pelister.

Order: ARTIODACTYLA

Family: Suidae Gray, 1821

Genus: *Sus* Linnaeus, 1758

Wild boar *Sus scrofa* Linnaeus, 1758

Taxonomy. MARTINO (1939a) and ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) report for the Republic of Macedonia subspecies *S. s. reiseri* Bolkay, 1925, the validity of which was already questioned by BELIĆ (1938).

Distribution. Widespread and common; no detailed map available.

Family: Cervidae Goldfuss, 1820

Subfamily: Cervinae Goldfuss, 1820

Genus: *Cervus* Linnaeus, 1758

Red deer *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively ascribe Macedonian red deer to subspecies *C. e. maral* Gray, 1850.

Distribution. The autochthonous red deer was exterminated, probably in 1940s. Limited historical information is provided by DOFLEIN (1921) and MARTINO (1939b). Reintroductions from different stocks (Slovenia, Slavonia, Vojvodina) resulted predominantly in fenced populations around Mavrovo, on Mt. Pelister, and on Mt. Osogovo.

Genus: *Dama* Frisch, 1775

Fallow deer *Dama dama* (Linnaeus, 1758)

Distribution. Introduced from the Brijuni Islands (Croatia) and from Bulgaria. Mainly in fences at Mavrovo and on Mt. Osogovo.

Subfamily: Odocoileinae Pocock, 1923

Genus: *Capreolus* Gray, 1821

Roe deer *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. MARTINO (1939a) considers roe deer from Mt. Šar planina to fit the newly described form *C. c. baleni* Martino, 1932. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) tentatively report for the Republic of Macedonia subspecies *C. c. grandis* Bolkay, 1925, which is accepted as a valid subspecies by VON LEHMANN & SÄGESSER (1986).

Distribution. Wooded, mountainous areas of Eastern and Western Macedonia, but possibly also in the lowlands; no map available.

Family: Bovidae Gray, 1821

Subfamily: Caprinae Gray, 1821

Genus: *Ovis* Linnaeus, 1758

Mouflon *Ovis orientalis* Gmelin, 1774

Taxonomy. Introduced animals belong to subspecies *O. o. musimon* (Pallas, 1811).

Distribution. Fenced at Mavrovo and on Mt. Osogovo.

Genus: *Rupicapra* de Blainville, 1816

Alpine chamois *Rupicapra rupicapra* (Linnaeus, 1758)

Taxonomy. ĐULIĆ & MIRIĆ (1967) ascribe Macedonian alpine chamois to two subspecies: *R. r. balcanica* Bolkay, 1925, and *R. r. olympica* Koler, 1929. The latter is usually synonymised with *R. r. balcanica*. Phenetic characteristics of Macedonian chamois are discussed by MARTINO (1934b, 1935b). Horns, which are believed to be more strongly hooked and shorter than in the alpine subspecies (e.g. MIRIĆ 1970), seem to be highly variable (own observations).

Distribution. Mountains of Western Macedonia (KRYŠTUFEK et al. 1997).

Unlikely records

Jerboa *Allactaga* sp.

MARTINO (1939a) cites a personal communication by N. ŽEMČUŽNIKOV who said to have observed a Jerboa between Udovo and Valandovo. MARTINO had visited the same area "in the previous year" (MARTINO 1939a) and found among numerous holes, mainly of sousliks, also burrows which might be used by jerboas. Due to a shortage of time, no collection attempt was made. We found no evidence that V. MARTINO ever observed jerboas in what is now Republic of Macedonia himself, nor did he use the generic name *Allactaga* as is claimed by PETROV (1992). MATVEJEV (1961) was the first to report ŽEMČUŽNIKOV's observation under the generic name *Allactaga*. PETROV's (1992) search for the jerboa in different parts of the Republic of Macedonia resulted in nothing but another unverified night sighting near Pepe-lište. Considering the actual range of the jerboas (CORBET 1978), the probability of catching any specimens in the Balkans is close to zero.

Steppe polecat *Mustela eversmanni* Lesson, 1827

MILENKOVIĆ (1990) reports a skull of *M. eversmanni* from Valandovo, which is far outside the known distribution of the steppe polecat (compare MITCHELL-JONES et al. 1999). The determination was based mainly on the shape of the postorbital constriction. Taking into consideration the variability of polecats from Turkish Thrace, this character is likely to result in the misidentification of *putorius* as *eversmanni* in the southern Balkans (KURTONUR et al. 1994).

Possible Additions

The occurrence of up to eight unrecorded species of mammals varies from possible to probable in the territory of the Republic of Macedonia. Major additions are likely for bats, in spite of the fact that country is already known to be populated by 24 out of the approximate 30 European bats. Insectivores and rodents have been studied most thoroughly, which make new records less likely. Nonetheless, we have listed several small mammals which are known from locations near Macedonian borders.

Alpine shrew *Sorex alpinus* Schinz, 1837

The alpine shrew reaches the southern border of its known range within the Balkans in the mountains between Montenegro and Kosovo (PETROV 1992). The nearest records are from Mt. Žljeb (KRYŠTUFEK 1983) and Mt. Hajla (MIRIĆ 1987), i.e., approximately 100 km to the north-west of Mt. Šar planina, which abounds with habitats suitable for this species.

Brandt's bat *Myotis brandti* (Eversmann, 1845)

The only records in the southern Balkans are from two caves in the Smoljan district, southern Bulgaria (HORÁČEK et al. 1974). Specimens were collected in the mountains, at altitudes of 1240 and 1350 m above sea level, respectively. Our collecting in the mountains of the Republic of Macedonia produced only *M. mystacinus* (KRYŠTUFEK et al. 1998).

Bechstein's bat *Myotis bechsteini* (Kuhl, 1817)

Scattered records of Bechstein's bat are available from Serbia (PETROVIĆ et al. 1987), Greece (VON HELVERSEN & WEID 1990), Bulgaria (HORÁČEK et al. 1974), and Albania (UHRIN et al. 1996). This makes its presence in the Republic of Macedonia very likely.

Northern bat *Eptesicus nilssoni* (Keyserling & Blasius, 1839)

There are very few reliable records of the northern bat in the Balkans. The reliability of two localities in Croatia was questioned by ČERVENY & KRYŠTUFEK (1991). HANÁK & HORÁČEK (1986) report a single record from Bulgaria (Mt. Rila), which gives optimism that the northern bat might also be found in the mountains of the Republic of Macedonia.

Greater noctule *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780)

Records exist in the former Federal Socialist Republic of Yugoslavia (see e.g., a review of Croatian data by TVRTKOVIĆ & BALTIĆ 1996). Data provided by VON HELVERSEN & WEID (1990) for Greece and by HANÁK & JOSIFOV (1959) for Bulgaria give reason to expect this migratory bat also in the Republic of Macedonia.

Brown long-eared bat *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758)

KARAMAN'S (1929) report of this bat for Štip actually refers to its sibling, *P. austriacus* (KRYŠTUFEK et al. 1992). There are several records, however, in the vicinity of the Republic of Macedonia: from Greece (VON HELVERSEN & WEID 1990) and from Bulgaria (HORÁČEK et al. 1974), where it occurs in wooded mountains. Its presence in the Republic of Macedonia is thus highly probable.

Thomas' vole *Microtus thomasi* Barrett-Hamilton, 1903

ONDRIAS (1966) reported Thomas' vole from Edessa, i.e., only about 30 km south of the Macedonian border. VOHRALÍK & SOFIANIDOU (1987) provide no further records from this area of Greece.

Eastern house mouse *Mus musculus* Linnaeus, 1758

The southern border of *M. musculus* in the Federal Republic of Yugoslavia is not well established and its presence in nor-

thern Macedonia cannot be ruled out (compare PETROV 1992). So far, we have collected in southern Serbia (Vladičin Han; Preševo) only *M. domesticus*.

Acknowledgements. We would like to express our sincere thanks to numerous people who helped in different phases of our work on the mammals of the Republic of Macedonia: Dr. Boris M. Petrov (Belgrade), Dr. Vladimir Vohralik (Prague), Savo Brelih (Ljubljana), Dr. Jan Zima and Dr. Miloš Macholan (Brno), Dr. Shimon Simson and Dr. Maria Grazia Filippucci (Rome), Bogdan Horvat and Dare Šere (Ljubljana), Makedon Petlicarov (Skopje), Dr. Huw I. Griffiths (Hull), Simeon Todorov (Skopje), and many others. Special thanks are extended to curators for the access to specimens under their responsibility: Dr. Paula Jenkins (London), Dr. Friederike Spitzenberger and Dr. Kurt Bauer (Vienna), Dr. Gerhard Storch (Frankfurt am Main), and Dr. Richard Kraft (Munich). Dr. Darrell Smith (Waco, Texas, USA) improved English and style.

REFERENCES

- ATTANASOV, N. (1955): The jackal (*Canis aureus* L.) in Bulgaria. *Comptes Rendus de l'Académie Bulgare des Sciences* **8**(4): 61–64.
- BELIĆ, J. (1938): Die Abstammung des Balkanwildschweines. *Zeitschrift für Züchtungsforschung* **42**: 151–214.
- BENDA, P. (1999): Three notes on the taxonomy of *Myotis brandtii* (Chiroptera: Vespertilionidae) and on the history of its recognition in the western part of Europe. *Lynx N.S.* **30**: 5–26.
- BLAGOJEVIĆ, J. & VUJOŠEVIĆ, M. (2000): Do B chromosomes affect morphometric characters in yellow-necked mice *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia)? *Acta Theriologica* **45**: 129–135.
- BOGDANOWICZ, W. (1990): Geographic variation and taxonomy of Daubenton's bat, *Myotis daubentonii*, in Europe. *Journal of Mammalogy* **71**: 205–218.
- BRELIH, S. (1986): Ectoparasitical Entomofauna of Yugoslav Mammals. II. Siphonaptera from *Dinaromys bogdanovi* and *Chionomys nivalis* (Rodentia: Cricetidae). *Scopolia* **11**: 1–47.
- BRELIH, S. & PETROV, B. (1978): Ectoparasitical entomofauna of Yugoslav Mammals. I Insectivora and Siphonaptera stated on them. *Scopolia* **1**: 1–67. [In Slovenian with English summary].
- CORBET, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. British Museum (Nat. Hist) and Cornell University Press, London.
- CORTI, M. & A. LOY (1987): Morphometric divergence in southern European moles (Insectivora, Talpidae). *Bollettino di Zoologia* **54**: 187–191.
- ČERVENY, J. & KRYŠTUFEK, B. (1991): First record of *Eptesicus nilssoni*, Keyserling et Blasius, 1839 (Chiroptera, Mammalia) in Slovenia. *Biološki vestnik* **39**: 21–26.
- DOFLEIN, F. (1921): Mazedonien. Erlebnisse und Beobachtungen eines Naturforschers im Gefolge des Deutschen Heeres. Gustav Fischer, Jena.
- DOĞRAMACI, S. (1989): A new record in the Turkish mammalian fauna *Talpa europaea velessiensis* (Mammalia, Insectivora). *Doğa (TU Zooloji D. C.)* **13**: 60–66 [in Turkish with English summary].
- DONČEV, I. (1996): Number of wolves, killed in the Republic of Macedonia. Unpublished Report, Skopje, 66 pages [In Macedonian; title translated by B. K.].

- DONČEV, I. & TRPKOV, B. (1971a): Information on certain research of brown hare in the hunting districts of Macedonia. Simpozijum o lovstvu, Beograd, 158–161 [In Serbian with Russian summary; title translated by B.K.].
- DONČEV, I., TRPKOV, B. (1971b): Status of brown hare in Macedonia. Simpozijum o lovstvu, Beograd, 122–127 [In Serbian; title translated by B. K.].
- DUNDJERSKI, Z. (1988): Outbreak of *Arvicola terrestris* in rice fields in Yugoslavia. EPPO Bulletin **18**: 445–451.
- ĐULIĆ, B. (1980): Morphological characteristics and distribution of *Plecotus auritus* and *Plecotus austriacus* in some regions of Yugoslavia. Pp. 151–161 in: Proceedings Fifth International bat Research Conference, Texas Tech Press, Lubbock.
- ĐULIĆ, B. (1987): A history of mammalogy in Yugoslavia. Pp. 63–97 in: STERLING, K. B. (ed.): An International History of Mammalogy. Eastern Europe and Fenoscandia, I. One World Press, Bel Air, Maryland.
- ĐULIĆ, B., MIKUŠKA, J. (1966): Two new species of bats (Mammalia, Chiroptera) from Macedonia with notes on some other bats occurring in this territory. Fragmenta Balcanica Musei Macedonici Scientiarum Naturalium **6**(1/136): 1–13.
- ĐULIĆ, B. & MIRIĆ, Đ. (1967): Catalogus Faunae Jugoslaeviae. IV/4 Mammalia. Academia Scientiarum et Artium Slovenica, Ljubljana: 1–45.
- DJULIĆ, B., SOLDATOVIĆ, B. & DUNDJERSKI, Z. (1980): Distribution of karyotypes in *Mus musculus* Linnaeus 1758 (Rodentia, Muridae) in some regions of Yugoslavia. Biosistematika **6**: 203–210.
- ELLERMAN, J. R. & MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1964): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 2nd edition. British Museum (Natural History), London.
- FILIPPUCI, M. G., NASCETTI, E., CAPANNA, E. & BULLINI, L. (1987): Allozyme variation and systematics of European moles of the genus *Talpa* (Mammalia, Insectivora). Journal of Mammalogy **68**: 487–499.
- FILIPPUCI, M. G., FADDA, V., KRYŠTUFEK, B., SIMSON, S. & AMORI, G. (1991): Allozyme variation and differentiation in *Chionomys nivalis* (Martins, 1842). Acta Theriologica **36**: 47–62.
- FILIPPUCI, M. G., KRYŠTUFEK, B., SIMSON, S., KURTONUR, C. & ÖZKAN, B. (1995): Allozymic and biometric variation in *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778). Hystrix N. S. **6**: 127–140.
- FELTEN, G., SPITZENBERGER, F. & STORCH, G. (1977): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil IIIa. Senckenbergiana biologica **58**: 1–44.
- FELTEN, H. & STORCH, G. (1965): Insektenfresser und Nagetiere aus N-Griechenland und Jugoslawien. Senckenbergiana biologica **46**: 341–367.
- GASTON, K. & RHIAN, D. (1994): Hotspots across Europe. Biodiversity Letters **2**: 108–116.
- GIAGIA-ATHANASOPOULOU, E. & MARKAKIS, G. (1996): Multivariate analysis of morphometric characters in the eastern hedgehog *Erinaceus concolor* from Greece and adjacent areas. Zeitschrift für Säugetierkunde **61**: 129–139.
- GILL, A. E., PETROV, B., ŽIVKOVIĆ, S. & RIMSA, D. (1987): Biochemical comparisons in Yugoslavian rodents of the families Arvicolidae and Muridae. Zeitschrift für Säugetierkunde **52**: 247–256.
- GRIFFITHS, H. I. & THOMAS, D. H. (1997): The conservation and management of the European badger (*Meles meles*). Nature and environment (90). Council of Europe publishing.
- GRULICH, I. (1970): Die Standortansprüche von *Talpa caeca* Savi (Talpidae, Insectivora). Zoologické listy **19**: 199–219.
- GRULICH, I. (1971a): Zur Variabilität von *Talpa caeca* Savi aus Jugoslawien. Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovacae Brno **5**(9): 1–47.
- GRULICH, I. (1971b): Zum Bau des Becken (pelvis), eines systematisch-taxonomischen Merkmales, bei der Unterfamilie Talpinae. Zoologické listy **20**: 15–28.
- HACKETHAL, H. & PETERS, G. (1987): Notizen über mazedonische Fledermäuse (Mammalia: Chiroptera). Acta Musei Macedonici Scientiarum Naturalium **18**(6/152): 159–176.
- HANÁK, V. & JOSIFOV, M. (1959): Zur Verbreitung der Fledermäuse Bulgariens. Säugetierkundliche Mitteilungen **7**: 145–151.
- HANÁK, V. & HORÁČEK, I. (1986): Zur Südgrenze des Areal von *Eptesicus nilsoni* (Chiroptera: Vespertilionidae). Annalen des Naturhistorischen Museums Wien **88/89B**: 377–388.
- HILLE, A. & MEINIG, H. (1996): The subspecific status of European populations of the striped field mouse *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) based on morphological and biochemical characters. Bonner zoologische Beiträge **46**: 203–231.
- HOLZ, H. & NIETHAMMER, J. (1990): *Erinaceus concolor* Martin, 1838 – Weißbrustigel, Ostigel. Pp. 50–64 in: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/I. Insectivora, Primates. Aula Verlag, Wiesbaden.
- HORÁČEK, I., ČERVENY, J., TAUŠL, A. & VÍTEK, D. (1974): Notes on the mammal fauna of Bulgaria (Insectivora, Chiroptera, Rodentia). Věstník Československé společnosti zoologické **1**: 19–31.
- HUTTERER, R. (1993): Order Insectivora. Pp. 69–130 in: WILSON, D. E. & REEDER, D.-A. M. (eds.): Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington.
- JOVANOVIĆ, M. (1933): Across Korab and Bistra. Lovac, Beograd, 193–197. [In Serbian; title translated by B. K.].
- JOVANOVIĆ, B., JOVANOVIĆ, R. & ZUPANČIĆ, M. (1986): Natural potential vegetation of Yugoslavia. Naučno veće Vegetacijske karte Jugoslavije, Ljubljana.
- KARAMAN, S. (1929): Über die Fledermäuse Jugoslawiens. Galsnik Skopskog naučnog društva **6**: 217–221. [In Serbian with German summary].
- KARAMAN, S. (1931): Le bassin de Skoplje au point de vue zoologique. Bulletin de la Société scientifique de Skoplje **10**, Section des Sciences Naturelles **4**: 214–241. [In Serbian with French summary].
- KARAMAN, S. (1937): Fauna of South Serbia. Spomenica dvadesetpetogodišnjice oslobođenja Južne Srbije 1912–1937, Press Južna Srbija, Skoplje, 161–179. [In Serbian; title translated by B. K.].

- KRETZOI, M. (1964): Über einige homonyme und synonyme Säugetiernamen. *Vertebrata hungarica* **6**: 131–138.
- KRYŠTUFEK, B. (1983): The Alpine shrew (*Sorex alpinus* Schinz, 1837 – Insectivora, Mammalia) a new species for the fauna of Kosovo. *Arhiv bioloških nauka* **35**: 5 pp. [In Serbian; title translated by B. K.].
- KRYŠTUFEK, B. (1985a): Variability of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) (Rodentia, Mammalia) in Yugoslavia and some data on its distribution in the north-western part of the country. *Bioloski vestnik* **33**: 27–40.
- KRYŠTUFEK, B. (1985b): Forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) – Rodentia, Mammalia – in Yugoslavia. *Scopolia* **9**: 1–36.
- KRYŠTUFEK, B. (1987): Skull variability of *Talpa romana stankovici* from Macedonia. *Acta Theriologica* **32**: 463–474.
- KRYŠTUFEK, B. (1990a): Nonmetric cranial variation and divergence of European sousliks (*Citellus citellus*) from Yugoslavia. *Bolletino di Zoologia* **57**: 351–355.
- KRYŠTUFEK, B. (1990b): Geographic variation in *Microtus nivalis* (Martins, 1842) from Austria and Yugoslavia. *Bonner zoologische Beiträge* **41**: 121–139.
- KRYŠTUFEK, B. (1993a): Geographic variation in the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* in south-eastern Europe. *Acta Theriologica* **38**: 67–79.
- KRYŠTUFEK, B. (1993b): European sousliks (*Spermophilus citellus*; Rodentia, Mammalia) of Macedonia. *Scopolia* **30**: 1–39.
- KRYŠTUFEK, B. (1994): The taxonomy of blind moles (*Talpa caeca* and *T. stankovici*, Insectivora, Mammalia) from south-eastern Europe. *Bonner zoologische Beiträge* **45**: 1–16.
- KRYŠTUFEK, B. (1995): Wolf population in the Dinarics. Pp. 35–44 in: ADAMIĆ, M. (ed.): *Zbornik strokovnih prispevkov o volku. Društvo Kočevski naravni park, Kočevje* [In Slovene with English summary].
- KRYŠTUFEK, B. (1996): Phenetic variation in the European souslik, *Spermophilus citellus* (Mammalia: Rodentia). *Bonner zoologische Beiträge* **46**: 93–109.
- KRYŠTUFEK, B. (1997a): Overlooked names for European mammals. *Folia Zoologica* **46**: 91–93.
- KRYŠTUFEK, B. (1997b): Small mammals (Insectivora, Chiroptera, Rodentia). Pp. 85–98 in: TURK, I. (ed.): *Mousterian “bone flute” and other finds from Divje babe I cave site in Slovenia. Založba ZRC, Ljubljana*.
- KRYŠTUFEK, B. (1998): Intersexual and interpopulation variability in the pelvis (*os coxa*) in the European souslik. *Folia Zoologica* **47**: 81–91.
- KRYŠTUFEK, B. & GRIFFITHS, H. I. (2000): Cranial differentiation in *Neomys* water shrews: implications for paleobiology. *Folia Zoologica* **49**: 81–87.
- KRYŠTUFEK, B. & HRABE, V. (1996): Variation in the baculum of the European souslik, *Spermophilus citellus*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **61**: 228–235.
- KRYŠTUFEK, B. & MACHOLÁN, M. (1998): Morphological differentiation in *Mus spicilegus* and the taxonomic status of mound-building mice from the Adriatic coast of Yugoslavia. *Journal of Zoology London* **245**: 185–196.
- KRYŠTUFEK, B. & PETKOVSKI, S. (1989): Distribution of water shrews (gen. *Neomys* Kaup 1829, Insectivora, Mammalia) in Macedonia. *Fragmenta Balcanica Musei Macedonici Scientiarum Naturalium* **14**(12/305): 107–116.
- KRYŠTUFEK, B. & PETKOVSKI, S. (1990a): New records of mammals from Macedonia (Mammalia). *Fragmenta Balcanica Musei Macedonici Scientiarum Naturalium* **14**(13/306): 117–129.
- KRYŠTUFEK, B. & PETKOVSKI, S. (1990b): New record of the jackal *Canis aureus* Linnaeus, 1758 in Macedonia (Mammalia, Carnivora). *Fragmenta Balcanica Musei Macedonici Scientiarum Naturalium* **14**(14/307): 131–138.
- KRYŠTUFEK, B. & STOJANOVSKI, L. (1996): *Apodemus sylvaticus stankovici* is a synonym of *Apodemus flavicollis*. *Folia Zoologica* **45**: 1–7.
- KRYŠTUFEK, B. & VOHRALÍK, V. (1992): New records of small mammals (Insectivora, Rodentia) from Montenegro and their zoogeographical significance. *Acta Universitatis Carolinae Biologica* **36**: 297–299.
- KRYŠTUFEK, B. & VOHRALÍK, V. (1994): Distribution of the forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) in Europe. *Mammal Review* **24**: 161–177.
- KRYŠTUFEK, B., VOHRALÍK, V., FLOUSEK, J. & PETKOVSKI, S. (1992): Bats (Mammalia: Chiroptera) of Macedonia, Yugoslavia. Pp. 93–111 in: HORÁČEK, I. & VOHRALÍK, V. (eds.): *Prague Studies in Mammalogy*. Charles University Press, Praha.
- KRYŠTUFEK, B. & PETKOVSKI, S. (1989): Distribution of water shrews (gen. *Neomys* Kaup 1829, Insectivora, Mammalia) in Macedonia. *Fragmenta Balcanica Musei Macedonici Scientiarum Naturalium* **14**(12/305): 107–116.
- KRYŠTUFEK, B., FILIPPUCI, M.G., MACHOLÁN, M., ZIMA, J., VUJOŠEVIĆ, M. & SIMSON, S. (1994): Does *Microtus majori* occur in Europe? *Zeitschrift für Säugetierkunde* **59**: 349–357.
- KRYŠTUFEK, B., MILENKOVIĆ, M., RAPAČIĆ, Z., & TVRTKOVIĆ, N. (1997): Former Yugoslavia. Pp. 138–143 in: SHAKKLETON, D. M. (ed.) and the IUCN/SSC Caprinae group: *Wild sheep and goats and their relatives. Status Survey and Conservation plan for Caprinae*. IUCN, Gland, Switzerland.
- KRYŠTUFEK, B., MURARIU, D. & KURTONUR, C. (1997): Present range expansion of the golden jackal *Canis aureus* in the Balkans and adjacent countries. *Mammal Review* **27**: 109–114.
- KRYŠTUFEK, B., PETKOVSKI, S. & KOSELJ, K. (1998): Additions to bat fauna of Macedonia. *Folia Zoologica* **47**: 237–239.
- KRYŠTUFEK, B., DAVISON, A. & GRIFFITHS, H. I. (2000): Evolutionary biogeography of *Neomys* water shrews in the Western Palearctic. *Canadian Journal of Zoology* **78**: 1616–1625.
- KURTONUR, C., KRYŠTUFEK, B. & ÖZKAN, B. (1994): The European polecat (*Mustela putorius*) in Turkish Thrace. *Small Carnivore Conservation* **11**: 8–10.
- LILES, G. & JENKINS, L. (1984): A field survey for otters (*Lutra lutra*) in Yugoslavia. *Journal of Zoology London* **203**: 282–284.
- MACHOLÁN, M., FILIPPUCI, M.G., ZIMA, J., KRYŠTUFEK, B. & SIMSON, S. (1994): Karyological and allozyme survey of the common shrew, *Sorex araneus*, from Macedonia. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **32**: 129–136.
- MALEC, F. & STORCH, G. (1963): Kleinsäuger (Mammalia) aus Makedonien, Jugoslavien. *Senckenbergiana biologica* **44**: 155–173.

- MARTINO, V. (1933a): Prilog sistematskom i ekološkom objašnjenju rasprostranjenja roda *Sylvaemus* u Jugoslaviji [Addition to systematic and ecological explanation of the geographical distribution of *Sylvaemus* in Yugoslavia]. Zbornik radova posvećen Ž Đorđeviću, Beograd, 299–313. [In Serbian with English summary].
- MARTINO, V. (1933b): About the systematic position of the Yugoslavian wolf. Lovac, Beograd **38**(3–4): 73–76. [In Serbian with English summary].
- MARTINO, V. (1934a): Zoogeograficheskoe položenie gornago krazha Bistri [Zoogeographic position of the high karst of Bistra Mt.]. Zapiski Russkago nauchnago Instituta v Belgradi **10**: 81–91 [In Russian with English summary].
- MARTINO, V. (1934b): Addition to the systematics of Yugoslavian chamois. Lovac, Beograd **39**(3–4): 59–65 [In Serbian with French abstract; title translated by B.K.].
- MARTINO, V. (1935a): Materials for the systematics of Yugoslavian hares. Lovac, Beograd **40**(11–12): 11–12. [In Serbian; title translated by B.K.].
- MARTINO, V. (1935b): Ecological and systematic outline of chamois from Mt. Korab. Lovac, Beograd **40**(7–10): 168–170. [In Serbian with English summary].
- MARTINO, V. (1936a): Materials for the systematics of Yugoslavian fox. Lovac, Beograd **41**(1–2): 12–15. [In Serbian with English summary].
- MARTINO, V. (1936b): Addition to the systematics of the Yugoslavian brown bear. Lovac, Beograd **41**(7–10): 168–175. [In Serbian with English summary].
- MARTINO, V. (1937): Additions to systematics of the polecat. Lovac, Beograd **42**: (9–10): 1–5. [In Serbian with English summary].
- MARTINO, V. (1939a): Materiali po ekologiji i zoogeografii mlekopitayuschich Južnoi Srbije [Materials for the ecology and zoogeography of the mammals of S. Serbia]. Zapiski Russkago nauchnago Instituta v Belgradi **14**: 85–106. [In Russian with English summary].
- MARTINO, V. (1939b): Red deer in South Serbia. Lovac, Beograd **44**(1–2): 1–3. [In Serbian with English summary].
- MARTINO, V. & MARTINO, E. (1929): A new souslik from Macedonia. Journal of Mammalogy **10**: 76–77
- MARTINO, V. & MARTINO, E. (1931): A new form of mole from Yugoslavia. Journal of Mammalogy **12**: 53.
- MARTINO, V. & MARTINO, E. (1933): Novi jež iz Vardarske banovine [New hedgehog from Vardar county]. Prirodoslovne razprave, Ljubljana **2**: 56–57.
- MARTINO, V. & MARTINO, E. (1937): Preliminary note on four new rodents from Korab Mountains. Annals & Magazine of Natural History **10**(19): 514–518.
- MARTINO, V. & MARTINO, E. (1940a): Preliminary notes on five new mammals from Yugoslavia. Annals & Magazine of Natural History **11**: 493–498.
- MARTINO, V. & MARTINO, E. (1940b): Note on the Yugoslavian ground-squirrels (sousliks). Annals & Magazine of Natural History **11**: 465–471
- MATVEJEV, S. (1961): Biogeography of Yugoslavia. Biološki institut N.R. Srbije, Posebna izdanja **9**, Beograd. [In Serbian with English and Russian summaries].
- MILENKOVIĆ, M. (1990): A new finding of the steppe polecat, *Mustela eversmanni* Lesson, 1827 in Yugoslavia. Arhiv bioloških nauka **42**: 251–257.
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe. British Museum (Natural History), London.
- MIRIĆ, D. (1960): Verzeichnis von Säugetieren Jugoslawiens, die nicht in der "Checklist of Palaearctic and Indian Mammals" von Ellermann & Morrison-Scott (1951) enthalten sind. Zeitschrift für Säugetierkunde **25**: 35–46.
- MIRIĆ, Đ. (1964): Biometrische Angaben über die Felsenmaus – *Apodemus mystacinus* Danf. & Alst., 1877 (Muridae, Mammalia) aus Jugoslawien. Glasnik Prirodnačkog muzeja **19**(B): 197–216 [In Serbian with German summary].
- MIRIĆ, Đ. (1970): Keys for determination of animals. V. Mammals, Mammalia. Inštitut za biologiju Univerze v Ljubljani, Ljubljana [In Slovene; title translated by B.K.].
- MIRIĆ, Đ. (1978): *Lynx lynx martinoi* subspecies nova (Carnivora, Mammalia) – neue Luchsunterart von der Balkanhalbinsel. Glasnik Prirodnačkog muzeja, Beograd **33**(B): 29–36.
- MIRIĆ, Đ. (1981): Die Luchspopulationen der Balkanhalbinsel (*Lynx lynx martinoi* MIRIĆ, 1978). Srpska Akademija nauka, Posebna izdanja Vol. DXXXIX, Odeljenje prirodno-matematičkih nauka No. 55: 1–154. [In Serbian with English summary].
- MIRIĆ, Đ. (1987): Materials for the fauna of the Durmitor Mountain mammals /Mammalia/. Crnogorska akademija nauka i umjetnosti **21**(13): 225–290 [In Serbian with English summary].
- MIRIĆ, Đ., MILENKOVIĆ, M., TVRTKOVIĆ, N. (1983): Distribution of marbled polecat (*Vormela peregusna* Guelldenstaedt 1770, Mustelidae, Mammalia) in Yugoslavia. Drugi simpozijum o fauni SR Srbije – Zbornik, Beograd, 185–188 [In Serbian with English summary].
- MITCHELL-JONES, A. J., AMORI, G., BOGDANOWICZ, W., KRYŠTUFEK, B., REIJNDERS, P. J. H., SPITZENBERGER, F., STUBBE, M., THISSEN, J. B. M., VOHRALÍK, V. & ZIMA, J. (1999): The atlas of European mammals. Poyser Natural History, London.
- NIETHAMMER, J. (1982): *Microtus guentheri* Dandford & Alston, 1880 – Levante-Wühlmaus. Pp. 331–339 in: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I. Rodentia II. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- NIETHAMMER, J. (1986): Über griechische Nager im Museum A. Koenig in Bonn. Annalen des Naturhistorischen Museums Wien **88/89B**: 245–256.
- NIETHAMMER, J. 1990: *Talpa caeca* Savi, 1822 – Blindmaulwurf. Pp. 145–156 in: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/I. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- ONDRIAS, J. C. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. Säugetierkundliche Mitteilungen **14**: 1–136.
- PASPALLEFF, G. V., MARTINO, K.V. & PECHEFF, C.C. (1952): Izsledvanija vrhu njakoi drebni grizači na planinata Vitoša [Sur certain rongeurs du massif Vitocha]. Godišnik na Sofijskija Univerzitet **47**/1 (Biologija): 193–237. [In Bulgarian with Russian and French summaries].
- PETROV, B. M. (1939a): New vole from South Serbia. Prirodoslovne razprave, Ljubljana **3**(16): 363–365.

- PETROV, B. M. (1939b): New facts concerning the distribution of some mammals in Yugoslavia. *Zapiski Russkago nauchnago Instituta v Belgradi* **14**: 77–83. [In Russian with English summary].
- PETROV, B. M. (1940): Zamjatki po sistematiki i ekologiji mlekopitayuschich Južnoi Srbije [Notes on the systematics and ecology of the mammals of S. Serbia]. *Zapiski Russkago nauchnago Instituta v Belgradi* **14**: 85–106. [In Russian with English summary].
- PETROV, B. (1969): Neue Daten über die Verbreitung einiger Säugetierarten in Mazedonien. *Fragmenta Balcanica Musei Macedonici Scientiarum Naturalium* **7**(1/159): 1–4.
- PETROV, B. M. (1971): Taxonomy and distribution of moles (genus *Talpa*, Mammalia) in Macedonia. *Acta Musei Macedonici Scientiarum Naturalium, Skopje* **12**(6/107): 117–138.
- PETROV, B. M. (1974): Einige Fragen der Taxonomie und die Verbreitung der Vertreter der Gattung *Talpa* (Insectivora, Mammalia) in Jugoslawien. *Symposium theriologicum II, Academia, Praha*, 117–124.
- PETROV, B. M. (1992): Mammals of Yugoslavia. Insectivores and Rodents. *Natural History Museum in Belgrade, Suppl.* **37**: 1–186.
- PETROV, B. M. (1993/94): *Apodemus stankovici* V. & E. Martino, 1937. New ideas on the taxonomic status of some rodent species in the former and actual Yugoslavia I. *Glasnik Prirodjačkog muzeja u Beogradu* **B48**: 183–188.
- PETROV, B. & GAREVSKI, R. (1983): Säugetiere von Maleš und Pijanec. Pp. 45–62 in: Maleš i Pijanec, V – Fauna. *Macedonian Academy of Sciences and Arts, Skopje* [In Macedonian with German summary].
- PETROV, B. & RUŽIĆ, A. (1982): *Microtus epiroticus* Ondrias, 1966 – Südfeldmaus. Pp. 319–330 in: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I. Rodentia II. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden*.
- PETROV, B. & RUŽIĆ, A. (1983): Preliminary report on the taxonomic status of the members of the genus *Mus* in Yugoslavia with description of a new subspecies (*Mus hortulanus macedonicus* subspecies n., Rodentia, Mamm.). *Drugi simpozijum o fauni SR Srbije – Zbornik, Beograd*, 175–177.
- PETROV, B. & RUŽIĆ, A. (1985): Taxonomy and distribution of members of the genus *Mus* (Rodentia, Mammalia) in Yugoslavia. *Proceedings on the Fauna of SR Serbia, Serbian Academy of Sci. and Arts, Belgrade, Vol. 3*: 209–243.
- PETROV, B. & M. TODOROVIĆ (1982): *Dinaromys bogdanovi* (V. et E. Martino, 1922) – Bergmaus. Pp. 193–208 in: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I. Rodentia II. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden*.
- PETROV, B. & ŽIVKOVIĆ, S. (1971a): Taxonomic status of the representatives of the subgenus *Pitymys* (Mammalia, Rodentia) from the territory of Yugoslavia based on karyotype analyses (I. *Pitymys subterraneus*). *Arhiv bioloških nauka* **23**: 129–133.
- PETROV, B. & ŽIVKOVIĆ, S. (1971b): Die Taxonomische Status einiger Vertreter der Untergattung *Pitymys* (Rodentia, Mammalia) in Jugoslawien im Lichte der Daten über ihren Karyotyp. Pp. 283–290 in KRATOCHVÍL, J. & OBRTEL, R. (eds): *Symposium Theriologicum. Proceeding of the International Symposium on species and zoogeography of European mammals. Academia, Praha*.
- PETROV, B. & ŽIVKOVIĆ, S. (1979): Present knowledge on the systematics and distribution of *Pitymys* (Rodentia, Mammalia) in Yugoslavia. *Biosistematika* **5**: 113–125.
- PETROV, B., ŽIVKOVIĆ, S. & RIMSA, D. (1976): Über die Art-eigenständigkeit der Kleinwühlmaus *Pitymys felteni* (Mammalia: Rodentia). *Senckenbergiana biologica* **57**: 1–10.
- PETROV, B., ŽIVKOVIĆ, S., RIMSA, D., VUJOŠEVIĆ, M. & KRYŠTUFEK, B. (1983): Taxonomic status of *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 (Insectivora, Mammalia) from southern part of Balkan peninsula based on karyological analyses. *Biosistematika* **9**: 155–157.
- PETROVIĆ, P., DŽUKIĆ, G. & MILENKOVIĆ, M. (1987): Neue Angaben zur Verbreitung der Bechsteinfledermaus, *Myotis bechsteini* Kuhl, 1818 (Chiroptera, Mammalia) in Serbien. *Zbornik radova o fauni SR Srbije* **4**: 227–231.
- PURGER, J. & KRYŠTUFEK, B. (1991): Feral coypu *Myocastor coypus* (Rodentia, Mammalia) in Yugoslavia. *Bioloski vestnik* **39**: 19–24.
- RADOSAVLJEVIĆ, J., VUJOŠEVIĆ, M. & ŽIVKOVIĆ, S. (1990): Chromosome banding of five Arvicolid rodent species from Yugoslavia. *Arhiv bioloških nauka* **42**: 183–194.
- RIMSA, D., ŽIVKOVIĆ, S. & PETROV, B. (1978): The results of cytogenetical study of shrews (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in Yugoslavia. *Biosistematika* **4**: 209–215 [In Serbian with English summary].
- RUŽIĆ, A. (1977) Decreasing number of the ground squirrel (*Citellus citellus* L.) populations in Yugoslavia in the period 1947 to 1977. *Ekologija* **14**: 185–194 [In Serbian with English summary].
- RUŽIĆ, A., B. PETROV, S. ŽIVKOVIĆ & D. RIMSA (1975): On the species independence of the 54-chromosome vole *Microtus epiroticus* ONDRIAS 1966 (Mammalia, Rodentia), its distribution, ecology and importance as a pest in the west part of the Balkan peninsula. *Journal for scientific agricultural Research* **28**: 153–160.
- SAVIĆ, I. R. (1982): Spalacidae Gray, 1821 – Blindmäuse. Pp. 539–584 in NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I. Rodentia II. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden*.
- SAVIĆ, I. & RYBA, J. (1977): Contribution to the study of fleas from different chromosomal forms of the mole rat, *Spalax*, in Yugoslavia. *Arhiv bioloških nauka* **27**: 145–153.
- SAVIĆ, I. & SOLDATOVIĆ, B. (1975): Die Verbreitung der Karyotypen der Blindmaus *Spalax (Mesospalax)* in Jugoslawien. *Arhiv bioloških nauka* **26**: 115–122.
- SAVIĆ, I. & SOLDATOVIĆ, B. (1984): Karyotype evolution and taxonomy of the genus *Nannospalax* Palmer, 1903, Mammalia, in Europe. *Serbian Academy of Sciences and Arts, Separate ed. Vol. 560, Department of Natural and Mathematical Sciences* **59**: 5–104.
- SAVIĆ, I., SOLDATOVIĆ, B. & RIMSA, D. (1969): Contribution to the study of the chromosomes of a population of the genus *Dolomys* Nehring 1898 (Microtinae, Rodentia). *Arhiv bioloških nauka, Beograd* **18**: 45P–46P.

- SAVIĆ, I., MILOŠEVIĆ, M. & ŽIVKOVIĆ, S. (1971): Chromosomes of ground squirrel (*Citellus citellus* Linnaeus, 1766) from Yugoslavia. *Arhiv bioloških nauka* **23**: 35–37.
- SOLDATOVIĆ, B., ĐULIĆ, B., SAVIĆ, I. & RIMSA, D. (1971): Chromosomen zweier Arten der Gattung *Apodemus* (*A. agrarius* und *A. mystacinus* – Mammalia, Rodentia) aus Jugoslawien. *Arhiv bioloških nauka*, **21**: 27–32 [In Serbian with German summary].
- SOLDATOVIĆ, B., SAVIĆ, I., ĐULIĆ, B., MILOŠEVIĆ, M. & MIKEŠ, M. (1972): Study of the karyotype of the genus *Apodemus* Kaup, 1829 (Mammalia, Rodentia). *Arhiv bioloških nauka* **24**: 125–130.
- SOLDATOVIĆ, B., ZIMONJIĆ, D., SAVIĆ, I. & GIAGIA, E. (1984): Comparative cytogenetic analysis of the populations of European ground squirrel (*Citellus citellus* L.) on the Balkan peninsula. *Bulletin 86 de l'Academie Serbe des Sciences et des Arts. Classe des Sciences naturelles et mathématiques, Sciences naturelles* **25**: 47–56.
- SPITZENBERGER, F. (1990a): *Neomys anomalus* Cabrera, 1907 – Sumpfspitzmaus. Pp. 317–333 in: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/I. Insectivora, Primates*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- SPITZENBERGER, F. (1990b): *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) – Wasserspitzmaus. Pp. 334–374 in: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/I. Insectivora, Primates*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- STEIN, G. H. W. (1963): Unterartgliederung und nacheszeitliche Ausbreitung des Maulwurfs, *Talpa europaea* L. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin* **39**: 379–402.
- STOJANOVSKI, L. (1994): Contribution to the knowledge of bats (Chiroptera, Mammalia) of Macedonia. *Ekolog Zaštita život Sred, Skopje* **2**(1): 59–62 [In Macedonian with English summary].
- STOJANOVSKI, L. (1996): Preliminary results on the mammal research of Šar planina Mts. *Bilten na istraživačkom društvu na studenti biologiji, Skopje*, 67–71. [In Macedonian with English summary].
- STOJANOVSKI, L. (1997): The small mammal communities in sessile oak-hornbeam (ass. Orno-Quercetum petraeae Em, 1968) and montane beech forests (ass. Calamintho grandiflorae – Fagetum Em, 1965) on Kitka Mountain. M. Sc. Thesis, Univerzitet "Sv. Kiril i Metodij", Skopje [In Macedonian with English summary].
- STOJANOVSKI, L. (1998a) The first record of *Suncus etruscus* (Mammalia, Soricidae) in the Republic of Macedonia. *Folia Zoologica* **47**: 235–236.
- STOJANOVSKI, L. (1998b) Second record of *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774) (Mammalia, Chiroptera) on the territory of Macedonia. *Kniga na Apstrakti, 2. Kongres na biologite na Makedonija, Ohrid*, p. 93 [In Macedonian; title translated by B. K.].
- STORCH, G. (1982): *Microtus majori* Thomas, 1906. Pp. 452–462 in: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I. Rodentia II*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- STORCH, G. (1999): *Apodemus mystacinus* (Danford & Alston, 1877). Pp. 272–273 in MITCHELL-JONES, A. J., AMORI, G., BOGDANOWICZ, W., KRYŠTUFEK, B., REIJN-
DERS, P. J. H., SPITZENBERGER, F., STUBBE, M., THISSEN, J. B. M., VOHRALÍK, V. & ZIMA, J. (eds.): *The atlas of European mammals*. Poyser Natural History, London.
- TODOROVIĆ, M. (1955): The time and the moulting pattern of the mole (*Talpa europaea* L.). *Arhiv bioloških nauka* **7**(3/4): 47–57 [In Serbian with English summary].
- TODOROVIĆ, M. (1956): Variability of the endemic genus *Dolomys* Nehring (Microtinae, Rodentia). *Arhiv bioloških nauka* **8**: 93–109.
- TODOROVIĆ, M. (1970): Variability of the mole (*Talpa*) in Macedonia. *Arhiv bioloških nauka* **19**: 183–191. [In Serbian with English summary].
- TODOROVIĆ, M., SOLDATOVIĆ, B. & SAVIĆ, I. (1971): Karyotype of the species *Microtus nivalis* Martins, 1842 (Rodentia) from Šar planina. *Arhiv bioloških nauka* **23**: 7P–9P.
- TODOROVIĆ, M., SOLDATOVIĆ, B. & DUNĐERSKI, Z. (1972): Characteristics of the karyotype of the populations of the genus *Talpa* from Macedonia and Montenegro. *Arhiv bioloških nauka* **24**: 131–139. [In Serbian with English summary].
- TOŠKAN, B. (1999): Morphometric variability in garden shrew *Crocidura suaveolens* (Insectivora, Mammalia) along the transect Central Europe – northern Anatolia. Unpublished B.Sc. thesis, University of Ljubljana. [In Slovene with English summary].
- TVRTKOVIĆ, N. (1979): Unterscheidung und Determination der "Zwillingsarten" aus Subgenus *Sylvaemus* Ognev et Vorobiev, 1923. (Rodentia, Mammalia). *Rad Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti, Razred za prirodne nauke* **383**, 18: 155–186 [In Croatian with German summary].
- TVRTKOVIĆ, N., DJULIĆ, B. & MRAKOVČIĆ, M. (1980): Distribution, species characters, and variability of the southern water-shrew, *Neomys anomalus* Cabrera, 1907 (Insectivora, Mammalia) in Croatia. *Biosistematika* **6**: 187–201.
- TVRTKOVIĆ, N. & BALTIC, M. (1996): The giant noctule (*Nyctalus lasiopterus* Schreber, 1780), first recording in Croatia (Mljet Island) after 69 years. *Natura Croatica* **5**: 89–93.
- UHRIN, M., HORÁČEK, I., ŠIBL, I. & BEGO, F. (1996): On the bats (Mammalia: Chiroptera) of Albania: survey of the recent records. *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae* **60**: 63–71.
- VESMANIS, I. (1976): Vergleichende morphometrische Untersuchungen an der Gartenspitzmaus aus Jugoslawien. *Acta Theriologica* **21**: 513–526.
- VIDINIĆ, Z. (1963): *Micromys minutus brauneri* Martino, new mammal from Macedonia. – *Fragmenta balcanica Musei Macedonici Scientiarum Naturalium* **4**(21/105): 167–169.
- VLASÁK, P. & NIETHAMMER, J. (1990): *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) – Gartenspitzmaus. Pp. 397–428 in: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/I. Insectivora, Primates*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- VOHRALÍK, V. & SOFIANIDOU, T. (1987): Small mammals (Insectivora, Rodentia) of Macedonia, Greece. *Acta Universitatis Carolinae Biologica* 1985: 319–354.
- VON HELVERSEN, O. & WEID, R. (1990): Die Verbreitung einiger Fledermausarten in Griechenland. *Bonner zoologische Beiträge* **41**: 9–22.

- VON LEHMANN, E. & SÄGESSER, H. (1986): *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758 – Reh. Pp. 233–268 in NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/II. Artiodactyla. Aula Verlag, Wiesbaden.
- VUJOŠEVIĆ, M. & BLAGOJEVIĆ, J. (1997): Y chromosome polymorphism in the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Rodentia, Mammalia). Zeitschrift für Säugetierkunde **62**: 53–57.
- WILSON, D. E. & REEDER, D. A. M. (1993): Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington.
- ZIMA, J., MACHOLÁN, M., FILIPPUCCI, M. G., REITER, A., ANDREAS, M., LÍPA, M. & KRYŠTUFEK, B. (1994): Karyotypic and biochemical status of certain marginal populations of *Sorex araneus*. Folia Zoologica suppl. **43**: 43–51.
- ZIMA, J., FEDYK, S., FREDGA, K., HAUSSE, J., MISHTA, A., Searle, J. B., VOLOBOUEV, V. T. & WÓJCIK, J. M. (1996): The list of the chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*). Hereditas **125**: 97–107.
- ZIMA, J., MACHOLÁN, M., KRYŠTUFEK, B. & PETKOVSKI, S. (1997): Karyotypes of certain small mammals (Insectivora, Rodentia) from Macedonia. Scopolia **38**: 1–15.
- ZIMMERMANN, K. (1962): Nachruf auf W. E. MARTINO. Zeitschrift für Säugetierkunde **27**: 251–252.
- ŽIVKOVIĆ, S. & PETROV, B. (1975): The karyotype of *Microtus guentheri* Danford et Alston, 1880, from Yugoslavia and the taxonomic status of that vole (Mammalia, Rodentia). Arhiv bioloških nauka **27**: 15P–16P.
- ŽIVKOVIĆ, S., PETROV, B. & RIMSA, D. (1975b): New data on the taxonomy of Balkan *Pitymys* representatives (Mammalia, Rodentia) in the light of karyological analysis. Biosistematika **1**: 31–42 [In Serbian with English summary].
- ŽIVKOVIĆ, S., RIMSA, D., RUŽIĆ, A. & PETROV, B. (1975a): Cytogenetical characteristics, taxonomic status and distribution of the voles with 46 and 54 chromosomes of the *Microtus arvalis* group in Yugoslavia (Rodentia, Mammalia). Arhiv bioloških nauka **26**: 123–134.

Authors' addresses: Boris KRYŠTUFEK (corresponding author), Slovenian Museum of Natural History, P.O. Box 290, SI-1001 Ljubljana, Slovenia, e-mail: boris.krystufek@uni-lj.si; Svetozar PETKOVSKI, Macedonian Museum of Natural History, Bul. Ilinden 86, 91000 Skopje, Republic of Macedonia.

Received: 03.06.2000

Accepted: 24.08.2000

Revised: 04.09.2000

Corresponding editor: G. PETERS

Experimental, Morphological and Ecological Approach to the Taxonomy of Oriental *Lema* Species (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae)

T. KALAICHELVAN¹⁾, Krishna K. VERMA²⁾ & Bhupendra N. SHARMA³⁾

¹⁾Maitri Bagh Zoo, Bhilai Steel Plant, Bhilai (Chhattisgarh), India

²⁾Retired Professor of Zoology, M. P. Govt. P. G. Colleges, Durg (Chhattisgarh) India

³⁾Govt. Arts & Science College, Vaishalinagar (Dist. Durg) (Chhattisgarh), India

Abstract. On basis of breeding experiments, aedeagal structure, ecological preferences and feeding pattern *Lema coromandeliana*, *L. praeusta*, *L. terminata* and *L. maheensis* have been synonymised, and given the species name *L. praeusta*. On a similar basis *L. tibiella* and *L. semifulva* have been synonymised and put under species *L. semifulva*. A hypothesis is proposed to account for polymorphism among widely distributed species.

Key words. *Lema coromandeliana*, *L. praeusta*, *L. terminata*, *L. maheensis*, *L. tibiella*, *L. semifulva*, breeding, aedeagus, ecology, feeding pattern.

1. INTRODUCTION

JACOBY (1908), in his volume on Criocerinae and some other chrysomelid subfamilies of the Indian sub-continent, expressed doubt as to validity of some species of *Lema*. Describing '*Lema coromandeliana* Fabr.' he said, "The correct synonymy of this is not at all understood at present". Under description of '*L. praeusta* Fabr.' he pointed out, "It is quite possible that this (= *L. praeusta*) and the following species (= *L. terminata* Lacord.) may be only varieties of *L. coromandeliana*, as they seem to differ solely in coloration". Some observations, made by us in 1997 and 1998, on *Lema* populations of Durg–Bhilai (India), suggested the need to synonymise *L. coromandeliana* and some closely allied species of *Lema*. Hence in 1999, when *L. coromandeliana* and some other species of *Lema* appeared in good numbers in July in Durg–Bhilai, some breeding experiments were arranged, and observations were made on aedeagal structure, ecological preferences and feeding pattern. Results of these studies are presented here.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Identification of Material

In 1974, E.A.J. DUFFY of Commonwealth Institute of Entomology (CIE), London, identified a criocerine material from Durg as *Lema coromandeliana* {CIE List No. 6050 (Asia)}. This identification and the description by JACOBY (1908) for *L. coromandeliana* and for other Indian species of *Lema* have been the basis for identification of material for the present project. Main features of the six species, studied, are:

Lema coromandeliana (Fabricius, 1798): Various features as mentioned by JACOBY (1908). But the material, identified by DUFFY, as well as most of the material, studied in the present context, have fulvous legs and antennae. Though JACO-

BY (1908) mentions legs, antennae and sides of the breast in this species as greenish black, he points out also that specimens from Calcutta and other parts of India, examined by him, had fulvous antennae and legs. VERMA (1994) has discussed this variant of *L. coromandeliana*. In course of the present study we have come across individuals with black antennae and legs too (vide infra), though generally *L. coromandeliana* in this area (Durg–Bhilai) have fulvous appendages.

Lema tibiella Weise, 1903: Similar to *L. coromandeliana*, but legs, antennae, thorax and abdominal venter are black. Another characteristic – a conical tibial tooth on the middle tibia before/proximal to the middle of the length of the tibia. It seems that such a tibial tooth is not always present. Out of 7 individuals, examined, such structure was seen only in 5.

Lema praeusta (Fabricius, 1792): Apical third of the elytra bluish black, the rest fulvous. Antennae and legs fulvous. Sides of the breast black. On the prothorax the posterior transverse sulcus is deep, but the anterior sulcus is feeble.

Lema terminata Lacordaire, 1845: Similar to *L. praeusta*, but antennae and legs black.

Lema semifulva Jacoby, 1889: Sides of the elytra fulvous, the fulvous area in the form of a longitudinal band narrowing posteriorly. Sides of the breast, antennae and legs black. The prothorax shows, in addition a deep transverse sulcus near the basal margin, a shallow transverse anterior sulcus.

Lema maheensis Jacoby, 1908: Similar to *L. coromandeliana*. But elytra are entirely fulvous. Sides of the breast and apical part of the head black.

In all the six species the apical part of the head is black, breast is black, atleast on sides and the prothorax shows two transverse sulci, though the anterior sulcus may be feeble and medially interrupted.

2.2. Availability of material

In 1999 from July to September the six species, mentioned in the previous section, were available on *Commelina*

Table 1. Results of breeding experiments with the six *Lema*-“species“ under investigation in different combinations.

Experiment no.	Cross	Progeny					
		<i>L. co.</i>	<i>L. pr.</i>	<i>L. te.</i>	<i>L. mahe</i> '	<i>L. ti.</i>	<i>L. se.</i>
1a	<i>L. co.</i> ♂ x <i>L. co.</i> ♀	7 (2 ♂, 5 ♀)	3 (♂, 2 ♀)	0	1 ♂	0	0
1b	<i>L. co.</i> x <i>L. co.</i> (from progeny of Breeding expt. 1a)	9 (5 ♂, 4 ♀) + 1 ♀ with black antennae and legs	2 (1 ♂, 1 ♀)	0	3 ♂	0	0
1c	<i>L. pr.</i> x <i>L. pr.</i> (from progeny of expt. 1a)	2	1	0	0	0	0
2	<i>L. co.</i> x <i>L. co.</i>	6	0	0	0	0	0
(N. B.: in the next generation too only <i>L. co.</i> .)							
3	<i>L. co.</i> (a bunch of individuals)	17 (2 ♂, 15 ♀)	7 (3 ♂, 4 ♀)	0	0	0	0
4	<i>L. co.</i> x <i>L. co.</i>	22 (9 ♂, 13 ♀) + 1 ♀ with black antennae & legs	0	0	0	0	0
5a	<i>L. pr.</i> x <i>L. pr.</i>	4 (1 ♂, 3 ♀) + 1 ♀ with black antennae & legs	8 (3 ♂, 5 ♀)	2 (1 ♂, 1 ♀)	1 ♂	0	0
5b	<i>L. pr.</i> x <i>L. pr.</i> (from progeny of expt. 5a)	1 (1 ♀)	2 (1 ♂, 1 ♀)	1 ♂	0	0	0
5c	<i>L. te.</i> x <i>L. te.</i> (from progeny of expt. 5a)	0	0	10 (sex was not determined)	0	0	0
6a	<i>L. pr.</i> x <i>L. pr.</i>	3 (2 ♂, 1 ♀)	18 (8 ♂, 10 ♀)	1 ♀	0	0	0
6b	<i>L. pr.</i> x <i>L. pr.</i> (from progeny of expt. 6a)	1	2	0	0	0	0
7	<i>L. pr.</i> x <i>L. pr.</i>	0	1 ♀	0	0	0	0
8a	<i>L. te.</i> x <i>L. te.</i>	6, all with black legs & antennae (2 ♂, 4 ♀)	2 (1 ♂, 1 ♀)	8 (3 ♂, 5 ♀)	0	0	0
8b	<i>L. te.</i> x <i>L. te.</i> (from progeny of expt. 8a)	1 (sex?)	1 (sex?)	2 (sex?)	0	0	0
9	<i>L. ma.</i> x <i>L. ma.</i>	1 ♀	0	0	3 (1 ♂, 2 ♀)	0	0
10	<i>L. ma.</i> x <i>L. ma.</i>	0	0	0	3 (1 ♂, 2 ♀)	0	0
11a	<i>L. ti.</i> x <i>L. ti.</i>	0	0	0	0	3 (sex?)	0
11b	<i>L. ti.</i> x <i>L. ti.</i>	0	0	0	0	8 (sex?)	0
12	<i>L. ti.</i> x <i>L. ti.</i>	0	0	0	0	7 (sex?)	4 (sex?)
13	<i>L. ti.</i> x <i>L. ti.</i>	0	0	0	0	3 (sex?)	2 (sex?)
14a	<i>L. se.</i> x <i>L. se.</i>	0	0	0	0	3 (1 ♂, 2 ♀)	5 (1 ♂, 4 ♀)
14b	<i>L. ti.</i> x <i>L. ti.</i> (from progeny of 14a)	0	0	0	0	17 (14 ♂, 3 ♀)	2 ♂
14c	<i>L. ti.</i> x <i>L. ti.</i> (from progeny of 14b)	Development could occur only upto pupae, which died out.					
15a	<i>L. se.</i> x <i>L. se.</i>	0	0	0	0	14 (6 ♂, 8 ♀)	4 (2 ♂, 2 ♀)
15b	<i>L. se.</i> x <i>L. se.</i> (from progeny of expt. 15a)	0	0	0	0	0	2 ♂
15c	<i>L. ti.</i> x <i>L. ti.</i> (from progeny of expt. 15a)	0	0	0	0	8 (5 ♂, 3 ♀)	5 (3 ♂, 2 ♀)
15d	<i>L. se.</i> x <i>L. se.</i> progeny of 15c)	0	0	0	0	1 ♂	2 ♂
15e	<i>L. ti.</i> x <i>L. ti.</i> (from progeny of 15c)	0	0	0	0	6 (3 ♂, 3 ♀)	1 ♂
16a	<i>L. se.</i> x <i>L. se.</i>	0	0	0	0	7 (2 ♂, 5 ♀)	16 (8 ♂, 8 ♀)
16b	<i>L. ti.</i> x <i>L. ti.</i> (from progeny of 16a; only one pair taken)	Only 2 pupae formed; got damaged by parasites.					
16c	<i>L. se.</i> x <i>L. se.</i> (from progeny of 16a)	0	0	0	0	0	3 (sex?)
17a	<i>L. se.</i> x <i>L. se.</i>	0	0	0	0	12 (5 ♂, 7 ♀)	23 (13 ♂, 10 ♀)
In addition 4 individuals with pronotum, elytra, venter, legs and antennae all black; sp.?							
17b	<i>L. se.</i> x <i>L. se.</i> (from progeny of 17a; only one pair taken)	0	0	0	0	0	1
18	<i>L. ti.</i> ♂ x <i>L. se.</i> ♀	0	0	0	0	0	3 (1 ♂, 2 ♀)
19	<i>L. ti.</i> ♂ x <i>L. se.</i> ♀	0	0	0	0	4 (2 ♂, 2 ♀)	3 (1 ♂, 2 ♀)
20	<i>L. se.</i> ♂ x <i>L. ti.</i> ♀	0	0	0	0	3 (2 ♂, 1 ♀)	3 (1 ♂, 2 ♀)
21	<i>L. se.</i> ♂ x <i>L. se.</i> ♀	0	0	0	0	0	8 (sex?)

N. B.: (1) *L. co.* = *Lema coromandeliana*; (2) *L. ma.* = *Lema maheensis*; (3) *L. pr.* = *Lema praeusta*; (4) *L. te.* = *Lema terminata*; (5) *L. ti.* = *Lema tibiella*; (6) *L. se.* = *Lema semifulva*

weeds in the Sector 8 Park and elsewhere in Durg – Bhilai. They have been collected and maintained in plastic jars on *Commelina* leaves. Both field collected as well as culture individuals have been studied.

2.3. Breeding experiments

For breeding experiments field collected males and females of the same or different species have been kept in culture jars. When the next generation, produced by these males and females, reached the adult stage, the progeny was examined for species status. When interpreting results of these experiments, this possibility was kept in view that the field collected female might be mated before transfer into the culture. When, for maintaining these cultures leaves were periodically changed, care was taken to thoroughly clean the fresh leaves and to make sure that no eggs were present on them.

2.4. Aedeagus examination.

After separating the abdomen of a spirit preserved male from the rest of the body, sides of the abdomen were cut, and its tergal and sternal wall were separated to remove the aedeagus, which, after leaving in 5% KOH solution for 24 hours, was dehydrated, cleared and mounted, examined and measured using an oculometer scale.

3. OBSERVATIONS

3.1. Interspecific copulation

We have looked for “interspecific” copulations, if any, both in the field as well as in cultures. The only such copulations, we could observe, have been ♂ *L. tibiella* x ♀ *L. semifulva* and ♂ *L. semifulva* x ♀ *L. tibiella*, which could be seen several times.

3.2. Breeding experiments

Results of these experiments are shown in Table 1.

One obvious inference from these crosses is that there are two groups or complexes among the six “species”; one includes *L. coromandeliana*, *L. praeusta*, *L. terminata*, and *L. maheensis*, and the other is made up *L. tibiella* and *L. semifulva*. In either complex “intra-specific”/“intra-complex” crosses may yield, among the progeny, members of other “species” included in the complex. Let us henceforth refer to the two complexes as the *L. coromandeliana* complex and the *L. semifulva* complex.

3.3. Aedeagi

Aedeagi of all the six species have been examined. They have been found to be of similar construction, which is seen also in other Criocerinae (WHITE 1993). A typical criocerine aedeagus is a long sclerotic tube, bent on its ventral face, the bend being more marked in the basal part. The basal orifice is large and ventrally directed. The ostium, on the other hand, is dorsally placed in the distal portion.

According to WHITE (1993) aedeagi of *Lema* are not quite helpful in distinguishing closely related species.

But in the present study notable differences could be made out between the aedeagi of *L. coromandeliana* complex and *L. semifulva* complex. Within either complex the aedeagi are remarkably uniform in their features. The aedeagal differences between the two complexes:

(a) 18 aedeagi of the *L. coromandeliana* complex and 15 of *L. semifulva* complex have been measured for their length from base to the tip, ignoring the ventral curvature. This measurement ($\bar{x} \pm \text{s.e.}$) for the *L. coromandeliana* group: 1.215 ± 0.129 mm, and for the *L. semifulva* group: 1.530 ± 0.065 mm. Thus in the latter group the aedeagus is a little longer than in the former.

In the *L. semifulva* complex the tube of the aedeagus, beyond the basal well marked bend, is a little longer than in the other complex (Figs. 1 and 2).

The aedeagus in the *L. coromandeliana* complex presents 4 to 6 transverse ridges on the ventral face of its distal half. The corresponding organ in the other group does not have such ridges (Figs. 1, 2, 3 and 4).

The tip of the aedeagus is bent upward in the *L. coromandeliana* group, and it is bent downward in the other complex (Figs. 1, 2, 3 and 4).

Thus the aedeagal structure supports the making out of the two clusters or complexes among the six species of *Lema* on basis of results of the breeding experiments.

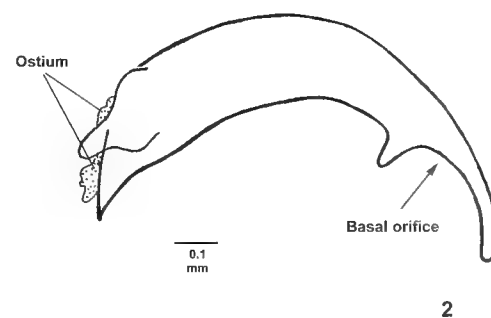
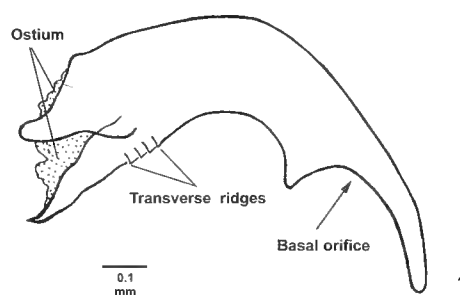


Fig. 1: *L. terminata*, out-line of aedeagus.

Fig. 2: *L. semifulva*, out-line of aedeagus.

3.4. Ecological preferences

The six species of *Lema* have been collected from the weed *Commelina*. In the Sector 8 Park of the Bhilai Township there are two species of *Commelina*, a species with narrow lanceolate leaves, growing along marshy edges of a pond (Fig. 6) and the other with broad leaves, growing in drier situations around the pond (Fig. 5). Members of the *L. semifulva* complex were specially numerous on the narrow leaf *Commelina* species, and those of the *L. coromandeliana* complex on the broad leaf species of the weed. But either complex is not confined to its preferred zone as described above.

3.5. Feeding pattern

Only a small difference has been noted in the feeding pattern of the two complexes of *Lema* species (Figs. 7, 8, 9 and 10). In the *L. semifulva* complex the eaten away areas in leaves tend to be more longish and more marginal in location, and often they leave a thin marginal thread in the leaf (indicated by arrows in Figs. 7 and 8).

4. DISCUSSION

Results of the breeding experiments clearly suggest conspecificity of *L. coromandeliana*, *L. praeusta*, *L. terminata* and of *L. maheensis* on one hand, and of *L. semifulva* and *L. tibiella* on the other. That members of either of the two complexes be synonymised is supported by the aedeagal structure, ecological preferences and feeding pattern of the "species", included in the two complexes.

Considerable synonymisation of *L. coromandeliana* and related species has been done earlier. SCHMITT (1988) has indicated synonymy of *L. coromandeliana* and *L. praeusta*. In personal communication, dated 18th Nov. 1999, Michael SCHMITT has informed that FRANCISCO MONRÓS in 1959 (published in 1960) took decision to synonymise the following species: *L. coromandeliana* Fabricius, *L. allardi* Baly, *L. binghami* Jacoby, *L. bretinghami* Baly, *L. philippina* Weise, *L. cyanipennis* Olivier, *L. rufipes* Weise, *L. dichroa* Blanchard, *L. gangetica* Weise, *L. melanocera* Lacordaire, *L. melanura* Fabricius, *L. obscuriventris* Pic, and *L. praeusta* Fabricius. In this group of "species" names, that of *L. coromandeliana* was treated as the oldest by MONRÓS as per SCHMITT.

In view of the observations, pointed out in the first para. under the current "Discussion", it has been decided to regard the two "species" complexes of *Lema* as two species. That is *L. coromandeliana*, *L. praeusta*, *L. terminata* and *L. maheensis* be synonymised, and the resultant species be called *L. praeusta* which name was given in 1792, and is thus the oldest available

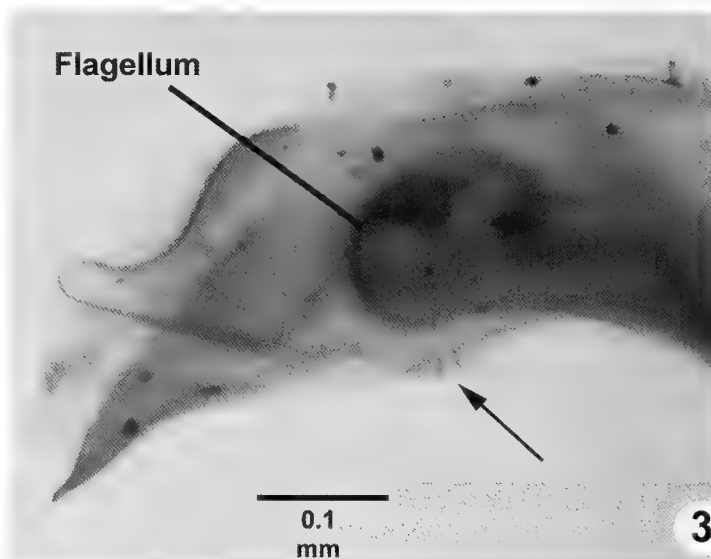


Fig. 3: *L. terminata*, photomicrograph of apical part of aedeagus (The arrow points to transverse ridges, which are somewhat out of focus).

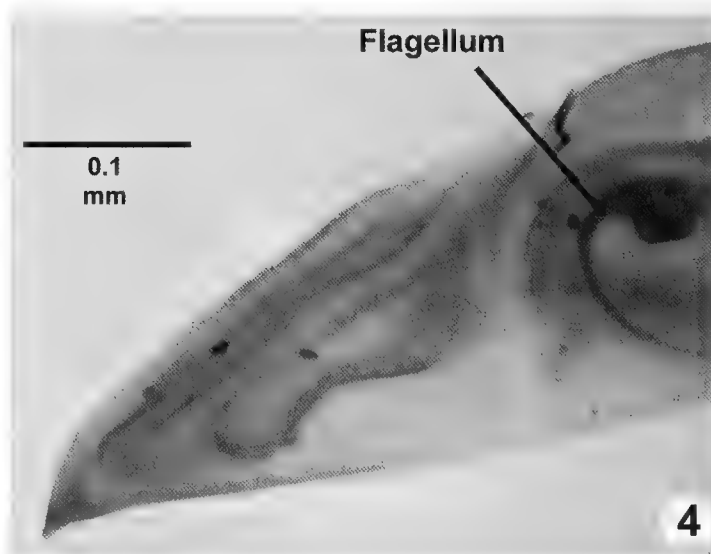


Fig. 4 *L. tibiella*, photomicrograph of apical part of aedeagus.

name. Similarly *L. semifulva* and *L. tibiella* be synonymised, and the species, including the two, be called *L. semifulva*, which is older among the two names.

Lema praeusta (under *Crioceris*), FABRICIUS (1792, part 2, p.8, no. 25). LACORDAIRE (1845, p.340).
Lema coromandeliana (under *Leptura*), FABRICIUS (1798, p.154). LACORDAIRE (1845, p.377).
Lema terminata, LACORDAIRE (1845, p. 341)
Lema maheensis, JACOBY (1908, p. 39).

Lema semifulva JACOBY (1889, p:152).
Lema tibiella, WEISE (1903, p.20).

The "species", synonymised in this communication, may be referred to as varieties or phena. For example, *L. tibiella* may be taken as a variety or phenon of



Fig. 5: Area a little away from the pond. A broad leaf *Commelina* weed is shown by an arrow. *L. coromandeliana* and related species occur mostly in such an area.

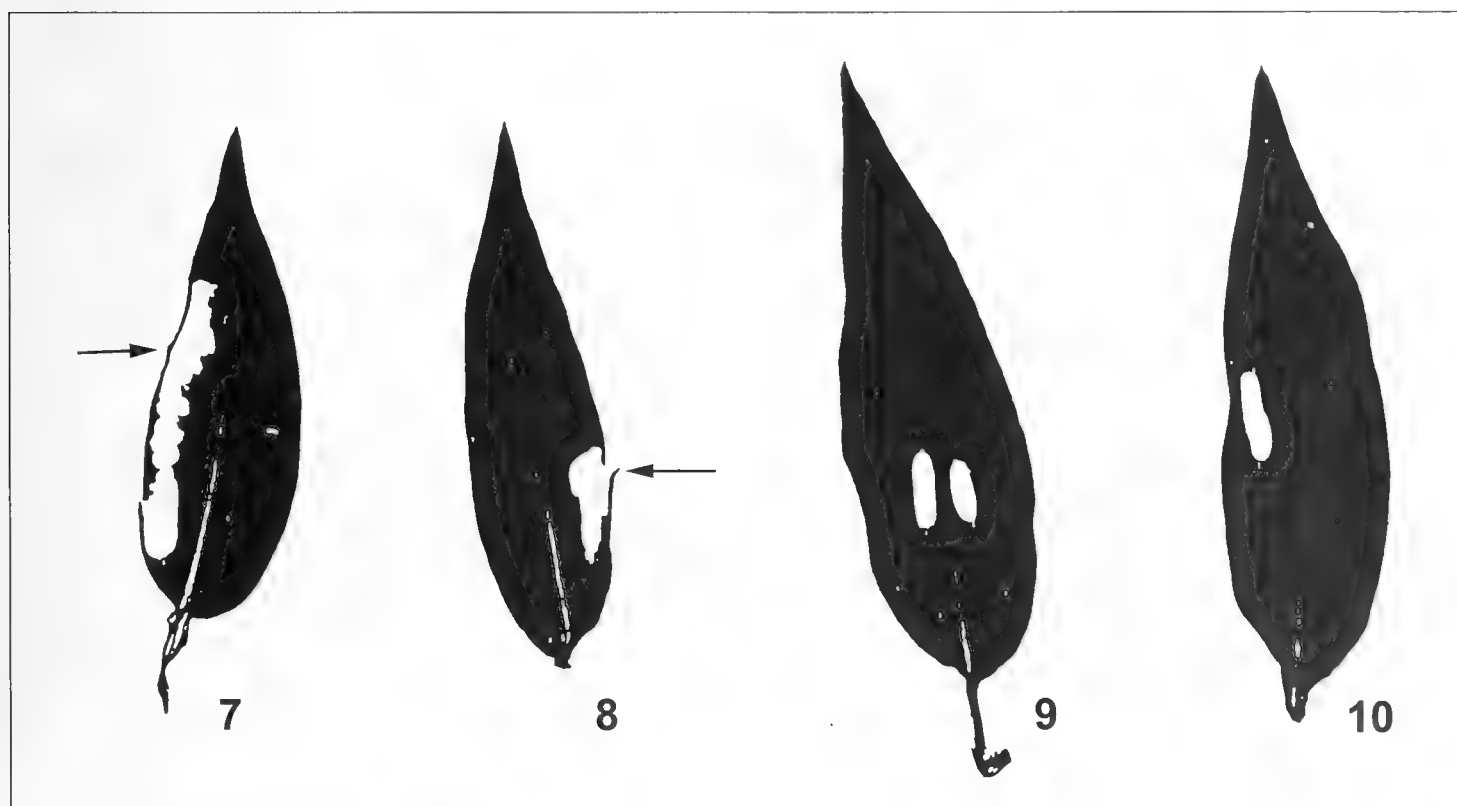


Fig. 6: Area at marshy edges of a pond with a rich growth of narrow leaf *Commelina*. *L. semifulva* complex occur mostly in such environs.

L. semifulva. The two species, which are products of synonymisation in this project, are obviously polymorphic. The various varieties, included in the two species, seem closely allied to *Lema praeusta* (Fabricius).

Lema praeusta (Fabricius), described under the name *Lema coromandeliana*, is widely distributed in the Oriental Region. It is known from Coromandel and

Calcutta (India) (JACOBY 1908), Orissa and Tamilnadu (India) (TAKIZAWA 1983), Nepal (TAKIZAWA 1988), Kerala and Pondicherry (India) and Pakistan (TAKIZAWA 1990), Himachal and Bengal (India) (TAKIZAWA & BASU 1987) and Taiwan (KIMOTO & CHU 1996). Some other chrysomelids, with wide distribution, are also known to be polymorphic, e.g. *Aspidimorpha miliaris* Fabricius, widely distributed in the Oriental region



Figs. 7 & 8: Feeding pattern of *L. tibiella*. Note that fed away areas tend to be closer to margins, and often a thin thread like portion is left (see arrows) along the margin.

Figs. 9 & 10: Feeding pattern of *L. coromandeliana*. Note that eaten away areas tend to be less longish and situated deeper than in (7) and (8).

(MAULIK 1919). Another cassidine, *Conchyloctenia punctata* Fabricius, occurs throughout eastern, central and southern Africa, and is markedly polymorphic (HERON 1999).

It seems that, when a species is widely distributed, some populations, due to a temporary geographic isolation, acquire a new phenotype, and thus new varieties or phena are produced. Occurrence of two or more phena in the same locality is perhaps due to their subsequent migrations or dispersal. Support for these hypothetical suggestions may be found in distributional studies, which may reveal localised concentrations of phena.

Acknowledgements. T. Kalaichelvan takes this opportunity to thank the B. S. P. Management (specially Shri P. K. Dubey, GM (TA), Dr. T. Sahu AGM, PHD – Horti., Shri A. K. Pandey Sr. Mgr. (P-T/Ship.) and K. R. Vishwakarma Sr. Mgr. Horti. for permission to take up research work. The authors are obliged to the Principal Govt. Arts and Science College Durg, (M.P.) for facilities to work. Mr. A. I. Sajee, Mr. Raghu and Mr. G. K. V. Iyer have been kind to do the necessary computer work.

REFERENCES

- FABRICIUS, J. C. (1792): *Entomologia Systematica, emendata et aucta*, vol. 1. 358 pp., Proft, Copenhagen.
- FABRICIUS, J. C. (1798): *Entomologia Systematica, emendata et aucta, Supplementum*. 572 pp., Proft, Copenhagen.
- HERON, H. D. C. (1999): The biology of *Conchyloctenia punctata* (Fabricius) – a cycloalexid cassid (Chrysomelidae: Cassidinae). Pp. 565–580 in COX, M. L. (ed.) *Advances in Chrysomelidae Biology 1*. Backhuys Publ., Leiden.
- JACOBY, M. (1819): *Viaggio di Leonardo Fea in Birmania e Regione vicine 17*. List of the Phytophagons Coleoptera obtained by Signor L. Fea at Burmah and Tenasserim, with description of the new species. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Genova* 27: 147–237.
- JACOBY, M. (1908): *The Fauna of British India including Burma and Ceylon, Coleoptera, Chrysomelidae, Vol. I*. XX+534 pp., 2 plates, Taylor & Francis, London.
- LACORDAIRE, M. T. (1845): *Monographie des Coléoptères subpentamères de la Famille des Phytophages vol. 1*. *Memoires de la Société Royale des Sciences de Liège* 30: LIII+740 pp.
- KIMOTO, S. & CHU, Y.-I. (1996): *Systematic Catalogue of Chrysomelidae of Taiwan (Insecta, Coleoptera)*. Institute of Comparative Studies of International Cultures and Societies, Kurume University, Japan.
- MAULIK, S. (1919): *The Fauna of British India including Burma and Ceylon, Coleoptera, Chrysomelidae (Hispidinae and Cassidinae)*. Taylor & Francis, London.
- SCHMITT, M. (1988): The Criocerinae: biology, phylogeny and evolution. Pp. 475–495 in JOLIVET, P., PETITPIERRE, E. & HSIAO, T. H. (eds.) *Biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht – Boston – London.
- TAKIZAWA, H., 1983. Chrysomelid beetles of India in the collection of the National Institute of Agricultural Sciences, Tsukuba (Coleoptera). *Entomological Review of Japan* 38: 65–79, 2 plates.
- TAKIZAWA, H., 1988. Chrysomelid beetles of Nepal, collected by the Hokkaido University scientific expeditions to Nepal Himalaya. Part 0-4 (Coleoptera, Chrysomelidae). *Entomological Review of Japan* 43: 1–16, 2 plates.
- TAKIZAWA, H., 1990. Notes on chrysomelid beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of India and its neighbouring areas. Part 8. *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology* 41: 45–53.
- TAKIZAWA, H. & BASU, C. R., 1987. Notes on chrysomelid beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of India and its neighbouring areas. Part 4. *Kontyû, Tokyo* 55 (2): 266–283.
- VERMA, K. K., 1994. Body colouration in *Lema coromandeliana* Fabr. (Coleoptera, Chrysomelidae). *Chrysomela* 28: 4.
- WEISE, J. (1903): Verzeichnis der von Dr. Horn auf Ceylan gesammelten Chrysomeliden. *Eupoda et Camptosomata*. *Deutsche entomologische Zeitschrift* 1903: 17–34.
- WHITE, R. E., 1993. A revision of the subfamily Criocerinae (Chrysomelidae) of North America North of Mexico. U.S. Department of Agriculture, Technical Bulletin 1805 (May 1993).

Authors' addresses. T. KALAICHELVAN: Maitri Bagh Zoo, Bhilai Steel Plant, Bhilai (Chhattisgarh), India 490 006; Dr. K.K. VERMA (corresponding author): HIG-1/327, Housing Board Colony, Borsi, Durg (Chhattisgarh) India 491 001, e-mail: kkvermain@yahoo.com; Dr. B.N. SHARMA, Principal, Govt. Arts & Science College, Vaishalinagar (Dist. Durg) (Chhattisgarh) India 490 001.

Received: 10.01.2001

Accepted: 11.11.2002

Revised: 03.01.2002

Corresponding editor: M. SCHMITT

Non-volant Terrestrial Mammals on Mediterranean Islands: Tilos (Dodecanese, Greece), a Case Study

Marco MASSETI¹⁾ & Maurizio SARÀ¹⁾

¹⁾Dipartimento di Biologia Animale e Genetica, Università di Firenze, Firenze, Italy

²⁾Dipartimento di Biologia Animale, Università di Palermo, Palermo, Italy

Abstract. The late Quaternary native mammalian fauna of Tilos (Dodecanese, Greece) was not characterised by continental taxa, but differed considerably from contemporary continental wildlife. This study aims to investigate, for the first time, the present composition of non-volant terrestrial mammals, also to determine any possible relationship with species previously reported from the island for the Late Pleistocene-Holocene chronology. Through direct observation, pellet analysis and trapping, the present research documents the presence of the following six species: *Erinaceus concolor*, *Crocidura suaveolens*, *Oryctolagus cuniculus*, *Apodemus mystacinus*, *Rattus rattus*, *Mus domesticus*. The occurrence of these continental mammals on the island seems to be linked essentially to the introduction by man during the Holocene.

Key words. Mediterranean mammals, Paleontology, Holocene, Biogeography

1. INTRODUCTION

Tilos is the seventh island of the Dodecanese archipelago (Greece), covering a surface area of 64,3 km² (Fig. 1). Situated between Rhodes and Kos, at about 20 km from the nearest point of the Turkish mainland, it reaches 687 m a.s.l. at its highest peak (DESIO 1923, 1928). Although the island lies only a few marine miles off the western Anatolian coast, in the late Quaternary its native mammalian fauna was not characterised by continental taxa, but differed considerably from contemporary continental wildlife. It was dominated by endemic dwarf elephants, described as belonging to the genus *Elephas* (SYMEONIDIS et al. 1973; THEODOROU 1983, 1988), but still unnamed (ALCOVER et al. 1998) (Fig. 2). These proboscideans have often been compared to *Elephas falconeri* Busk, 1867, a taxon described from Sicily and Malta (VAUFREY 1929; AMBROSETTI 1968). Previously referred to as two distinct forms, the endemic dwarf elephants of Tilos are now considered as belonging to a single species with marked dimorphism. The form is slightly larger than *E. falconeri*, whilst the age of the deposits of the discovery site ranges from the very late Pleistocene to the Holocene (SYMEONIDIS et al. 1973; BACHMAYER & SYMEONIDIS 1975; BACHMAYER et al. 1976; DERMITZAKIS & SONDAAR 1978; THEODOROU 1983, 1988). Indeed, some of these elephant remains are attributed to be very recent, between 7.090 ± 680 and 4.390 ± 600 bp (BACHMAYER & SYMEONIDIS 1975; BACHMAYER et al. 1976). These age determinations originate from a different place in the cave and are supposed to prove the simultaneous existence of the elephants and post-Palaeolithic man (BACHMAYER et al. 1984). Furthermore, if such dating is reliable, we can presume this taxon survived, at least until the

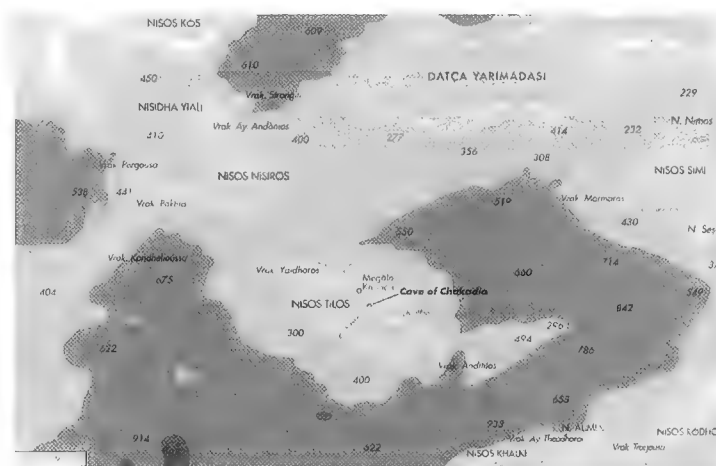


Fig. 1. The geographical location of the island of Tilos, in the southern Dodecanese archipelago (Greece).



Fig. 2. Artists reconstruction of the extinct dwarf elephant, *Elephas antiquus* cf. *falconeri* Busk, 1867, of Late Pleistocene-Holocene Tilos, adapted from the osteological material in the Museum of Megalochorio (Tilos), and compared to the size of its supposed ancestor *E. antiquus* Falconer & Cautley, 1847 (Drawing by A. Mangione).

Table 1: Holocene non-flying terrestrial wild mammals reported from the island of Tilos (Dodecanese, Greece).

Taxon	Charkadio Cave, (Late Pleistocene-Holocene fauna)	Charkadio Cave, sub-recent fauna	Present fauna
<i>Erinaceus concolor</i>			x ⁵
<i>Crocidura russula/suaveolens</i>		x ¹	
<i>Crocidura suaveolens</i>			x ⁵
<i>Oryctolagus cuniculus</i> *			x ⁵
<i>Apodemus flavicollis/sylvaticus</i>		x ¹	
<i>Apodemus mystacinus</i>		x ¹	x ⁵
<i>Rattus rattus</i>			x ⁵
<i>Mus domesticus</i>			x ⁵
<i>Vulpes vulpes</i>		x ¹	
<i>Ursus cf. arctos</i> **	x ^{2,3,4}		
<i>Martes foina</i>		x ¹	
<i>Elephas antiquus cf. falconeri</i>	x ^{2,3,4}		
Total 12	2	5	6

* Imported in very recent times (about 1997–98);

** Very probably hunter trophy.

References: 1 SYMEONIDIS et al. (1973); 2 BACHMAYER et al. (1976);

3 CALOI et al. (1986); 4 KOTSAKIS (1990); 5 MASSETI & SARÀ (present paper).

beginning of the Aegean Bronze Age. Except for one bat, *Myotis blythii* Tomes, 1857, so far no other micro-mammal remains have been found associated to the Telian dwarf elephants, whose stratigraphy also yielded *Testudo marginata* Schoepff, 1795, and *Ursus arctos* L., 1758, the latter presumed to be a hunter trophy (Table 1). According to paleontological evidence, some representatives of the limited endemic mammalian fauna of Tilos could have survived much longer than on other Mediterranean islands, possibly thanks to the shelter afforded by the natural morphology of the island, particularly inhospitable and unsuitable for human settlement.

This study aims to investigate, for the first time, the present composition of non-volant terrestrial mammals of Tilos, also to determine any possible relationship with species reported from the island from the previous Late Pleistocene-Holocene chronology.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Methods

Following two previous surveys in September 1997 and October 1998, we decided to make a study on the non-volant terrestrial mammals of Tilos from 19th to 26th September 1999 to integrate our findings. The study was carried out as follows:

A) review of all the previous knowledge of Telian mammals and their history;

B) direct observations of tracks, excrement and food remains;

C) search for roosts of owls (Strigiformes) and pellet analysis;

D) 9 live-trapping stations on 6 consecutive nights in various types of habitats on the island described below (Table 2), employing 50 plastic traps; 35 trip-traps (very

similar to longworths) with a double compartment and 4,5 x 4 cm entrance hole, and 15 LOT, with a single compartment and 7,5 x 7,5 cm entrance hole. The collected material was preserved in 70% alcohol (caught specimens) or dried (pellet remains) and deposited in the theriological collection of the Zoology Museum, Department of Animal Biology, University of Palermo (MZUP).

The following index was applied to the trapping data:

$DAT\% = [n \text{ individuals of species } X / (n \text{ nights trapping } x \text{ } n \text{ traps of model } j) \times 100]$

This equation expresses the relative frequency or activity density for each habitat (Pucek 1969). As the traps we used are selective, in our case the LOT traps caught animals the size of an *Apodemus* sp. and larger, whilst trip-trap-caught animals had the size of an *Apodemus* sp. and smaller (SARÀ & CASAMENTO 1992, CASAMENTO & SARÀ 1993); the DAT index was standardised as follows:

– $n \text{ Rattus} / (n \text{ nights } \times n \text{ LOTs})$;

– $n \text{ Apodemus} / [n \text{ nights } \times (n \text{ LOTs } + n \text{ trip-traps})]$;

– $n \text{ Crocidura, Mus} / (n \text{ nights } \times n \text{ trip-traps})$.

2.2. The natural environment of Tilos and sampled areas

The surface of the island is characterised by distinct mountainous masses and high coastal cliffs. Space suitable for agriculture today is limited to a few hectares in the so-called "Misarias" plane; the rest of the island is characterised by barren heights and rocks (KUTELAKIS 1983). In fact, in recent years, the number of inhabitants has dramatically declined to no more than estimated 300 citizens and consequently the traditional terraced agriculture has been almost totally abandoned (GAETHLICH & ZOGARIS 1999). At present, the vegetation is poor and scantily represented by low, thorny Mediterranean garigue (locally called *phrygana*), dominated by *Genista acanthoclada*, *Sarcopoterium*

Table 2: A total of 300 trap nights were performed in the 9 sample areas on the island of Tilos.

Sample area	Main habitat features	S. e. Trip-trap	S. e. LOT	S. e. Tot
Messarià 1	Open oak wood and grazing ground	20		20
Microchorio cross-road	Open oak wood and grazing ground		30	30
Charcadio	Open oak wood and low <i>Cistus</i> garigue	30		30
Messarià 2	Open oak wood and low <i>Cistus</i> garigue		15	15
Livadia NW	Suburban open field	10		10
Eristos cross-road	Suburban open field	85		85
Mount Amali	Closed garigue at 390 m. a.s.l.	30	45	75
Livadia SE	Closed garigue at 60 m. a.s.l.		10	10
Eristos beach	Wet field at <i>Arundo donax</i>	25		25
	Total sampling effort at Tilos	200	100	300

S. e. = sampling effort relative to trap model.

spinosum, *Daphne gnidium*, *Cistus parviflorus*, *Urginea maritima* together with some Labiatae such as *Thymus capitatus* and *Salvia cf. officinalis*. The specific composition of the garigue varies with slope and the impact of grazing by domestic livestock, on a gradient ranging from an open, multi-specific structure with high rocky cover (e.g. in the SE Livadia sample area) to a closed, almost monotypic structure with fewer rocky outcrops (e.g. in the Mount Amali sample area). In the Messarià plane and several valley floors, especially in the central areas of the island, mixed and open thermophilous oak stands occur (< 50% cover), especially in the marginal areas, characterised by secular trees about 6–10 metres high and garigue underwood. The dominating trees are *Quercus macrolepis* and *Pistacia terebinthus palaestinae*. Locally *Quercus coccifera*, *Ceratonia siliqua*, *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea* var. *silvestris* and wild *Prunus dulcis* also occur in varying canopy densities. The underwood is low, providing continuous thick cover and characterised by *Cistus parviflorus*, *Salvia cf. officinalis*, *Pistacia lentiscus* and *Calicotome villosa* (e.g. in the Charkadio and Messarià 2 sample areas). Where the effects of grazing and human intervention are most evident, the underwood is higher (approximately 1–2 m), discontinuous (< 50% cover) and characterised by young vegetative or regressive states of the above-mentioned trees (e.g. in the Microchorio crossroad and Messarià 1 sample areas). In the immediate vicinity of the town centres, the land is used for vegetable plots, orchards or for grazing; here there is little arboreal cover and Compositae and Gramineae are typical (e.g. in the NW Livadia and Eristos crossroads sample areas). Finally, near the Eristos Beach is a low dune formation (e.g. Eristos beach sample area) flanked by patches of land characterised by *Arundo donax*, *Foeniculum vulgare*, *Vitex agnus-castus*, *Pancratium maritimum* and *Eryngium amethystinum*.

3. RESULTS

3.1. Records through direct observations

Erinaceus concolor Martin, 1838, found in the wooded plain of Messarià, confirming previous sightings (MASSETI 1999). An adult male, which had been run over, was found at the side of the road between Megalochorio and San Antonio. Several excrements attributable to this species were found in the Messarià 1, Messarià 2 and Microchorio crossroad sample areas.

Rattus rattus (L., 1758) the remains of bones attributable to this species were found near the Pandeileimon Monastery. An adult individual was seen during trap checks in the Eristos beach area (22nd September). Excrements and the remains of preyed snails were also found in the Charkadio and Mount Amali areas.

Oryctolagus cuniculus (L., 1758), only recently imported (MASSETI 1999), for the present seems to be localised in the Messarià plain and in the entire central part of the island in the valley floors and in their surroundings. Excrements and traces of burrows have been found in all these places and several individuals have been sighted.

3.2. Indirect records

A *Tyto alba* roost was found a few hundred metres from the village centre of Livadia, in a garigue habitat. We collected 52 pellets from this roosting site which rendered 123 items of prey as well as the scarce remains of further 43 victims; giving a total of 166 quarries. The percentage of prey frequency is given in Table 3, identification was by comparison with material held in the Mammal collection of MZUP.

3.2. Trapping

The largest number of animals were caught in the Eristos crossroads site (7 out of 10), an area of human settlement. Table 4 gives the captures divided per sample area. Trapping rendered 10 micromammals belonging to 4 species (Table 5). Material from trapping and pellet analysis is described below and in Tables 3 and 5.

Crocidura suaveolens (Pallas, 1811). Reference material. – 1 specimen in alcohol (ML137), remains of skull and mandibles equivalent to 47 specimens (TE928).

Measurements (mm) – ML137: ZW 59; CBL 185, and Table 5. TE928: ZW = 58,2–60,18; min-max = 53–61; n = 16; CBL = 175; n = 1.

This is a rather small shrew, which was caught in a built-up area, typically exploited by the species. Dorsal colouring was pale hazelbeige and ventrally a dirty white. The underthroat was paler and the inside of the limbs darker, with no clear demarcation between the colour of the back and that below. The tip of the tail was clearly white. The external size and colour of the coat fall within the variability range for the species

Table 3: Species found in the Barn Owl pellets at Tilos.

	N	PNI%
<i>Crocidura suaveolens</i>	47	28,31
<i>Mus domesticus</i>	33	19,88
<i>Apodemus mystacinus</i>	43	25,90
<i>Rattus rattus</i>	24	14,46
Mammals Sub total	147	88,55
Aves	13	7,83
<i>Laudakia stellio</i>	1	0,60
Coleoptera	2	1,20
Orthoptera	3	1,81
Total	166	

Table 4: DAT index per species in the studied ecosystems of the island.

	C. suaveolens	R. rattus	M. domesticus	A. mystacinus
Open oak wood	0,00	4,44	0,00	0,00
Suburban open field	1,05	1,05	5,26	0,00
Garigue	0,00	0,00	0,00	1,82
Wet field	0,00	0,00	0,00	0,00
Total Tilos	0,50	1,00	2,50	1,00

Table 5: Main features and external biometry of the specimens caught at Tilos.

	Code	Day capture	Trap position	Sex	Age	W	BL	TL
<i>C. suaveolens</i>	ML137	20/09/99	dry grass + stones	M	adult	5,50	69,00	41,80
<i>M. domesticus</i>	ML139	21/09/99	dry grass + olive tree	F	adult*	15,50	75,00	61,00
<i>M. domesticus</i>	ML140	22/09/99	dry grass + stones	F	subadult§	11,00	75,00	47, dock
<i>M. domesticus</i>	ML141	22/09/99	dry grass	F	adult**	11,50	74,00	60,00
<i>M. domesticus</i>	ML142	23/09/99	dry grass	F	adult**	11,50	78,00	62,00
<i>M. domesticus</i>	ML143	24/09/99	dry grass	F	adult	10,70	74,00	63,00
<i>A. mystacinus</i>	ML138	25/09/99	low bush + stones	F	subadult§	24,00	100,00	104,00
<i>R. rattus</i>		21/09/99	dry grass + stones	M	adult	nc	nc	nc
<i>R. rattus</i>		22/09/99	bush + stones	M	adult	nc	nc	nc
<i>R. rattus</i>		23/09/99	bush + stones	F	adult	nc	nc	nc

* = pregnant, with 5 embryos; ** in lactation; § vagina not perforated. W = Weight in grams; BL = snout-anus length in mm; TL = tail length in mm; EL = inner ear length; HFL = hindfoot length.

(STONE 1995; VOGEL & SOFIANIDOU 1996). On the contrary, the character of the white tail tip until now has only been reported for *C. sicula* (VOGEL et al. 1989).

The skull of the caught individual and the material retrieved from the pellets were compared with specimens from the Isle of Elba, France, Crete, Rhodes. The condyle-basal length of the two entire skulls available measured less than 190 mm. This character, together with qualitative analysis, allowed them to be distinguished from *C. leucodon*, which also occurs on several of the Aegean Islands (VOGEL & SOFIANIDOU 1996). The zygomatic width was similar to that for other Mediterranean populations of *C. suaveolens*; (SARÀ & ZANCA 1992). The skull had narrow, slender incisors and the second premolar slightly smaller than the third. From side view, the height of A2 and A3 is equal or sub-equal to the parastyle of P4. This is rounded above as reported by VOGEL et al. (1989), but with a more rounded and marked cingulum. In occlusion, upper P4 and especially its hypoconal flange is more massive and robust compared to the other populations. The molars are also slightly larger and sub-rectangular, whilst the general characteristics and size of the mandibles are unique to the species (NIETHAMMER & KRAPP 1978). These differences would appear to be geographical variations and a more detailed study of the material is currently in progress.

***Mus domesticus* (Rutty, 1772).** Reference material: – 5 specimens in alcohol (ML139-143), remains of skulls and mandibles equivalent to 33 specimens (TE933).

Measurements (mm) – ML139-143: Table 5. TE933: L Upper diastema = 53,3–3,8; min-max = 49–60; n = 11).

This was the most frequent species with a total of 5 specimens all caught within the human settlement of the Eristos crossroads area. We should underline that only females in the reproductive state were caught: these individuals exhibit a pale grey-beige upper part and dirty white-cream lower part. Lateral demarcation

is not obvious nor clear-cut. Moreover, the tail is not clearly bicoloured but only slightly paler below; the feet are white. It should be noted that in all the animals, excluding the one with a docked tail, the tail is shorter than the body. This character, together with totally white feet, is considered one of the diagnostic features for the short-tailed mouse group, *Mus macedonicus* and its western counterpart, *Mus spretus*, (MARSHALL & SAGE 1981). In this regard, it should be noted that in other, genetically tested Sicilian and circum-Sicilian insular populations of this group (NACHMAN et al. 1994) tail length is shorter than body length (SARÀ, unpubl.). The number of palatine grooves always equalled 5, as in *M. domesticus* (DARVICHE & ORSINI 1982). Furthermore, *M. macedonicus* has not yet been reported in human settlement areas (IVANTCHEVA & CASSAING 1996); therefore the capture site at Tilos is another datum which, together with pellet analysis, allows attribution to *Mus domesticus*. The skulls and the most complete mandibles were studied in depth and confirmed attribution of the material to the taxon *domesticus*, according to MARSHALL & SAGE (1981) and DARVICHE & ORSINI (1982). Posterior incisor profile varied, in 4 specimens smoothly bevelled and without a notch (as the A/B types of DARVICHE & ORSINI 1982), in 5 decisely notched (as the E/F types of DARVICHE & ORSINI 1982) and in 2 undetermined. The anterior margin of the zygomatic plate is quite square and rounded. The foramen nutrium of the zygomatic plate is absent in all specimens. However, this character need not be constant and diagnostic as occurs in the western Mediterranean Basin, in fact it is also absent in *M. domesticus* in Rhodes (n = 4) whilst in Sicily it proved missing in 33 % of cases (n = 15). Short-tailed mice are known to have longer and narrower muzzles. The upper diastema length in the *Mus* of Tilos is less than in those of Rhodes (56,7–2,5; min-max = 53–58; n = 4) and more or less equal to that of *M. domesticus* in Sicily (52,5–3,8; min-max = 44–56; n = 15). The upper arm of the zygomatic arch is narrower than the lower, as in *domesticus*, except in two cases. The anterior root of

Table 6: The qualitative distribution of mammalian species in the ecosystems of Tilos, as recorded by observations (O), trapping (T) and Owl pellets (P).

	<i>E. concolor</i>	<i>C. suaveolens</i>	<i>O. cuniculus</i>	<i>R. rattus</i>	<i>A. mystacinus</i>
Open oak woods	O	P?	O	O, T	P?
Garigue <300 m. a.s.l.		P	O	O, P	P
Garigue >300 m. a.s.l.				O	T
Suburban fields		T, P	O	O, T, P	
Wet field				O	

the first upper molar is always slanting, as in *domesticus*. Moreover, the dentition of the mandible resembles that of *M. domesticus*; the first lower molar is trilobate with the external tubercle hardly pronounced and the additional tubercle (C¹, according to DARVICHE & ORSINI 1982) lacking or minimum; whilst the second lower molar is stocky and square due to the presence of a marked external tubercle.

***Apodemus mystacinus* (Danford & Alston, 1877).** Reference material – 1 specimen in alcohol (ML138), remains of skulls and mandibles equivalent to 43 specimens (TE926).

Measurements (mm) – ML138: Table 5.

A single specimen was caught in the habitat typical of the species. This was a female which was already able for reproduction (perforated vagina), but whose body size was smaller than generally recorded for the species. The upper parts are pale grey with slight darker tones. The lower parts are very pale grey, almost white from the throat, with no yellow throat patch and clear-cut lateral demarcation with no shading. Large ears, pale legs, palm of posterior foot darker, tail clearly bicoloured and darker above.

The identification of the bone remains did not pose any particular problems, considering the size and diagnostic dental characters (e.g. 4 tubercles on the exterior edge of the 1st upper molar), which allowed to distinguish it immediately from the other species of *Apodemus* in the Aegean region (ÖZKAN & KRYSSTUFEK 1999).

***Rattus rattus* (L., 1758).** Reference material: remains of skulls and mandibles equivalent to 24 specimens (TE932).

The three specimens caught exhibited the *alexandrinus* phenotype, with the lower parts a paler grey with no clear-cut lateral demarcation. There were no particular problems in identifying the material in this case, either.

4. DISCUSSION

The total trap index (DAT index = 3,3%) was very low compared to previous experiences in late summer in other Mediterranean islands (cf. for example Ustica in July = 9,2%; Pantelleria in September 5,3% and

7,4%) (SARÀ, unpubl.). Although the summer months are undoubtedly an unfavourable period for this type of study, the low trapping yield should nevertheless be noted. The analysis of owl pellets can furnish useful information on the ecology of micromammals through the estimate of the Barn owl terrestrial activity radius, which varies between 1,5 and 2,5 km (i.e. 7–20 km²) (TABERLET 1983, 1986). Therefore, subsequent map interpretation will reveal the habitat frequented by the small animals taken as quarry. The hunting area of the Barn owl at Tilos, estimated by assuming the roost to be at the centre of its 2 km radius territory, corresponded to a 12,5 sq km yield area (including, however, 5,5 sq km of sea, which obviously cannot be considered). 78,6% of the area proved to consist of phrygana; 14,3% mixed open oak stands and 7,1% human settlements (town centre, fields, gardens, sheep pens). Therefore, the highest predation rate for the mammals recorded in Table 3 should have potentially occurred in the phrygana habitat. *M. domesticus* as well as *R. rattus* and *C. suaveolens* could all have been preyed in the urban and peri-urban environment, as reflected in the trapping data. However, the high trappability of *M. domesticus* in whatever island habitat, also confirmed at Tilos in the Eristos area, seems to give indication on the absence or at least scarce penetration of *M. domesticus* into the open oak woods and phrygana of Tilos.

The reported analyses of the mammalian fauna so far allow a preliminary division of the species present on the basis of the various ecosystems of the island (Table 6). Nevertheless, for the limited time of trapping in the island and for the known ecological niche enlargement occurring in insular mammals (cf. for example SPITZENBERGER 1978), the presence of *A. mystacinus* and *C. suaveolens* in the open oak woods cannot be excluded.

5. CONCLUDING REMARKS

With the exception of the red fox, *Vulpes vulpes* (L., 1758), and the Stone Marten, *Martes foina* (Erxleben, 1777), the extant terrestrial wild mammals of Tilos confirm the sub-recent fauna described by SPITZENBERGER (in SYMEONIDIS et al. 1973) (Table 1). Today, the non-volant terrestrial mammals of Tilos are almost exclusively characterised by eastern Mediterranean

Table 7: Insectivora, Lagomorpha and Rodentia of the southern Dodecanese archipelago (Greece).

Taxon	Kos	Astypalaia	Tilos	Rhodes	Karpathos
<i>Erinaceus concolor</i>	x ^{5, 6}		x ⁹	x ^{1, 2, 3, 4}	
<i>Crocidura</i> spa.		x ⁷			
<i>Crocidura leucodon</i>					x ⁸
<i>Crocidura suaveolens</i>	x ⁵		x ⁹	x ^{1, 2, 3}	
<i>Suncus etruscus</i>	x ^{4, 5, 13}			x ^{1, 2, 3}	
<i>Lepus europaeus</i>	x ⁶	x ^{6, 7, 14*}		x ^{2, 3, 6}	x ⁶
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	x ¹⁰		x ⁹		
<i>Meriones tristrami</i>	x ^{4, 5}				
<i>Apodemus mystacinus</i>	x ^{5, 12}		x ⁹	x ^{1, 2, 3, 4, 12}	x ^{8, 12}
<i>Apodemus sylvaticus</i>	x ⁵			x ^{1, 2, 4}	x ⁸
<i>Rattus norvegicus</i>	x ⁵				
<i>Rattus rattus</i>	x ⁵	x ⁷	x ⁹	x ^{1, 2, 3, 4, 9}	x ^{8, 11}
<i>Mus domesticus</i>	x ⁵	x ⁷	x ⁹	x ^{1, 2, 3, 4, 6, 9}	x ^{8, 11}
	11	3	6	8	6

* = probably extinct (no recent or reliable confirmation).

References: 1 ZIMMERMANN (1953); 2 VON WETTSTEIN (1941); FESTA (1914); 4 PIEPER (1965–66); 5 NIETHAMMER (1989); 6 DE BEAUX (1929); 7 ANGELICI et al. (1992); 8 PARAGAMIAN (1999); 9 Present work (original data); 10 GHIGI (1929); 11 ONDRIAS (1966); 12 NIETHAMMER & KRAPP (1978); 13 NIETHAMMER & KRAPP (1990); 14 DE BEAUX (1927).

continental taxa whose appearance on the island seems to be directly related to human activity. In fact, it can be stressed that neither the repertoire of the modern species can be traced in the Late Pleistocene–Early Holocene deposits (Table 1), nor does it seem likely that they reached the island by swimming, jumping onto floating logs or other so-called sweep-stake routes (SOONDAR 1976; GROVES 1989; MASSETI & DARLAS 1999). It is not immediately apparent why man should have wanted to introduce some of the present day mammalian species onto the island. This phenomenon can only be explained considering each case individually. Synanthropic and commensal micromammals, such as the lesser white-toothed shrew, the house mouse, the rock mouse and the black rat, could well have been transported involuntarily by man, hidden within foodstuffs. Rabbits were introduced on Tilos for hunting over the last few years. Furthermore, from ethnozoological investigations it appears that hedgehogs have been used for food, against snakes or for other purposes from prehistoric times on (REYNIERS 1988; VIGNE 1988; MASSETI 1998). Evidence shows that the extant non-volant terrestrial wild mammals of Tilos are undoubtedly homogeneous in their continental composition and that they are more or less common to the present day fauna of several of the remaining Dodecanese islands (Table 7) and exhibit an eastern Mediterranean continental origin. The occurrence of these continental mammals on the island seems to be linked essentially to the introduction by man during the Holocene.

Acknowledgements. This research was made possible by the financial support of the EEC Human Capital and Mobility Project CHRX-CT94-0597. We would like to express our appreciation and gratitude to the following friends and colleagues for their suggestions and assistance as we were

preparing this paper: Michael Kaikis, Municipality of Rhodes, Anastasios Legakis and George Theodorou, University of Athens, Pietro Mazzola and Rosario Schicchi, University of Palermo, Beytullah Özkan, Trakya University (Edirne), Laura Zanca, Palermo. Special thanks are due to Anastasios Aliferis, mayor of Tilos, for his generous support and assistance in the field, and to Friederike Spitzenberger for the critical reading of the manuscript and for her suggestions.

REFERENCES

- ALCOVER, J. A., X. Campillo, M. Macias & A. Sans (1998): Mammal species of the World: Additional data on Insular Mammals. *American Museum Novitates* **3248**: 1–29.
- AMBROSETTI, P. (1968): The Pleistocene dwarf elephant of Spinagallo (Siracusa, south-eastern Sicily). *Geologica romana* **7**: 277–398.
- ANGELICI, F. M., PINCHERA, F. & RIGA, F. (1992): First record of *Crocidura* sp. and *Mus domesticus* and notes on the mammals of Astypalaia Island (Dodecanese, Greece). *Mammalia* **56**, 159–161.
- BACHMAYER, F. & N. SYMEONIDIS (1975): Eigenartige Abspaltungen von Stosszähnen der Zwergeläpfanten aus der Höhle „Charkadio“ auf der Insel Tilos – Artefakte? *Annales Géologiques des Pays Helléniques* **26**: 320–323.
- BACHMAYER, F., SYMEONIDIS, N., SEEMANN, R. & ZAPFE, H. (1976): Die Ausgrabungen in der Zwergeläpfantenhöhle „Charkadio“ auf der Insel Tilos (Dodekanes, Griechenland) in den Jahren 1974 und 1975. *Annalen des naturhistorischen Museums Wien* **80**: 113–144.
- BACHMAYER, F., SYMEONIDIS, N., & ZAPFE, H. (1984): Die Ausgrabungen in der Zwergeläpfantenhöhle der Insel Tilos (Dodekanes, Griechenland) in Jahr 1983. *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse Abteilung I*, **193** (6–10): 321–328.
- CALOI, L., KOTSAKIS, T. & PALOMBO, M. R. (1986): La fauna a vertebrati terrestri del Pleistocene delle isole del Mediterraneo. *Geologica Romana* **25**: 235–256.

- CASAMENTO, G. & SARÀ, M. (1993): Distribuzione dei Mammiferi delle Madonie (Mammalia). *Naturalista siciliano* **17**: 169–179.
- DARVICHE, D. & ORSINI, P. (1982): Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques: *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*. *Mammalia* **46**: 205–217.
- DE BEAUX, O. (1927): *Lepus europaeus ghigii*, subsp. nova. (Nota preliminare). *Bolletino dei Musei e Laboratori di Zoologia e Anatomia comparata della R. Università di Genova* **7**(17): 2 pp.
- DE BEAUX, O. (1929): Ricerche faunistiche nelle isole italiane dell'Egeo. *Mammiferi*. *Archivio zoologico Italiano* **7**(12–13): 135–154.
- DERMITZAKIS, M. D. & SONDAAR, P. Y. (1978): The importance of fossil mammals in reconstructing paleogeography with special reference to the Pleistocene Aegean Archipelago. *Annales Géologiques des Pays Helléniques* **29**: 808–840.
- DESIO, A. (1923): La potenzialità agricola delle Isole del Dodecaneso e i suoi rapporti colla costituzione geologica. *L'Agricoltura coloniale* **6**: 209–216.
- DESIO, A. (1928): Le isole italiane dell'Egeo. Pp. 364–454 in: STEFANINI G. & DESIO A. (eds.) *Le colonie. Rodi e le isole italiane dell'Egeo*. Unione Tipografico-Editrice Torinese, Torino.
- FESTA, E. (1914): Escursioni Zoologiche del Dr. Enrico Festa nell'Isola di Rodi. *Bolletino dei Musei di Zoologia e Anatomia comparata della R. Università di Torino* **686**: 1–21.
- GAETHLICH, M. & ZOGARIS, St. (1999): The avifauna of Tilos island: a first account of the islands ornithological importance. Abstracts of the 8th International Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and Adjacent Regions. Kavala, 17–21 May 1999. The Hellenic Zoological Society: 48.
- GHIGI, A. (1929): Ricerche faunistiche nelle isole italiane dell'Egeo. Risultati generali e conclusioni. *Archivio zoologico Italiano* **12/13**: 423–484.
- GROVES, C. P. (1989): Feral mammals of the Mediterranean islands: documents of early domestication. Pp. 46–58 in: CLUTTON-BROCK, J. (ed.) *The Walking Larder*. Unwin Hyman, London.
- IVANTCHEVA, A. & CASSAING, J. (1996): Divergence comportamentale et isolement sexuel des souris est-européennes *Mus macedonicus* et *Mus musculus*. *Mammalia* **60**: 335–349.
- KOTSAKIS, T. (1990): Insular and non insular vertebrate fossil faunas in the Eastern Mediterranean islands. *Atti dei Convegni Lincei* **85**: 289–334.
- KUTELAKIS, H. (1985): Un modo singolare di relazioni commerciali a Tilo nel 19° secolo. *Actes du Iie Colloqui International d'Histoire à Économies méditerranéennes: équilibres et intercommunications XIIIe-XIXe siècles*, Athens: 336–344.
- MARSHALL, J. T. & SAGE, R. D. (1981): Taxonomy of the House mouse. Pp. 15–25 in: Berry, R. J. (ed.) *Biology of the House mouse*. Academic Press, London.
- MASSETI, M. (1998): Holocene endemic and anthropochorous wild mammals of the Mediterranean islands. *Anthropozoologica* **28**: 3–20.
- MASSETI, M. (1999): Terrestrial vertebrate fauna on Mediterranean islands: Tilos (Dodecanese, Greece) a case study. Abstracts of the 8th International Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and Adjacent Regions. Kavala, 17–21 May 1999. The Hellenic Zoological Society, Athens: 94.
- MASSETI, M. & DARLAS, A. (1999): Pre-Neolithic man and other mammals on the Eastern Mediterranean islands. Pp. 189–204 in: CRUZ A. R., MILLIKEN, S., OOSTERBEEK, L. & PERETTO, C. (eds.) *Human Population Origins in the Circum-Mediterranean Area*. *Arkeos* **5**.
- NACHMAN, M. W., BOYER, S. N., SEARLE, J. B. & AQUADRO, C. F. (1994): Mitochondrial DNA Variation and the Evolution of Robertsonian Chromosomal Races of House Mice, *Mus domesticus*. *Genetics* **136**: 1105–1120.
- NIETHAMMER, J. (1989): Gewölinhalte der Schleiereule (*Tyto alba*) von Kos und aus Südwestanatolien. *Bonner zoologische Beiträge* **40** 1: 1–9.
- NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (1978): *Handbuch der Säugetiere Europas, Band 1, Rodentia* 1. 476 pp., Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (1990): *Handbuch der Säugetiere Europas. Insektenfresser, Herrentiere*. 524 pp., AULA Verlag, Wiesbaden.
- ONDRIAS, J. C. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. *Säugetierkundliche Mitteilungen* **14**: 1–135.
- ÖZKAN, B. & KRYSSTUFEK, B. (1999): Wood mice, *Apodemus* of two Turkish islands: Gökyeada nd Bozcaada. *Folia Zoologica* **48**(1): 17–24.
- PARAGAMIAN, K. (1999): Barn owl (*Tyto alba*) pellet analysis from Karpathos island, Greece. Abstracts of the 8th International Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and Adjacent Regions: 112.
- PIEPER, H. (1965–66): Über einige bemerkenswerte Kleinsäuger-Funde auf den Inseln Rhodos und Kos. *Acta biologica Hellenica* **1**: 21–28.
- PUCEK, L. (1969): Trap response and estimation of numbers of shrews in removal catches. *Acta theriologica* **14**(28): 403–426.
- REYNIERS, A. (1988): Consommation et interdits: l'animal dans l'alimentation tzigane. *Anthropozoologica*, seconde numéro spécial: 199–205.
- SARÀ, M. & CASAMENTO, G. (1992): Analisi del popolamento di topo selvatico (*Apodemus sylvaticus*) in un querceto mediterraneo (Sicilia). *Hystryx* **4**: 17–27.
- SARÀ, M. & ZANCA, L. (1992): Metric discrimination and distribution of the species of *Crocidura* occurring in Tunisia. *Acta theriologica* **37**: 103–116.
- SOONDAR, P. Y. (1976): The Island Sweepstakes. Why did pygmy elephants, dwarf deer, and large mice populate the Mediterranean? *Natural History* **95**(9): 50–57.
- SPITZENBERGER, F. (1978): Die Säugetierfauna Zyperns. Teil I: Insectivora und Rodentia. *Annalen des naturhistorischen Museums Wien* **81**: 401–441.
- STONE, R. D. (1995): Eurasian Insectivores and Tree shrews – Status Survey and Conservation Action Plan. – IUCN, Gland: 1–108.
- SYMEONIDIS, N., BACHMAYER, F. & ZAPFE, H. (1973): Grabungen in der Zwergelefanten-Höhle Charkadio auf der Insel Tilos (Dodekanes, Griechenland). *Annalen des naturhistorischen Museums Wien* **77**: 133–139.

- TABERLET, P. (1983): Évaluation du rayon d'action moyen de la chouette effraie *Tyto alba* Scopoli, 1769 à partir de ses pelotes de réjection. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)* **38**: 171–177.
- TABERLET, P. (1986): Etude de l'écologie des micromammifères à partir de pelotes de réjection (*Tyto alba* Scopoli, 1769), application au Bas-chablais (Haute-Savoie, France). *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)* **41**: 193–217.
- THEODOROU, G. E. (1983): Die fossilen Zwergelofanten der Höhle „Charkadio“ auf der Insel Tilos, Dodekanes. 231 pp., University of Athens (in Greek).
- THEODOROU, G. E. (1988): Environmental factors affecting the evolution of island endemics: the Tilos example from Greece. *Modern Geology* **13**: 183–188.
- VAUFREY, R. (1929): Les éléphants nains des îles méditerranéennes et la question des isthmes pléistocènes. *Archives de l'Institut Paléontologique Humaine* **6**: 1–220.
- VIGNE, J. D. (1988): Les Mammifères post-glaciaires de Corse. Etude archéozoologique. 26e suppl. Gallia Préhistoire. CNRS, Paris.
- VOGEL, P. & SOFIANIDOU, T. S. (1996): The shrews of the genus *Crocidura* on Lesbos, an eastern Mediterranean Island. *Bonner zoologische Beiträge* **46**: 339–347.
- VOGEL, P., HUTTERER, R. & SARÀ, M. (1989): The correct name, species diagnosis and distribution of the Sicilian shrew. *Bonner zoologische Beiträge* **40**: 243–248.
- VON WETTSTEIN, O. (1941): Die Säugerwelt der Ägäis, nebst einer Revision des Rassenkreises von *Erinaceus europaeus*. *Annalen des naturhistorischen Museums Wien* **52**: 245–278.
- ZIMMERMANN, K. (1953): Das Gesamtbild der Säuger-Fauna Kretas. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **17**: 67–72.

Authors' addresses: Marco MASSETI, Dipartimento di Biologia Animale e Genetica, Università di Firenze, Via Del Proconsolo, 12 – 50122 Firenze (Italia), e-mail: marco.masseti@unifi.it; Maurizio SARÀ, Dipartimento di Biologia Animale, Università di Palermo, Via Archirafi 18 - 90134 Palermo (Italia), e-mail: mausar@unipa.it

Received: 03.01.2001

Accepted: 03.03.2002

Corresponding editor: R. HUTTERER (M. SCHMITT)

Die Puppen der Spanner (Lepidoptera, Geometridae) Mitteleuropas: Unterfamilie Sterrhinae

Jan PATOČKA

Institut für Waldökologie der Slowakischen Akademie der Wissenschaften
Zvolen, Slowakei

Abstract. The pupae of the Central European Sterrhinae (Lepidoptera, Geometridae: 6 genera, 39 species) are characterized, described and figured. Identification keys as well as some data on their biology and habitats are added. The present system of this group is discussed on the basis of the pupal characters.

Key words. Central Europe, pupal morphology, identification key.

1. EINLEITUNG

Von den Puppen der mitteleuropäischen Sterrhinae sind bisher nur die der Tribus Cyclophorini eingehender bearbeitet worden (PATOČKA 1994b, „Mitteleuropa“ umfaßt die Länder Deutschland, Schweiz, Liechtenstein, Österreich, Tschechische Republik, Slowakei, Polen, Ungarn). Die vorliegende Arbeit soll die verfügbaren Puppen der übrigen Tribus der Unterfamilie Sterrhinae behandeln. Darstellungen und Bestimmungstabellen der Puppen aller mitteleuropäischen Schmetterlinge auf Überfamilien- und Familienniveau (PATOČKA 1999) sowie die Charakterisierung der Puppen der mitteleuropäischen Geometridae auf Gattungsniveau (PATOČKA 1994a) sind bereits erschienen. Kurzbeschreibungen vieler Puppen finden sich auch bei FORSTER & WOHLFAHRT (1981).

2. MATERIAL UND METHODE

Das untersuchte Material (6 Gattungen, 39 Arten) stammt aus der Puppensammlung des Verfassers, zu der viele Fachkollegen durch Überlassung von Material wesentlich beigetragen haben, ferner aus dem Zoologischen Museum der Humboldt-Universität Berlin, der Zoologischen Staatssammlung München und dem Naturhistorischen Museum Wien. Die Richtigkeit der Determination entliehener Puppen wurde überprüft, Fehlbestimmungen können aber nicht völlig ausgeschlossen werden. Die Puppen wurden aus ihrem Kokon bzw. von ihrer Unterlage entfernt und mit Hilfe eines Stereomikroskopes untersucht, gemessen, beschrieben und gezeichnet. Nomenklatur und Systematik folgen MÜLLER (1996) und LERAUT (1997), die puppenmorphologische Terminologie MCGUFFIN (1967–1981) und MOSHER (1916).

3. ERGEBNISSE

3.1. Morphologische Beschreibung

Kleine (5–15 mm lange) Spannerpuppen, gedrungen bis mäßig schlank, spindel- (Abb. 14, 92) oder keilförmig (Abb. 1, 10). Färbung meist gelblich, bräunlich, gräulich oder auch grünlich, ohne oder mit Zeichnungen (Sprenkelung, Streifen). Morphologisch

sind die Puppen recht uneinheitlich und deshalb nicht leicht charakterisierbar und nur schwer von denen der anderen Unterfamilien, insbesondere der Larentiinae, abgrenzbar.

Eine deutliche Sutura zwischen Frons und Vertex (Abb. 101) unterscheidet sie von den Puppen der Unterfamilie Ennominae, die dorsale Lage der Borsten D1 am Kremaster (Abb. 9 18) von denen der Unterfamilie Geometrinae. Die in Ventralansicht ganz verdeckten Hinterflügel (Abb. 1, 2) und die Kremasterform (mit Borsten, ohne laterale Spitzen, Abb. 7 18, 119) unterscheidet sie von denen der Unterfamilie Archiarinae, der Kremaster mit 3–4 Paar Häkchen auch von denen der Alsophilinae.

Die Unterschiede zur Unterfamilie Larentiinae sind jedoch nicht eindeutig darstellbar. Bei den Sterrhinae kommt manchmal eine keilartige Puppenform mit Längsleisten und hervortretenden „Schulterhöckern“ (in der Nähe der thorakalen Spiracula, bzw. an der Basis der Vorderflügel, Abb. 1, 10) vor. Die Frontalausläufer des Metanotums sind bei dieser Unterfamilie meist spitz und oft stark vorgezogen (Abb. 32), bei den Larentiinae häufig stumpf abgerundet. Die Borste Sd1 entspringt seltener nahe der Basis des Kremasters (Abb. 59), was bei den Larentiinae oft der Fall ist; zuweilen (Larentiinae: Tribus Chesiadini) ist anstatt der Kremasterborsten nur ein Paar von Dornen und auch sonst nicht selten eine Endgabel aus Dornen vorhanden, welche bei den Sterrhinae nur selten vorkommt (Abb. 65). Bei den Sterrhinae sind die Punktgrübchen meist relativ schwach und nur am 2.–7. (Abb. 32, 275), manchmal nur am 4.–7. Segment vorhanden oder sie fehlen überhaupt (Abb. 309), bei den Larentiinae sind sie oft auch am 1. und manchmal am 8. Abdominalsegment, nicht selten auch am Metanotum und zuweilen am ganzen Notum vorhanden. Dorsalrinne und Lateralanschnitt sind bei den Sterrhinae manchmal reduziert (Abb. 2), oft aber sehr kräftig entwickelt (Abb. 34), das Kremasterende ist gewöhnlich stumpfer als bei den Larentiinae (Abb. 9, 134).

Wegen der schwierigen Abgrenzung der Unterfamilien Sterrhinae und Larentiinae wird in PATOČKA (1994a) nur eine Bestimmungstabelle der Gattungen präsentiert und auf eine solche der Unterfamilien ganz verzichtet.

Die Verpuppung findet manchmal oberirdisch, nur durch die Kremasterhäkchen verankert und mit einigen Gespinstfäden befestigt, sonst in einem Kokon am Boden, in der Streu oder in der obersten Bodenschicht statt. Die Raupen leben vorwiegend an krautigen Pflanzen und niedrigen Sträuchern, zuweilen werden abgestorbene oder welkende Pflanzenteile bevorzugt. Die meisten Cyclophorini leben jedoch an Laubbölgern. Die Überwinterung erfolgt gewöhnlich im Rau-pen- oder Puppenstadium. Die Mehrzahl der Arten ist wärmeliebend. Als Biotope überwiegen offenes Gelände, Wald- und Felssteppe, Waldränder, zuweilen auch Waldunterwuchs. Relativ wenige Arten bevorzugen kältere Regionen und Gebirgslagen.

3.2. Bestimmungstabelle der Tribus

- 1** Proboscis, Hinterbeine und Spitzen der Vorderflügel überragen deutlich den Kaudalrand des 4. Abdominalsegmentes (Abb. 287) 2
 – Proboscis, Hinterbeine und Spitzen der Vorderflügel überragen den Kaudalrand des 4. Abdominalsegmentes nicht oder kaum (Abb. 1, 10 19). 3
- 2(1)** Puppe frontal relativ spitz, Labrum viereckig, am Frontalende der Puppe. Proboscis deutlich länger als die Vorderflügel (Abb. 287, 306) Rhodometri
 – Puppe frontal abgerundet. Proboscis länger als die Puppe. Scopulini (*Glossotrophia*)
- 3(1)** Puppe in Ventralansicht keilförmig, vorne am breitesten und abgestutzt, nahe der thorakalen Spiracula eckig hervortretende Höcker („Schulterecken“, Abb. 10). Kremaster am Ende mit drei Paar Hähchen dicht nebeneinander, Hähchen D1 auf der Dorsalseite, von ihnen etwas entfernt (Abb. 10) Cyclophorini
 – Puppe in Ventralansicht ebenfalls keilförmig, aber vorne vorgezogen, zweispitzig, mit lateralen Höckern an der Vorderflügelbasis und in der Nähe der thorakalen Spiracula. Kremasterhähchen voneinander entfernt stehend (Abb. 1, 2) Timandrini
 – Puppe in Ventralansicht eher abgestutzt spindelförmig, etwa in der Mitte am breitesten, ohne „Schulterecken“ (Abb. 14, 83) 4
- 4(3)** Borsten D2 am Kremaster viel stärker und oft auch länger als die übrigen (Abb. 18, 34, 72). 5
 – Bosten D2 am Kremaster nicht oder kaum stärker und länger als die übrigen Kremasterborsten (Abb. 103, 111, 135) Sterrhini
- 5(4)** Vorderbeine grenzen an die Antennae länger als an die Oculi an (Abb. 299). Kremaster lang zungen-

förmig, seine Endborsten entspringen nahe beieinander (Abb. 303) Rhodostrophini
 – Vorderbeine grenzen an die Antennae nicht länger als an die Oculi an (Abb. 31, 40). Borsten D2 am Kremaster deutlich voneinander entfernt (Abb. 18, 81) oder Kremaster nicht lang zungenförmig (Abb. 34, 72) Scopulini

3.3. Tribus Cyclophorini

Puppen von mittlerer (11–14 mm) Größe, frontal abgestutzt und durch höckerartige Fortsätze kaudal der thorakalen Spiracula eckig wirkend (Abb. 10). Thorax mit je einer erhabenen Längskante versehen. Färbung relativ bunt (ocker-, sandfarben oder grün), oft mit Zeichnungen (Sprenkelungen, Streifen u.a.). Punktgrübchen am Abdomen vorhanden. Labium verdeckt. Enden der Hinterbeine sichtbar, klein. Antennae, Beine und Vorderflügel überragen den Kaudalrand des 4. Abdominalsegmentes nicht oder kaum. Vorderbeine grenzen lang an die Antennae an. Dorsalrinne und Lateraleinschnitt kaum erkennbar. Am Kremaster die Borsten Sd1, L1 und D2 dicht nebeneinander (schopffartig), D1 auf der Dorsalseite des Kremasters, von den übrigen etwas entfernt stehend.

Puppen oberirdisch, nur mit den Kremasterhähchen und einem Gürtel aus wenigen Fäden verankert.

Raupen fast ausschließlich an Laubbölgern lebend, bivoltin, die Puppen überwintern.

In Laubwäldern, hauptsächlich in den Randzonen.

Eingehendere Charakteristik und Bearbeitung in PATOČKA (1994b).

3.4. Tribus Timandrini

Keilförmige Puppen von mittlerer Größe. Frontalende vorgezogen und in Ventralansicht zweispitzig. Spiraculäre Höcker und außerdem je ein Vorsprung an der Basis der Vorderflügel vorhanden, „Schulterecken“ bildend (Abb. 1, 2). Keine Punktgrübchen am Abdomen. Labium als kleines Dreieck sichtbar (Abb. 3). Proboscis viel kürzer als die Antennae und die Mittelbeine, Enden der Hinterbeine mittelgroß (Abb. 1). Antennae grenzen recht lang an die Vorderbeine an (Abb. 5). 5. Abdominalsegment ventral auch an seiner Basis unverdeckt (Abb. 1). Dorsalrinne und Lateraleinschnitt kaum differenziert. Kremaster mit zerstreut stehenden Hähchen (Abb. 2, 7–9).

Raupen an krautigen Pflanzen lebend. Verpuppung oberirdisch, in einem leichten Gespinst.

In Mitteleuropa nur eine Gattung.

Gattung *Timandra* Duponchel, 1829

Puppencharakteristik siehe Tribus. In Mitteleuropa nur eine Art, eine weitere, ähnliche, in Nordeuropa.

Timandra comae Schmidt, 1831 (Abb. 1–9)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 5 ♀♀, Slowakei.

Puppe 11,0–13,2 x 3,0–4,0 mm, bräunlich sandgrau, dunkel gesprenkelt und gerieselst. Pinnacula der Borsten und Spiracula erhaben, dunkel. Kaudal der thorakalen Spiracula je ein spitzer, dunkel gefärbter Höcker, je ein weiterer beiderseits an der Basis der Vorderflügel. Skulptur mittelfein bis mittelgrob, gerunzelt, ohne Punktgrübchen. Frontalteil von ventral gesehen zweispitzig, in Lateralansicht schräg frontoventral gerichtet. Labrum breit, kaudal etwas ausgeschnitten, Labium klein, dreieckig. Proboscis länger als die Vorder-, kürzer als die Mittelbeine. Vorderschenkel mittelgroß. Sichtbare Enden der Hinterbeine etwas

länger als breit. Vorderbeine grenzen etwa 2x länger an die Antennae als an die Oculi und relativ kurz an die Genae an. Enden der Antennae, Vorderflügel und Hinterbeine überragen das 4. Abdominalsegment nicht oder kaum. Metanotum breit, mäßig tief ausgeschnitten, seine Frontalausläufer spitzwinklig, aber distal abgerundet. Kremaster lang, dorsoventral abgeflacht und ventral leicht rinnenartig vertieft, am Ende eingeschnitten und bei 2/3 seiner Länge etwas erweitert, seine Basis dorsal schräggefurcht. Kremasterborsten kurz hakenartig, im Enddrittel des Kremasters konzentriert, voneinander entfernt stehend; Sd1

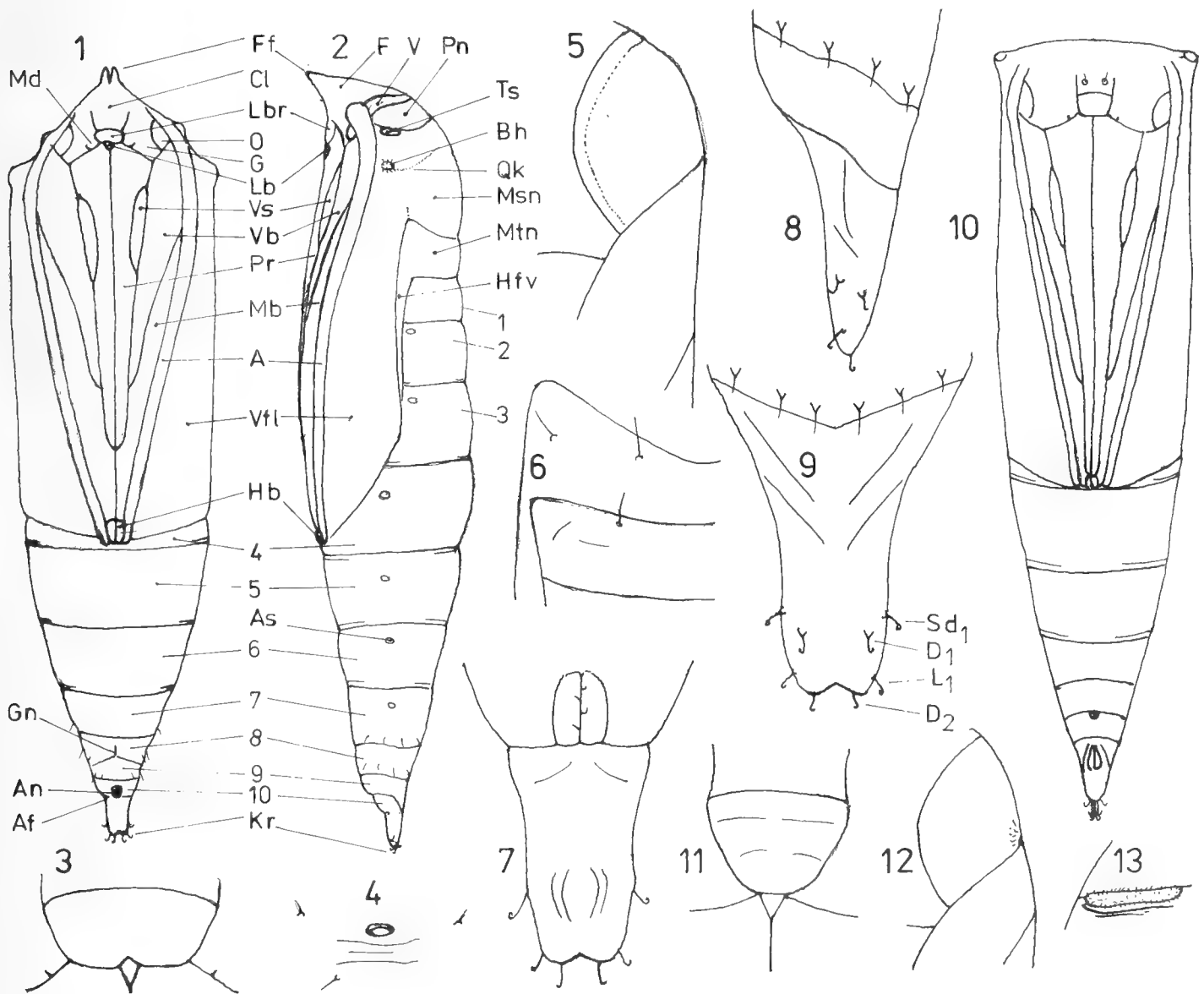


Abb. 1–9: *Timandra comae*, **Abb. 10:** *Cyclophora punctaria*; **Abb. 11–13:** *Scopula immorata*. 1, 10 – Puppe ventral; 2 – Puppe lateral; 3, 11 – Labrum und Umgebung; 4 – abdominales Spiraculum; 5, 12 – Oculus und Umgebung; 6 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 7 – Abdomenende ventral; 8 – Abd. lateral; 9 – Abd. dorsal; 13 – thorakales Spiraculum und Umgebung.

Abkürzungen: A = Antenna, Af = Analfeld, An = Analnaht, As = abdominales Spiraculum, Bh = Höcker an der Basis der Vorderflügel, Cl = Clypeus, F = Frons, Ff = Frontalf-

ortsatz, D1, D2 = Kremasterborsten, G = Gena, Gn = Genitalnaht, Hb = Hinterbein, Hfl = Hinterflügel, Kr = Kremaster, L1 = Kremasterborste, Lb = Labium, Lbr = Labrum, Mb = Mittelbein, Md = Mandibula, Msn = Mesonotum, Mtn = Metanotum, O = Oculus, Pn = Pronotum, Pr = Proboscis, Qk = Querkante, Sd1 = Kremasterborste, Ts = thorakales Spiraculum, V = Vertex, Vb = Vorderbein, Vfl = Vorderflügel, Vs = Vorderschenkel, 1–10 = 1.–10. Abdominalsegment.

am stärksten basad verschoben, D1 dorsal liegend, D2 weit voneinander entfernt.

Die Raupe lebt an Kräutern, wobei Polygonaceae und Chenopodiaceae bevorzugt werden. Es überwintert die Raupe, zuweilen auch die Puppe. Bi- oder trivoltin. Vorzugsweise an ruderalen Standorten, in der Kultursteppe, an Auen usw.; häufig.

3.5. Tribus Scopulini

Puppen klein bis mittelgroß, abgestutzt spindelförmig (Abb. 14, 42), meist bräunlich gefärbt. Labium als kleines Dreieck sichtbar (Abb. 11) oder verdeckt (Abb. 20). Vorderschenkel deutlich, manchmal groß und breit. Enden der Hinterbeine meist sichtbar, nicht selten ziemlich groß, dann Proboscis deutlich kürzer als die Mittelbeine (Abb. 30). Selten die Proboscis stark verlängert, die Puppe überragend. Vorderbeine grenzen nicht länger an die Antennae als an die Oculi

an (Abb. 31, 40). Kaudal der thorakalen Spiracula meist je ein deutlicher, tomentöser, quer verlaufender Höcker oder Wall (Abb. 25, 29). Dorsalrinne und Lateraleinschnitt kräftig, oft dick schwärzlich begrenzt und kaudal tomentös (Abb. 64, 66). Kremaster deutlich differenziert, meist von mittlerer Länge. Borsten D2 meist viel größer als die übrigen Kremasterborsten, meist deutlich voneinander entfernt, selten nahe beieinander entspringend (Abb. 18, 34, 72, 87). Bei der untersuchten Art der Gattung *Glossotrophia* sind die Borsten D2 allerdings kaum größer als die übrigen, also in diesem Merkmal eher den Sterrhini ähnlich (von ihnen aber durch die stark verlängerte Proboscis zu unterscheiden).

Die Raupen leben an Kräutern, auch an niedrig wachsenden Laubböhlzern. Überwinterung als Raupe, Verpuppung in einem Kokon am Boden.

In Mitteleuropa mit zwei Gattungen vertreten.

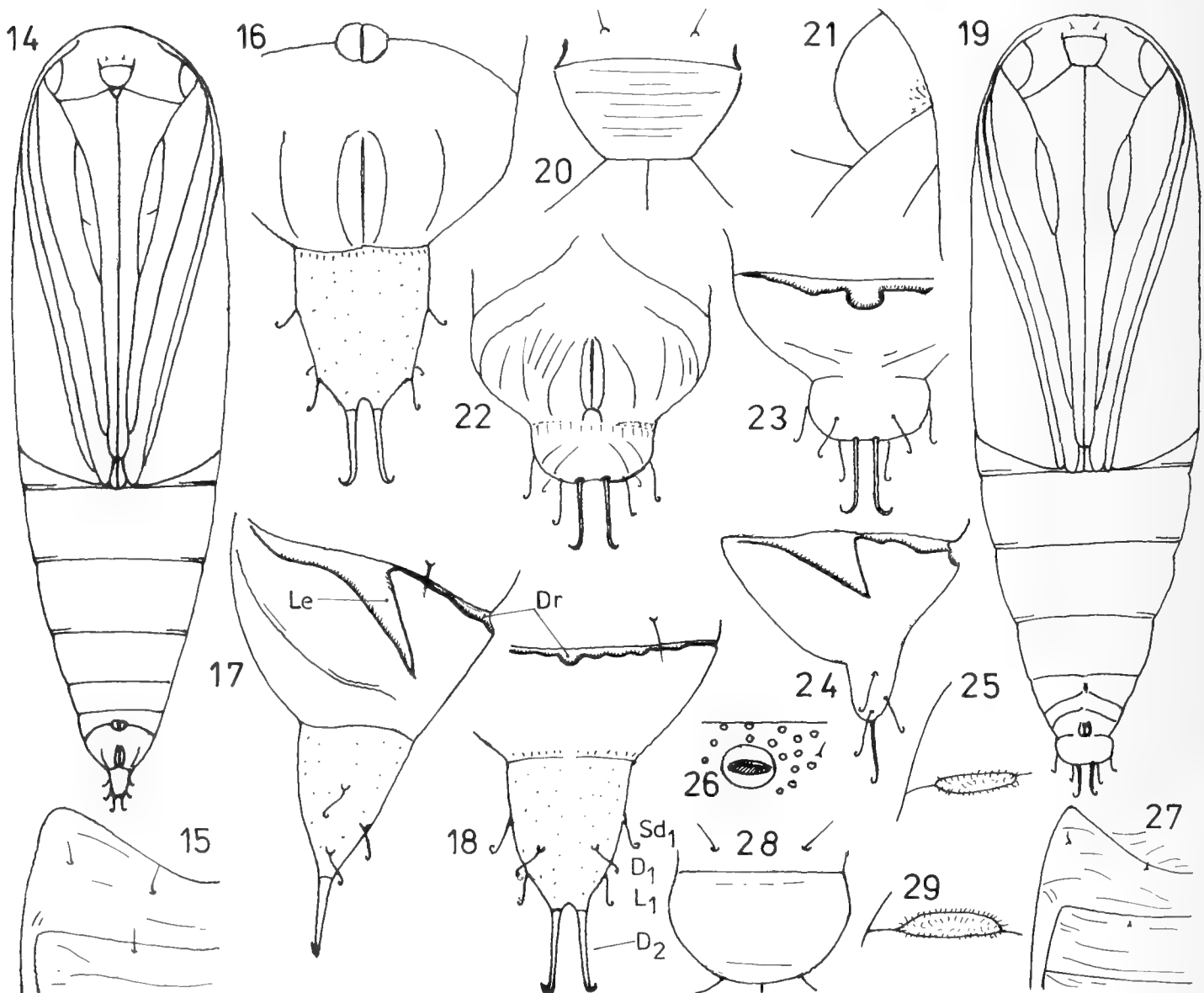


Abb. 14–18: *Scopula immorata*, Abb. 19–27: *S. umbelaria*, Abb. 28–29: *S. virgulata*. 14 19 – Puppe ventral; 15, 27 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 16, 22 – Abdomenende ventral; 17, 24 – Abd. lateral; 18, 23 – Abd. dorsal;

20, 28 – Labrum und Umgebung; 21 – Oculus und Umgebung; 25, 29 – thorakales Spiraculum und Umgebung; 26 – abdominales Spiraculum.

Abkürzungen: Dr = Dorsalrinne, Le = Lateraleinschnitt.

Bestimmungstabelle der Gattungen

- 1 Proboscis überragt die Vorderflügel nicht oder kaum (Abb. 14, 42) *Scopula*
- Proboscis überragt die Vorderflügel und den ganzen Körper der Puppe *Glossotrophia*

Gattung *Scopula* Schrank, 1802

Proboscis nicht oder kaum länger als die Vorderflügel (Abb. 30, 42). Dorsalrinne und Lateraleinschnitt kräftig, mittlerer Ausschnitt der Dorsalrinne von unterschiedlicher Größe, von der Basis des Kremasters aber stets entfernt. Kremaster mit drei Paar recht schlanken Häkchen (D1, Sd1, L1), das vierte Borstenpaar (D2) viel stärker als die übrigen entwickelt, haken- oder dornartig (Abb. 17 18, 34, 72, 74).

Die Raupen leben an Kräutern oder niedrig wachsenden Holzarten, sie überwintern und verpuppen sich in einem Kokon am Boden. Die Arten sind uni-, einige bivoltin. Sie bevorzugen offene Biotope, teilweise aber auch Waldbiotope.

In Mitteleuropa etwa 20 Arten, 10 konnten untersucht werden.

Bestimmungstabelle der Arten

- 1 Dorsalrinne frontal stark ausgebuchtet. Borsten D2 am Kremaster lang und sehr stark sichelartig voneinander weg gebogen (Abb. 72) *S. imitaria*
- Dorsalrinne frontal nicht oder kaum ausgebuchtet. Borsten D2 meist nicht oder mäßig voneinander weg gebogen (Abb. 18, 34, 66, 87) 2
- 2(1) Kaudalrand der Dorsalrinne, lateral ihres mittleren Ausläufers, schräg, mit dem Frontalrand stark konvergierend (Abb. 47, 66) 3
- Kaudalrand der Dorsalrinne, lateral ihres mittleren Ausläufers, eher quer, mit dem Frontalrand mehr oder weniger parallel (Abb. 18, 34) 4
- 3(2) Kremaster lateral eckig, seine Borsten D2 gebogen, sie entspringen nahe nebeneinander (Abb. 66) *S. marginepunctata*

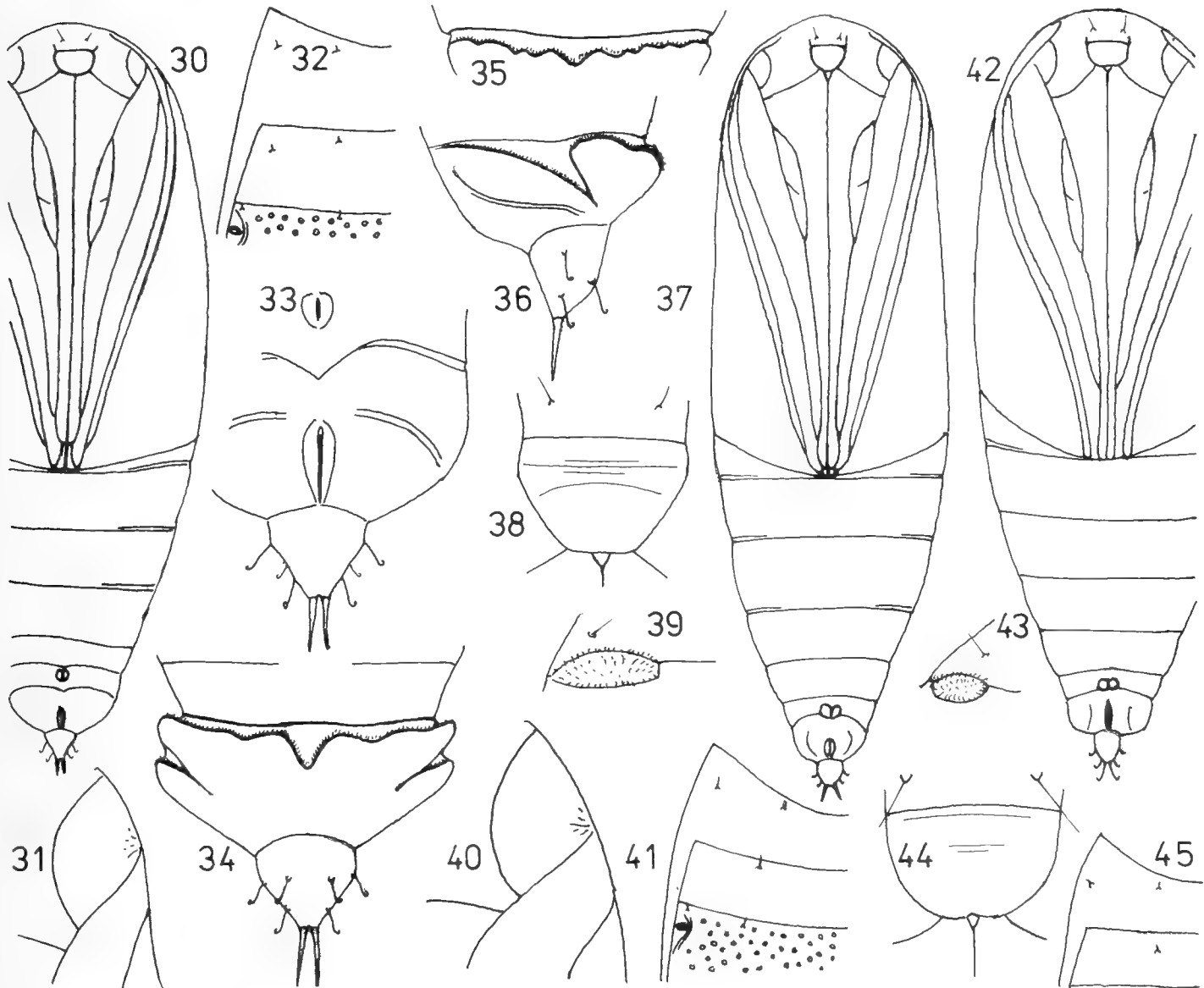


Abb. 30–36: *Scopula virgulata*, Abb. 37–41: *S. ornata*, Abb. 42–45: *S. decorata*. 30, 37, 42 – Puppe ventral; 31, 40 – Oculus und Umgebung; 32, 41, 45 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 33 – Abdomenende ventral; 34 –

Abd. dorsal; 35 – abweichende Form der Dorsalrinne; 36 – Abdomenende lateral; 38, 44 – Labrum und Umgebung; 39, 43 – thorakales Spiraculum und Umgebung.

- Kremaster mit gewölbten Seiten, seine Borsten D2 gerade und voneinander deutlich entfernt (Abb. 47) . . . *S. ornata*
- 4(2)** Dorsalrinne mit zahlreichen und fast gleich tiefen Kaudalausläufern. Borsten D2 am Kremaster sichelartig, voneinander weg gebogen (Abb. 87) *S. immutata*
- Dorsalrinne mit wenigen oder ganz seichten Ausläufern, der mittlere stärker als die übrigen. Borsten D2 am Kremaster hakenartig oder kaum voneinander weg gebogen (Abb. 18, 34, 53) 5
- 5(4)** Kremaster etwa 2x länger als basal breit (Abb. 18) *S. immorata*
- Kremaster nicht oder wenig länger als basal breit (Abb. 34, 53) 6
- 6(5)** Enden der Hinterbeine verdeckt (Abb. 42). Mittlerer Ausläufer der Dorsalrinne sehr groß (Abb. 53) *S. decorata*
- Enden der Hinterbeine deutlich (Abb. 19). Mittlerer Ausläufer der Dorsalrinne +/- mittelgroß (Abb. 23, 34, 63) 7
- 7(6)** Kremaster viel kürzer als breit, sehr stumpf, 10. Abdominalsegment ventral stark längsgefurcht (Abb. 22). Lateralausschnitt basal sehr breit (Abb. 24) *S. umbelaria*
- Kremaster nicht oder wenig kürzer als breit, kaudal relativ spitzer, ventral wenig oder nicht gefurcht (Abb. 33, 59). Lateraleinschnitt basal schmaler (Abb. 36, 64) 8
- 8(7)** Frontallappen des Metanotums stumpf (Abb. 79). Basis des Kremasters dorsal stark quergefurcht (Abb. 81) *S. corivalaria*
- Frontallappen des Metanotums spitz (Abb. 58). Basis des Kremasters dorsal nicht oder kaum quergefurcht (Abb. 34) 9
- 9(8)** Labrum eher kurz, Labium nicht oder kaum erkennbar (Abb. 28, 30). 10. Abdominalsegment dorsal mit recht schrägen Seiten (Abb. 34) *S. virgulata*
- Labrum eher lang, Labium sichtbar (Abb. 55). 10. Abdominalsegment dorsal mit anfangs längs, dann fast quer verlaufenden Seiten (Abb. 63) *S. rubiginata*

***Scopula immorata* (Linnaeus, 1758)** (Abb. 11–18)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 5 ♀♀, Slowakei.

Puppe 9,0–10,5 x 2,5–3,0 mm, rotbraun mit dunkleren Vorderflügelscheiden. Skulptur mittelfein bis fein. Am 2.–7. Abdominalsegment seichte, unscharfe Punktgrübchen. 8.–10. Segment glatt und glänzend. Borsten an Thorax und Abdomen deutlich, D2 am 9. Segment kräftig, die übrigen Borsten dort kaum erkennbar. D1 am Metanotum von dessen Frontalrand entfernt. Clypealborsten schwach. Labrum lang, abgerundet, mit schrägen Seiten, Labium relativ groß. Vorderschenkel und Enden der Hinterbeine ebenfalls groß. Proboscis nur wenig länger als die Vorderbeine. Kaudal der thorakalen Spiracula je ein länglicher, tomentöser Wulst. Frontallappen des Metanotums mäßig abgerundet. Lateraleinschnitt kräftig, kaudal davon eine leistenförmige Struktur. Dorsalrinne schmal, ihre Kaudal-ausläuferschwach, tomentös, der mittlere etwas größer. Seiten des 10. Abdominalsegmentes dorsal schräg, ventral eher gewölbt. Kremaster groß, etwa 2x so lang wie basal breit, in Lateralansicht spitz, etwas rauher skulptiert. Borsten Sd1, D1 und L1 mittellang, hakenartig, von Pinnacula entspringend, D1

etwa gleich weit von Sd1 und L1 entfernt. D2 kräftiger und länger, aber kürzer als der Kremaster, hakenartig; Borstenbasen deutlich etwas voneinander entfernt, Kremaster dazwischen konkav.

Raupe an Kräutern wie *Artemisia*, *Achillea*, *Thymus*.

Sie bevorzugt trockenere Wiesenbiotope und ist in wärmeren Lagen meist bivoltin.

***Scopula umbelaria* (Hübner, [1813])** (Abb. 19–27)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Österreich.

Puppe 12,5 x 3,7 mm, rötlich braun, Abdomenende dunkler, Exuvie gelbbraun. Skulptur mittelfein. Kopf, Thorax und Vorderflügel zum Teil rauher skulptiert.

2.–7. Abdominalsegment mit mittelgroßen, mäßig dichten (basal am 5.–7. Segment dichteren) Punktgrübchen. Borsten (auch ein Paar Clypealborsten) deutlich, dunkel, am 9. Abdominalsegment jedoch recht schwach. Labrum trapezförmig. Labium verdeckt. Vorderschenkel groß, sichtbare Enden der Hinterbeine mittelgroß. Kaudal der thorakalen Spiracula je ein langer, tomentöser Wulst. Frontallappen des Metanotums spitz zulaufend. Lateraleinschnitt distal spitz, basal sehr breit. Dorsalrinne ziemlich schmal, mit nur wenigen, tomentösen Kaudalausläufern; der mittlere groß, abgerundet, die subdorsalen ebenfalls recht groß, aber eher flach abgewinkelt. 10. Abdominalsegment mit schrägen, gewölbten Seiten, ventral stark längsgefurcht. Kremaster viel kürzer als breit, an der Basis eingeschnürt, dorsoventral abgeplattet, am Ende abgerundet. Ventralseiten an der Basis in Längsrichtung gerunzelt. Borsten Sd1, D1 und L1 relativ lang und schlank. D2 stärker, länger als der Kremaster, voneinander mäßig weit entfernt, fast parallel, am Ende hakenförmig gebogen. Kremaster dazwischen nicht konkav.

Raupe an Kräutern, auch an niedrig wachsenden Laubbölgern (wie *Prunus spinosa*). An trockenwarmen Standorten. Lokal, meist univoltin.

***Scopula virgulata* [Denis & Schiffermüller], 1775** (Abb. 28–36)

Untersuchtes Material: 2 ♂♂, 1 ♀♀, Slowakei.

Puppe 7,5–8,5 x 2,5–2,9 mm, ziemlich gedrungen, rötlich-braun, Vorderflügel grünlich, mäßig glänzend, 10. Abdominalsegment dunkler. Skulptur eher fein. 2.–7. Abdominalsegment (außer am Kaudalstreifen) mit mittelgroßen, seichten Punktgrübchen. Borsten am Postclypeus und Thorax deutlich, am Abdomen winzig, am 9. Segment kaum erkennbar. Labrum relativ kurz, abgerundet, an der Basis etwas eingeschnürt. Enden der Hinterbeine deutlich, schmal. Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine. Tomentöser Wulst kaudal der thorakalen Spiracula lang-oval. Frontallappen des Metanotums spitz zulaufend. Abdominale Spiracula dunkel. Lateraleinschnitt mäßig schmal, distal zugespitzt, kaudal je eine bogige Leiste. Dorsalrinne schmal, mit wenigen, seltener mehreren, relativ seichten Kaudaleinschnitten, der mittlere etwas größer. 10. Abdominalsegment ventral lang, außer einer Furche wenig skulpturiert, Seiten stark gewölbt. Dorsal sind seine Seiten recht schräg. Kremaster klein, etwa so lang wie breit, zum Ende verjüngt, in Lateralansicht die Ventralseite eher gerade, Dorsalseite gewölbt. Borsten L1, D1 und L2 von Pinnacula entspringend, fein hakenartig. D2 viel kräftiger als die übrigen, spitz, dicht beieinander entspringend und fast parallel. Raupe an Kräutern, angeblich auch an Gräsern. Gewöhnlich bivoltin; vorzugsweise in trockenwarmen Wiesenbiotopen der wärmeren Gebiete.

***Scopula ornata* (Scopoli, 1763)** (Abb. 37–41, 46–49)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 5 ♀♀, Slowakei.

Puppe 7,8–9,0 x 2,5–3,0 mm, rötlich dunkelbraun, Vorderflügel grünlich. Labrum und mittlere abdominale Segmente dunkler, Spiracula schwärzlich. Skulptur fein bis mittelfein. 2.–8. Segment mit relativ scharfen Punktgrübchen, diese fehlen mehr oder weniger in deren Kaudalteil. Borsten deutlich. Am 9. Segment D1 klein. Labrum lang, abgerundet trapezförmig, fein quergerunzelt. Labium erkennbar, klein. Vorderschenkel deutlich, Enden der Hinterbeine recht klein, Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine. Tomentöser Wulst kaudal der thorakalen Spiracula planelliptisch. Frontallappen des Metanotums recht spitz. Dorsalrinne und Lateraleinschnitt groß, kaudal stark tomentös. Dorsalrinne breit dreieckig, kaudal gewellt, ihr mittlerer Ausläufer wenig größer als die übrigen; Lateraleinschnitt distal spitz, basal breit, kaudal davon beiderseits je eine Furche. Seiten des 10. Abdominalsegmentes schräg und stark gewölbt. Kremaster etwa so lang wie an der Basis breit, dorsoventral wenig abgeplattet, relativ fein skulptiert. Borsten Sd1, D1

und L1 fein, von mittlerer Länge, hakenartig. D2 länger als der Kremaster, fast gerade, divergierend, spitz, dazwischen der Kremaster etwas konkav.

Raupe an Kräutern. Bivoltin, in kalten Lagen univoltin. In trockeneren Wiesenbiotopen nicht selten.

***Scopula decorata* [Denis & Schiffermüller], 1775** (Abb. 42–45, 50–53)

Untersuchtes Material: 3 ♂♂, 2 ♀♀, Ungarn.

Puppe 7,5–8,2 mm, grünlich braun, am Abdomen rotbraun, Vorderflügel grün, mäßig glänzend, Exuvie heller braun. Skulptur mittelfein, stellenweise deutlicher gerunzelt. Borsten deutlich (am 9. Abdominalsegment nur D2 größer), Punktgrübchen am 2.–8. Segment, scharf. Labrum breit, abgerundet, kaudal etwas konkav. Labium erkennbar. Vorderschenkel deutlich, Enden der Hinterbeine ganz verdeckt. Tomentöser Höcker kaudal der thorakalen Spiracula oval. Frontallappen des Metanotums spitz. Dorsalrinne und Lateraleinschnitt groß, kaudal tomentös. Dorsalrinne mit einem sehr großen, keilartigen mittleren Ausläufer, subdor-

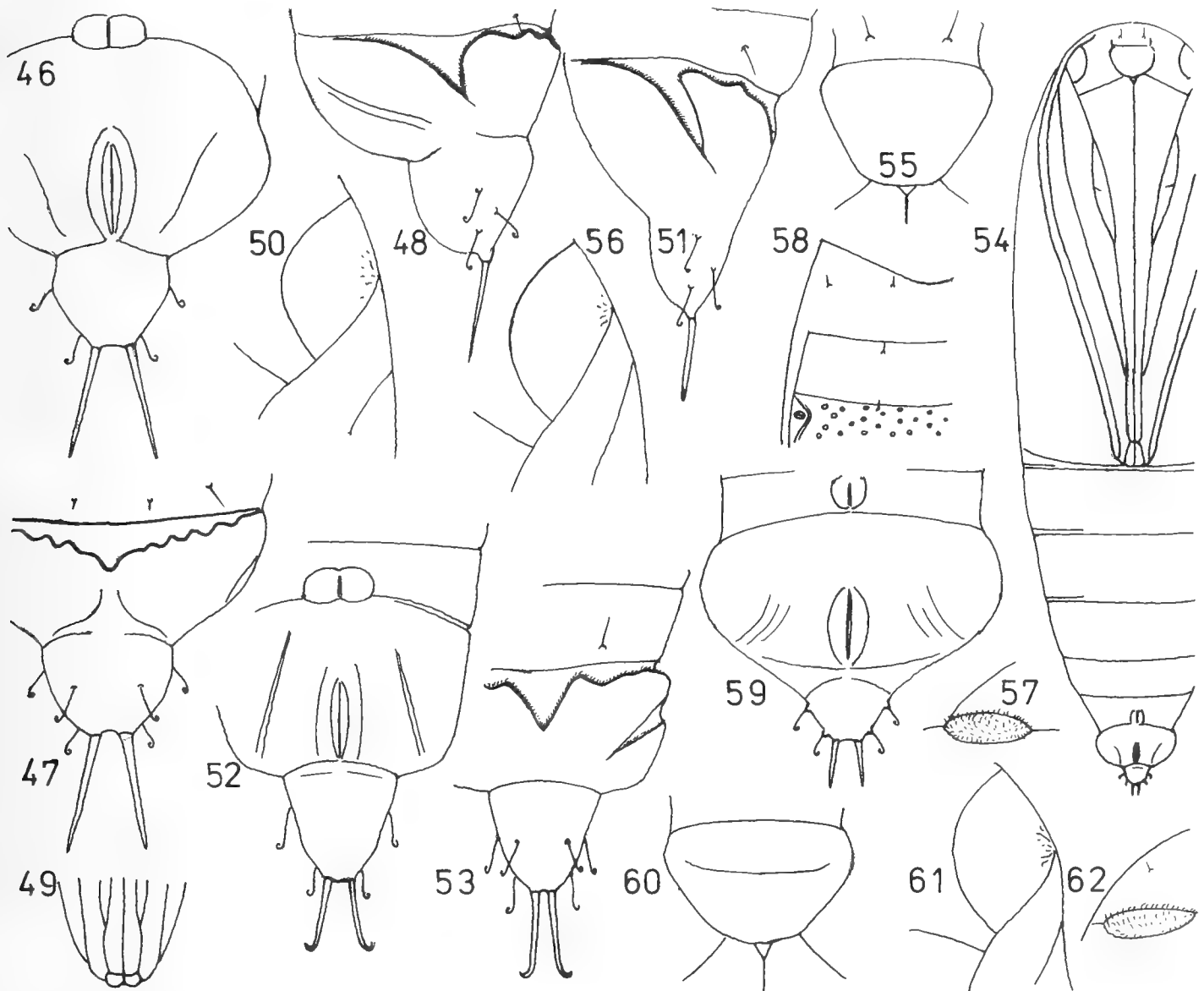


Abb. 46–49: *Scopula ornata*, Abb. 50–53: *S. decorata*,
Abb. 54–59: *S. rubiginata*, Abb. 60–62: *S. marginepunctata*. 46, 52, 59 – Abdomenende ventral; 47, 53 – Abd. dorsal; 48, 51 – Abd. lateral; 49 – Endteile der Antennae, Proboscis

und Beine; 50, 56, 61 – Oculus und Umgebung; 54 – Puppe ventral; 55, 60 Labrum und Umgebung; 57, 62 – thorakales Spiraculum und Umgebung.

sale Ausläufer viel kleiner, breit abgerundet. Lateraleinschnitt lang, schmal und spitz, kaudal davon je eine lange Kante. Seiten des 10. Segmentes zuerst längs, dann abgerundet und quer verlaufend. Kremaster zungenförmig, etwas länger als basal breit, wenig skulpturiert, dorsoventral schwach abgeplattet. Borsten Sd1, D1 und L1 ziemlich dick, hakenartig. D2 stärker und länger, divergierend, ebenfalls hakenartig, Kremaster dazwischen nicht konkav.

Raupe an Kräutern, vorzugsweise an *Thymus*-Arten. Nur in wärmsten Lagen, insbesondere im Süden Mitteleuropas an trockenwarmen, steppenartigen Standorten, nicht häufig, vorwiegend bivoltin.

***Scopula rubiginata* (Hufnagel, 1767)** (Abb. 54–59, 63–64)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 5 ♀♀, Slowakei.

Puppe 7,5–8,5 x 2,4–2,6 mm, mäßig gedrungen, rotbraun, Exuvie heller, glänzend, fein skulptiert. 10. Abdominalsegment etwas dunkler, ventral stärker glänzend. Punktgrübchen am 2.–7. Segment, relativ schwach. Borsten am Kopf, Thorax, am 4.–8. Abdominalsegment recht deutlich, dunkel, sonst klein, am 9. Segment nur D2 deutlicher.

Labrum ziemlich lang, abgerundet trapezförmig, basal eingeschnürt. Labium sichtbar, klein.

Enden der Hinterbeine deutlich. Antennae wenig kürzer als die Mittelbeine. Tomentöse Höcker kaudal der thorakalen Spiracula ziemlich breit elliptisch. Frontale Lappen des Metanotums spitz. Abdominale Spiracula dunkel. Lateraleinschnitt kräftig, auch im Mittelteil ziemlich breit und am Ende spitz. 10. Abdominalsegment ventral etwas gefurcht, seine Seiten stark gewölbt und etwas skulpturiert, sonst glatt und glänzend. Von dorsal gesehen ist das 10. Segment recht kurz, die Seiten verlaufen anfangs in Längsrichtung, dann beinahe quer. Kremaster klein, knopfförmig, in Lateralansicht relativ breit und stumpf. Borsten Sd1, D1 und L1 mäßig lang, hakenartig, von Pinnacula entspringend. D2 viel länger und dicker, deutlich voneinander entfernt und fast parallel, spitz. Der Kremaster zwischen den Borstenbasen auf der Dorsalseite nicht konkav.

Raupe polyphag, vorzugsweise an Kräutern. An trockenwarmen Wiesenstandorten der wärmeren Lagen oft häufig, bivoltin.

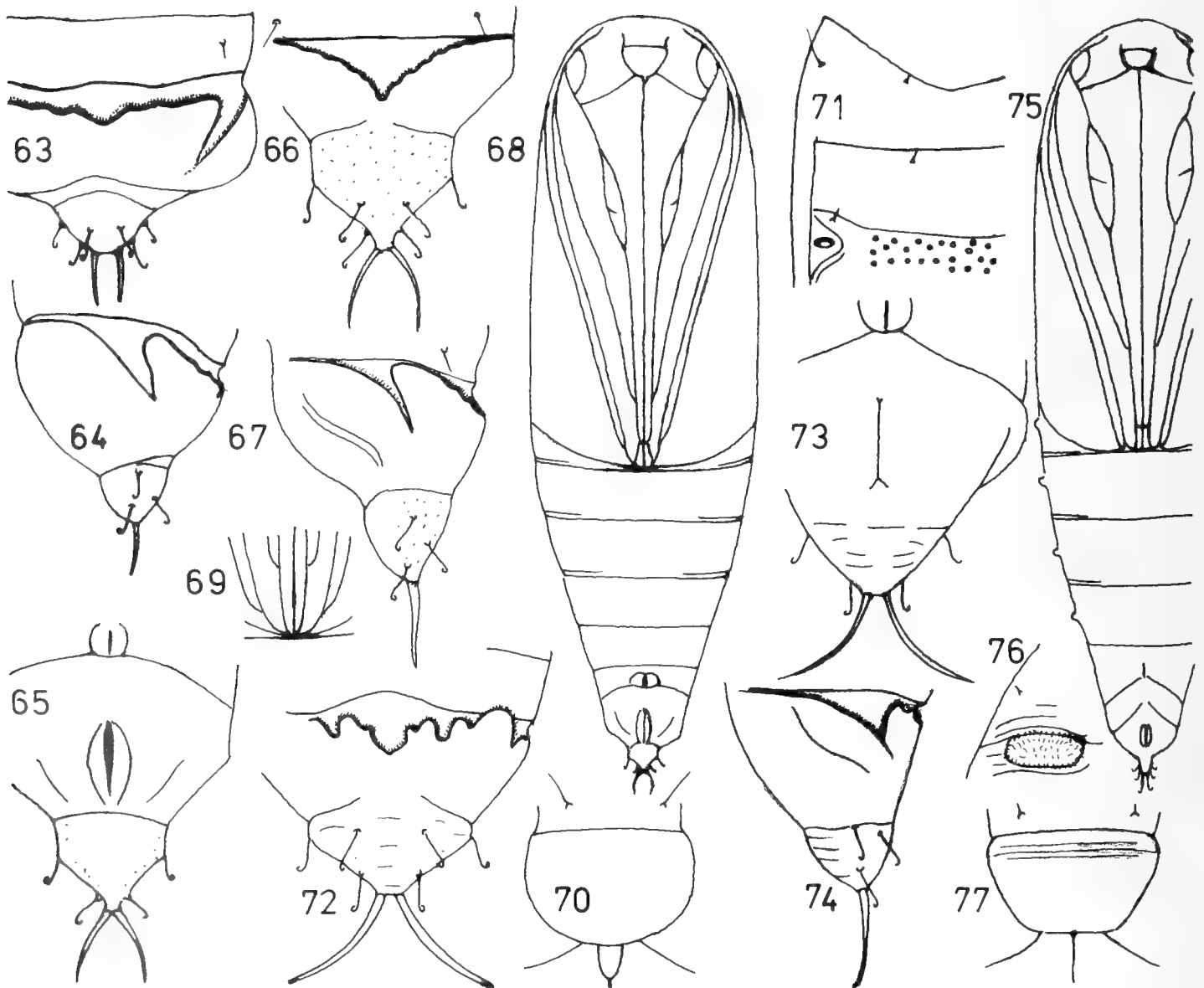


Abb. 63–64: *Scopula rubiginata*, Abb. 65–68: *S. marginepunctata*, Abb. 69–74: *S. imitaria*; Abb. 75–77: *S. corriularia*. 63, 66, 72 – Abdomenende dorsal; 64, 67, 74 Abd. lateral; 65, 73 – Abd. ventral; 68, 75 – Puppe ventral; 69 –

Endteile der Antennae, Proboscis und Beine; 70, 77 Labrum und Umgebung; 71 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 76 – thorakales Spiraculum und Umgebung.

Scopula marginepunctata (Goeze, 1781) (Abb. 60–62, 65–68)

Untersuchtes Material: 4 ♂♂, 3 ♀, Slowakei.

Puppe 8,0–9,1 x 2,5–2,8 mm, braun, glänzend, frontal und kaudal dunkler, Exuvie hellbraun. Skulptur relativ fein. Punktgrübchen am 2.–7. Abdominalsegment fein, nur im Frontalteil des 5.–7. Segmentes deutlicher. Borsten am Clypeus schwach, sonst ziemlich deutlich, am 9. Segment nur D2 größer. Labrum abgerundet trapezförmig. Labium deutlich. Vorderschenkel ziemlich schmal, Enden der Hinterbeine relativ groß, Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine. Tomentöse Höcker kaudal der thorakalen Spiracula ziemlich breit. Frontallappen des Metanotums spitz, Borste D1 dort weit vom Frontalrand entfernt. Dorsalrinne ähnlich der von *S. ornata*, mittlerer Ausläufer jedoch stärker. Lateral-einschnitt schmal und spitz. 10. Segment lateral abgerundet eckig, ähnlich auch der Kremaster, der groß, etwa so lang wie basal breit, basal parallelrandig, zum Ende spitz verjüngt ist. Dorsoventral ist er mäßig abgeplattet, in Lateralansicht spitz und mäßig rauh skulpturiert. Borsten Sd1, D1

und L1 von *Pinnacula* entspringend, schlank, mittellang, distal hakenartig. D2 wenigstens so lang wie der Kremaster, nahe beieinander entspringend, schlank, lyraartig gekrümmt, spitz zulaufend.

Raupe an Kräutern. Meist bivoltin in warmtrockenen (felssteppenartigen) Biotopen der wärmeren Lagen.

Scopula imitaria (Hübner, [1799]) (Abb. 69–74)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Frankreich.

Puppe 8,2 x 3,8 mm, gedrunen, goldbraun, mit ockerbraunen Vorderflügeln, Exuvie eher rauchbraun, glänzend.

2.–8. Abdominalsegment (außer am Kaudalstreifen) mit mittelgroßen, scharfen ausgeprägten und dicht stehenden Punktgrübchen. Borsten deutlich, dunkel, am 9. Segment jedoch kaum erkennbar. Spiracula mit schwarzen Rahmen. Labrum abgerundet, an der Basis etwas eingeschnürt. Labium relativ groß. Hinterbeine verdeckt, Mittelbeine und Proboscis gleich lang, Antennae ein wenig kürzer. Frontallappen des Metanotums spitz. Lateraleinschnitt basal breit, distal spitz und relativ kurz. Dorsalrinne in der Mitte fron-

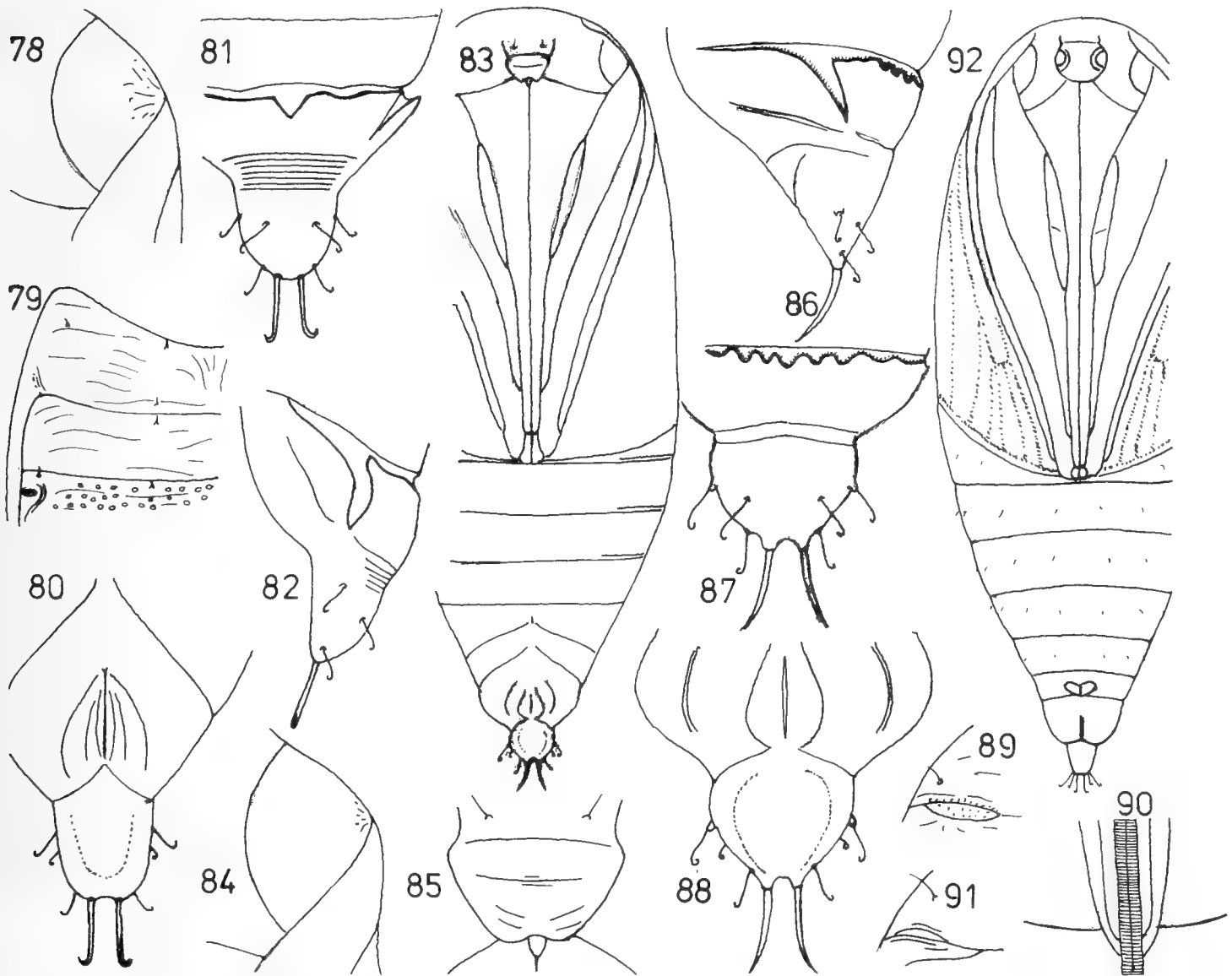


Abb. 78–82: *Scopula corrivalaria*, Abb. 83–89: *S. immutata*, Abb. 90–91: *Glossotrophia confinaria*, Abb. 92: *Idaea sericeata*. 78, 84 – Oculus und Umgebung; 79 – Pronotum, Abdomenbasis (linke Seite); 80, 88 – Abdomenende ven-

tral; 81, 87 – Abd. dorsal; 82, 86 – Abd. lateral; 83, 92 – Puppe ventral; 85 – Labrum und Umgebung; 89, 91 – thorakales Spiraculum und Umgebung; 90 – Endteile der Antennae, Proboscis und Beine.

tal breit ausgebuchtet, kaudal mit starken Einschnitten, der mittlere am größten. 10. Abdominalsegment dorsal und ventral mit schrägen Seiten, wenig skulpturiert. Kremaster dreieckig, basal breiter als lang, lateral spitz, Ventralseite etwas bauchig, ziemlich deutlich skulpturiert. Borsten Sd1, D1 und L1 fein hakenartig, von Pinnacula entspringend. D2 viel länger als der Kremaster, nahe beieinander entspringend und stark sichelartig voneinander weg gebogen, am Ende spitz.

Raupe polyphag an Kräutern und niedrig wachsenden Laubhölzern. In trockenwarmen Biotopen, in Mitteleuropa nur in der Schweiz nachgewiesen, bivoltin.

***Scopula corrivalaria* (Kretschmar, 1862) (Abb. 75–82)**

Untersuchtes Material: 1 ♀, Schweiz.

Puppe 11,3 x 3,0 mm, relativ schlank, dunkel purpurbraun, glänzend. Kaudalstreifen der beweglichen Segmente rostrot. Skulptur mittelfein bis mäßig grob. Notum und Abdomenbasis mehr oder weniger deutlich gerunzelt. Punktgrübchen am 2.–7. Segment, mittelgroß, dicht, nicht allzu scharf ausgeprägt. Borsten klein, am 9. Abdominalsegment

kaum erkennbar. Labrum kurz, breit, abgerundet trapezförmig. Labium kaum sichtbar. Enden der Hinterbeine relativ groß. Antennae und Mittelbeine etwa gleich lang. Tomentöse Höcker kaudal der thorakalen Spiracula elliptisch. Metanotum mit abgerundeten Frontallappen. Abdominale Spiracula stark hervorstehend. Lateraleinschnitt mäßig breit und recht lang. Dorsalrinne mit einem großen mittleren und zwei kleinen subdorsalen Kaudalausläufern, sonst recht schmal. 10. Abdominalsegment dorsal und ventral mit schrägen Seiten, Analfeld groß, längsgefurcht. Kremasterbasis dorsal quergefurcht. Kremaster etwas länger als breit, abgerundet. Lateral seine Ventralseite etwas konkav, Dorsalseite gewölbt. Hakenchen L1, Sd1 und L1 mittellang und relativ dick. D2 größer, jedoch kürzer als der Kremaster, deutlich voneinander entfernt, fast parallel, am Ende hakenartig. Kremaster zwischen den Basen nicht oder kaum ausgeschnitten.

Raupe an verschiedenen krautigen Sumpfpflanzen. Moorwiesen der tieferen Lagen, sehr lokal und selten, uni-, zuweilen bivoltin.

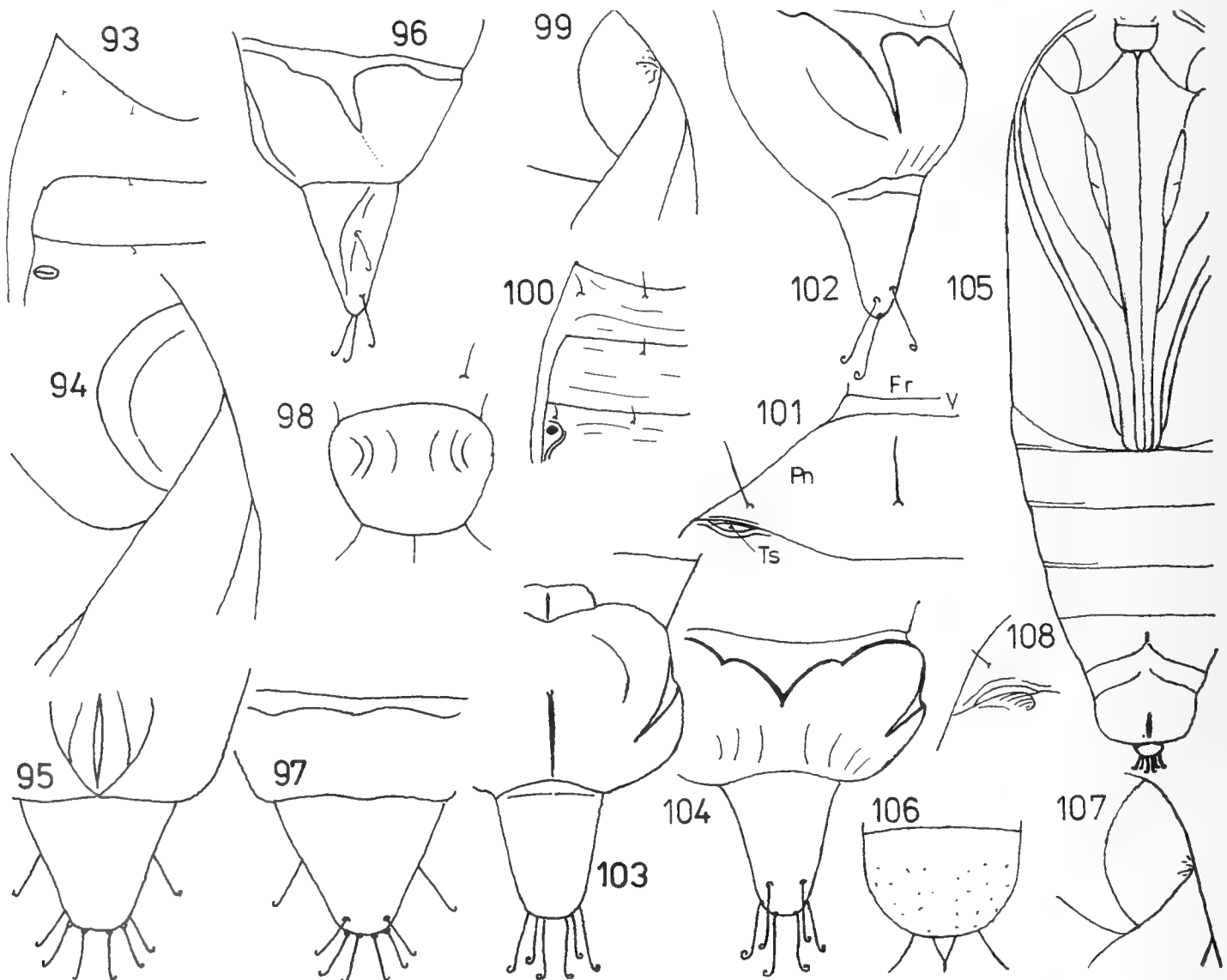


Abb. 93–97: *Glossotrophia confinaria*, **Abb. 98–104:** *Idaea sericeata*, **Abb. 105–108:** *Idaea rufaria*. 93, 100 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 94, 99, 107 – Oculus und Umgebung; 95, 103 – Abdomenende ventral; 96, 102 – Abd. lateral; 97, 104 – Abd. dorsal; 98, 106 –

Labrum und Umgebung; 101 – Vertex, Pronotum, thorakales Spiraculum; 105 – Puppe ventral; 108 – thorakales Spiraculum und Umgebung. Abkürzungen: Fr = Frons, Pn = Pronotum, Ts = thorakales Spiraculum, V = Vertex.

***Scopula immutata* (Linnaeus, 1758)** (Abb. 83–89)

Untersuchtes Material: 4 ♂♂, 3 ♀♀, Slowakei.

Puppe 8,0–9,0 x 3,6–3,9 mm, gedrungen, braun, Vorderflügel grünlich. Skulptur mittelfein. Punktgrübchen am 2.–7. Abdominalsegment. Borsten deutlich, am 9. Segment aber kaum erkennbar. Labrum kurz und breit, trapezförmig. Labium deutlich. Sichtbare Enden der Hinterbeine relativ groß. Antennae etwa so lang wie die Proboscis, etwas kürzer als die Mittelbeine. Tomentöse Höcker kaudal der thorakalen Spiracula linsenförmig, ihre Umgebung gerunzelt. Frontallappen des Metanotums recht spitz. Abdominale Spiracula dunkel. Lateraleinschnitt lang und schmal. Kaudal je eine fast gerade Furche. Dorsalrinne relativ schmal, mit mehreren mittelgroßen Kaudalausläufern von etwa gleicher Größe. Seiten des 10. Abdominalsegmentes ventral und dorsal gewölbt, recht schräg verlaufend. Basis des Kremasters dorsal vertieft und etwas quergerunzelt. Kremaster groß, etwas kürzer oder ebenso lang wie breit, abgerundet, in Lateralansicht keilförmig, dorsal eher gewölbt, mäßig skulpturiert, seine Ventralseite etwas vertieft. Häkchen Sd1, D1 und L1 deutlich, mittelgroß. D2 von Chalazae entspringend, basal ziemlich weit voneinander entfernt, kräftig, fast so lang wie der Kremaster, anfangs eher parallel, dann divergierend, in Lateralansicht ventral geneigt. Kremaster dazwischen konkav, seine Ventralseite flach eingesenkt, die Dorsalseite eher gewölbt, mäßig skulpturiert.

Raupe an Kräutern. Wiesen, Auen und ähnliche Biotope. Uni-, in wärmeren Lagen bivoltin.

Gattung *Glossotrophia* Prout, 1913

Puppen klein, mäßig schlank, durch die sehr stark verlängerte Proboscis gekennzeichnet, die den Körper der Puppe weit überragt und frontad gebogen ist. Skulptur an Kopf und Thorax stellenweise stärker gerunzelt, am Abdomen keine Punktgrübchen. Grenze Proboscis / Genae und Oculi / Vorderbeine sehr schräg, Vorderbeine grenzen an die Antennae nicht länger als an die Oculi an (Abb. 94). Dorsalrinne und Lateraleinschnitt vorhanden, aber ziemlich seicht und unauffällig (Abb. 96, 97). Kremaster mittellang, mit vier Paar Häkchen, die Borsten Sd1 entspringen etwa in der Mitte seiner Länge, D1 nahe seinem Ende, D2 voneinander mäßig weit entfernt (Abb. 95–97).

Nur eine Art im südlichen Mitteleuropa.

***Glossotrophia confinaria* (Herrich Schäffer, 1847)** (Abb. 90–91, 93–97)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 4 ♀♀, Bulgarien.

Puppe 6,5–7,5 x 2,3–2,6 mm, spindelförmig, rotbraun. Skulptur mäßig fein, stellenweise gerunzelt. Labrum abgerundet. Labium länglich, klein. Vorderbeine am Ende spitz. Proboscis überragt den Körper wenigstens um die Hälfte seiner Länge, ist dunkelbraun, quengerillt. Antennae überragen die Spitzen der Vorderflügel und Mittelbeine ein wenig. Frontallappen des Metanotums spitz. Abdominale Spiracula relativ groß, oval, mit dunklen Rahmen. Lateraleinschnitt seicht, mittellang, zur Kremasterbasis gerichtet. Dorsalrinne schmal, seicht, mit etwa drei kurzen und breiten Kaudalausläufern. Kremaster in Dorsal- und Ventralsicht abgerundet trapezförmig, in Lateralsicht keilförmig, seine Häkchen mäßig lang, braun.

Raupe an *Silene vulgaris*. In Mitteleuropa nur in Österreich und der Schweiz, an trockenwarmen Standorten, sehr lokal vorkommend.

3.4. Tribus Sterrhini

Körperform und Morphologie der vorgehenden Tribus Scopulini ähnlich. Puppen meist kleiner. Proboscis niemals länger als die Vorderflügel (Abb. 129, 139). Mittlerer Kaudalausläufer der Dorsalrinne unterschiedlich stark entwickelt (Abb. 111, 135, 145, 166). Borsten D2 am Kremaster fast immer hakenförmig und nicht oder nur wenig größer als die übrigen Kremasterborsten. Kremaster oft breit und deutlich abgesetzt (Abb. 110, 119 188, 211).

Raupen an Kräutern, auch an niedrig wachsenden Holzarten, manchmal an abgestorbenem Pflanzenmaterial. In Mitteleuropa nur eine Gattung.

Gattung *Idaea* Treitschke 1826

Puppen klein bis mäßig groß, abgestutzt spindelförmig, frontal abgerundet (Abb. 139 181), zuweilen dort etwas konkav (Abb. 121). Färbung meist gelblich bis bräunlich, manchmal teilweise grünlich oder mit Zeichnungen (Flecken, Streifen, Sprenkelung; Abb. 217, 229), oder die Adern der Vorderflügel abweichend, oft kontrastreich, gefärbt (Abb. 129, 226). Vorderbeine grenzen an die Antennae kürzer (Abb. 143), etwa gleich lang (Abb. 107), zuweilen aber auch länger (Abb. 115) als an die Oculi an. Vorderchenkel oft groß (Abb. 223), sichtbare Enden der Hinterbeine meist klein (Abb. 139 181), manchmal größer (Abb. 121) oder ganz verdeckt (Abb. 105). Höcker kaudal der thorakalen Spiracula meist weniger auffällig als bei *Scopula* (Abb. 108, 117), selten etwas tomentös (Abb. 157). Frontallappen des Metanotums meist spitz zulaufend (Abb. 109), seltener stumpf bzw. gerundet (Abb. 149). Lateraleinschnitt und Dorsalrinne gut bis sehr stark entwickelt, oft kaudal oder auch beiderseits dick schwärzlich gesäumt und kaudal oft auch tomentös (Abb. 111, 112, 119, 120). Mittlerer Kaudalauschnitt der Dorsalrinne variabel, fehlend (Abb. 249), mäßig bis stark verlängert (Abb. 145, 119). Kremaster oft relativ groß und stumpf (Abb. 134), zuweilen distal konkav (Abb. 221) oder zugespitzt (Abb. 267). Mit drei oder vier Paaren meist mehr oder weniger schlanker Häkchen (Abb. 127, 267), seltener dickerer Borsten (Abb. 297). Borsten D2 gewöhnlich nicht (Abb. 111), selten etwas stärker als die übrigen (Abb. 145).

Raupen an Kräutern, selten an niedrig wachsenden Holzarten, zuweilen bevorzugen sie welches Pflanzenmaterial bzw. Detritus. Verpuppung in einem Kokon am oder seicht im Boden. Uni-, seltener bivoltin, Überwinterung als Raupe. Die Mehrzahl der Arten bevorzugt warmtrockene, steppenartige, manchmal auch feuchtere und nicht selten buschige Standorte oder Waldränder. Sie sind meist wärmeliebend, eher in wärmeren Gebieten Mitteleuropas verbreitet und im Süden viel artenreicher als im Norden. In Mitteleuropa mit fast 40 Arten vertreten, 22 konnten untersucht werden. Zusätzlich wurde eine mir vorliegende südeuropäische Art auch mit erwähnt.

Bestimmungstabelle der Arten

- | | | |
|---|--|----|
| 1 | Am Kremaster drei Paar Borsten (Abb. 111, 221) | 2 |
| – | Am Kremaster vier Paar Borsten (Abb. 249, 297) | 14 |
| 2 | Adern der Vorderflügel oder ihre Umrandung kontrastreich dunkler markiert (Abb. 129) | 3 |
| – | Adern der Vorderflügel nicht kontrastreich dunkler markiert (Abb. 139) | 4 |

3(2) Vorderbeine grenzen viel länger an die Antennae als an die Oculi an (Abb. 130). Metanotum sehr breit ausgeschnitten, Ausschnitt frontal fast gerade mit stark hervortretenden Frontallappen (Abb. 132). Dorsalrinne mit schwachen Kaudalausläufern. Kremaster groß und distal stumpf (Abb. 135) *I. muricata*

– Vorderbeine grenzen nicht länger an die Antennae als an die Oculi an (Abb. 99). Metanotum sanft bogig ausgeschnitten (Abb. 100). Dorsalrinne mit drei starken, spitzen Kaudalausläufern. Kremaster lang, ziemlich schmal (Abb. 104) *I. sericeata*

4(2) Vorderbeine grenzen an die Antennae viel länger als an die Oculi an (Abb. 115). Mittlerer Ausläufer der Dorsalrinne im Endteil lang und schmal (Abb. 119) *I. serpentata*

– Vorderbeine grenzen an die Antennae nicht länger als an die Oculi an (Abb. 195). Mittlerer Ausläufer der Dorsalrinne kurz und breit oder fehlend (Abb. 211) 5

5(4) Kremaster dorsal am Ende in der Mitte ausgeschnitten (Abb. 203, 211). Labium relativ groß (Abb. 197, 206) ... 6
– Kremaster dorsal am Ende in der Mitte nicht ausgeschnitten (Abb. 111, 127). Labium meist winzig oder verdeckt (Abb. 114, 140) 8

6(5) Labrum (Abb. 197) und Kremaster (Abb. 203) kaudal verjüngt, am Ende schmal. Lateraleinschnitt relativ schmal (Abb. 204). Dorsalrinne nur mit einer Kaudalausbuchtung in der Mitte (Abb. 203) *I. dilutaria*

– Labrum kurz und breit, abgerundet oder trapezförmig, kaudal relativ breit (Abb. 206, 213). Kremaster kürzer als breit, kaudal kaum verjüngt, stumpf. Dorsalrinne mit drei oder mehreren Kaudalzähnen (Abb. 211, 221). Lateraleinschnitt breit (Abb. 214, 222) 7

7(6) Labrum breit trapezförmig (Abb. 213). Lateraleinschnitt dorsal gerade (Abb. 222) *I. humiliata*

– Labrum abgerundet (Abb. 206). Lateraleinschnitt dorsal meist ausgebuchtet (Abb. 212) *I. fuscovenosa*

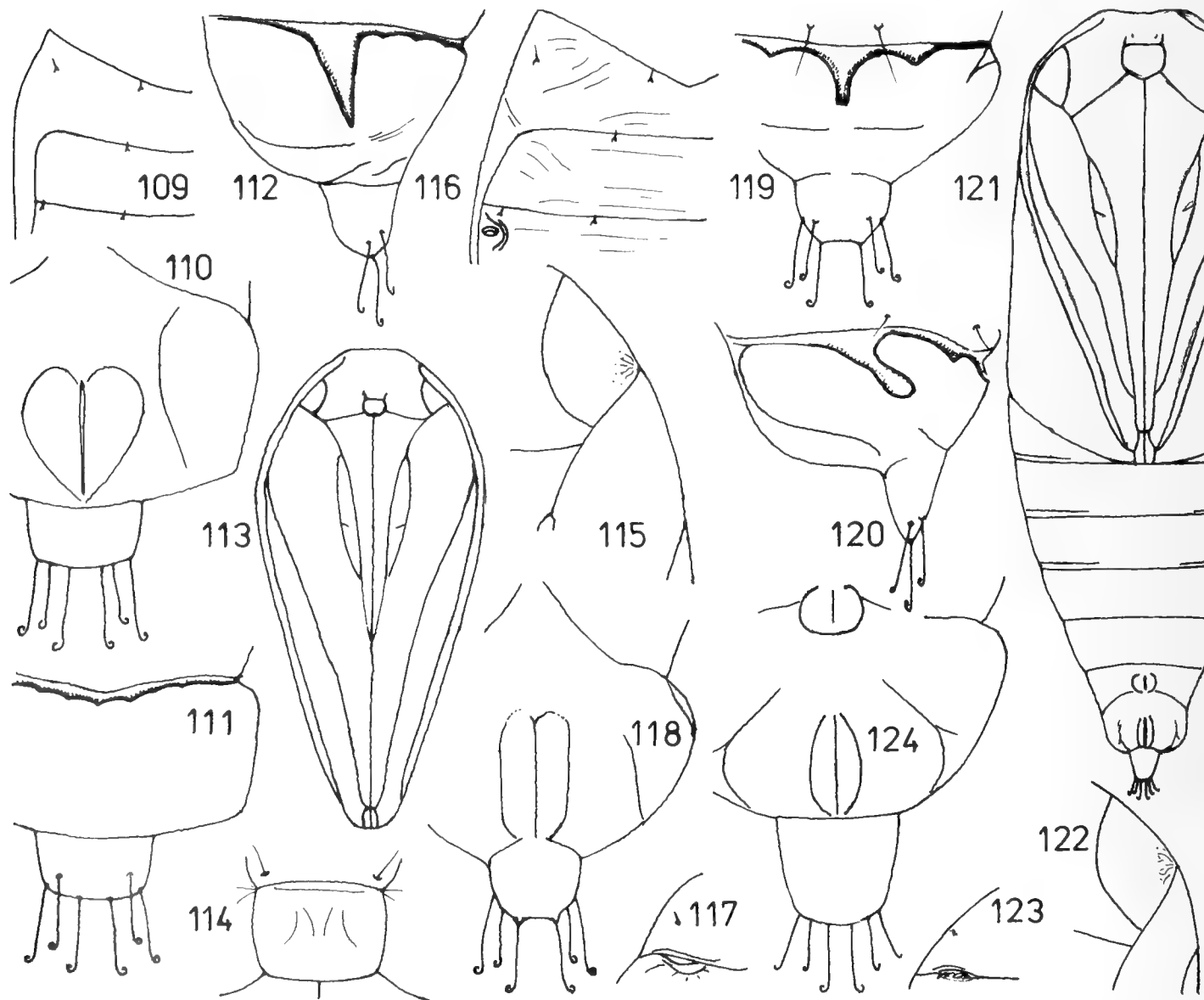


Abb. 109–112: *Idaea rufaria*, **Abb. 113–120:** *I. serpentata*, **Abb. 121–124:** *I. aureolaria*. 109, 116 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 110, 118, 124 – Abdomenende ventral; 111, 119 – Abd. dorsal; 112, 120 – Abd. lateral; 113 –

Kopf und Thorax (ohne Flügel) ventral; 114 – Labrum und Umgebung; 115, 122 – Oculus und Umgebung; 117, 123 – thorakales Spiraculum und Umgebung; 121 – Puppe ventral.

- 8(5)** Kremaster dorsal etwa so lang wie basal breit, am Ende abgerundet oder verjüngt, trapezförmig (Abb. 127, 159, 166) 9
– Kremaster dorsal deutlich kürzer als basal breit und am Ende stumpf (Abb. 111 192) 12
- 9(8)** Seiten des Kremasters recht schräg (Abb. 159, 179) ..
..... 10
– Seiten des Kremasters wenig schräg, Kremaster am Ende breit abgerundet (Abb. 166) 11
- 10(9)** Frontallappen des Metanotums spitz (Abb. 156). Dorsalrinne kaudal mit Zähnchen. Das 9. Abdominalsegment ohne deutliche Borsten. Kremaster am Ende abgerundet (Abb. 159) *I. efflorata*
– Frontallappen des Metanotums am Ende eher stumpf (Abb. 177). Dorsalrinne kaudal zahnlos, nur im Mittelteil ausgebuchtet. Borsten D2 am 9. Abdominalsegment kräftig. Kremaster am Ende abgestutzt. (Abb. 179)
..... *I. obsoletaria*
- 11(9)** Dorsalrinne in der Mitte stark erweitert, mit nur einem größeren Zahn (Abb. 166). Sichtbare Enden der Hinterbeine winzig (Abb. 160) *I. typicata*
– Dorsalrinne in der Mitte wenig erweitert, mit fünf fast gleichgroßen Kaudalzähnen (Abb. 127). Enden der Hinterbeine relativ lang (vgl. Abb. 147) *I. aureolaria*
- 12(8)** Seiten des 10. Abdominalsegmentes bis zur Kremasterbasis bogenartig gewölbt (Abb. 145 194) 13
– Seiten des 10. Abdominalsegmentes anfangs fast parallel zur Körperlängsachse, dann stumpfwinklig gebogen und bis zur Kremasterbasis fast quer verlaufend (Abb. 111)
..... *I. rufaria*
- 13(12)** Borsten am Kremaster viel länger als dieser selbst (Abb. 194) *I. inquinata*
– Borsten am Kremaster nicht oder wenig länger als dieser (Abb. 145) *I. filicata*
- 14(1)** Adern der Vorderflügel kontrastreich gezeichnet (Abb. 226) 15
– Adern der Vorderflügel unauffällig (Abb. 237) 17
- 15(14)** Kremaster dorsal und ventral etwa so lang wie breit (knopfförmig; Abb. 234, 241) 16
– Kremaster länger als breit (zungenförmig; Abb. 249) ...
..... *I. contiguaria*
- 16(15)** Labrum trapezförmig (Abb. 235). Vorder- und Mittelbeine voneinander isoliert (Abb. 237). Dorsalrinne mit mehreren Kaudalausschnitten (Abb. 241)
..... *I. subsericeata*
– Labrum kaudal abgerundet (Abb. 227). Vorder- und Mittelbeine grenzen in der Mitte aneinander (Abb. 226). Dorsalrinne nur mit einem mittleren Kaudalausschnitt (Abb. 234) *I. pallidata*
- 17(14)** Kremaster kürzer als basal breit, oft viereckig, seine Borsten meist länger als er selbst (Abb. 150, 188) 18
– Kremaster zum Ende verjüngt, trapezförmig, abgerundet oder zungenförmig, seine Borsten nicht oder kaum länger als er selbst (Abb. 172, 267, 315) 19
- 18(17)** Dorsalrinne nur mit einem deutlichen Kaudalausläufer in der Mitte (Abb. 188) *I. biselata*
– Dorsalrinne mit mehreren Kaudalausläufern, diese sehr klein und von gleicher Größe (Abb. 151) *I. laevigata*
- 19(17)** Puppe mit deutlichen Fleckenzeichnungen (Abb. 171). Dorsalrinne ohne Kaudalzähne (Abb. 315). Wenn diese vorhanden, ist der Kremaster trapezförmig (Abb. 172) 20
– Puppe ohne Fleckenzeichnungen. Dorsalrinne mit deutlichen Kaudalzähnen. Kremaster am Ende abgerundet (Abb. 249, 267) 21
- 20(19)** Dorsalrinne mit kaudalen Zähnchen. Kremaster trapezförmig (Abb. 172) *I. calunetaria*
– Dorsalrinne ohne kaudale Zähnchen. Kremaster abgerundet (Abb. 315) *I. seriata*
- 21(19)** Labium relativ groß (Abb. 291). Häkchen am Kremaster basal kräftig, distal dünner und nicht hakenartig (Abb. 296) *I. deversaria*
– Labium verdeckt oder winzig (Abb. 261, 280). Häkchen am Kremaster fein und stark hakenförmig bzw. einwärts gebogen (Abb. 259, 267) 22
- 22(21)** Mittlerer Kaudaleinschnitt der Dorsalrinne seicht oder stumpfwinklig. Die übrigen Ausläufer recht klein und seicht (Abb. 249, 259) 23
– Mittlerer Kaudalausläufer der Dorsalrinne tief vorgezogen und spitz oder abgerundet. Auch die übrigen Ausläufer recht tief und deutlich (Abb. 267, 277) 24
- 23(22)** Labrum trapezförmig (Abb. 255). Dorsalrinne mit einem größeren Kaudalzahn in der Mitte. Kremaster etwa so lang wie basal breit (Abb. 259) *I. emarginata*
– Labrum abgerundet (Abb. 280). Dorsalrinne mit mehreren, fast gleich großen Zähnen. Kremaster länger als basal breit (Abb. 289) *I. degeneraria*
- 24(22)** Frontallappen des Metanotums spitz (Abb. 273). Mittlerer Ausläufer der Dorsalrinne ebenfalls spitz. Seiten des Kremasters einfach, sanft bogig (Abb. 277)
..... *I. rubraria*
– Frontallappen des Metanotums am Ende eher abgerundet (Abb. 264). Mittlerer Ausläufer der Dorsalrinne ebenfalls abgerundet. Seiten des Kremasters etwas wellig geschwungen (Abb. 267) *I. aversata*

***Idaea rufaria* (Hübner, [1799])** (Abb. 105–112)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Österreich.

Puppe 8,2 x 2,8 mm, trüb braun, Exuvie hellbraun. Skulptur mäßig fein bis fein. Punktgrübchen nur am 5.–7. Abdominalsegment deutlicher (außer dem Kaudalteil), mittelgroß. Borsten deutlich, insbesondere am Notum dunkel, am 9. Segment jedoch kaum erkennbar. Labrum relativ breit abgerundet. Labium ziemlich groß. Vorderschenkel mittelgroß. Hinterbeine verdeckt, Proboscis und Mittelbeine gleich lang, Antennae ein wenig kürzer. Höcker kaudal der thorakalen Spiracula lappenartig, nicht tomentös, dunkler, kaudal unscharf begrenzt. Frontallappen des Metanotums spitz. Abdominale Spiracula breit elliptisch, dunkel. Lateraleinschnitt an der Basis breit, distal spitz, kaudal gerichtet. Dorsalrinne schmal, kaudal mit mehreren kleinen Ausläufern. 10. Abdominalsegment groß und fast viereckig, seine Seiten zuerst längs, im Endteil quer verlaufend. Analfeld groß, fein skulptiert, lateral je eine steile Furche. Kremaster klein, kurz, abgesetzt, kaudal breit abgerundet, dorsoventral etwas abgeflacht und lateral stumpf. Die drei Paar Häkchen (Sd1 nicht erkennbar) schlank, gleich lang, viel länger als der Kremaster.

Raupe an Kräutern, univoltin; in trockenwarmen Wiesenbiotopen der wärmeren Lagen.

***Idaea sericeata* (Hübner, [1813])** (Abb. 92, 98–104)

Untersuchtes Material: 4 ♂♂, 4 ♀♀, Ungarn.

Puppe 7,1–8,2 x 2,6–2,9 mm, gedrungen, dunkel rötlich braun, mäßig glänzend. Exuvie heller. Suturen scharf, dunkel. Adern der Vorderflügel dick, graubraun. Skulptur mittelfein, Kopf, Thorax und Abdomenbasis gerunzelt. Punktgrübchen am 5.–7. Abdominalsegment (außer dem Kaudalteil) von mittlerer Größe und Dichte, seicht. Borsten deutlich, dunkel, am 9. Abdominalsegment sind sie jedoch kaum erkennbar. Labrum breit, abgerundet. Labium verdeckt. Vorderschenkel groß. Mittelbeine spitz. Enden der Hinterbeine klein, kurz. Antennae ein wenig kürzer als die Mittelbeine. Thorakale Spiracula dunkel gesäumt, ohne einen besonderen Höcker. Metanotum schmal, seine Frontallappen spitz. Abdominale Spiracula breit elliptisch, dunkel. Lateraleinschnitt sehr lang, spitz. Dorsalrinne breit, dick schwarz gesäumt, kaudal stark tomentös; mit drei Kaudalausläufern, der mittlere größer als die subdorsalen, alle spitz. 10. Abdominalsegment mit stark gewölbten Seiten, ventral je eine relativ kurze Furche, sonst etwas gerunzelt.

Kremaster abgesetzt, schlank trapezförmig, deutlich länger als basal breit, in Lateralansicht nur schwach abgeflacht. Die drei Paar Häkchen mittellang, im Endteil des Kremasters konzentriert.

Raupe an Kräutern. Univoltin; nur im äußersten Südosten Mitteleuropas (und in den Südtälern der Alpen), an warm-trockenen Stellen, lokal.

***Idaea serpentata* (Hufnagel, 1767)** (Abb. 113–120)

Untersuchtes Material: 2 ♀♀, Slowakei.

Puppe 6,8–7,2 x 1,9–2,1 mm, braun, Exuvie heller. 10. Abdominalsegment dunkler. Skulptur mittelfein bis mäßig grob, am Kopf, Thorax und am 1.–4. Abdominalsegment gerunzelt. 4. Segment mit schwachen, 5.–7. Segment im basalen Drittel mit deutlichen Punktgrübchen. Borsten deutlich, dunkel, auch am 9. Segment relativ groß. Labrum fast viereckig, Ecken abgerundet. Labium verdeckt. Vorderschenkel groß. Proboscis viel kürzer als die Vorderbeine. Diese grenzen recht lang an die Antennae an und sind nur wenig kürzer als die Mittelbeine und etwa gleich lang mit

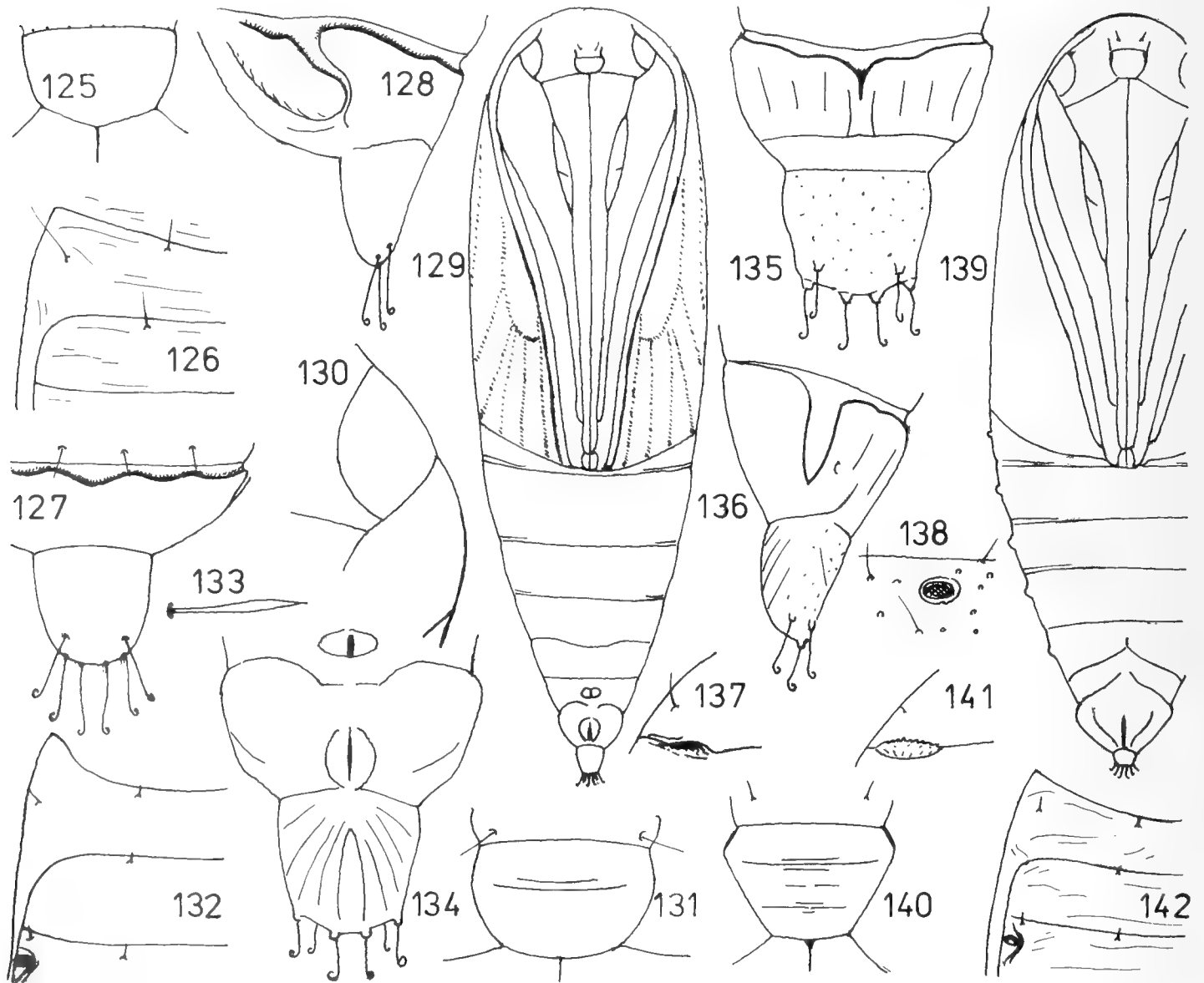


Abb. 125–128: *Idaea aureolaria*, Abb. 129–138: *I. muricata*, Abb. 139–142: *I. filicata*. 125, 131, 140 – Labrum und Umgebung; 126, 132, 142 – Metanotum, Abdomenbasis, (linke Seite); 127, 135 – Abdomenende dorsal; 128, 136 –

Abd. lateral; 129, 139 – Puppe ventral; 130 – Oculus und Umgebung; 133 – Borste am Abdomen; 134 – Abdomenende ventral; 137, 141 – thorakales Spiraculum und Umgebung; 138 – abdominales Spiraculum und Umgebung.

den Antennae. Enden der Hinterbeine von mittlerer Größe, länger als breit. Höcker kaudal der thorakalen Spiracula schmal, nicht tomentös. Metanotum stumpfwinklig ausgeschnitten, seine Frontallappen etwa rechtwinklig. Abdominale Spiracula breit elliptisch, dunkel. Lateraleinschnitt kräftig, distal abgerundet. Dorsalrinne mäßig breit, ihre subdorsalen Ausläufer breit, spitz, der mittlere im Endteil schmal und tief vorgezogen. 10. Segment ventral mit stark gewölbten Seiten, großem, feinskulptiertem Analfeld, seitlich davon je eine Furche. Dorsal hat das 10. Segment eher schräge, stark zusammenlaufende Seiten und im Mittelteil eine Querfurche. Kremaster abgesetzt, knopfförmig, hinten quer abgestutzt, dorsoventral abgeflacht und in Lateralansicht eher keilförmig; mit drei Paaren schlanker Häkchen, die länger als der Kremaster sind. D2 relativ weit voneinander entfernt stehend.

Raupe an Kräutern. An trockeneren Wiesenstandorten, häufig; im Süden manchmal bivoltin.

Idaea aureolaria [Denis & Schiffermüller], 1775 (Abb. 121–128)

Untersuchtes Material: 2 ♂♂, 3 ♀♀, Österreich, Slowakei.

Puppe 7,2–8,5 x 2,6–3,0 mm, gedrunen, rötlich braun, Exuvie gelbbraun, Skulptur fein, Notum und Abdomenbasis deutlicher gerunzelt. Punktgrübchen im Frontalteil des 5.–7. Segmentes angedeutet. Borsten, auch am 9. Segment, deutlich, dunkel. Labrum breit, abgerundet, Labium verdeckt. Vorderschenkel breit. Vorderbeine grenzen an die Antennae kürzer als an die Oculi an und sind kürzer als die Proboscis. Sichtbare Enden der Hinterbeine relativ groß. Antennae etwa so lang wie die Mittelbeine. Thorakale Spiracula spaltförmig, ohne besonderen Wall auf der Kaudalseite. Abdominale Spiracula relativ klein, elliptisch. Lateraleinschnitt recht lang. Dorsalrinne mäßig breit, mit fünf fast gleich großen, nur leicht gerundeten Kaudalausläufern. 10. Segmentes ventrolateral stark gewölbt, mit deutlichen Furchen lateral des Analfeldes. Dorsal ist dieses Segment kurz mit recht

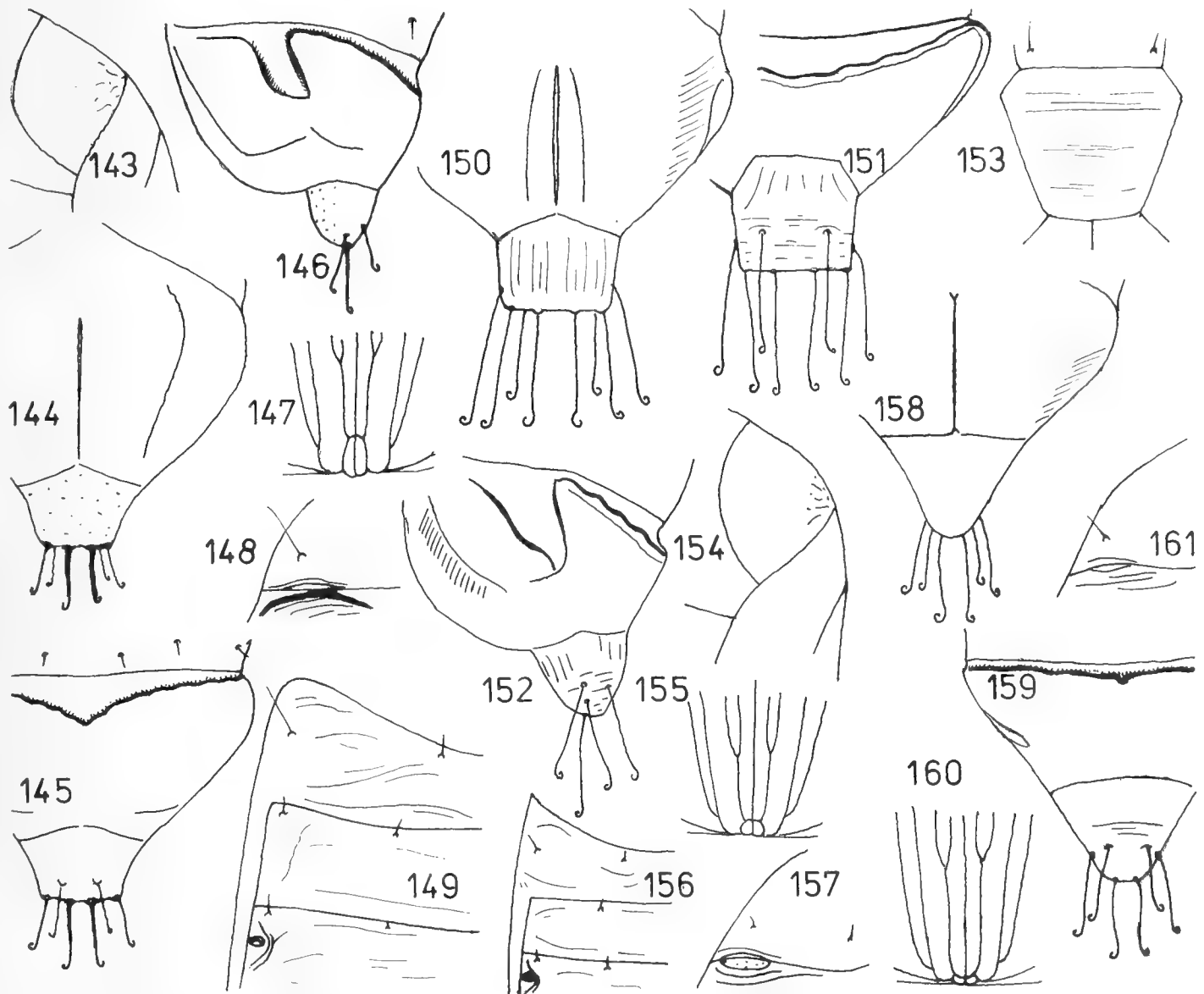


Abb. 143–146: *Idaea filicata*, Abb. 147–152: *I. laevigata*, Abb. 153–159: *I. efflorata*, Abb. 160, 161: *I. typicata*. 143, 154 – Oculus und Umgebung; 144, 150, 158 – Abdomenende ventral; 145, 151, 159 – Abd. dorsal; 146, 152 – Abd.

lateral; 147, 155, 160 – Endteile der Antennae, Proboscis und Beine; 148, 157, 161 – thorakales Spiraculum und Umgebung; 149, 156 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 153 – Labrum und Umgebung.

schrägen, gewölbten Seiten. Kremaster abgesetzt, mittelgroß, etwas länger als basal breit, kaudal gleichmäßig abgerundet. Die drei Paare feiner Häkchen kürzer als der Kremaster.

Raupe an Kräutern, gewöhnlich bivoltin. In wärmeren Gebieten, an trockenwarmen Wiesenstandorten, oft nicht selten.

***Idaea muricata* (Hufnagel, 1767)** (Abb. 129–138)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 5 ♀♀, Polen.

Puppe 7,5–8,5 x 2,3–2,6 mm, ockerbraun, Exuvie heller. Suturen am Kopf und Thorax sowie Adern der Vorderflügel dunkel. Skulptur fein. Am 5.–7. Abdominalsegment (außer im Kaudalteil) mit feinen Punktgrübchen. Borsten dick, etwa keulenförmig, schwarz. Labrum breit abgerundet. Labium verdeckt. Vorderbeine grenzen an die Antennae viel länger als an die Oculi an und sind kürzer als die Proboscis. Mittelbeine und Antennae etwa gleich lang. Enden der Hinterbeine klein, länger als breit. Kaudal der thorakalen Spiracula je ein kleiner, skulpturierter Höcker. Metanotum frontal fast gerade, mit stark hervortretenden, spitzen Frontallappen. Abdominale Spiracula breit elliptisch, mit schwarzen Umrandungen. Lateraleinschnitt lang, breit, kaudal gerichtet. Dorsalrinne schwarzbraun gesäumt, schmal, stumpfwinklig gebrochen, die drei Kaudalausläufer seicht, unauffällig, der mittlere ist in einen nur oberflächlich ausgeprägten, spitzen Fortsatz ausgezogen. 10. Segment relativ kurz, Seiten wenig schräg, Analfeld groß, Furchen schwach. Dorsal ist das 10. Segment längsfurcht. Kremaster außerordentlich groß, breit trapezförmig, etwas länger als basal breit und distal abgerundet. Die drei Häkchen-Paare ziemlich kurz und dick, von Pinnacula entspringend, schwarz. Kremaster in Ventralansicht radial gefurcht, in Dorsalansicht fein chagriniert.

Raupe an Kräutern. Uni- oder bivoltin. An buschigen, moorigen, aber auch warmtrockenen Stellen, lokal.

***Idaea filicata* (Hübner, [1799])** (Abb. 139–146)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Frankreich.

Puppe braun, Exuvie heller, mäßig glänzend, 10. Segment und Suturen braun. Skulptur fein. Punktgrübchen seicht, nur am 4.–7. Segment vorhanden. 5.–7. Segment etwas längsgerunzelt. Borsten, auch am 9. Segment, deutlich, braun. Labrum trapezförmig, Kaudalseite etwas abgerundet, Labium winzig. Vorderschenkel groß. Vorderbeine grenzen an die Antennae kürzer als an die Oculi und sind kürzer als die Proboscis. Sichtbare Enden der Hinterbeine klein. Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine. Wälle kaudal der thorakalen Spiracula deutlich, rauh. Metanotum frontal sehr breit, sanft bogig ausgeschnitten, seine Frontallappen spitz. Abdominale Spiracula elliptisch, deutlich erhaben. Lateraleinschnitt recht breit, distal stumpf, dorsokaudal gerichtet. Dorsalrinne in der Mitte am breitesten, dort ein kurzer, stumpfwinkliger Kaudalausläufer. Sonst ihr Kaudalrand nur schwach gewellt, dick schwarz gesäumt und tomentös. 10. Abdominalsegment relativ lang, dorsal und ventral mit schrägen Seiten. Analnaht fein, lang, lateral je eine gebogene Furche. Kremaster klein, deutlich skulpturiert, distal gerade abgestutzt, in Lateralansicht wenig abgeflacht und am Ende stumpf. Die drei Borstenpaare hakenartig, D2 etwas stärker als die übrigen, alle von schwärzlichen Pinnacula entspringend.

Raupe an Kräutern, angeblich bevorzugt an den Blüten, bivoltin. Buschige, wald- und felssteppenartige Biotope im äußersten Südosten Mitteleuropas (und in den Südtälern der Alpen, sonst in Südeuropa).

***Idaea laevigata* (Scopoli, 1763)** (Abb. 147–152)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Deutschland.

Puppe 9,3 x 2,6 mm, schlank, hell grünlichbraun, Exuvie hellbraungelb, 10. Abdominalsegment dunkler, braun. Skulptur fein. Notum etwas gerunzelt. Punktgrübchen nur am 5.–7. Abdominalsegment (außer im Kaudalteil) vorhanden, fein und seicht. Borsten relativ groß, am 9. Abdominalsegment aber kaum erkennbar. Frontalteil des Kopfes an der untersuchten Puppenexuvie nicht erhalten. Vorderbeine deutlich kürzer als die Proboscis. Enden der Hinterbeine deutlich. Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine. Kaudal der thorakalen Spiracula je eine dunkle, bogige Querleiste. Metanotum breit, mäßig seicht ausgeschnitten, seine Frontallappen abgerundet. Lateraleinschnitt groß, basal sehr breit, seine Ventralseite gewellt, die Spitze kaudal gerichtet. Dorsalrinne im Mittelteil am breitesten, ihr Kaudalrand schwarz, bogenartig, nur schwach gewellt, ohne größere Zähne. 10. Abdominalsegment dorsal und ventral mit schrägen, etwas gebogenen Seiten. Kremaster kurz und breit, dorsal und ventral fast viereckig, von lateral gesehen stumpf abgerundet, dorsal außer seiner Basis quer, ventral eher in Längsrichtung skulpturiert. Mit vier Borstenpaaren (auch Sd1 vorhanden), alle fast gleich lang, schlank hakenartig, viel länger als der Kremaster selbst.

Raupe an welken Pflanzenteilen und Detritus. An trockenwarmen Standorten, auch in Heuschobern, lokal, nicht häufig.

***Idaea efflorata* Zeller 1849** (Abb. 153–159, 162)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Italien.

Puppe 5,5 x 1,5 mm, braun, Exuvie heller, mäßig glänzend, fein skulpturiert. Punktgrübchen nur im Basalteil des 5.–7. Abdominalsegmentes. Borsten deutlich, aber am 9. Segment (sowie auch die lateralen Borsten am Pronotum) nicht erkennbar. Labrum trapezförmig, fein quergerunzelt. Labium verdeckt. Vorderbeine grenzen kürzer an die Antennae als an die Oculi an und sind kürzer als die Proboscis. Enden der Hinterbeine recht kurz. Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine. Kaudal der thorakalen Spiracula je ein rauher Querwall. Metanotum frontal mäßig tief, breit bogig ausgeschnitten, seine Frontallappen spitz. Abdominale Spiracula klein, fast kreisrund. Lateraleinschnitt mittelgroß, mäßig breit, seine Spitze kaudal gerichtet. Dorsalrinne schmal, in der Mitte ein kleiner Kaudalausläufer, ansonsten der Kaudalrand nur schwach gewellt. Seiten des 10. Segmentes dorsal schräg, ventral ebenfalls schräg und etwas gewölbt. Analnaht fein, dunkel. Der Wall ventral des Lateraleinschnittes ist gerunzelt. Kremaster mittelgroß, stumpf dreieckig, dorsoventral mäßig abgeflacht, schwach skulpturiert. Nur mit drei Paaren gleich großer, schlanker Häkchen, die etwa so lang wie der Kremaster sind.

Diese Art kommt in Südeuropa vor.

***Idaea typicata* (Guenée, [1858])** (Abb. 160–161, 163–166)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Italien.

Puppe 8,0 x 2,1 mm, relativ schlank, braun, mäßig glänzend, Exuvie heller. Skulptur fein. Punktgrübchen im Frontalteil des 4. Abdominalsegmentes sehr fein, des 5.–7. Seg-

mentes deutlicher. Borsten deutlich, am 9. Segment aber nur D2 erkennbar. Labrum der untersuchten Puppenexuvie nicht erhalten, Labium verdeckt, Vorderbeine deutlich kürzer als Proboscis. Enden der Hinterbeine erkennbar, recht klein. Antennae kürzer als die Mittelbeine. Raum kaudal der thorakalen Spiracula nur quergefurcht. Metanotum breit bogig ausgeschnitten, seine Frontallappen etwa rechtwinklig. Lateraleinschnitt basal mittelbreit, distal spitz, dorso-kaudal gerichtet. Dorsalrinne im Mittelteil stark erweitert, mittlerer Kaudalausläufer groß, ansonsten der Kaudalrand nur wellig, dick, schwarz, stark tomentös. Seiten des 10. Abdominalsegmentes gewölbt und schräg. Analnaht ziemlich lang, Analfeld deutlich, lateral mit je einer Furche. Kremaster mittelgroß, trapezförmig, mit wenig gewölbten Seiten, dorsoventral abgeflacht, am Ende abgerundet. Nur drei Paare schlanker und fast gleich großer Hähchen vorhanden, die fast so lang wie der Kremaster sind.

Raupe vorzugsweise an welken und dünnen Pflanzenteilen. Bi-, in kälteren Lagen univoltin. Nur in der Schweiz (in den Südtälern der Alpen und sonst in Südeuropa).

***Idaea calunetaria* (Staudinger 1859) (Abb. 167–173a)**

Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀, Schweiz.

Puppe 7,0–7,5 x 1,7–1,9 mm, trüb ockerbraun, braun gesprenkelt, Exuvie heller, Suturen wenig dunkler. Skulptur fein. Punktgrübchen nur im Frontalteil des 5.–7. Abdominalsegmentes angedeutet. Borsten deutlich, schwärzlich, von dunklen Pinnacula entspringend, am 9. Segment nur D1 erkennbar, relativ groß. Labrum fein quergerunzelt, trapezförmig, seine Kaudalseite in der Mitte stumpf gewinkelt. Labium verdeckt. Vorderschenkel groß. Vorderbeine grenzen an die Antennae nicht länger als an die Oculi an, sind etwas kürzer als die Proboscis und fast gleich lang wie die Antennae. Enden der Hinterbeine kurz. Thorakale Spiracula spaltförmig, ihre Umgebung nur quergerunzelt. Lateralborsten am Pronotum nicht erkennbar. Metanotum von ähnlicher Form wie bei *I. typicata*. Spiracula ziemlich groß, elliptisch. Lateraleinschnitt kurz und breit, seine Spitze dorso-kaudal gerichtet. Dorsalrinne schmal, dick schwarz gesäumt, ihr mittlerer Ausläufer stumpfwinklig, sonst Kau-

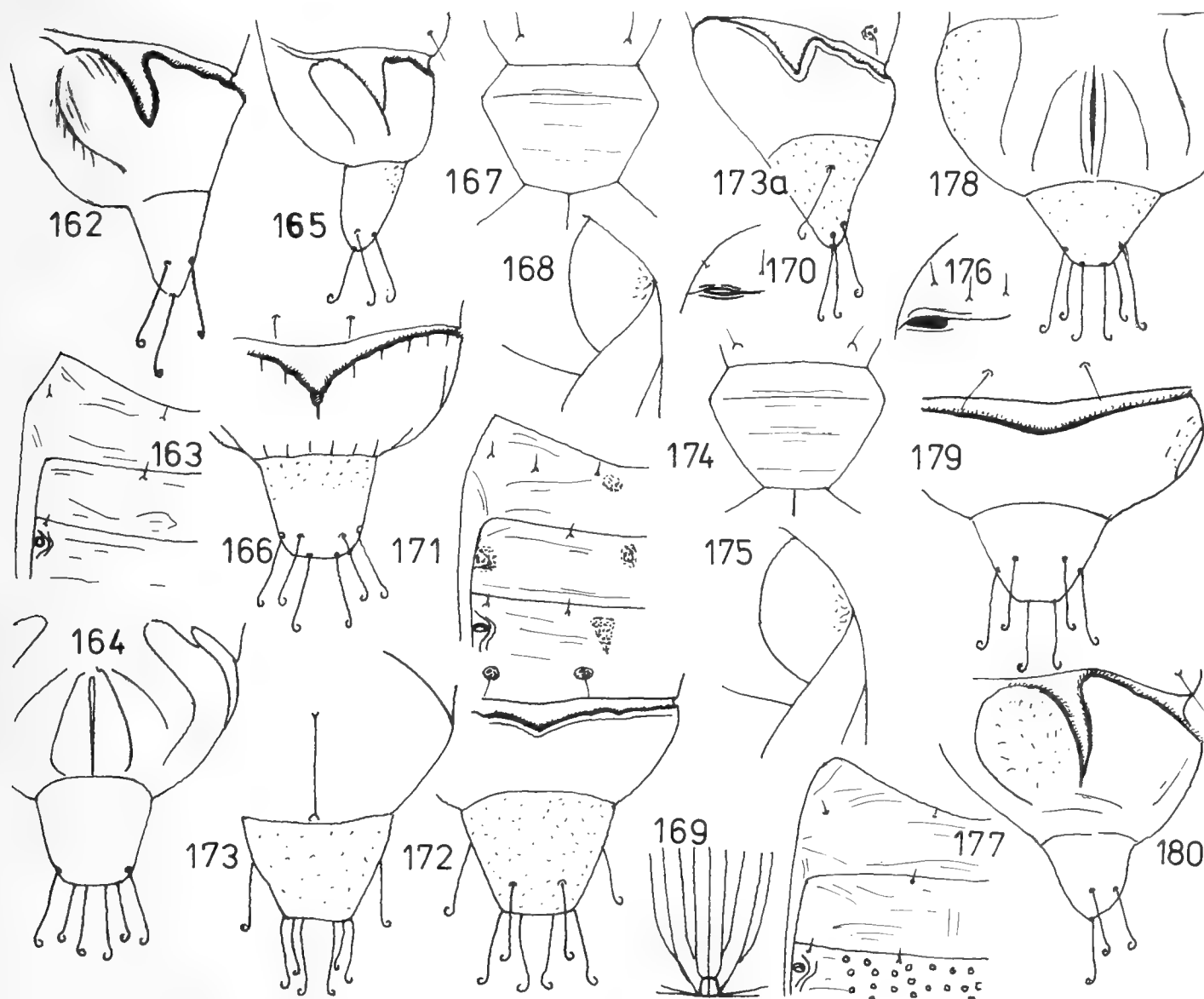


Abb. 162: *Idaea efflorata*, Abb. 163–166: *I. typicata*, Abb. 167–173a: *I. calunetaria*, Abb. 174–180: *I. obsoletaria*. 162, 165, 173a 180 – Abdomenende lateral; 163, 171, 177 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 164, 173, 178 –

Abdomenende ventral; 166, 172, 179 – Abd. dorsal; 167, 174 – Labrum und Umgebung; 168, 175 – Oculus und Umgebung; 169 – Endteile der Antennae, Proboscis und Beine; 170, 176 – thorakales Spiraculum und Umgebung.

dalrand nur schwach gewellt. Seiten des 10. Segmentes gewölbt. Analnaht fein, lateral mit kaum erkennbaren Furchen. Kremaster relativ groß, trapezförmig, in Lateralansicht etwas abgeflacht und am Ende abgerundet, mäßig skulptiert. Vier Hakenpaare (auch Sd1) vorhanden, schlank, fast gleich groß, wenig kürzer als der Kremaster. Raupe an welken und abgestorbenen Pflanzenteilen. Univoltin, an warmtrockenen Standorten. In Mitteleuropa nur von der Schweiz angegeben.

***Idaea obsoletaria* (Rambur 1833) (Abb. 174–180)**

Untersuchtes Material: 1 ♂, Italien.

Puppe 7,5 x 2,2 mm, ockerbraun, mäßig glänzend. Vorderflügel grünlich, Exuvie hell ockerbraun, 10. Abdominalsegment ventral und lateral verdunkelt. Skulptur mittelfein. Punktgrübchen am 2.–8. Abdominalsegment vorhanden, am 5.–7. Segment am deutlichsten, mittelgroß und mäßig tief. Borsten deutlich. Am Pronotum je drei, am 9. Segment die

Borste D1 vorhanden. Labrum trapezförmig, basal verjüngt, von Clypeus durch eine Rinne abgetrennt. Labium verdeckt. Vorderbeine grenzen an die Antennae etwas kürzer als an die Oculi an und sind deutlich kürzer als die Proboscis. Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine, Enden der Hinterbeine verdeckt. Erhabenheit kaudal der thorakalen Spiracula deutlich, dunkelbraun. Frontallappen des Metanotums relativ stumpf. Lateraleinschnitt lang und spitz, Spitze kaudal gerichtet. Dorsalrinne tief, im Mittelteil mäßig erweitert, kaudal dick schwärzlich gesäumt und tomentös, ohne Kaudalausläufer. 10. Abdominalsegment an den Seiten stark gewölbt. Analfeld groß, lateral mit je einer starken Furche. Kremaster in Dorsal- und Ventralansicht mit stark gewölbten Seiten, mittelgroß, abgesetzt, trapezförmig, in Lateralansicht kaum abgeflacht, am Ende abgerundet. Drei Haken-Paare vorhanden, etwa so lang wie der Kremaster.

Raupe an Kräutern. Univoltin, sehr lokal im äußersten Südosten Mitteleuropas und in den Südpentälern.

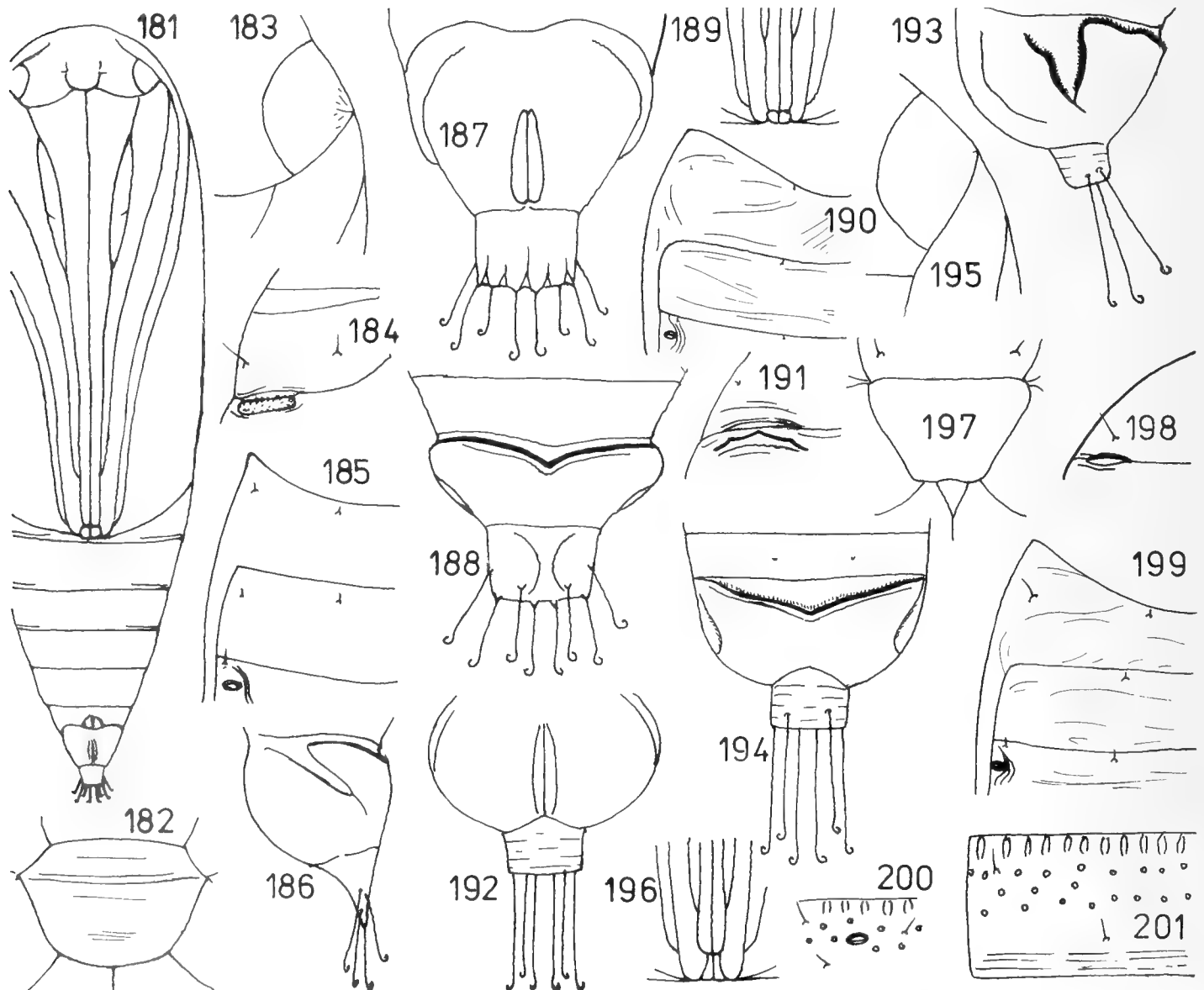


Abb. 181–188: *Idaea biselata*, Abb. 189–194: *I. inquinata*, Abb. 195–201: *I. dilutaria*. 181 – Puppe ventral; 182 197 – Labrum und Umgebung; 183 195 – Oculus und Umgebung; 184 191 198 – thorakales Spiraculum und Umgebung; 185 190 199 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 186

193 – Abdomenende lateral; 187 192 – Abd. ventral; 188 194 – Abd. dorsal; 189 196 – Endteile der Antennae, Proboscis und Beine; 200 – abdominales Spiraculum und Umgebung; 201 – 5. Abdominalsegment dorsal.

***Idaea biselata* (Hufnagel, 1767)** (Abb. 181–188)

Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀, Slowakei.

Puppe 6,1–8,0 x 2,0–2,2 mm, braun, Kopf und Vorderflügel grünlich, Exuvie hellbraun. Skulptur fein, Punktgrübchen schwach, am 4.–7. Abdominalsegment angedeutet, Borsten schwärzlich, von Pinnacula entspringend. Am Pronotum je zwei, am 9. Segment keine Borsten erkennbar. Labrum kurz und breit, abgerundet. Labium verdeckt. Vorderbeine grenzen an die Antennae kürzer als an die Oculi an, sie sind deutlich kürzer als die Proboscis. Enden der Hinterbeine sichtbar, aber kurz, Antennae wenig kürzer als die Mittelbeine. Höcker kaudal der thorakalen Spiracula deutlich, lang, tomentös, hinten mit je einer Kante. Frontallappen des Metanotums spitz, am Ende etwas abgerundet. Abdominale Spiracula erhaben, schwärzlich. Lateraleinschnitt lang, relativ schmal und am Ende eher abgerundet, dorsokaudal gerichtet. Dorsalrinne kaudal dunkel gesäumt, ziemlich schmal, nur ihr mittlerer Kaudalausläufer deutlich, aber klein. 10. Abdominalsegment mit schrägen Seiten, ventral lang, Analfeld ziemlich kurz, deutlich, mit kaum erkennbaren, lateralen Furchen. Kremaster mittelgroß, in Dorsal- und Ventralansicht fast viereckig, in Lateralansicht schlank keilförmig, etwas skulpturiert, Ventralseite distal mit Einschnitten. Die vier Borstenpaare schlank, hakenartig, von Pinnacula entspringend, etwas länger als der Kremaster.

Raupe an Kräutern. Uni-, in wärmsten Lagen bivoltin. Buschige Standorte (wie Auen und Lehnen) der wärmeren Lagen, nicht selten.

***Idaea inquinata* (Scopoli, 1763)** (Abb. 189–194)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Italien.

Puppe 7,0 x 2,0 mm, kastanienbraun, glänzend, Kopf und Segmenteinschnitte dunkler, Exuvie gelbbraun. Skulptur fein bis mäßig fein, Borsten schwach, am 9. Segment kaum erkennbar. Kopf und Ventralteil des Thorax fehlte der untersuchten Puppe. Enden der Hinterbeine klein. Notum gerunzelt. Kaudal der thorakalen Spiracula je eine dunkle, gezähnte Kante. Frontallappen des Metanotums relativ stumpf gerundet. Lateraleinschnitt mittellang, basal recht breit, Spitze ziemlich stumpf, kaudal gerichtet. Dorsalrinne dreieckig, in der Mitte am breitesten, ihre Kaudalseite dort stumpf gebrochen, sonst nur schwach gewellt, dick schwärzlich und tomentös. Seiten des 10. Segmentes stark gewölbt, ventral langgestreckt, Furchen lateral des langen Analfeldes deutlich. Kremaster abgesetzt, klein, aus Dorsal- und Ventralansicht fast viereckig, auch in Lateralansicht kaum abgeflacht, distal abgestutzt, quergerunzelt. Seine drei Borstenpaare sehr lang und schlank, hakenartig.

Raupe an trockenen Pflanzenresten. Verbreitet, oft synanthrop, in landwirtschaftlichen Gebäuden, Lagern und Häusern.

***Idaea dilutaria* (Hübner, [1799])** (Abb. 195–204)

Untersuchtes Material: 1 ♂, 2 ♀♀, Slowakei.

Puppe 7,0–7,6 x 2,7–3 mm, braun, schwach glänzend, Vorderflügel grünlich, Exuvie heller. Skulptur mittelfein bis fein. Notum und basale Abdominalsegmente mit Querunzelung. Punktgrübchen im Basalteil des 4.–7. Abdominalsegmentes vorhanden, am 4. Segment nur schwach. Basis des 5.–7. Segmentes mit großen, kaudal offenen Punktgrübchen. Borsten deutlich, aber am 9. Segment kaum erkennbar. Labrum trapezförmig. Labium relativ groß.

Vorderbeine grenzen an die Antennae kürzer als an die Oculi an und sind wenig kürzer als die Proboscis. Enden der Hinterbeine deutlich. Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine. Thorakale Spiracula frontal dunkel gesäumt, kaudal mit undeutlichen Wällen. Metanotum mäßig tief ausgeschnitten, seine Frontallappen spitz, distal etwas abgerundet. Grenze zwischen dem 8. und 9. Segment dorsal undeutlich, durch eine Reihe winziger, dunkler Höckerchen gekennzeichnet. Lateraleinschnitt basal mäßig breit, distal spitz, Spitze kaudal gerichtet. Seiten des 10. Segmentes gewölbt, dorsal schräg. Analnaht lang, fein, lateral mit je einer deutlichen Furche. Kremaster etwa so lang wie basal breit, zum Ende verjüngt, abgerundet und zwischen den Borsten D2 ausgeschnitten, in Lateralansicht nur mäßig abgeflacht und abgerundet. Drei Borstenpaare vorhanden, fast so lang wie der Kremaster, am Ende hakenartig.

Raupe an Pflanzenresten und Moos am Boden. An warm-trockenen und buschigen Standorten der wärmsten Gebiete, lokal.

***Idaea fuscovenosa* (Goeze, 1781)** (Abb. 205–212)

Untersuchtes Material: 3 ♀♀, Slowakei.

Puppe 7,4–7,6 x 2,7–2,9 mm, rötlich braun, Vorderflügel grünlich, Intersegmentalzonen und 10. Abdominalsegment dunkler. Skulptur und Borsten ähnlich wie bei *I. humiliata*. Labrum breit, gleichmäßig abgerundet. Labium relativ groß. Enden der Hinterbeine kürzer und breiter, Wälle kaudal der thorakalen Spiracula deutlicher, Frontallappen des Metanotums stumpfwinkliger (etwa rechtwinklig) als bei *I. humiliata*. Lateraleinschnitt sehr breit, seine Dorsalseite ausgebuchtet, Spitze kaudal gerichtet. Dorsalrinne mit gewellter Kaudalseite, ihr mittlerer Kaudalausläufer kurz und stumpf. Seiten des 10. Segmentes stark gewölbt. Kremaster abgesetzt, knopfförmig, etwas kürzer als breit, zwischen den Borsten D2 stark ausgeschnitten, dorsoventral abgeflacht, lateral hinten abgerundet. Drei Borstenpaare lang und schlank, hakenförmig, viel länger als der Kremaster.

Raupe an Pflanzenresten und Moosen, univoltin. An trockenwarmen, offenen und buschigen Standorten der wärmeren Gebiete.

***Idaea humiliata* (Hufnagel, 1767)** (Abb. 213–216, 220–222)

Untersuchtes Material: 2 ♂♂, 3 ♀♀, Slowakei.

Puppe so groß wie die der *I. fuscovenosa*, rötlich braun, Dorsallinie und 10. Abdominalsegment dunkler, Exuvie hellbraun. Skulptur mittelfein, Oculi dorsal, Metanotum und 1.–3. Abdominalsegment deutlicher gerunzelt. Punktgrübchen am 4. Segment klein, im Frontalteil des 5.–7. Segmentes deutlicher, diejenigen am Vorderrand sind kaudal offen. Borsten stark, aber am 9. Segment nicht erkennbar. Labrum breit trapezförmig (Postclypeus fünfeckig), Labium deutlich. Sonst morphologisch der *I. fuscovenosa* ähnlich. Lateraleinschnitt breit, aber frontal nicht ausgebuchtet, seine Spitze kaudal gerichtet. Dorsalrinne mit nur drei kleinen Kaudalausläufern. Kremaster knopfartig, seine Seiten mäßig gewölbt, Ausschnitt zwischen den Borsten D2 etwas seichter als bei *I. fuscovenosa*, die drei Hakenpaare etwas kürzer, jedoch länger als der Kremaster.

Raupe an Kräutern, univoltin oder teilweise bivoltin. An trockenwarmen, offenen (steppenartigen) Standorten, in wärmeren Lagen oft häufig.

Idaea seriata (Schrank 1802) (Abb. 217–219, 223–225, 313–315)

Untersuchtes Material: 1 ♂, Deutschland.

Puppe 6,5 x 1,7 mm, relativ schlank, gräulich gelbbraun, dunkel gesprenkelt und am Rücken gefleckt. Vorderflügel trüber graubraun. Skulptur mittelfein. Punktgrübchen nur im Basalteil des 5.–7. Abdominalsegmentes angedeutet. Borsten deutlich, am 9. Segment jedoch nicht erkennbar. Labrum kurz, breit, abgerundet. Labium und Hinterbeine verdeckt. Vorderbeine grenzen lang an die Antennae und kürzer an die Oculi an und sind deutlich kürzer als die Proboscis. Antennae etwa so lang wie die Mittelbeine. Wälle kaudal der thorakalen Spiracula fehlen. Metanotum den vorherigen Arten ähnlich, seine Frontallappen spitz, fast rechtwinklig. Der Lateraleinschnitt durchquert das ganze 10. Segment, ist nur basal etwas breiter und kaudal gerichtet. Dorsalrinne schmal, im Mittelteil wenig erweitert, ohne Kaudalausläufer. 10. Abdominalsegment dorsal im Kaudalteil etwas skulptiert, Seiten bogig, Ventralseite groß. Anal-

feld kurz, lateral mit je einer starken Furche. Kremaster mittelgroß, abgesetzt, etwa so lang wie basal breit, am Ende abgerundet, dorsoventral mäßig abgeflacht; mit drei Paaren schlanker, etwa gleich langer Häkchen, die wenig kürzer als der Kremaster sind.

Raupe an welken und trockenen Pflanzenresten, Moos und Flechten, an buschigen Stellen, auch synanthrop in Heuschobern und dergleichen. In wärmeren Lagen bivoltin, nicht selten.

Idaea pallidata [Denis & Schiffermüller], 1775 (Abb. 226–234)

Untersuchtes Material: 1 ♂, Slowakei.

Puppe 5,5 x 2,3 mm, relativ schlank, ockerbraun, Exuvie heller, kaum glänzend. Zeichnungen (Suturen, Adern der Vorderflügel, unterbrochene Dorsallinie, Intersegmentalzone, 10. Abdominalsegment) dunkelbraun. Auch die Borsten und ihre Pinnacula sowie die abdominalen Spiracula dunkel. Skulptur mittelfein, keine Punktgrübchen vorhan-

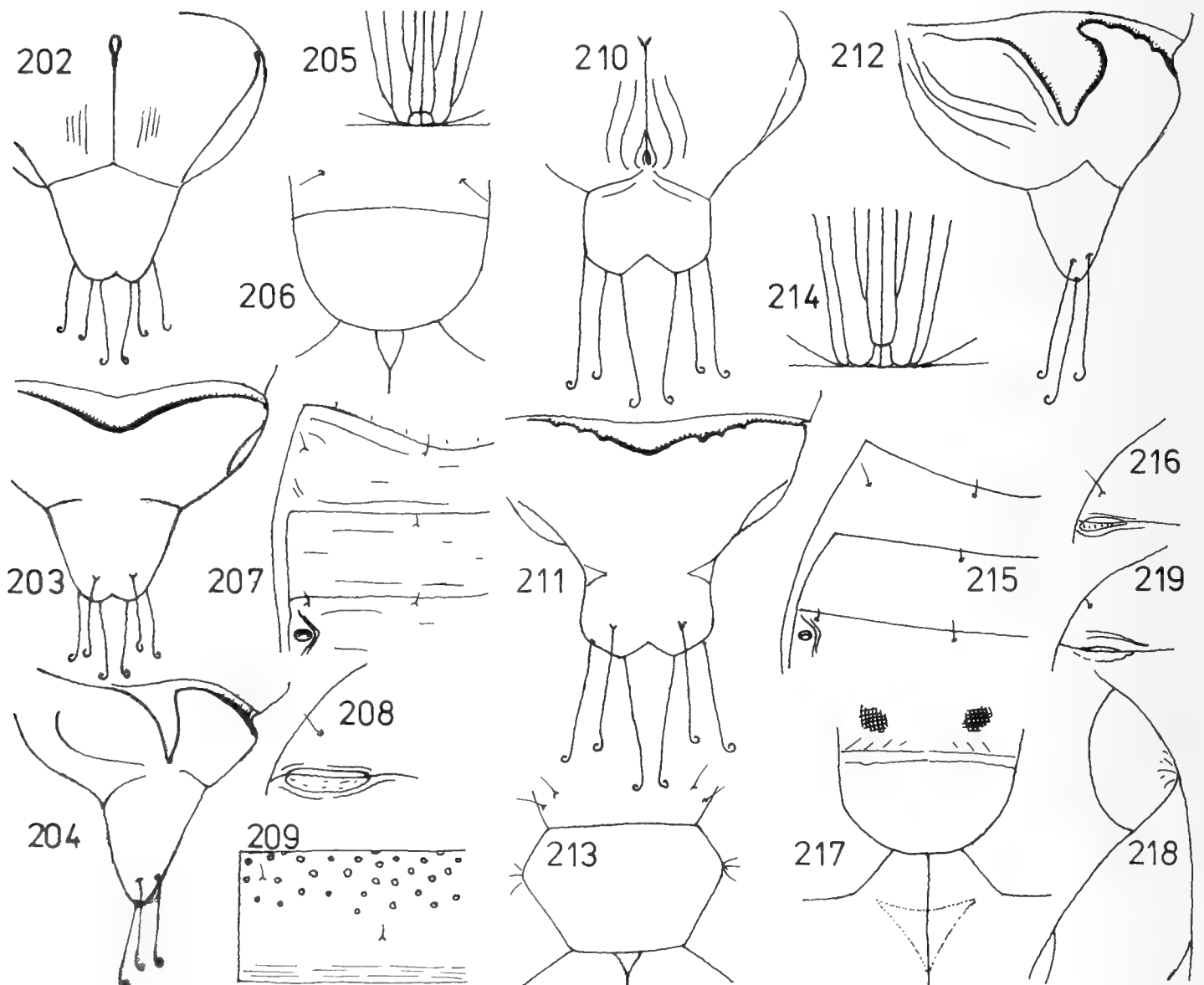


Abb. 202–204: *Idaea dilutaria*, Abb. 205–212: *Idaea fuscovenosa*, Abb. 213–216: *I. humiliata*; Abb. 217–219: *I. seriata*. 202, 210 – Abdomenende ventral; 203, 211 – Abd. dorsal; 204, 212 – lateral; 205, 214 – Endteile der Antennae, Proboscis und Beine; 206, 213, 217 – Labrum und

Umgebung; 207, 215 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 208, 216, 218 – thorakales Spiraculum und Umgebung; 209 – 5. Abdominalsegment dorsal; 218 – Oculus und Umgebung.

den. Borsten von mittlerer Länge, D1 auch am 8. Segment deutlich, nicht aber am 9. Segment. Labrum kurz, breit, am Ende abgerundet. Labium und Enden der Hinterbeine verdeckt. Vorderbeine grenzen kürzer an die Antennae als an die Oculi und deutlich aneinander. Sie sind länger als die Proboscis, kürzer als die Mittelbeine, die auch aneinander angrenzen. Antennae fast so lang wie die Mittelbeine. Frontallappen des Metanotums spitz. Der Lateraleinschnitt durchquert das ganze 10. Segment, ist basal breit und kaudal gerichtet. Dorsalrinne schmal, in der Mitte mit einem kleinen kaudalen und einem ebensolchen frontalen Ausläufer, dunkel gesäumt, kaudal tomentös. Seiten des 10. Abdominalsegmentes gewölbt, Analnaht ziemlich kurz. 10. Segment dorsal längsgerunzelt und hinter der Mitte mit einer längs verlaufenden Vertiefung. Kremaster mittelgroß, dorsal und ventral skulpturiert, etwa so lang wie breit oder, aus Dorsalsicht, etwas kürzer. Seine Basis ist sanft eingeschnürt, die hinteren Ecken abgerundet, in der Mitte gerade. In Lateralansicht abgeflacht, seine Ventralseite bei 2/3

stark bauchig. Vier Paar Häkchen vorhanden, kürzer als der Kremaster.

Raupe an Kräutern, auch an welken Pflanzenresten. Bivoltin, die zweite Brut oft unvollständig. In warmen, trockeneren Wiesenbiotopen, stellenweise nicht selten.

***Idaea subsericeata* (Haworth 1809)** (Abb. 235–242)

Untersuchtes Material: 1 ♂, Italien.

Puppe 9,0 x 2,9 mm, goldbraun, Vorderflügel grünlich mit stark kontrastierenden, dunklen, rotbraunen Adern, Exuvie heller. Mittlere Abdominalsegmente ventral ockergelb. Skulptur mittelfein bis mäßig grob. Punktgrübchen basal am 5.–7. Segment schwach angedeutet. Borsten deutlich, auch am 9. Segment. Labrum trapezförmig, mit schrägen Seiten, Labium verdeckt. Vorderbeine grenzen an die Antennae etwas kürzer als an die Oculi an und sind wenig kürzer als die Proboscis. Enden der Hinterbeine klein. Antennae und Proboscis etwas kürzer als die Mittelbeine. Thorakale Spiracula spaltförmig, ohne kaudale Wallstruk-

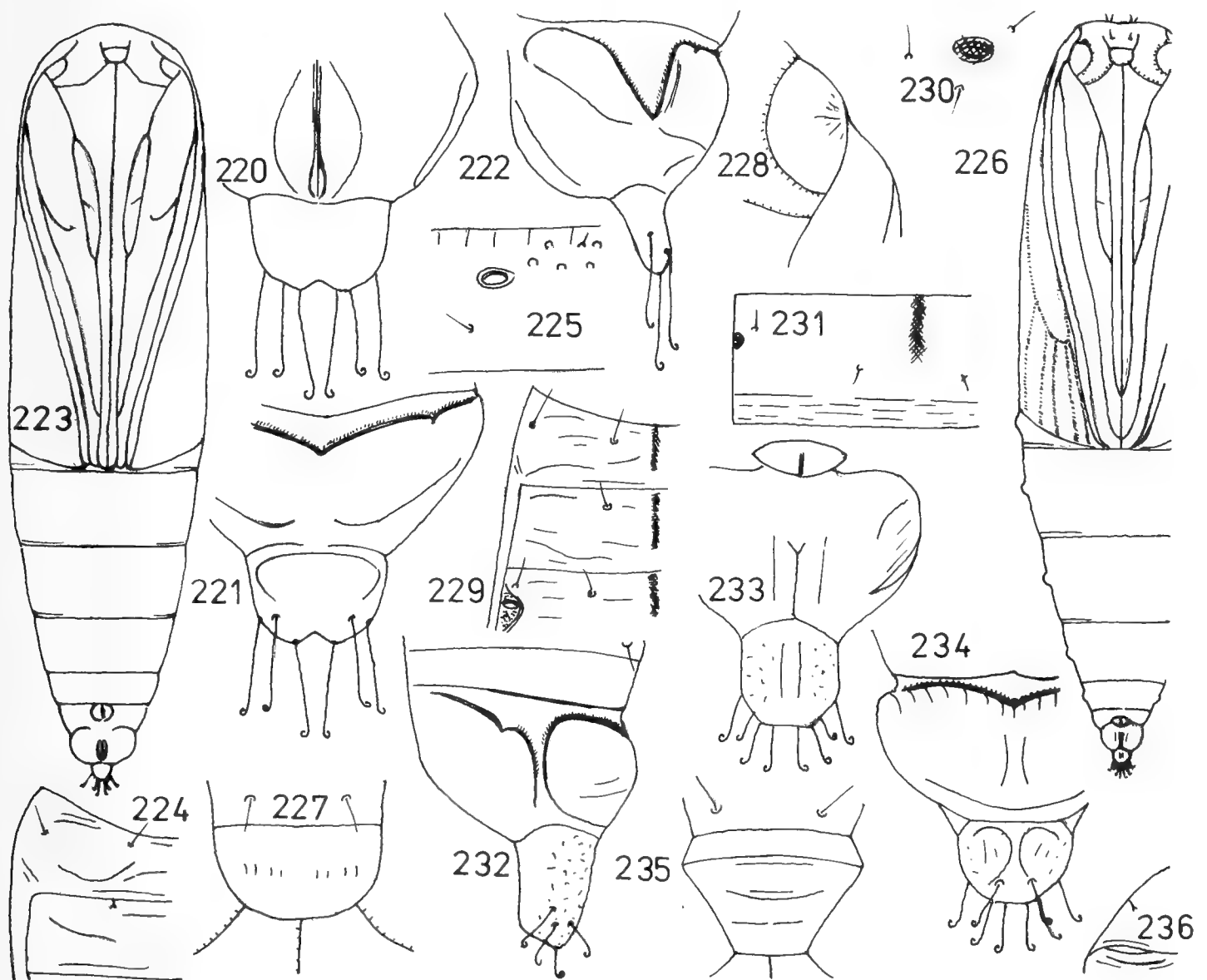


Abb. 220–222: *Idaea humiliata*, Abb. 223–225: *I. seriata*,
Abb. 226–234: *I. pallidata*, Abb. 235–236: *I. subsericeata*.
220, 233 – Abdomenende ventral; 221, 234 – dorsal; 222,
232 – lateral; 223, 226 – Puppe ventral; 224, 229 – Meta-
notum, Abdomenbasis (linke Seite); 225, 230 – abdomina-

les Spiraculum und Umgebung; 227, 235 – Labrum und
Umgebung; 228 – Oculus und Umgebung; 231 – 5. Abdo-
minalsegment dorsal; 236 – thorakales Spiraculum und
Umgebung.

tur. Frontallappen des Metanotums spitz. Lateraleinschnitt mäßig lang, schwach dorsokaudal gerichtet. Dorsalrinne schmal, mit fünf spitzen Kaudalausläufern von mittlerer Größe, Kaudalrand stark tomentös. 10. Segment lateral gewölbt, dorsal längsgerunzelt, der Frontalrand ventral tomentös. Analfeld breit, mit je einer lateralen Furche. Kremaster groß, dorsal und ventral deutlich skulpturiert, basal eingeschnürt und fast kreisrund, dorsoventral abgeflacht. Dorsal eine gerunzelte Rinne an seiner Basis. Vier Paar Häkchen auf deutlichen Pinnacula, gleich groß, kürzer als der Kremaster.

Raupe an Kräutern, bivoltin. Lokal im Süden und Südosten Mitteleuropas in trockenwarmen, steppenartigen Biotopen.

Idaea contiguaria (Hübner, [1799]) (Abb. 243–249, 252–253)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 5 ♀♀, Mähren.

Puppe 6,5–8,5 x 2,3–2,9 mm, trüb braun, Exuvie heller. Zwischenräume der Adern auf den Vorderflügeln kontra-

streich dunkel. Clypeus und der Rücken bis zum 9. Segment mit dunkleren Flecken. 10. Segment ebenfalls dunkel. Skulptur mittelfein. 4.–7. Abdominalsegment basal mit feinen Punktgrübchen. Borsten (auch am 9. Abdominalsegment) deutlich, dunkel, von dunklen Pinnacula entspringend. Labrum abgerundet. Labium meist erkennbar, aber klein. Enden der Hinterbeine verdeckt. Vorderbeine grenzen an die Antennae kürzer als an die Oculi an und sind viel kürzer als die Proboscis. Diese mit den Mittelbeinen und Antennae etwa gleich lang, oder die Antennae etwas kürzer als diese. Strukturen kaudal der thorakalen Spiracula wenig auffällig oder nicht vorhanden. Frontallappen des Metanotums spitz. Abdominale Spiracula fast kreisrund, schwärzlich. Lateraleinschnitt von mittlerer Länge und Breite, letztere etwas variabel, Spitze relativ stumpf, dorso-kaudal gerichtet. Dorsalrinne schmal, dunkel gesäumt, ihre Kaudalseite nur schwach gewellt ohne größere Ausläufer. Seiten des 10. Abdominalsegmentes gewölbt. Analfeld deutlich, mäßig groß, lateral mit je einer Furche. Kremaster

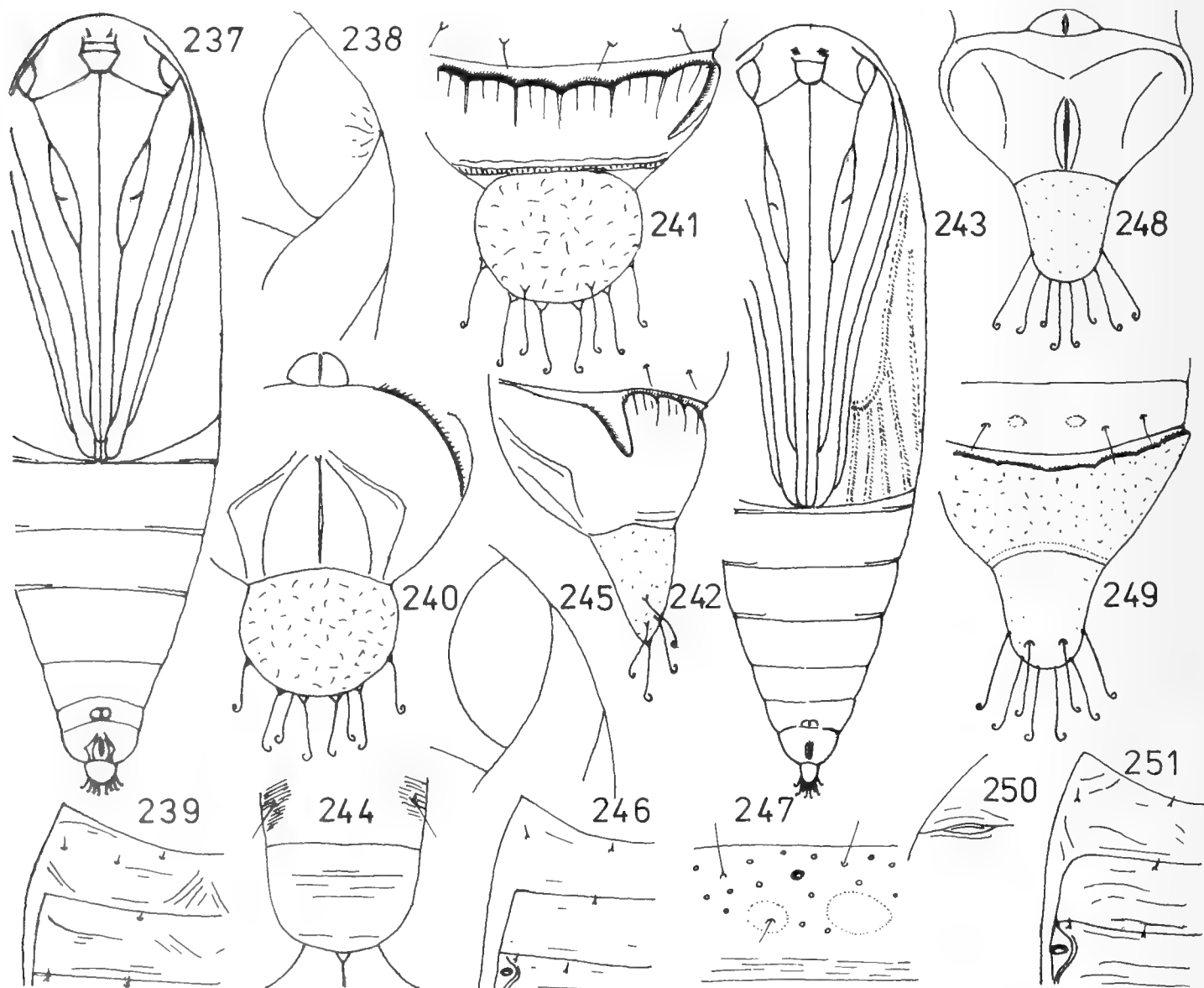


Abb. 237–242: *Idaea subsericeata*, Abb. 243–249: *I. contiguaria*, Abb. 250–251: *I. emarginata*. 237, 243 – Puppe ventral; 238, 245 – Oculus und Umgebung; 239, 246, 251 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 240, 248 – Abdo-

menende ventral; 241, 249 Abd. dorsal; 242 – Abd. lateral; 244 – Labrum und Umgebung; 247 – abdominales Spiraculum und Umgebung; 250 – thorakales Spiraculum und Umgebung.

etwas länger als breit, am Ende abgerundet, dorsoventral nur schwach abgeflacht, dorsal an der Basis rinnenartig vertieft und etwas skulpturiert. Vier Häkchenpaare schlank, etwa so lang wie der Kremaster.

Raupe an Kräutern. Bivoltin, die zweite Brut meist unvollständig. Lokal, in wärmeren Lagen in steppen- und felssteppenartigen Biotopen im südlicherem Mitteleuropa (in Ungarn und der Slowakei nicht nachgewiesen).

Idaea emarginata (Linnaeus, 1758) (Abb. 250–251, 254–260)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Deutschland.

Puppe 7,6 x 2,7 mm, rotbraun, Flügel grünlich, 10. Abdominalsegment dunkler, Exuvie heller. Skulptur fein bis mäßig fein. 5.–7. Abdominalsegment frontal mit ange deuteten Punktgrübchen, am Vorderrand längs gerunzelt. Borsten fein, am Clypeus und am 9. Segment länger, D1 an diesem jedoch verkümmert. Labrum trapezförmig, Labium winzig, Enden der Hinterbeine von mittlerer Länge. Vorder-

beine grenzen an die Antennae kürzer als an die Oculi an, sind kürzer als die Proboscis und etwa gleich lang wie die Antennae. Beide sind deutlich kürzer als die Mittelbeine. Thorakale Spiracula spaltförmig, kaudal fast ohne Wallstrukturen. Frontallappen des Metanotums spitz. Lateraleinschnitt mittelgroß, stark dorsokaudal gerichtet. Dorsalrinne mittelbreit, im Mittelteil kaudal stumpfwinklig auslaufend, sonst die Zähnen ihres Kaudalrandes winzig. Seiten des 10. Segmentes schräg, ventral im Basalteil gewölbt, Analfeld recht lang, lateral mit je einer Furche. Kremaster mittelgroß, etwa so lang wie basal breit oder etwas länger, distal abgerundet, dorsoventral mäßig abgeflacht und etwas skulpturiert. Dorsalseite an der Basis rinnenartig vertieft und quer gerunzelt. Vier Paar Häkchen vorhanden, etwa gleich lang, kürzer als der Kremaster, D2 aber etwas dicker als die übrigen.

Raupe an Kräutern und niedrig wachsenden Holzarten. Meist univoltin; an frischen und feuchteren, buschigen Standorten stellenweise häufig, im Süden Mitteleuropas meist seltener.

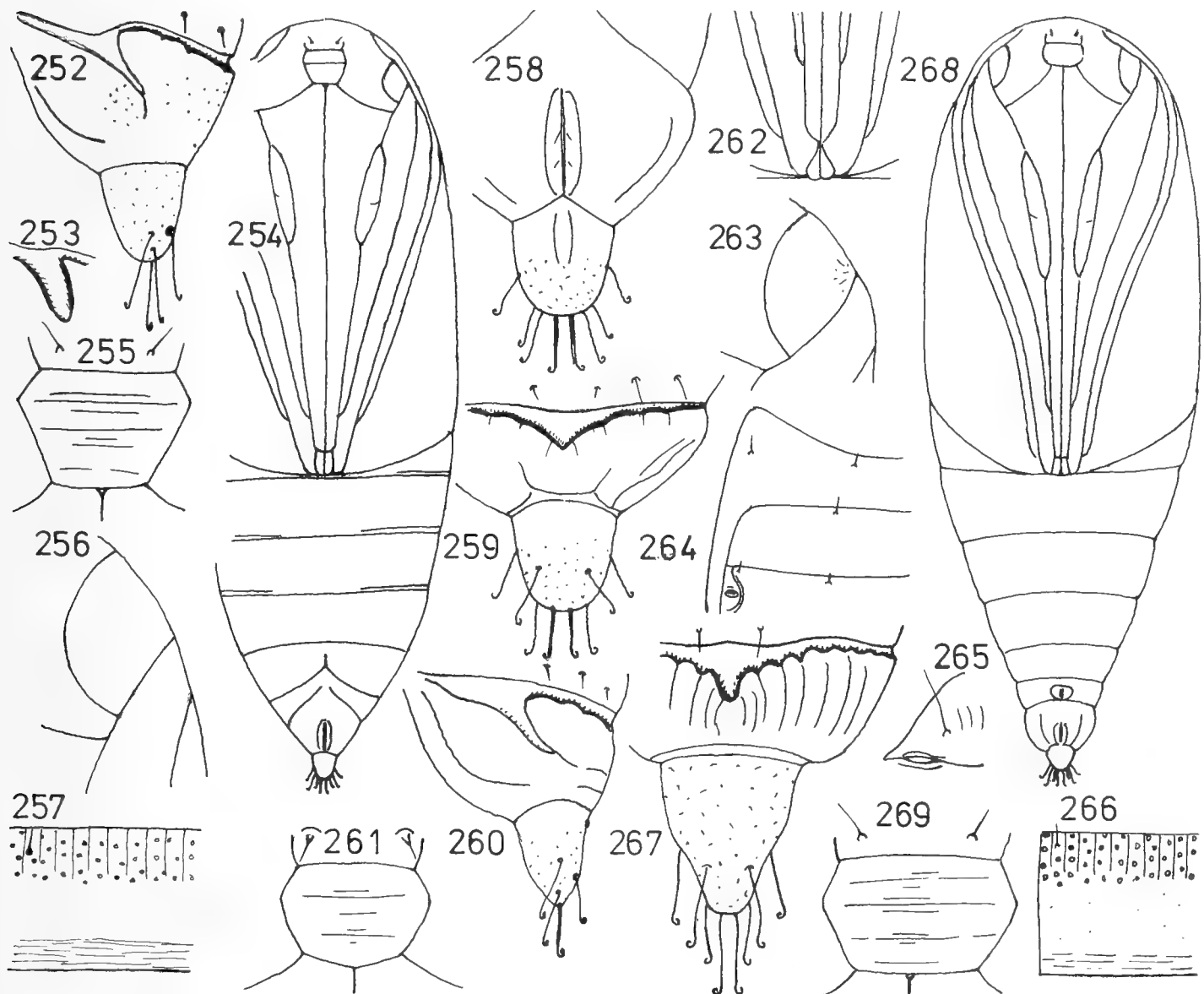


Abb. 252–253: *Idaea contiguaria*, Abb. 254–260: *I. emarginata*; Abb. 261–267: *I. aversata*, Abb. 268–269: *I. rubraria*. 252, 260 – Abdomenende lateral; 253 – Lateraleinschnitt, abweichende Form; 254, 258 – Puppe ventral; 255, 261, 269 – Labrum und Umgebung; 256, 263 – Oculus und

Umgebung; 257, 266 – 5. Abdominalsegment dorsal; 258 – Abdomenende ventral; 259, 267 – Abd. dorsal; 262 – Endteile der Antennae, Proboscis und Beine; 264 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 265 – thorakales Spiraculum und Umgebung.

***Idaea aversata* (Linnaeus, 1758)** (Abb. 261–267, 270–271)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 5 ♀♀, Slowakei.

Puppe 8,5–9,8 x 2,8–3,3 mm, braun, Vorderflügel grünlich, wenig glänzend, Exuvie heller. Skulptur mittelfein bis fein. Im Basalteil des 4.–7. Abdominalsegmentes kleine, seichte Punktgrübchen, 5.–7. Segment an der Basis längs gerunzelt. Borsten stark, dunkler, auch ihre Pinnacula verdunkelt. Am 9. Segment die Borsten ebenfalls deutlich. Labrum abgerundet. Labium meist verdeckt. Enden der Hinterbeine deutlich sichtbar. Mittelbeine grenzen an die Antennae kürzer als an die Oculi an und sind kürzer als die Proboscis. Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine. Thorakale Spiracula spaltförmig, kaudal ohne Wallstruktur. Metanotum mit ziemlich abgerundeten Spitzen der Frontallappen. Lateral-einschnitt basal breit, oft das 10. Segment durchquerend, aber im Mittelteil manchmal unterbrochen, Spitze dorso-kaudal gerichtet. Dorsalrinne tief, im Mittelteil deutlich erweitert, mit einem größeren, mittleren Kaudalzahn, dessen Spitze meist abgerundet ist. Die übrigen Zähne viel

kleiner, aber deutlich. Dorsalrinne am Kaudalrand deutlich tomentös. 10. Segment dorsal längs gefurcht, seine Seiten gewölbt, ventral ist es recht groß. Analfeld groß, Analnaht kräftig, kaudal mit je einer Furche. Kremaster zungenförmig, seine Seiten etwas geschwungen, am Ende abgerundet, in Lateralansicht eher spitz. An seiner Basis dorsal eine Querrinne. Seine vier Paar Häkchen kürzer als der Kremaster und alle etwa gleich groß.

Raupe polyphag an Kräutern und niedrig wachsenden Laubhölzern, auch an welken Pflanzenresten. Uni- oder bivoltin; an buschigen Stellen oft häufig.

***Idaea rubraria* (Staudinger 1871)** (Abb. 268–269, 272–278)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 5 ♀♀, Mähren.

Puppe 9,5–11,1 x 3,3–3,8 mm, relativ gedrunken, trüb rotbraun, Vorderflügel grünlich, Exuvie rötlich hellbraun, fast matt. Skulptur mittelfein, stellenweise gerunzelt. Punktgrübchen am 4.–7. Abdominalsegment vorhanden, aber nur

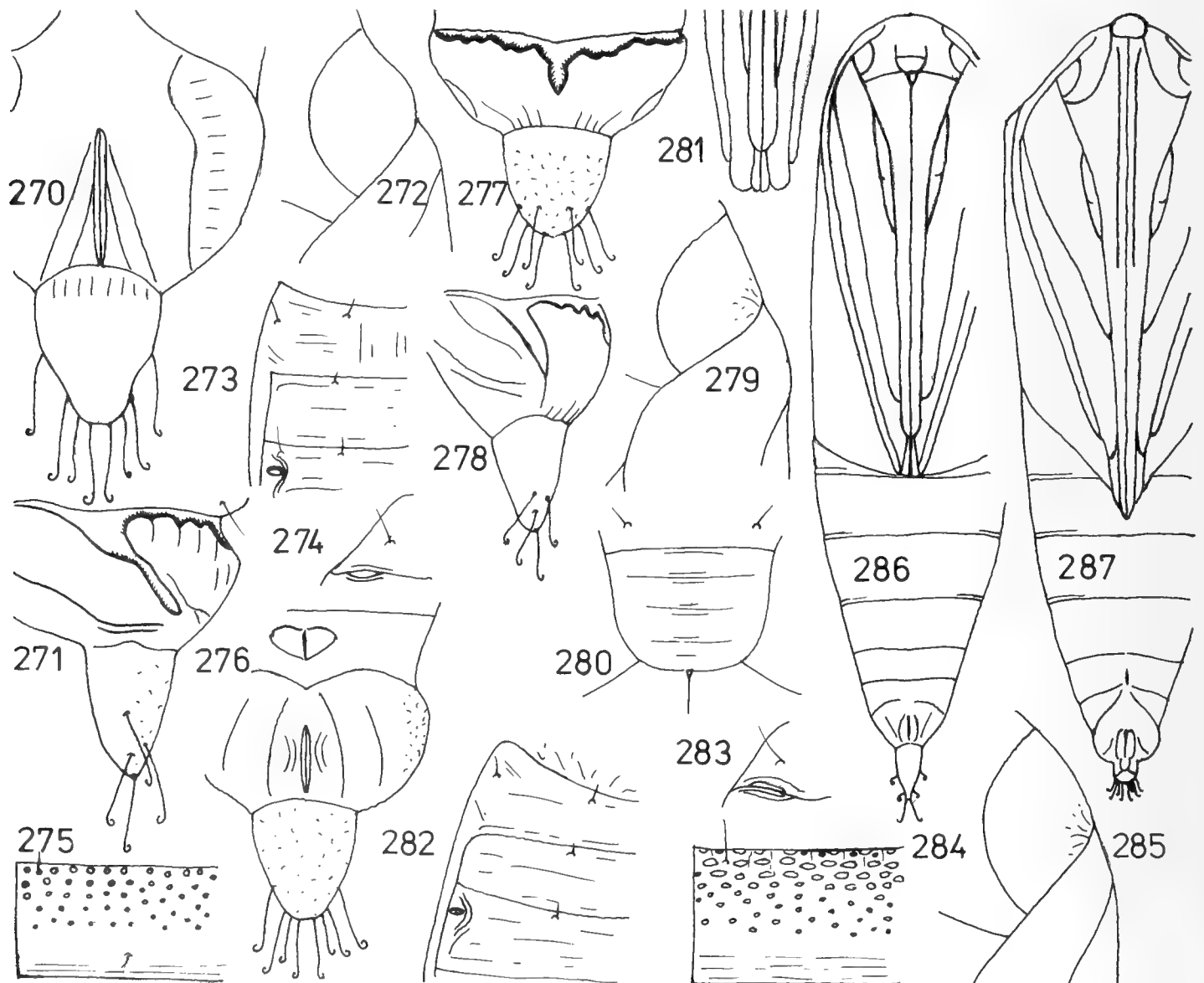


Abb. 270–271: *Idaea aversata*, Abb. 272–278: *I. rubraria*, Abb. 279–284: *I. degeneraria*, Abb. 285: *I. deversaria*, Abb. 286: *Rhodostrophia vibicaria*, Abb. 287: *Rhodometra sacrararia*. 270, 276 – Abdomenende ventral; 271, 278 – lateral; 272, 279, 285 – Oculus und Umgebung; 273, 282 –

Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 274, 283 – thorakales Spiraculum und Umgebung; 275, 284 – 5. Abdominalsegment dorsal; 277 – Abdomenende dorsal; 280 – Labrum und Umgebung; 281 – Endteile der Antennae, Proboscis und Beine; 286, 287 – Puppe ventral.

im Frontalteil dieser Segmente deutlicher und dichter. Borsten deutlich, außer am 9. Segment, am 8. Segment nur D2 deutlicher. Labrum breit trapezförmig, Labium winzig, kaum erkennbar. Sonst morphologisch *I. aversata* ähnlich. Metanotum mit spitzeren Frontallappen. Mittlerer Ausläufer der Dorsalrinne länger und spitzer. 10. Segment dorsal nur im Kaudalteil längs gerunzelt. Kremaster deutlicher skulpturiert, seine Seiten regelmäßig gebogen, nicht s-förmig geschwungen.

Raupe an Kräutern. In Mitteleuropa meist univoltin. Warm-trockene, buschige Standorte der wärmsten Gebiete im Süden Mitteleuropas, lokal.

Idaea degeneraria (Hübner, [1799]) (Abb. 279–284, 288–290)

Untersuchtes Material: 5 ♂♂, 5 ♀♀, Slowakei.

Puppe 8,8–9,5 x 2,6–2,9 mm, gedrunge, kastanienbraun, Dorsalseite der mittleren Abdominalsegmente und das 10. Segment verdunkelt. Skulptur gröber als bei *I. aversata*.

Vorderflügel mit unregelmäßiger, Abdomenbasis eher mit quer verlaufender Runzelung. Punktgrübchen am 4. Segment winzig, am 5.–7. Segment im Basalteil relativ groß, dazwischen Runzelung in Längsrichtung. Labrum breit, abgerundet, Labium winzig. Sonst morphologisch *I. aversata* ähnlich. Dorsalrinne im Mittelteil erweitert, der mittlere Kaudalausläufer relativ klein und stumpfwinklig, die übrigen Zähne noch kleiner. Zähnelung am Kaudalrand der Dorsalrinne also viel schwächer als bei den zwei vorhergehenden Arten. 10. Segment und Kremaster *I. rubraria* ähnlich, Kremaster manchmal etwas länger und schwächer skulpturiert.

Raupe an Kräutern. Bivoltin, an ähnlichen Standorten wie die vorige, lokal, vorwiegend im Süden Mitteleuropas.

Idaea deversaria (Herrich-Schäffer, 1847) (Abb. 285, 291–297)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Österreich.

Puppe 8,8 x 3,0 mm, relativ gedrunge, rauchbraun, Exuvie heller. Skulptur relativ fein. Punktgrübchen nahe der Basis

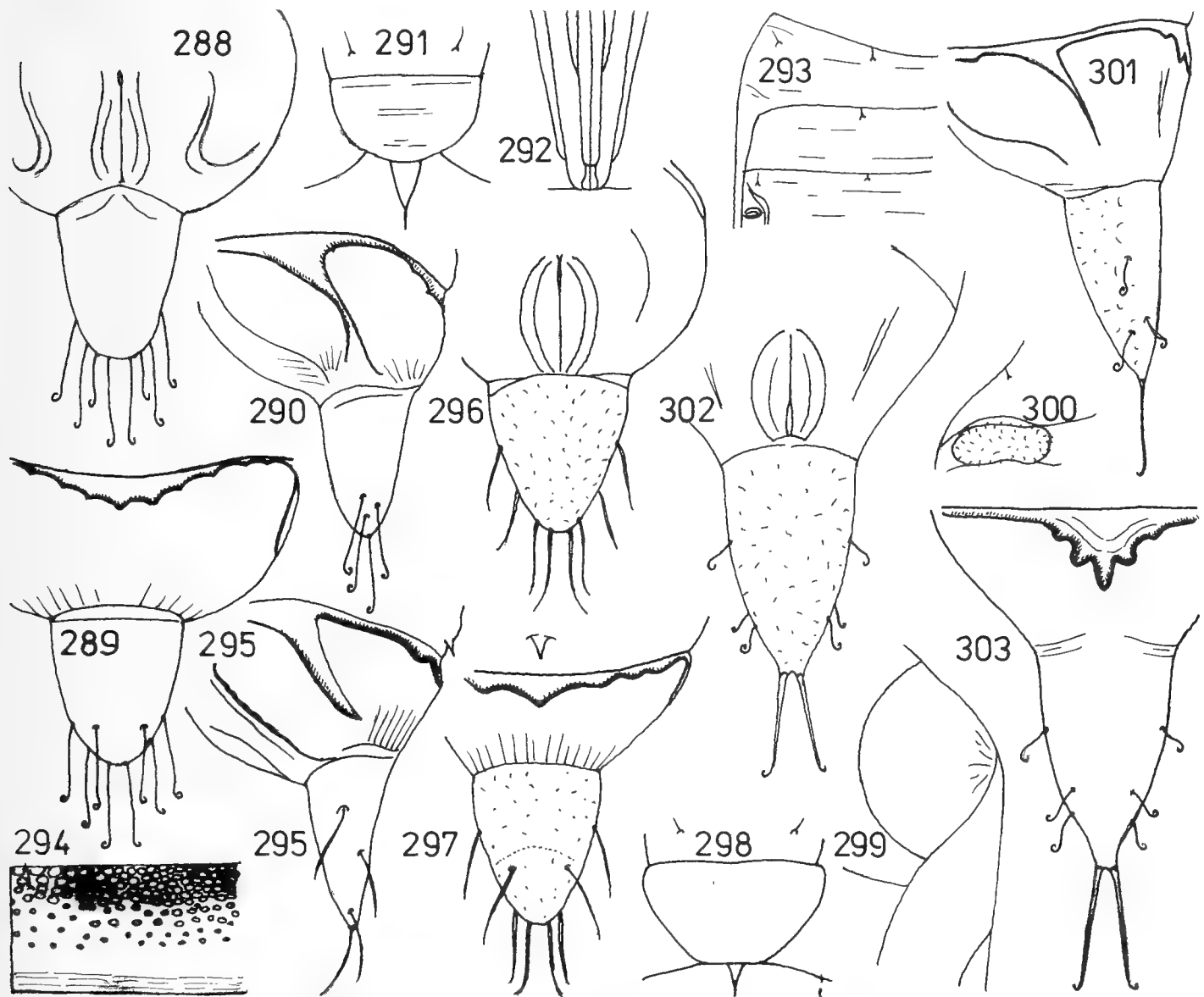


Abb. 288–290: *Idaea degeneraria*, Abb. 291–297: *I. deversaria*, Abb. 298–303: *Rhodostrophia vibicaria*. 288, 296, 302 – Abdomenende ventral; 289, 297, 303 Abd. dorsal; 290, 295, 301 – Abd. lateral; 291, 298 – Labrum und Umge-

bung; 292 – Endteile der Antennae, Proboscis und Beine; 293 – Metanotum, Abdomen-basis; 294 – 5. Abdominalsegment dorsal; 299 – Oculus und Umgebung; 300 – thorakales Spiraculum und Umgebung.

des 5.–7. Segmentes recht dicht. Borsten deutlich, aber am 9. Segment kaum erkennbar. Labrum relativ kurz, abgerundet, Labium ziemlich groß. Spitze der Frontallappen des Metanotums abgestutzt. Kaudal am 9. Segment ein spitzer Fortsatz in der Rückenmitte. Dorsalrinne mit einem stumpfwinkligen, mittleren Kaudalausläufer, die übrigen Ausläufer kleiner, abgerundet. Kremaster deutlich skulptiert, Borsten, insbesondere die Borsten D2 relativ dick und distal kaum hakenförmig. Sonst morphologisch der *I. degeneraria* ähnlich.

Raupe lebt ähnlich wie die vorherigen. In wärmeren Lagen bivoltin. An ähnlichen Standorten, lokal, bevorzugt wärmere Lagen.

3.5. Tribus Rhodostrophini

Mittelgroße Puppen, Körperform spindelförmig, frontal abgestutzt (Abb. 286). Labium deutlich (Abb. 298). Vorderbeine grenzen an die Antennae länger als an die Oculi (Abb. 299). Vorderschenkel deutlich. Enden der Hinterbeine groß. Antennae länger als die Mittelbeine. Antennae, Hinterbeine und Vorderflügel überragen das 4. Abdominalsegment kaum (Abb. 286). Kaudal der thorakalen Spiracula eine breite, tomentöse Erhabenheit (Abb. 300). Frontallappen

des Metanotums lang und spitz (Abb. 304). Punktgrübchen am 2.–7. Abdominalsegment vorhanden (Abb. 305). Dorsalrinne und Lateralausschnitt stark entwickelt. Kremaster lang und spitz zungenförmig. Borsten D2 lang, kräftig, nahe beieinander entspringend. Sd1, D1 und L1 kurz und zart, hakenartig eingewunden, viel kleiner als D2 (Abb. 301–303).

Raupen hauptsächlich an Fabaceae. In Mitteleuropa nur eine Gattung.

Gattung *Rhodostrophia* Hübner 1823

Mit der Charakteristik der Tribus. In Mitteleuropa zwei Arten, eine konnte untersucht werden.

Rhodostrophia vibicaria (Clerck, 1759) (Abb. 298–305)

Untersuchtes Material: 2 ♂♂, 4 ♀♀, Slowakei.

Puppe 10,0–12,3 x 2,5–3,2 mm, rotbraun, glänzend, Exuvie heller. Skulptur mittelfein bis fein. Punktgrübchen am 2.–7. Abdominalsegment vorhanden, am 4.–7. Segment im Basalteil deutlicher und dichter, im Kaudalteil dieser Segmente fehlend. Borsten fein, am 9. Segment nicht erkennbar. Labrum abgerundet. Labium deutlich. Vorderbeine grenzen an die Antennae deutlich länger als an die Oculi an

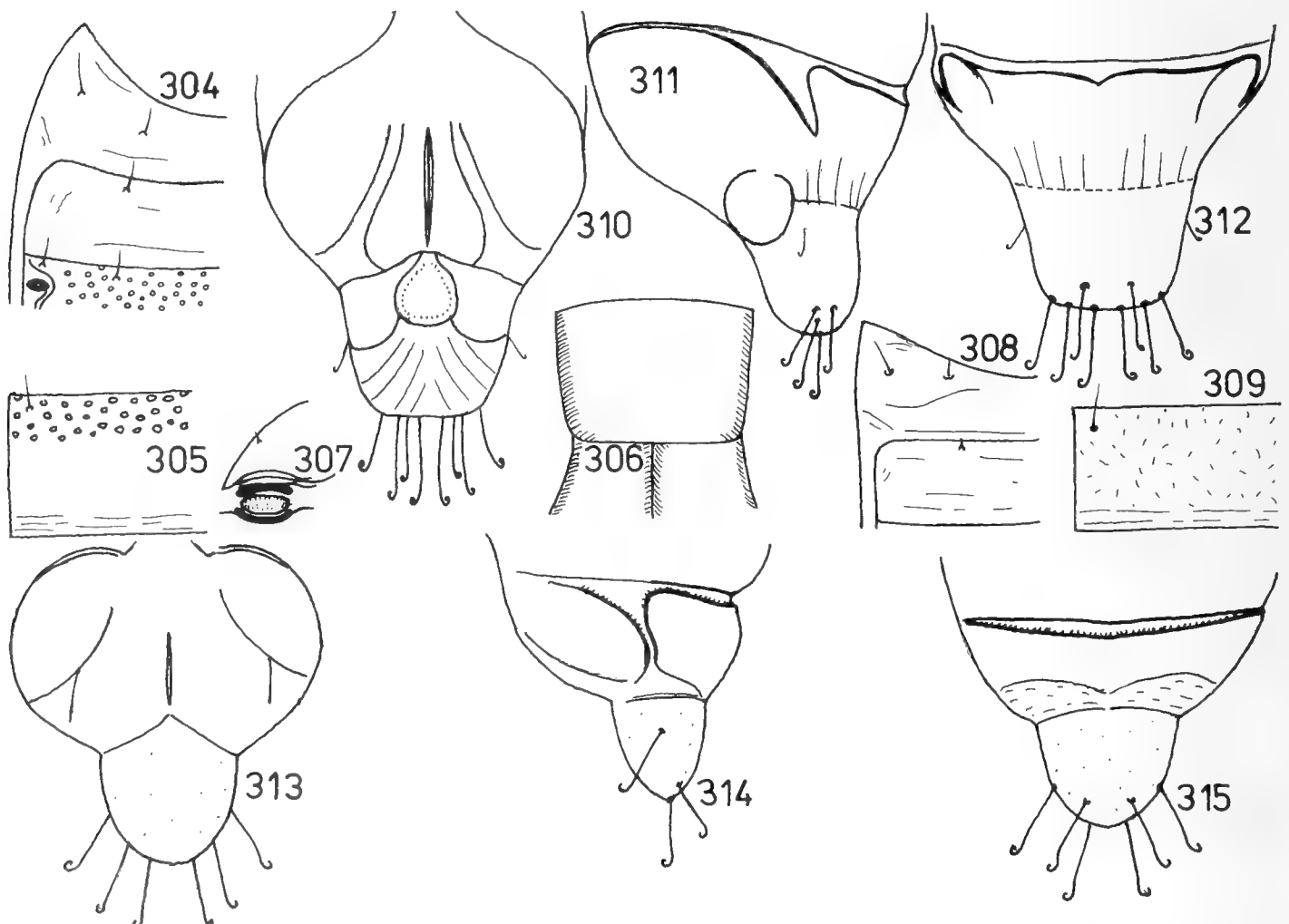


Abb. 304–305: *Rhodostrophia vibicaria*, Abb. 306–312: *Rhodometra sacraria*, Abb. 313–315: *Idaea seriata*. 304, 308 – Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 305, 309 – 5. Abdominalsegment dorsal; 306 – Labrum und Umge-

bung; 307 – thorakales Spiraculum und Umgebung; 310, 313 – Abdomenende ventral; 311, 314 – Abd. lateral; 312, 315 – Abd. dorsal.

und sind kürzer als die Proboscis. Enden der Hinterbeine groß und kaudal verdickt, Mittelbeine etwas kürzer als die Hinterbeine, Antennae und Vorderflügel. Thorakale Spiracula lang spaltförmig, kaudal mit je einer tomentösen, querliegenden, abgerundeten Erhabenheit. Metanotum mäßig tief, breit bogig ausgeschnitten, seine Frontalausläufer lang und spitz. Abdominale Spiracula elliptisch. Lateraleinschnitt schmal, spitz, dorsokaudal gerichtet. Dorsalrinne tief, dunkel gesäumt und kaudal tomentös. Ihr Mittelteil recht stark erweitert, dort sind kräftige Kaudalausläufer konzentriert, der mittlere ist am längsten. Seiten des 10. Abdominalsegmentes schräg und im Umriß etwas konkav. Analfeld deutlich und breit, lateral mit je zwei Furchen. 10. Segment in Dorsalansicht kaudal quer gerunzelt. Kremaster lang und spitz zungenförmig, dorsoventral mäßig abgeflacht, Oberfläche etwas skulpturiert. Seine Spitze vorgezogen, von ihr entspringen nahe beieinander die starken und langen, etwas hakenartigen, meist divergierenden, bzw. lyra-artig geformten Endborsten (D2). Die übrigen Kremasterborsten kurz, hakenartig eingewunden, Sd1 stärker basal verschoben.

Raupe vorwiegend an Fabaceae (*Genista*, *Cytisus* s. lat. und *Sarothamnus scoparius* werden bevorzugt). Verpuppung am Boden. Bi-, in kälteren Lagen univoltin, die Raupe überwintert. Auf trockenwarmen Wiesen (insbesondere in steppen- und felssteppenartigen Biotopen) verbreitet, nicht selten.

3.6. Tribus Rhodometrini

Puppen von mittlerer Größe, eher keilförmig, frontal zugespitzt, kaudal verjüngt. Proboscis vergrößert, nahe dem Frontalende der Puppe ventral kantenartig vorgewölbt. Das Labrum wird an die Spitze der Puppe verdrängt. Gemeinsam mit den Enden der Hinterbeine, die lateral der Proboscis-Spitze sichtbar sind, und den Spitzen der Vorderflügel den Kaudalrand des 4. Abdominalsegmentes überragend (Abb. 287). Punktgrübchen fehlend (Abb. 309). Labrum fast quadratisch. Labium verdeckt (Abb. 306). Vordersehenkel relativ klein. Vorderbeine kurz, an die Antennae viel länger als an die Oculi angrenzend (Abb. 287). Kaudal der thorakalen Spiracula jeweils starke Höcker (Abb. 307), diese geben der Puppe ein etwas eckiges Aussehen (Abb. 287). Dorsalrinne schwach, Lateraleinschnitt deutlich. Kremaster groß, abgerundet, ventral an der Basis mit Höckerstrukturen. Vier Paare normaler Kremasterborsten vorhanden, fast gleich lang, schlank, hakenartig, vom Kaudalteil des Kremasters entspringend. Ein weiteres Paar sehr kleiner Borsten beiderseits lateral nahe der Kremasterbasis (Abb. 310–312).

Raupen an Polygonaceae. In Mitteleuropa nur eine Gattung.

Gattung *Rhometra* Meyrick 1892

Mit der Charakteristik der Tribus. In Mitteleuropa nur eine Art.

Rhometra sacraria (Linnaeus, 1767) (Abb. 287, 306–312)

Untersuchtes Material: 1 ♀, Italien.

Puppe 9,2 x 2,7 mm, gelblich braungrau, dunkel gesprenkelt. Am Dorsalrand der Vorderflügel und an den Hinterflügeln je ein rotbrauner Streifen. Pinnacula der Borsten und Spiracula rotbraun. Grenze der hervortretenden Probo-

scis-Lappen und Vorderflügel dunkel. Exuvie heller. Skulptur mittelfein, keine Punktgrübchen am Körper. Borsten deutlich, dunkel, von erhabenen Pinnacula entspringend. Labrum groß, fast quadratisch, auf die Spitze der Puppe verschoben. Vorderbeine viel kürzer als die Mittelbeine, diese wenig länger als die Antennae. Enden der Hinterbeine lang, durch die verlängerte Proboscis voneinander getrennt. Vorderflügel spitz. Höcker kaudal der thorakalen Spiracula kurz und breit, stark eckig hervortretend. Frontallappen des Metanotums spitz. Lateraleinschnitt lang, schmal und spitz, dorsokaudal gerichtet. Dorsalrinne schmal und seicht, der mittlere und die subdorsalen Kaudalausläufer nur angedeutet, stumpfwinklig. Das 10. Abdominalsegment lateral gewölbt, dorsal längs gefurcht. Analfeld groß, lateral mit je einer Furche. Kremaster groß, breit, abgerundet, dorsoventral mäßig abgeflacht. In seinem Basalteil ventral je ein Höcker, dazwischen die Kremasterbasis vertieft. Ventralseite des Kremasters radialgefurcht. Die vier Paare Kremasterborsten fast gleich lang, schlank, hakenartig, D2 voneinander entfernt entspringend. Lateral nahe der Basis des Kremasters außerdem je eine kleine, hakenartige Borste.

Als Wanderfalter selten, im Süden häufiger, nach Mitteleuropa vordringend und im Sommer bis Spätherbst eine weitere Brut bildend. Raupe an *Polygonum aviculare*.

4. DISKUSSION

Die Unterfamilie Sterrhinae ist puppenmorphologisch kaum eindeutig charakterisierbar und insbesondere von der Unterfamilie Larentiinae schwierig zu unterscheiden. Hingegen zeigen die in Mitteleuropa vertretenen Tribus der Sterrhinae untereinander deutliche Differentialmerkmale. Allerdings wird ihre Puppenform auch stark durch die Art der Verpuppung beeinflusst: ob die Puppen oberirdisch (nur an den Kremasterhäkchen verankert und mit einem Gürtel aus wenigen Gespinstfäden befestigt) oder am, bzw. im Boden in einem Kokon ruhen. Extrem ist die oberirdische Puppenform bei den Arten der Tribus Cyclophorini entwickelt (PATOČKA 1994b): bei ihnen ist die Mehrzahl der Kremasterhäkchen stets schopfförmig auf dem Abdomenende (Kremasterspitze) konzentriert (Abb. 10). Analoge Puppenformen findet man auch bei verschiedenen anderen Schmetterlingsfamilien mit ähnlicher Verpuppungsweise: bei den Elachistidae (PATOČKA 1998), Oecophoridae (PATOČKA 1989), Pterophoridae oder Papilionidae und Pieridae (PATOČKA 1999). Diese Merkmale sind deshalb von eher adaptivem Charakter und sagen wenig über verwandtschaftliche Beziehungen aus. Die Puppenform wird ferner auf unterschiedliche Weise durch die Länge der Proboscis beeinflusst. Bei den Rhodometrini ist sie stark verlängert und verdrängt sowohl das Labium auf das Frontalende der Puppe wie sie die Spitzen der Vorderflügel überragt. Man findet bei diesen Puppen also die beiden Möglichkeiten vereinigt, durch die bei Schmetterlingen das Problem der Unterbringung einer allzu langen Proboscis gelöst wird. Bei anderen Familien findet man meist nur jeweils eine dieser Möglich-

keiten realisiert: die erstere z.B. bei den SpHINGIDEN, bei denen zusätzlich manchmal die gesamte Rüssel-scheide von der Puppenhülle abgehoben und frei wird (vgl. Patočka 1993) oder die zweite Möglichkeit, z. B. bei den Noctuiden-Unterfamilien Plusiinae und Cuculliinae (Patočka 1995). Beide Anpassungen kommen gewöhnlich nicht gleichzeitig vor. Die Puppen der Tribus Scopulini und Sterrhini entsprechen der geläufigen, spindelartigen Form, wie sie für Puppen typisch ist, die in einem relativ lockeren Kokon am Boden oder flach in der Bodenstreu ruhen, und die auch bei anderen Unterfamilien der Geometridae verbreitet vorkommt: ihre 3–4 Paar Kremasterhäkchen stehen mehr oder weniger zerstreut. Die Gattung *Glossotrophia*, von der allerdings nur eine einzige Art untersucht werden konnte, nimmt durch die extreme Verlängerung der Rüsselscheide eine Sonderstellung ein. In der Ausprägung des Kremasters steht sie den Sterrhini näher, da die Borsten D2 sich in der Größe kaum von den übrigen Borsten unterscheiden. Die Puppen der Rhodostrophini sind denen der Scopulini anscheinend näher verwandt, die der Timandrini und Rhodometrini stehen mehr isoliert.

Dank. Der Autor dankt auch an dieser Stelle allen Fachkollegen herzlich, die seine Sammlung durch Überlassung von Puppenmaterial vervollständigt haben. Insbesondere sind dies: Prof. Dr. J. Buszko (Torun), Ing. J. Marek (Brno), Ing. J. Traxler (Pardubice), Ing. J. Sitek (Frýdek-Místek). Dem Museum für Naturkunde Berlin (Dr. W. Mey) und dem Naturhistorischen Museum Wien (Dr. M. Lödl) gilt sein Dank für die Möglichkeit, das dort befindliche Puppenmaterial zu untersuchen. Für finanzielle Unterstützung dankt er der Alexander von Humboldt-Stiftung, Bonn, der Hanskarl Göttling-Stiftung, Freising, sowie dem Ministerium für Schulwesen und Wissenschaften der Slowakischen Republik (Grant VEGA2/ 5172/ 99). Dr. D. Stünig (ZFMK, Bonn) gilt sein Dank für die kritische Durchsicht und die sprachliche Überarbeitung des Manuskriptes.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Puppen der mitteleuropäischen Sterrhinae (Lepidoptera, Geometridae; 6 Gattungen, 36 Arten) werden charakterisiert, beschrieben und abgebildet. Eine Bestimmungstabelle der Tribus, Gattungen und Arten anhand der Puppenmerkmale und Angaben über die Bionomie und zum Lebensraum werden beigelegt. Das derzeitige System dieser Unterfamilie wird diskutiert.

LITERATUR

- FORSTER, W. & T. A. WOHLFAHRT (1981): Die Schmetterlinge Mitteleuropas, 5: Spanner (Geometridae). 311 pp., Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- LERAUT, P. J. A. (1997): Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse (2. ed.). Alexanor & Bulletin de la Société Entomologique de France (Supplement): 1–334.
- MCGUFFIN, W. C. (1967–1981): Guide to the Geometridae of Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada. **50**: 1–103; **86**: 1–159; **101**: 1–191; **117**: 1–153.
- MOSHER, E. (1916): A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History. **12**: 1–158.
- MÜLLER, B. (1996): Geometridae. In Karsholt, O. & J. Razowski (eds). The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. Apollo Books, Stenstrup: 1–380.
- PATOČKA, J. (1989): Über die Puppen der mitteleuropäischen Oecophoridae (Lepidoptera, Gelechioidea). Biológia, Bratislava **44**: 541–552.
- PATOČKA, J. (1993): Die Puppen der mitteleuropäischen Schmetterlinge aus den Familien Endromidae, Lemo-niidae, Saturniidae und SpHINGIDAE (Lepidoptera). Annalen des Naturhistorischen Museums Wien **94/95B**: 503–545.
- PATOČKA, J. (1994a): Die Puppen der Spanner Mitteleuropas (Lepidoptera, Geometridae): Charakteristik, Bestimmungstabelle der Gattungen. Tijdschrift voor Entomologie **137**: 27–56.
- PATOČKA, J. (1994b): Die Puppen der Tribus Cyclophorini Mitteleuropas (Lepidoptera, Geometridae). Nota lepidopterologica **17** (1/2): 73–86.
- PATOČKA, J. (1995): Die Puppen der mitteleuropäischen Eulen: Charakteristik, Bestimmungstabelle der Gattungen (Insecta, Lepidoptera: Noctuidae). Annalen des Naturhistorischen Museums Wien **97B**: 209–251.
- PATOČKA, J. (1999a): Die Puppen der mitteleuropäischen Schmetterlinge (Lepidoptera). Charakteristik, Bestimmungstabelle der Überfamilien und Familien. Beiträge zur Entomologie **49**: 1–48.
- PATOČKA, J. (1999b): Die Puppen der mitteleuropäischen Elachistidae (Lepidoptera, Gelechioidea). Bonner zoologische Beiträge **48**: 283–312.

Anschrift des Autors: Jan Patočka, Institut für Waldökologie der Slowakischen Akademie der Wissenschaften, Stúrova 2, 96053 Zvolen, Slowakei. E-mail: simkova@sav.sk

Eingang: 27.07.2001

Angenommen: 02.05.2002

Zuständiger Herausgeber: D. STÜNIG

Alticinae from India and Pakistan Stored in the Collection of the Texas A. & M. University, U.S.A. (Coleoptera, Chrysomelidae)

Manfred DOEBERL

Abensberg, Germany

Abstract. A sample of Alticinae collected by C. W. & L. B. O'Brien and D. Boukal & Z. Kejval in India and Pakistan during the years 1985, 1993 and 1994 was studied. The 422 specimens belong to 32 genera and 84 species, among them three new species: *Clavicornaltica rileyi* nov. spec. *Ogloblinia keralaensis* nov. spec. and *Trachyaphthona indica* nov. spec.. Numerous species are for the first time recorded either from India or from Pakistan.

Key words. Insecta, Palearctic and Oriental region, taxonomy, new species, faunistics.

1. INTRODUCTION

From the Department of Entomology at Texas A. & M. University (TAMU), College Station (TX), I received a sample of Alticinae for study, collected by C. W. & L. B. O'Brien und D. Boukal & Z. Kejval in India and Pakistan during the years 1985, 1993 and 1994. The 422 specimens belong to 32 genera and 84 species, among them three new species: *Clavicornaltica rileyi* nov. spec., *Ogloblinia keralaensis* nov. spec. and *Trachyaphthona indica* nov. spec.. The material was very interesting because the Pakistan Alticinae fauna is poorly known. The only existing summary for Pakistan by HASHMI & TASHFEEN (1992) listed only 27 species. In this paper six additional species are given.

There does not exist a list of the Alticinae of India, except for SCHERER's (1969) extensive study. In my own personal records I have 361 species. In this paper 15 additional species are given, among them three new to science. Additional distributional data are presented in all cases where the species in question has not yet been recorded from India or Pakistan.

All material is listed in alphabetical order. Collecting data are given as on the label. The majority of the exemplars is stored in the collection of TAMU, but some specimens from longer series have been retained in the author's collection (MDGC).

2. RESULTS

Altica brevicosta Weise, 1922

6 x India, Kar., Mysore Road, 4 km SW Bangalore, X-2-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Altica cyanea (Weber, 1801)

4 x India, Kar., Mysore Road, 35 km SW Bangalore, X-1-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

4 x India, Mahar, Table land above Panchgani, 1334 m, X-19-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kota-

gini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Altica himalayensis Chen, 1936

1 x Pakistan, Punjab Prov., Muree Hills, 21 km SW Sunnybank, 1150 m, VIII-30-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien. Known from Bhutan, China (Tibet), India, Nepal and Taiwan; first record from Pakistan.

Altica spec. A

12 x India, Kashmir, Lake Anchar, IX-16-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Aphthona andrewesi Jacoby, 1898

7 x India, H. P., Kasauli, 6 km NE Chandigarh, 1850 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

11 x India, H. P., Kasauli, 16 km NE Chandigarh, 1850 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Aphthona kanaraensis Jacoby, 1896

5 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Aphthona spec. nr. *malaisei* Bryant, 1939

1 x India, Tamil Nadu, 9 km E Kodaikanal, IX-25-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Aphthona nigrilabris Duvivier, 1892

1 x India, Tamil Nadu, Manjhar Dam Lake, 200 m, Kombaianicut, 75 km NW Madurai, IX-25-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

2 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Aphthona opaca Allard, 1889

2 x 25.9.1985) India, Tamil Nadu, 46 km E Kodaikanal, IX-25-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Aphthona spec. A

2 x India, Tamil Nadu, Kodaikanal, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Aphthonoides ovipennis Heikertinger, 1940

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri hills, Kotagiri env., Elk Falls, 76°52'E/11°23'N, XI-16-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Aphthonoides rugiceps Wang, 1992

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri hills, Kotagiri env., Elk Falls, 76°52'E/11°23'N, XI-16-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Known from China (Yunnan, WANG 1992); first record from India.

Argopistes atricollis Chen, 1934

1 x India, H. P., 1 ml. E Kasauli, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Benedictus spec. nr. flavicalli Scherer, 1989

4 x India, Tamil Nadu, Kodaikanal, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Chabria decemplagiata Maulik, 1926

1 x India, Kerala, Palani Hills, 30 km E Munnar Top Station, 1900 m, 77°15'E/10°08'N, XI-3-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Chaetocnema belli Jacoby, 1904

1 x India, New Delhi (Wazirabad), 10 km N of main City, IX-4-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

3 x (16.11.1993) India, Tamil Nadu, Nilgiri hills, Kotagiri env., Elk Falls, 76°52'E/11°23'N, XI-16-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Chaetocnema bretinghami Baly, 1877

1 x Pakistan, Punjab Prov., Rawal Lake, Dam, IX-1-1985, leg. C.W.& L.B. O'Brien

3 x Pakistan, Punjab Prov., Rawalpindi Ajob NP, VIII-31-1985, leg. C.W.& L.B. O'Brien

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Known from India (Bihar, Kerala, WARCHAŁOWSKI 1973); first record from Pakistan.

Chaetocnema concinnipennis Baly, 1877

4 x India, Kar., Mysore Road, 35 km SW Bangalore, X-1-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, Hindon River, 4 km W Ghaziabad, IX-4-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Chaetocnema gracilis Motschulsky, 1858) (= *indica* Weise, 1916)

3 x Pakistan, Punjab Prov., Rawal Lake, Dam, IX-1-1985, leg. C.W. & L.B. O'Brien

Known from Bangladesh, Bhutan, India, Nepal, N-Vietnam (WARCHAŁOWSKI 1973); first record from Pakistan.

Chaetocnema harita Maulik, 1926

4 x India, Kerala, Cardamon hills, 15 km SE Munnar, Kallar Valley, 76°58'E/10°02'N, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval.

Chaetocnema kumaonensis Scherer, 1969

6 x India, Kerala, 5 km S Rami (rice fields), 76°47'E/09°21'N, I-1-1994, leg. D. Boukal & Z. Kejval

2 x India, Kerala, 20 km SE Trivandrum, Poovar, 77°04'E/08°19'N, I-14-15-1994, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Chaetocnema longipunctata Maulik, 1926

1 x India, Kerala, Palani Hills, 30 km E Munnar Top Station, 1900 m, 77°15'E/10°08'N, XI-3-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval.

Chaetocnema modiglianii Jacoby, 1896

1 x India, Kerala, 5 km S Rami (rice fields), 76°47'E/09°21'N, I-1-1994, leg. D. Boukal & Z. Kejval

2 x India, Hindon River, 4 km W Ghaziabad, IX-4-1985, leg. C.W.& L.B. O'Brien

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

2 x India, HP, Simla rd., 33 km NE Chandigarh, 1132 m, IX-10-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Known from Bangladesh, Bhutan, Indonesia (Sumatra); first record from India.

Chaetocnema nebulosa Weise, 1886

28 x Pakistan, Punjab Prov., Rawal Lake, Dam, IX-1-1985, leg. C.W.& L.B. O'Brien

Known from Daghestan, Iran, Kazakhstan, Kirghizstan, Mongolia; first record from Pakistan.

Chaetocnema nepalensis Scherer, 1969

1 x Pakistan, Punjab Prov., Rawal Lake, Dam, IX-1-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

5 x India, Hindon River, 4 km W Ghaziabad, IX-4-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, W Bengal, 35 km NE Calcutta, 6 km W Barasat, IX-20-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, Tamil Nadu, Alagar Hills, 21 km N Madurai, IX-28-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

4 x India, Hindon River, 4 km W Ghaziabad, IX-4-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Known from Nepal; first record from India and Pakistan.

Chaetocnema punctatula Warchałowski, 1973

2 x Pakistan, Punjab Prov., Rawal Lake, Dam, IX-1-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, Mahar, Manjri Farm, 13 km NE Pune, X-16-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

1 x India, Hindon River, 4 km W Ghaziabad, IX-4-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

2 x India, W Bengal, 35 km NE Calcutta, 6 km W Barasat, IX-20-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 Pakistan, Punjab Prov., Rawalpindi Ajub NP, VIII-31-1985, leg. C.W. & L. B. O'Brien

Known from N-Vietnam (WARCHAŁOWSKI 1973); first record from India and Pakistan.

***Chaetocnema shanensis* Bryant, 1939**

9 x India, Hindon River, 4 km W Ghaziabad, IX-4-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

6 x Pakistan, Punjab Prov., Rawalpindi Ajub NP, VIII-31-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, New Delhi (Wazirabad), 10 km N of main City, IX-4-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Known from Burma Nepal; first record from India and Pakistan.

***Chaetocnema spec. nr. shanensis* Bryant, 1939**

1 x India, Hindon River, 4 km W Ghaziabad, IX-4-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

***Chaetocnema simplicifrons* Baly, 1876**

1 x India, W Bengal, 35 km NE Calcutta, 6 km W Barasat, IX-20-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Known from China (Kiangsi, N-Vietnam); first record from India.

***Chaetocnema singala* Baly, 1876**

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Chaetocnema spec. A

2 x Pakistan, Punjab Prov., Rawal Lake, Dam, IX-1-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Chaetocnema spec. B

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

1 x India, H. P., Kasauli, 6 km NE Chandigarh, 1850 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

***Chalaenosoma antennata* Jacoby, 1903**

11 x India, Tamil Nadu, Kodaikanal, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

***Chalaenosoma maduraensis* Scherer, 1969**

1 x India, Tamil Nadu, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

***Chalaenosoma metallica* Jacoby, 1893**

6 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

***Chalaenosoma viridis* Jacoby, 1903**

3 x India, Tamil Nadu, Kodaikanal, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

***Clavicornaltica rileyi* nov. spec. (Figs. 1-5, 18)**

Material: Holotype (♂): India, Kerala, Cardamon hills, 15 km SE Munnar, Kallar Valley, 76°58'E/10°02'N, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval; (TAMU); Paratypes: 5 ditto (2 specimens TAMU, 2 ♂♂ & 1 ♀ MDGC).

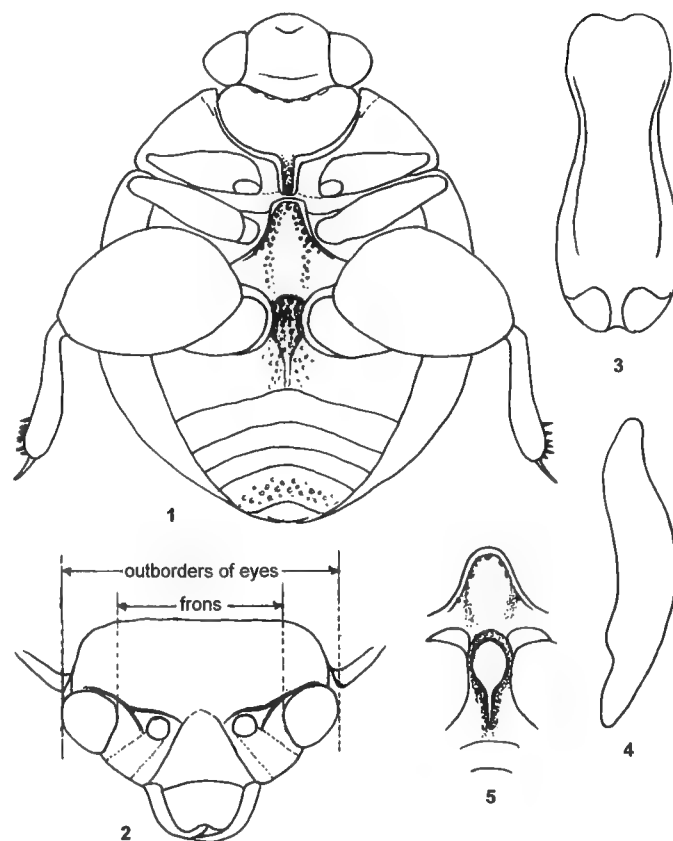


Fig. 1. *Clavicornaltica rileyi* nov. spec., ventral side.

Fig. 2. *Clavicornaltica rileyi* nov. spec., head.

Fig. 3. *Clavicornaltica rileyi* nov. spec., aedeagus, ventral side, L. 0,6 mm.

Fig. 4. *Clavicornaltica rileyi* nov. spec., aedeagus, profile.

Fig. 5. *Clavicornaltica loebli*, ventral side, mesosternum, metasternum.

Description (based on 50 x magnification): 1,5 x 1,2 mm; somewhat spherical, blackish-brown with underside, labrum, legs and basal articles of antennae much more lightened. Distance between the outborders of eyes 1,7 x as broad as frons (Fig. 2). Head smooth, vertex with scattered very fine punctures. Antennal calli lacking. The sharply impressed antennal furrows run directly to the upper border of the antennal sockets. Clypeus scarcely separated from frons. In the space between antennal socket and eye runs a sharp furrow, branching off from the antennal furrow. The space between this furrow and the eye is vaulted and smoothly polished. Below antennal sockets a deep impression for the first antennal segment in repose which turns obliquely outside (Fig. 2, dotted lines). The small eyes are coarsely faceted. Labrum broader than long and weakly sinuated. The club of the antennae is compact, the last article short; hairs do not exceed their articles in length. Pronotum 1,86 x as broad as long in the middle, hind corners obtuse, side margins thickened in their anterior half and separated from the disk by a sharp rim. Somewhat behind the middle is a

coarse pore, bearing a very long seta. Another small pore with a much shorter seta lies in the hind angle. The basal corners are obtuse and edged; those edges are provided with a row of sharp points which become extinct to the middle of pronotum. Scutellum small and triangularly shaped.

Pronotum and elytra are smoothly polished. In a certain light one can see on the elytra only traces of points. Wingless. The smooth epipleurae are very broad, but they narrow rather abruptly subapically. Anterior coxal cavities open behind, prosternum narrow and deeply sulcated, its margins run parallel. Metasternum margined and elevated in middle and clearly punctured. At middle it is projected so that it covers the mesosternum completely. The first abdominal sternite is between the hind coxae shaped like a bulge, then in the posterior half narrowed to a sharp keel which extends to the hind border; last abdominal sternite clearly punctured (Fig. 1).

Sexual differences: in ♂♂ 1st segment of front and middle tarsi a little broader than 3rd. Aedeagus (Figs. 3, 4). In ♀♀ 1st segment of front and middle tarsi somewhat narrower than 3rd. Spermatheca (Fig. 18). Last abdominal sternite in ♂♂ emarginated (Fig. 1), in ♀♀ equally rounded.

Discussion: Up to now, 15 species of *Clavicornaltica* are described (MEDVEDEV 1996). Four of them stand near the new species: *Cl. australis* Konstantinov, *Cl. besucheti* Scherer, *Cl. loebli* Scherer and *Cl. tarsalis* Medvedev. Contrary to *Cl. australis*, *Cl. rileyi* has a very long seta in the middle of the pronotum's side margin and short hairs on the antennal club. In *Cl. besucheti*, the distance between the outer margins of eyes ± 1.35 as broad as frons, in *Cl. rileyi*: 1.70x. Contrary to *Cl. loebli*, the head of *Cl. rileyi* is smoothly polished, whereas in *Cl. loebli* it is clearly shagreened, beyond this *Cl. loebli* has a differently shaped keel on the first abdominal sternite (Fig. 5) and a smooth metasternum. Also contrary to *Cl. tarsalis*, *Cl. rileyi* has a distinctly punctured metasternum.

Distribution: India (Kerala)

Etymology: Dedicated to Edward Riley, who gave me the opportunity to study this interesting material.

***Clavicornaltica spec. nr. pusilla* Scherer, 1974**

3 x India, Kerala, Cardamon hills, 15 km SE Munnar, Kallar Valley, 76°58'E/10°02'N, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

***Elytropachys viridescens* Motschulsky, 1866**

1 x India, Kerala, Cardamon hills, 15 km SE Munnar, Kallar Valley, 76°58'E/10°02'N, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Known from Sri Lanka; first record from India.

***Erystus andamanensis* Maulik, 1926**

1 x India, Kerala, Cardamon hills, 15 km SE Munnar,

Kallar Valley, 76°58'E/10°02'N, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

***Euphitrea indica* Jacoby, 1904**

1 x India, Kerala, Cardamon hills, 15 km SE Munnar, Kallar Valley, 76°58'E/10°02'N, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

***Hemipyxis intermedia* (Jacoby, 1903)**

7 x India, Tamil Nadu, Kodaikanal, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, Kerala, 6 km W Walayar (Malabar Cement Co, Forest), X-12-1985, leg. C. & L. O'Brien

***Hermaeophaga ruficollis* (Lucas, 1849)**

2 x India, Mahar, Manjri Farm, 13 km NE Pune, X-16-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

***Hespera rufipes* Maulik, 1926**

1 x India, H. P., 1 ml. E Kasauli, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

11 x India, H. P., Kasauli, 6 km NE Chandigarh, 1850 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

7 x India, H. P., Kasauli, 16 km NE Chandigarh, 1850 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

***Hyphasis discipennis* (Jacoby, 1903)**

1 x India, Tamil Nadu, 10 km W Kalakkadu, 77°30'E/08°31'N, I-6.-13.-1994, leg. D. Boukal & Z. Kejval

***Hyphasis discoidalis* Jacoby, 1896**

1 x India, Kerala, 14 km S Kottayami (13 km S Mavattupuz), X-10-1985, leg. C. & L. O'Brien

***Hyphasis nilgiriensis* Scherer, 1969**

3 x India, Kerala, 14 km S Kottayami (13 km S Mavattupuz), X-10-1985, leg. C. & L. O'Brien

***Hyphasis sita* Maulik, 1926**

6 x India, Kar., Mysore Road, 35 km SW Bangalore, X-1-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Known from Sri Lanka; first record from India.

***Lanka bicolor* (Chûjô, 1937)**

1 x India, Kerala, 14 km S Kottayami (13 km S Mavattupuz), X-10-1985, leg. C. & L. O'Brien

Known from Taiwan; first record from India.

***Letzuana depressa* Chen, 1934**

1 x India, Kar., Mysore Road, 4 km SW Bangalore, X-2-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

***Longitarsus spec. nr. bimaculatus* (Baly, 1874)**

1 x India, H. P., 16 km E Kasauli, 1311 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

***Longitarsus birmanicus* Jacoby, 1892**

5 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

1 x India, Kerala, Palani Hills, 30 km E Munnar Top Station, 1900 m, 77°15'E/10°08'N, XI-3-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri hills, Kotagiri env., Elk Falls, 76°52'E/11°23'N, XI-16-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

1 x India, Tamil Nadu, Kodaikanal, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Longitarsus spec. nr. championi Maulik, 1926

1 x Pakistan, Punjab Prov., Rawalpindi Ajub NP, VIII-31-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

2 x Pakistan, Punjab Prov., Rawal Lake, Dam, IX-1-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Longitarsus hina Maulik, 1926

2 x India, Kerala, Palani Hills, 30 km E Munnar Top Station, 1900 m, 77°15'E/10°08'N, XI-3-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Longitarsus longicornis Jacoby, 1887

1 x India, Kerala, Cardamon hills, 15 km SE Munnar, Kallar Valley, 76°58'E/10°02'N, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Known from Sri Lanka; first record from India.

Longitarsus nigronotatus Jacoby, 1896

1 x India, Kerala, 14 km S Kottayami (13 km S Mavattupuz), X-10-1985, leg. C. & L. O'Brien

Known from Burma; first record from India.

Longitarsus pandura Maulik, 1926

7 x India, Tamil Nadu, Nilgiri hills, Kotagiri env., Elk Falls, 76°52'E/11°23'N, XI-16-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Known from Sri Lanka; first record from India.

Longitarsus rangoonensis Jacoby, 1892

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri hills, Kotagiri env., Elk Falls, 76°52'E/11°23'N, XI-16-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

2 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Longitarsus rohtangensis Shukla, 1960

1 x India, Kerala, Palani Hills, 30 km E Munnar Top Station, 1900 m, 77°15'E/10°08'N, XI-3-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Longitarsus sundara Maulik, 1926

12 x India, Tamil Nadu, Kodaikanal, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Longitarsus spec. A

1 x India, Mahar, Manjri Farm, 13 km NE Pune, X-16-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Longitarsus spec. B

2 x India, H. P., 1 ml. E Kasauli, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Luperomorpha viridipennis Scherer, 1969

5 x India, H. P., Kasauli, 6 km NE Chandigarh, 1850 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

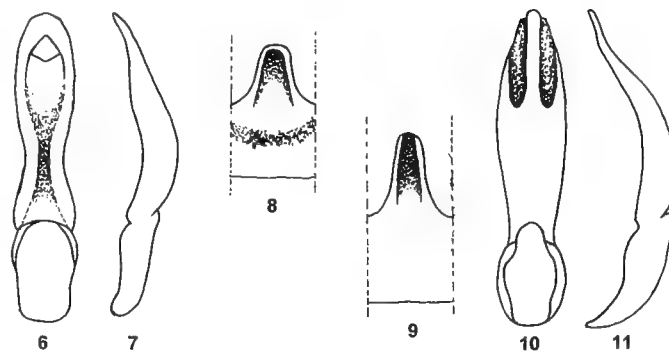


Fig. 6. *Obloblinia keralaensis* nov. spec., aedeagus, ventral side.

Fig. 7. *Obloblinia keralaensis* nov. spec., aedeagus, profile.

Fig. 8. *Obloblinia keralaensis* nov. spec., top of metasternum.

Fig. 9. *Obloblinia atra*, aedeagus, ventral side, L. 0,66 mm.

Fig. 10. *Obloblinia atra*, aedeagus, profile.

Fig. 11. *Obloblinia atra*, top of metasternum.

Luperomorpha vittata Duvivier, 1892

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Manobidia spec. A

1 x India, Tamil Nadu, 41 km E Kodaikanal, Falls View, IX-29-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Microcrepis polita Chen, 1933

6 x India, T. N., Pillar Rocks, 7 km SW Kodaikanal, IX. 24, 1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

30 x India, Tamil Nadu, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Neocrepidodera nr. orientalis (Jacoby, 1892)

1 x India, H. P., Kasauli, 16 km NE Chandigarh, 1850 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Nisotra apicefulva (Bryant, 1941)

2 x India: Kerala Peringottukkraa, 14 km W Trichur, X-11-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Nisotra cardoni Jacoby, 1900

3 x India, Kerala, 6 km W Walayar (Malabar Cement Co, Forest), X-12-1985, leg. C. & L. O'Brien

2 x India, Karnataka, Nandi Hills, 1100 m, X-5-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Nisotra madurensis Jacoby, 1896

3 x India, Kerala, 6 km W Walayar (Malabar Cement Co, Forest), X-12-1985, leg. C. & L. O'Brien

3 x India, Kerala, 14 km S Kottayami (13 km S Mavattupuz), X-10-1985, leg. C. & L. O'Brien

4 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XI-17-28-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri Hills, 15 km SE Kotagini, Kunchappanai, 76°56'E/11°22'N, 900 m, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Nisotra semicoerulea Jacoby, 1903

13 x India, Tamil Nadu, 10 km W Kalakkadu, 77°30'E/08°31'N, I-6.-13.-1994, leg. D. Boukal & Z. Kejval

2 x India, Tamil Nadu, 9 km E Kodaikanal, IX-25-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Nonarthra birmanicum (Jacoby, 1892)

6 x India, Kerala, Cardamon hills, 15 km SE Munnar, Kallar Valley, 76°58'E/10°02'N, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Ogloblinia keralaensis nov. spec. (Figs. 7-9)

Material: Holotype (♂): India, Kerala, 14 km S Kottayami (13 km S Mavattupuz), X-10-1985, leg. C. & L. O'Brien (TAMU); paratypes: 4 x like holotype; 1 ♂ 1 ♀ India, Kerala, Nayar W. L. San, 08.02.2002, leg. Prathapan (TAMU, coll. Döberl, and coll. Prathapan)

Description (based on 50x magnification): L. 2,2 mm, B. 1,1 mm (holotype). Uniformly black; legs and antennae yellow, hind femora and base of fore- and middle femora nearly black. The outermost ends of hind femora and all trochanters red-yellow. Vertex smooth, but near the upper border of eyes a little seta bearing pore. Frontal lines sharply impressed, antennal calli triangular and narrow, reaching the eyes. The frontal ridge is about as broad as the third article of the antennae. It separates the antennal calli and is widened to the clypeus. The labrum is about three times as broad as long. Length of antennal segments (holotype): 16:10:12:14:14:12:16:15:15: 14:18 (1. 0.01 mm). The last 5–6 articles ± thickened. Pronotum 1,45 times as broad as long, smooth but provided with microscopic punctures. Near the base and parallel to it with a weakly impressed and distinctly punctured furrow; its ends are directed to the basal margin. Sides of pronotum weakly arched, frontal corners oblique and distinctly toothed. Posterior corners sharp, the sides before them somewhat sinuated. Scutellum triangular, rounded and reticulated. Elytra with distinct humeral calli and with rather irregular rows of fine punctures. The anterior part of the first abdominal sternite is between the hind coxae somewhat semicircularly sulcated (Fig. 8).

Sexual differences: in ♂♂ 1st segment of front tarsi nearly as broad as 3rd. in ♀♀ they are distinctly narrower. Aedeagus (Figs. 6, 7).

Discussion: *O. keralaensis* is very similar to *O. atra* Chen, 1934. Both species have a similarly hollowed first abdominal sternite (Figs. 8, 9), but *O. keralaensis* has a shallow semicircular furrow. *O. keralaensis* can

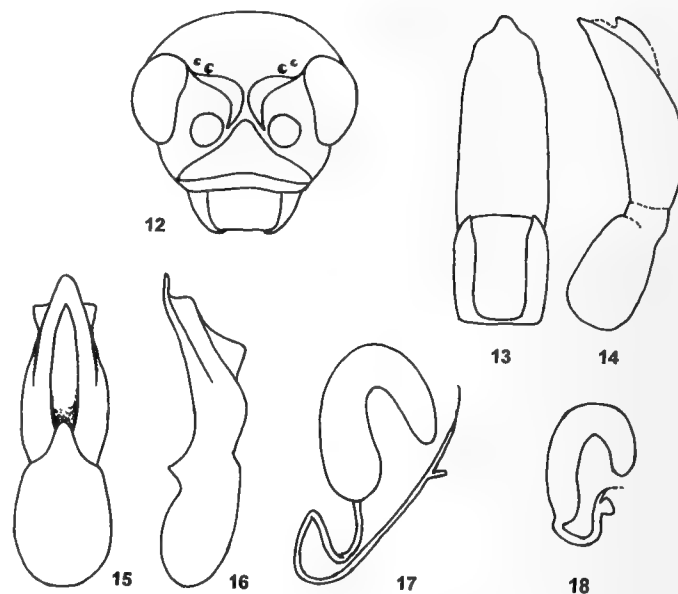


Fig. 13. *Trachyaphthona fulvicornis*, aedeagus, ventral side (ex Scherer, 1979 a).

Fig. 14. *Trachyaphthona fulvicornis*, aedeagus, profile (ex Scherer, 1979 a).

Fig. 15. *Trachyaphthona indica* nov. spec., aedeagus, ventral side, L. 0,8 mm.

Fig. 16. *Trachyaphthona indica* nov. spec., aedeagus, profile.

Fig. 17. *Trachyaphthona indica* nov. spec., spermatheca.

Fig. 18. *Clavicornaltica rileyi* nov. spec., spermatheca.

be distinguished from *O. atra* by its more weakly antebasal impression, the more finely and irregularly punctured elytra and its pure black colour. In *O. atra* one can see on the elytra a very faint bluish lustre. Beyond that all the aedeagi (*O. atra*: Figs. 10, 11) are differently shaped.

Distribution: India (Kerala)

Etymology. Derived from Kerala, terra typica of the new species.

Ogloblinia nigripennis (Motschulsky, 1866)

3 x India, Kar., Mysore Road, 35 km SW Bangalore, X-1-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Known from Burma (Tenasserim), Sri Lanka; first record from India.

Ogloblinia spec. A

1 x India, HP, Simla rd., 33 km NE Chandigarh, 1132 m, IX-10-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Phygasia silacea (Illiger, 1807)

3 x India, Tamil Nadu, Alagar Hills, 21 km N Madurai, IX-28-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

1 x India, Kar., Mysore Road, 4 km SW Bangalore, X-2-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Phyllotreta chotanica Duvivier, 1892

1 x India, Tamil Nadu, Nilgiri hills, Kotagiri env., Elk

Falls, 76°52'E/11°23'N, XI-16-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

2 x India, Kerala, 5 km S Rami (rice fields), 76°47'E/09°21'N, I-1-1994, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Psylliodes chlorophanus Erichson, 1842

1 x India, Kerala, Palani Hills, 30 km E Munnar Top Station, 1900 m, 77°15'E/10°08'N, XI-3-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Psylliodes viridanus Motschulsky, 1858

6 x India, Kerala, Palani Hills, 30 km E Munnar Top Station, 1900 m, 77°15'E/10°08'N, XI-3-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

1 x India, H. P., Kasauli, 6 km NE Chandigarh, 1850 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Sphaeroderma gressitti Scherer, 1969

1 x India, H. P., Kasauli, 16 km NE Chandigarh, 1850 m, IX-12-85, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Sphaeroderma minutum Chen, 1934

1 x India, Tamil Nadu, 9 km E Kodaikanal, IX-25-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien

Trachyaphthona fusca (Scherer, 1969)

1 x India, Kerala, Cardamon hills, 15 km SE Munnar, Kallar Valley, 76°58'E/10°02'N, XII-18-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Trachyaphthona indica nov. spec. (Figs. 12, 14-16)

Material: Holotype (♂): India, Tamil Nadu, Kodaikanal, 2200 m, XI-24-1985, leg. C. W. & L. B. O'Brien (TAMU); paratypes: 17 x ditto (TAMU, Coll. Scherer, and MDCG)

Description (based on 50x magnification): L. 2,2-2,4 mm, B. 1,2-1,4 mm (holotype: 2,2 mm x 1,2 mm). Uniformly yellow-brown. Suture of elytra weakly darkened, the darkening triangularly widened from the middle of elytra to the basis. Vertex and hind femora in their apical half darkened; antennae clear, the last 4-5 articles more darkened than the basal ones.

Vertex impunctate, antennal calli sickle-shaped, their ends extending to the interantennal space, where they are separated by the upper end of the clypeus. (Fig. 12); limited behind by a sharp impression, and separated one from the other by a deep furrow. The clypeus is smooth, triangularly widened, and bent before the insertions of the antennae, in side view forming an obtuse angle.

Length of antennal segments (holotype): 14:11:10:13:14: 13:14:13:12:12:20 (1. 0,01 mm); the articles from the 7th onward somewhat thickened.

Pronotum 1,6 times as broad as long, broadest near the base. Sides straight, the anterior angles obtuse and provided with a distinct setifere denticle. Basal border

somewhat projected to an equal arc. Hind corners broadly rounded, the disk with greasy glance and with scattered microscopical punctures. Humeral calli distinct, elytra densely and confusely but superficially punctured.

Sexual differences: in ♂♂ 1st segment of front and middle tarsi nearly as broad as 3rd. Aedeagus (Figs. 15, 16). In ♀♀ 1st segment of front and middle tarsi distinctly narrower than 3rd. Spermatheca (Fig. 17).

Discussion: *Trachyaphthona indica* is closely related to the North-Indian *T. fulvicornis* (Scherer, 1979). Contrary to the latter it has no antebasal impression, and the punctation on its elytra is fine, whereas in *T. fulvicornis* the punctures of the elytra are distinctly impressed and darkened. Above all the aedeagi of both species are differently shaped (*T. fulvicornis* Figs. 13, 14).

Distribution: India

Etymology. Derived from India, terra typica of the new species.

Xuthea metallica Jacoby, 1896

1 x India, Kerala, Palani Hills, 30 km E Munnar Top Station, 1900 m, 77°15'E/10°08'N, XI-3-1993, leg. D. Boukal & Z. Kejval

Acknowledgements. I am greatly indebted to Edward Riley, TAMU, who gave me the opportunity for studying this interesting material, but also to my dear friend Gerhard Scherer, Wolfratshausen/Germany, for his valuable support.

REFERENCES

- HASHMI, A. A. & TASHFEEN, A. (1992): Coleoptera of Pakistan. Proceedings of the Pakistan Congress of Zoology **12**: 133-170.
- MEDVEDEV, L. N. (1996): Review of the flea-beetle genus *Clavicornaltica* Scherer, 1974. Entomofauna **17**: 137-148.
- SCHERER, G. (1969): Die Alticinae des indischen Subkontinentes. Pacific Insects Monograph **22**: 1-251.
- WANG, S. (1992): Coleoptera: Chrysomelidae - Alticinae. Insects of the Hengduan Mountains Region **1**: 675-753.
- WARCZAŁOWSKI, A. (1973): Zur Kenntnis der orientalischen Arten aus der Verwandtschaft von *Chaetocnema* (*Tlanoma*) *basalis* (Baly) (Coleoptera, Chrysomelidae). Polskie Pismo Entomologiczne **43**: 41-54.

Author's address: Manfred DOEBERL, Seeweg 34, D-93326 Abensberg / Germany. E-mail: mdcol@t-online.de

Received: 13.11.2001

Revised: 14.01.2003

Accepted: 27.01.2003

Corresponding editor: M. SCHMITT

A New Species of *Himertula* (Orthoptera, Tettigoniidae) and Additional Records of Tettigoniidae from Tamil Nadu (India)

Sigfrid INGRISCH¹⁾ & Madabushi C. MURALIRANGAN²⁾

¹⁾Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany

²⁾G. S. Gill Research Institute, Guru Nanak College, Chennai, India

Abstract. *Himertula vidhyavathiae* sp. nov. (Phaneropterinae, Tettigoniidae) is described (holotype in Museum Alexander Koenig, Bonn). A key to the species of *Himertula* UVAROV, 1940, is given. Faunistical data for nine other species of bush-crickets (Tettigoniidae) from Chennai district in the state of Tamil Nadu (India) are provided.

Key words. *Himertula vidhyavathiae*, new species, synoptic key, taxonomy.

1. INTRODUCTION

The generic name *Himertula* was introduced by UVAROV (1940) as a replacement name for *Himerta* Brunner, 1878 that proved to be a junior homonym of *Himerta* Foerster, 1868 (Hymenoptera). Species of *Himertula* are slender, often long-winged Phaneropterinae with open tympana. According to Brunner (1878), *Himertula* is close to *Pyrrhicia* Brunner, 1878 which is a junior synonym of *Letana* Walker, 1869. Characteristic for both genera are modified male abdominalia. In *Himertula*, the cerci are strongly modified which is in contrast to *Letana* where the subgenital plate and the ninth and tenth abdominal tergites show great modifications. In *Himertula*, the last abdominal tergite can be modified as well, but never carries lateral appendages as it does in *Letana*, and the subgenital plate is simply divided from apex with the resulting lobes not curved to embrace a hole.

In the course of faunistical studies on the bush-cricket fauna of Tamil Nadu, carried out by Prof. M. C. Muralirangan and his students V. Mahalingam, N. Senthilkumar and A. Karthikeyan, a new species of *Himertula* was discovered. This is not surprising as despite some recent contributions by INGRISCH (1990), SHISHODIA et al. (1993), INGRISCH & SHISHODIA (1998, 2000), SHISHODIA (2000a, b) who have reported on the tettigoniid fauna of the Indian Subcontinent especially from eastern India, Andaman and Nicobar Islands, the Tettigoniidae fauna of India is still insufficiently known.

In the present paper a description of a new species is given together with a synoptic key to the species of the genus *Himertula* and with a list of Tettigoniidae recently collected in and around Chennai district of Tamil Nadu.

The specimens on which the present study is based are deposited in the collection of the Zoological Survey of

India, Chennai, India (CZSI) except when stated otherwise.

2. DEPOSITORIES AND ABBREVIATIONS

Depositories

CZSI	Collection of the Zoological Survey of India, Chennai, India
NZSI	Zoological Survey of India, Calcutta, National Zoological Collection
ZFMK	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany
BMNH	The Natural History Museum [formerly British Museum (Natural History)] London, UK

Abbreviations of species names:

kin	<i>H. kinneari</i> (Uvarov, 1923)
mgf	<i>H. marginata</i> (Brunner von Wattenwyl, 1878)
mmo	<i>H. marmorata</i> (Brunner von Wattenwyl, 1891)
pal	<i>H. pallisignata</i> Ingrisch & Shishodia, 1998
vid	<i>H. vidhyavathiae</i> n. sp.
vir	<i>H. viridis</i> (Uvarov, 1927)

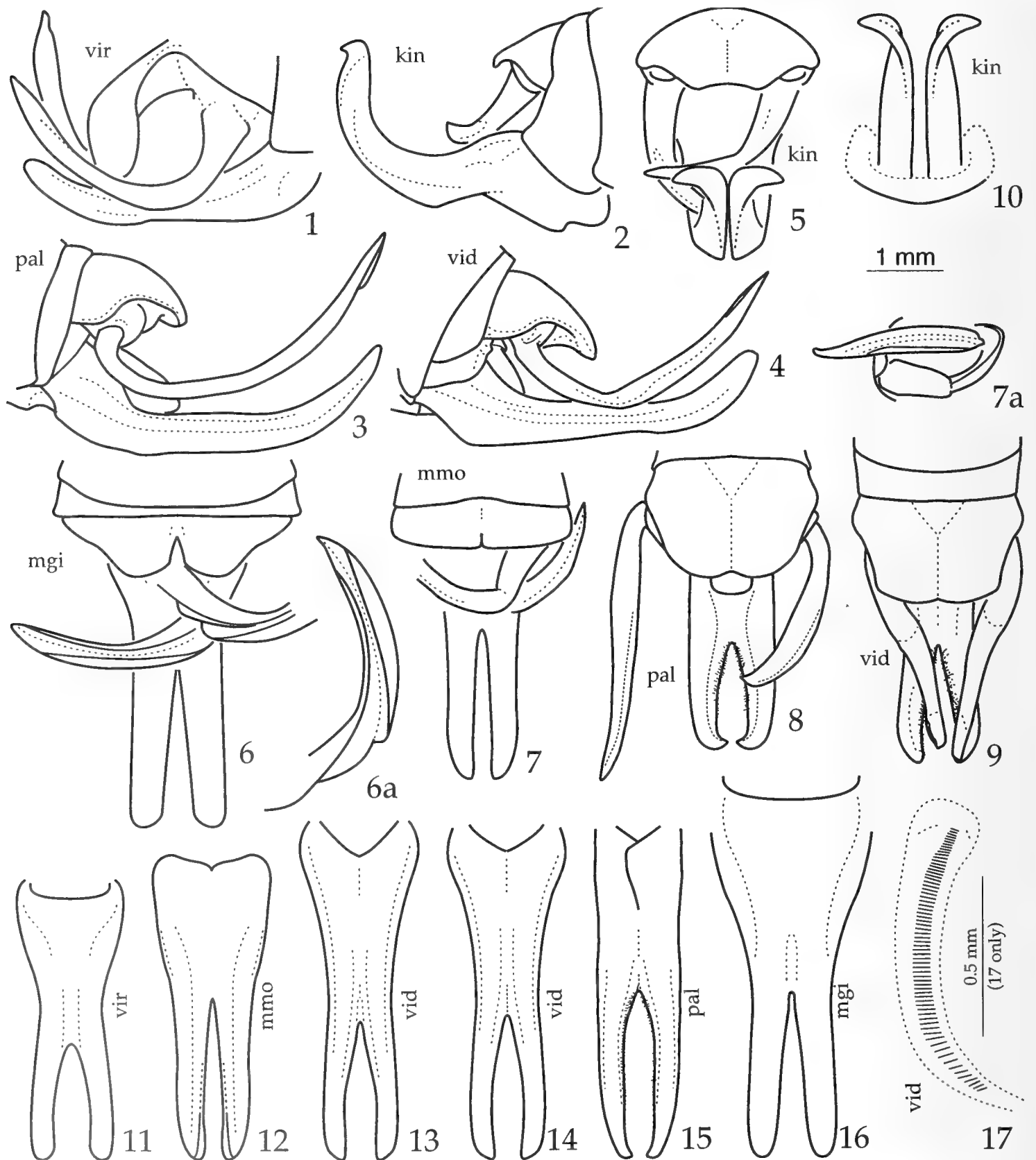
3. RESULTS

3.1. *Himertula vidhyavathiae* n. sp. (Figs. 4, 9, 14, 17, 21, 25–27)

Holotype. – ♂, India, Tamil Nadu, Chingleput, wasteland about 250 m above sea level, 17.VII.1999, N. Senthilkumar (ZFMK).

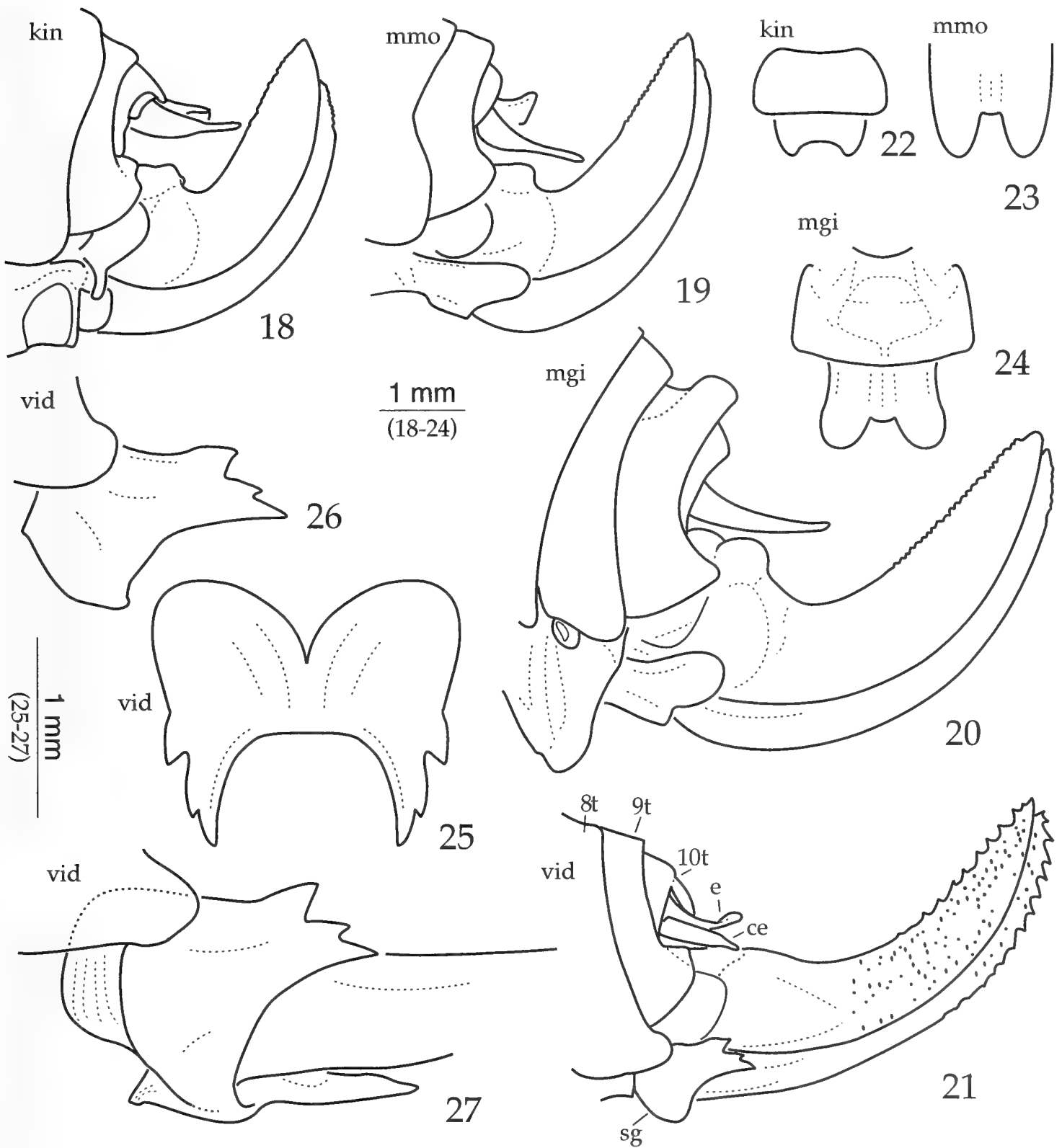
Paratypes: 1 ♂, 2 ♀, same data as holotype, partly ex ovo and bred in laboratory (1 ♂, 1 ♀ CZSI, collection nr. 9792 and 9794; 1 ♀ ZFMK).

Description. Fastigium verticis conical, narrower than scapus, dorsally furrowed, separated by step-like incision from fastigium frontis. Pronotum long and



Figs. 1–17. *Himertula* males: 1–4 abdominal apex in lateral view; 5–9 abdominal apex in dorsal view (6a, 7a apex of cercus); 10 subgenital plate in apical view; 11–16 subgenital plate in ventral view (13 baso-ventral, 14 apico-ventral view); 17 stridulatory file on underside of left tegmen. – 1, 11 *H. viridis* (Uvarov, 1927) holotype (BMNH); 2, 5, 10 *H.*

kinneari (Uvarov, 1923) holotype (BMNH); 3, 8, 15, *H. pallisignata* Ingrisch & Shishodia, 1998 holotype (NZSI); 4, 9, 13–14, 17 *H. vidhyavathiae* n. sp. holotype (ZFMK); 6, 16 *H. marginata* (Brunner von Wattenwyl, 1878) det. Uvarov, lg. Lefroy (BMNH); 7, 12 *H. marmorata* (Brunner von Wattenwyl, 1891), Ceylon, Kandy (BMNH).



Figs. 18–27. *Himertula* females: **18–21** abdominal apex with ovipositor in lateral view; **22–25** subgenital plate in ventral view; **26** lateral apex of eight abdominal tergite and subgenital plate in lateral view; **27** ditto, with base of ovipositor and in ventro-lateral view. – **18, 22** *H. kinneari* (Uvarov, 1923) paratype (BMNH); **19, 23**, *H. marmorata*

(Brunner von Wattenwyl, 1891), Ceylon (BMNH); **20, 24** *H. marginata* (Brunner von Wattenwyl, 1878) det. Uvarov, leg. Lefroy (BMNH); **21, 25–27** *H. vidhyavathiae* n. sp. paratype (ZFMK). – Abbreviations: 8t eighth, 9t ninth, 10t tenth abdominal tergites, e epiproct, ce cercus, sg subgenital plate.

narrow, disc rounded in anterior, flattened in posterior area, lateral angles rounded into paranota; anterior margin slightly concave, posterior margin faintly rounded, almost subtruncate; paranota circa 1.5 times longer than high (2.9 : 1.7 mm ♂; 3.0 : 2.0 mm ♀). Prosternum unarmed. Meso- and metasternal lobes rounded. Anterior coxa unarmed. Knee lobes of pro- and mesofemora bi-spinose (or on single femur uni-spinose), of postfemur obtuse; dorsal apex of fore and middle knees angular, of hind knees obtuse (male) or obtuse-angular (female). Tibial tympana open on both sides. Anterior tibia with dorsal and lateral surfaces furrowed, with 3 apical spurs (the dorso-internal absent) and one spine each on both ventral margins.

Male. Tegmen reaching apical third of postfemur, hind wing projecting and just surpassing hind knee. Stridulatory file on underside of left tegmen curved, with about 68 narrow teeth (Fig. 17). Tenth abdominal tergite broadly prolonged behind in middle and slightly curved ventrad, with Y-shaped median furrow; apex broad, very faintly bilobate, almost truncate (Fig. 9). Supra anal plate triangularly rounded, hidden under prolongation of tenth tergite. Cerci long, little surpassing apex of subgenital plate; narrow cylindrical and slightly curved at base, afterwards strongly compressed and almost hyaline, curved along longitudinal axis to form an internally open tube especially towards apex; apex acute (Figs. 4, 9). Subgenital plate narrow, divided from apex for little less than half of its length (Figs. 13–14); lobes moderately curved dorsad and covered on dorso-internal surface with black spinules. Phallus with large simple sclerite with converging margins in basal half, almost parallel-sided in apical half.

Coloration. Green; vertex and disc of pronotum reddish brown; tegmina with dorsal areas medium to dark brown. Central areas of abdominal tergites (in situ hidden under wings) red, except tenth abdominal tergite yellowish brown. Legs yellowish brown.

Female. Tegmen reaching just behind middle of postfemur; hind wing not reaching hind knee. Tenth abdominal tergite behind basal area narrowed and curved ventrad (Fig. 21), in dorsal view of similar shape as in male but smaller. Epiproct narrow, tongue-shaped. Cerci conical, apex pointing. Subgenital plate angularly excised from base and long and broad, roundly excised from apex; resulting lateral lobes each terminating into three acute teeth (Figs. 25–27). Ovipositor short, rather little curved for genus and margins strongly dentate towards apex (sabre-shaped; Fig. 21).

Coloration. Uniformly light ochreous brown; abdominal tergites with dorsal (= hidden) areas red, lateral areas green with red dots.

Measurements (length in mm): body ♂ 13.5, ♀ 15.0; pronotum ♂ 3.3, ♀ 3.7; tegmen ♂ 13.5, ♀ 12.5; tegmen-width ♂ 2.7, ♀ 2.8; hind wing projecting ♂ 6.0; anterior femur ♂ 4.3, ♀ 4.7; postfemur ♂ 16.5, ♀ 16.5; posttibia ♂ 18.5, ♀ 18.5; ovipositor 5.2.

Diagnosis. Regarding the male abdominal terminalia, the male of the new species is close to *Himertula pallisignata* Ingrisch & Shishodia, 1998. It differs by the cerci which are almost angularly bent instead of gradually curved, by the subgenital plate which is subapically widened in lateral view and has the apices of the apical lobes not curved mediad, and by the more contrasting coloration.

The female of the new species is close to *H. odonturaeformis* Brunner von Wattenwyl, 1891 with regard to the sabre-shaped ovipositor. It differs by shorter tegmina, the hind wings hardly projecting (instead of projecting for one quarter the length of a tegmen), and by the subgenital plate with the apices of the lateral lobes being tri-dentate instead of obliquely truncate. The females of other species of *Himertula* described so far have a sickle-shaped ovipositor.

The habitus of *H. vidhyavathiae* is illustrated in Figs. 28–29. More images can be found in the Dorsa database (<http://www.dorsa.de>). Images of other *Himertula* species are available at the Orthoptera Species File Online (<http://140.247.119.145/Orthoptera>).

Etymology. The name of the new species is dedicated to the well known Indian philanthropist Vidhyavathi, her trust has provided more than 500 scholarships to assist in the education of poor people.

Key to the species of *Himertula* Uvarov, 1940

Together with the new species, eight species are recognised in *Himertula* Uvarov, 1940. They can be separated according to the following key. As both sexes for all species are not yet known, separate keys are given for males and females.

Males.

1. Subgenital plate in lateral view only moderately curved dorsad or almost straight (Figs. 1, 3–4); apices of apical lobes rounded or slightly curved mediad (Figs. 11–16) 2
– Subgenital plate in lateral view strongly curved dorsad in an almost 90° angle (Fig. 2); apices of apical lobes curved laterad (Fig. 10) *H. kinneari* (Uvarov, 1923)
2. Tenth abdominal tergite prolonged into two long lobes curved ventrad (Fig. 1). Coloration uniformly green *H. pallida* (Brunner von Wattenwyl, 1891) and *H. viridis* (Uvarov, 1927)*

- Tenth abdominal tergite truncate or moderately prolonged, if prolonged gradually curved (Figs. 2–4), coloration green with brown pattern (the pattern can be pale but is always distinct) 3
- 3. Tenth abdominal tergite short with apex truncate, obliquely truncate, or divided into two short rounded lobes (Figs. 6–7). 4
- Tenth abdominal tergite prolonged with apical margin only faintly excised in middle (Figs. 8–9) 5
- 4. Pronotum with lateral lobes lightly coloured. Alae projecting about one quarter the length of a tegmen *H. marginata* (Brunner von Wattenwyl, 1878)
- Pronotum with lateral lobes brown with only ventral margin lightly coloured. Alae projecting almost half the length of a tegmen
- *H. marmorata* (Brunner von Wattenwyl, 1891)
- 5. Cerci gradually curved (Fig. 3). Subgenital plate in lateral view with approaching margins in apical area; apices of apical lobes slightly curved mediad (Fig. 15) *H. pallisignata* Ingrisich & Shishodia, 1998
- Cerci angularly curved (Fig. 4). Subgenital plate in lateral view widened in subapical area; apices of apical lobes not curved mediad (Fig. 14).
- *H. vidhyavathiae* n. sp.

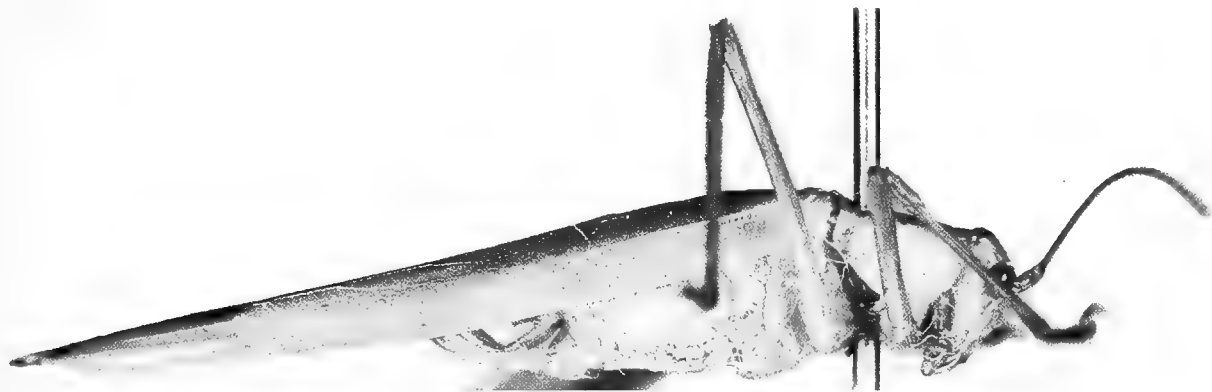
Females.

- 1. Ovipositor sabre-shaped: moderately curved throughout with strongly dentate margins in apical half (Fig. 21) 2

- Ovipositor sickle-shaped: strongly upcurved behind base with weakly serrated margins towards apex (Figs. 18–20) 3
- 2. Subgenital plate with apices of lateral lobes obliquely truncate. Hind wings projecting for one quarter the length of a tegmen
- *H. odonturaeformis* (Brunner von Wattenwyl, 1891)
- Subgenital plate with the apices of the lateral lobes being tri-dentate (Figs. 25–27). Hind wings hardly projecting behind tegmina . . . *H. vidhyavathiae* n. sp.
- 3. Ovipositor 4.0–4.5 mm, apex acute (Figs. 18–19). 4
- Ovipositor more than 5 mm, apex less acute (Fig. 20) . . . *H. marginata* (Brunner von Wattenwyl, 1878)
- 4. Subgenital plate with apico-lateral angles produced into distinct lobes (Fig. 23)
- *H. marmorata* (Brunner von Wattenwyl, 1891)
- Subgenital plate with apico-lateral angles little produced (Fig. 22) *H. kinneari* (Uvarov, 1923)

* Remark. It could be possible that *H. viridis* (Uvarov, 1927) is a synonym of *H. pallida* (Brunner von Wattenwyl, 1891), but without re-examining the type of *H. pallida* this is not certain. The main described difference between both taxa is the curvature of the cerci which is said to be „incurved“ in *H. pallida* and „recurved“ [upcurved] in *H. viridis*. But this could be due to the fact that the moveable cerci are fixed in different conditions. Both taxa are described from Sri Lanka.

28



29

5 mm



Figs. 28–29. *Himertula vidhyavathiae* n. sp.: 28 holotype male; 29 paratype female.

3.2. Additional Records

Subfamily: Phaneropterinae

Holochlora spectabilis (Walker, 1869)

Distribution: Previously only known from Sri Lanka.

Locality: 1 ♂, Meenakshi College Campus, Kodambakkam, Chennai, Tamil Nadu, India, 21.VI.1999, M.C. Muralirangan.

Trigonocorypha unicolor (Stoll, 1787) [= *T. crenulata* (Thunberg, 1815)]

Distribution: Indian subcontinent.

Locality: 1 ♀, Guindy Reserve Forest, Tamil Nadu, India, 16.VI.1999, N. Senthilkumar.

Elimaea (Orthelimaea) securigera (Brunner von Wattenwyl, 1878)

Distribution: Indian subcontinent.

Locality: 1 ♂, Loyola College Campus, Nungambakkam, Chennai, Tamil Nadu, India, 27.VII.1999, A. Karthikeyan.

Phaneroptera gracilis (Burmeister, 1838)

Distribution: Tropical regions from Africa to Australia.

Locality: 1 ♀, Loyola College Campus, Nungambakkam, Chennai, Tamil Nadu, India, 27.VII.1999, A. Karthikeyan.

Subfamily: Pseudophyllinae

Sathrophyllia fuliginosa Stål, 1874

Distribution: India and Indo-China.

Locality: 2 ♀♀, Guindy Reserve Forest, Tamil Nadu, India, 19.VIII.1999, N. Senthilkumar.

Acanthoprion suspectum (Brunner von Wattenwyl, 1895)

Distribution: Sri Lanka and South India (Malabar coast, Madura).

Locality: 1 ♀, Meenakshi College Campus, Kodambakkam, Chennai, Tamil Nadu, India, 25.VI.1999, M.C. Muralirangan.

Paramorsimus oleifolius (Fabricius, 1793)

Distribution: South India (described from Tranquebar) and Sri Lanka.

Locality: 1 ♂, Guindy Reserve Forest, Tamil Nadu, India, N. Senthilkumar.

Subfamily: Conocephalinae

Conocephalus maculatus (Le Guillou, 1841)

Distribution: Tropical regions from Africa to Australia.

Locality: 1 ♂, 1 ♀, Guindy Reserve Forest, Tamil Nadu, India, 2.VII.1999, N. Senthilkumar.

Euconocephalus incertus (Walker, 1869)

Distribution: India, Sri Lanka (type locality), Arabian peninsula.

Locality: 1 ♀, Guindy Reserve Forest, Tamil Nadu, India, 2.VII.1999, S. Johny.

4. DISCUSSION

Species of the genus *Himertula* are so far all reported from the Indian subcontinent including Sri Lanka and the Himalayan area. JIN & XIA (1994) included *H. marginata* in a checklist of Chinese Tettigoniidae as a species living in the border area with India without giving proven records. From the scarce faunistical data, it may be concluded that most species are vicariantly distributed, some with overlapping areas in Sri Lanka and the Himalayas. *H. kinneari* (Uvarov, 1923) was reported from West India (type locality Bombay) to Nepal and Bhutan; *H. marmorata* (Brunner von Wattenwyl, 1891), *H. pallida* (Brunner von Wattenwyl, 1891) and *H. viridis* (Uvarov, 1927) are known from Sri Lanka; *H. marginata* (Brunner von Wattenwyl, 1878) was described from "Himalaya", *H. pallisignata* Ingrisch & Shishodia, 1998 from Rajasthan, *H. vidhyavathiae* n. sp. from Tamil Nadu, and *H. odonturaeformis* (Brunner von Wattenwyl, 1891) from India without details. When more detailed faunistical data becomes available, this picture will probably change.

The holotype of *H. vidhyavathiae* was collected from wasteland in Chengleput about 250 m above sea level. Other individuals were found in similar areas up to 1800 m, but were more common at lower elevations (M.C. Muralirangan pers. obs.). The species occurred in a variety of habitats including: grassy patches near agricultural land, wasteland, high altitude grassland, and forests. *Himertula kinneari* was found in agricultural area with shrubs in Nepal (S. Ingrisch pers. obs.).

Other species of bush-crickets that occurred together with *H. vidhyavathiae* n. sp. are compiled in the preceding preliminary list of the Tettigoniidae of Chennai district in Tamil Nadu (all specimens in CZSI).

Acknowledgements. Our thanks are due to the University Grants Commission for financial support through a project, No. F-3-1/98 (Policy/SR-11) to Prof. M. C. Muralirangan and his students. V. Mahalingam, N. Senthilkumar and A. Karthikeyan helped with the field work.

The identification key for *Himertula* is mainly based on types and other specimens in the Natural History Museum London (BMNH). The visit to the BMNH by S. Ingrisch was made possible by a grant of the Bioresource project which is part of the TMR Programme of the Commission of the European Union.

REFERENCES

- BRUNNER VON WATTENWYL, C. (1878): Monographie der Phaneropteriden. 1–401, pl.1–8; Brockhaus, Wien.
 INGRISCH, S. (1990): Grylloptera and Orthoptera s. str. from Nepal and Darjeeling in the Zoologische Staatssammlung München. *Spixiana* 13: 149–182.

- INGRISCH, S. & SHISHODIA, M. S. (1998): New species and new records of Tettigoniidae from India (Ensifera). *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft* **71**: 355–371.
- INGRISCH, S. & SHISHODIA, M. S. (2000): Contribution to the Tettigoniidae fauna (Ensifera) of India. *Mitteilungen der Münchner entomologischen Gesellschaft* **90**: 5–37.
- JIN, X. & XIA, K. (1994): An Index–Catalogue of Chinese Tettigoniodea (Orthopteroidea: Grylloptera). *Journal of Orthoptera Research* **3**: 15–41.
- SHISHODIA, M.S., MITRA, B. & TANDON, S.K. (1993): On the Orthoptera of Andaman and Nicobar Islands. *Journal of the Andaman Science Association* **9**: 35–43.
- SHISHODIA, M.S. 2000a. Short and Long-horned grasshoppers and crickets of Bastar District, Madhya Pradesh, India. *Records of the Zoological Survey of India, Calcutta* **98**: 27–80.
- SHISHODIA, M.S. 2000b. Orthoptera (Insecta) fauna of Andaman and Nicobar Islands. *Records of the Zoological Survey of India, Calcutta* **98**: 1–24.
- UVAROV, B.P. 1940. Twenty-eight new generic names in Orthoptera. *Annals and Magazine of natural History* (11) **5**: 173–176.

Authors' addresses: Sigfrid INGRISCH (corresponding author): Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany e-mail: sigfrid.ingrisch@planet-interkom.de; Madabushi C. MURALIRANGAN: G.S. Gill Research Institute, Guru Nanak College, Chennai - 600 042, India.

Received: 18.03.2002

Revised: 10.02.2003

Accepted: 11.02.2003

Corresponding editor: D. STÜNING

Bonner zoologische Beiträge

Instructions to Authors

Bonner zoologische Beiträge publishes original papers, reviews, and scientific notes covering the whole field of zoology, with emphasis on biodiversity, biogeography, history of zoology, morphology, phylogenetics, and taxonomy. The material must not be submitted for publication elsewhere. All manuscripts will be peer-reviewed. Final acceptance of items for publication is the responsibility of the corresponding editor dealing with the respective taxon (see list of editors).

Manuscripts not compatible with the following guidelines will be returned.

Manuscript preparation:

Manuscripts should be written in English or German. If you plan to submit a manuscript of more than 80 manuscript pages, please contact the editor-in-chief in advance. Manuscripts must be typed, double-spaced (including figure captions, references etc.) on standard A4 or equivalent paper. Please submit three complete copies. After final acceptance for publication, a PC formatted electronic version of the text is required.

Manuscripts should be organized as follows: Title, Author(s), Address(es), Abstract (in English), Key words, Text, Acknowledgements, References, Appendix, Tables (each with an Arabic numeral and with a heading), Figure Captions, Figures (separately numbered and identified). All pages should be numbered consecutively. Footnotes should be avoided. **Do not** for any reason **use upper case letters for entire words**. You may use italics in the text.

Measurements must always be given in the metric system and carried out to the same decimal, i.e., 5.3-6.0 mm (not: 5.3-6 mm).

All illustrations must be referred to in the text. Refer to your illustrations using „Fig.“, „Figs.“ and „Pl.“, „Pls.“. If you refer to illustrations in cited sources, use „fig.“ etc.

Ethical and legal aspects. Authors are obliged to state clearly that they followed the legal regulations and laws for the collection and ethical treatment of animals. Deposition of voucher specimens in recognized institutions is encouraged.

Scientific Names. The systematic position of taxa listed in the title must be indicated (e.g., “Primates: Hylobatidae”), except where only family group level taxa are treated, in which case only the order is required. Binominal taxa names in the title should be accompanied by author and date of publication.

The first mention of a genus group and/or species group name in the text should appear as the full scientific name, complete with author and date, e.g., *Oulema (Oulema) melanopus* (Linnaeus, 1758). Thereafter a binominal name should be abbreviated with the first letter of the generic name, accompanied by the abbreviation of the subgeneric name, if necessary, e.g., *O. (O.) melanopus*. All species group names have to be preceded by the name of the genus or its initial.

References. Cited sources should be referred to as follows: AX (2001), KIM & LUMARET (1989), HOLM et al. (1997) - for three or more authors. All authors of a paper should be cited in the list of references. References „in press“ shall only be cited when they have been accepted for publication.

Names of persons who provided unpublished information should be cited as follows: “(W. F. MILLER, London, pers. comm. 1967)”.

List references alphabetically by author under References. Do not italicize words in titles other than genus group and species group names. Journal and series names have to be spelled out fully.

Examples:

ALTIERO, T. & REBECCHI, L. (2001): Rearing tardigrades: results and problems. *Zoologischer Anzeiger* **240**: 21-221.

MAYR, E. (2000): The biological species concept. Pp. 17-29 in: WHEELER, Q. D. & MEIER, R. (eds.) *Species Concepts and Phylogenetic Theory – A Debate*. Columbia University Press, New York.

SCOPOLI, I. A. (1763): *Entomologia Carniolica*. I. T. Trattner, Vienna.

Taxonomy. Taxonomic information must conform to the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature, newest edition. Type specimens must be designated and type depositories must be clearly indicated for new species group taxa. Type specimens should be deposited in recognized institutions. Specimens belonging to the type material must be indicated in the text and labelled appropriately.

List names in synonymies as follows: *Attelabus asparagi* Scopoli, 1763: 36, fig. 113., and list the reference under References.

Illustrations. Mount originals of line drawings and halftones on heavy paper. Grouped illustrations should be mounted in the same proportions (length and width = 1 : 1,29) as the printed part of the page (175 x 225 mm; column width = 83 mm), but allow enough space for the figure caption. Figure numbers should be neat, uniform, and scaled to 4-6 mm after reduction. Place plate number, author's name and indication on top of the back of each plate. Halftones should be photographic prints of high contrast on glossy paper.

Send the originals of the illustrations only after acceptance of your manuscript.

Figure Captions should be typed on a separate page and submitted after References. They should be concise, precise guides to the interpretation of each figure.

Scientific Notes should not exceed two printed pages (including illustrations). Organize manuscripts for Scientific Notes as follows: Title, Author Name(s), Text, Acknowledgements, References, Address(es), Tables, Figure Captions, Figures.

Electronic submission. Submission of manuscripts via e-mail or on diskette is encouraged. Please, contact the editor-in-chief in advance.

Reprints. 50 reprints are supplied free of charge. Additional reprints may be purchased by ordering when page proofs are returned.

Questions we ask our reviewers

Authors preparing manuscripts for **Bonner zoologische Beiträge** should keep in mind the following questions which referees for the journal are asked:

- Is the paper of interest to the readers of *Bonner zoologische Beiträge*? Otherwise, suggest another journal.
- Is it substantial and novel enough to justify publication?
- Would the reader easily grasp the significance of the work from the introduction and discussion?
- Do the conclusions follow from the information presented?
- Can the paper be made clearer and more concise?
- Could the title be shortened or made more informative?
- Does the abstract indicate the methods used and the important results?
- Are alternative interpretations sufficiently considered?
- Are contents and length of the paper well balanced?
- Are there any important references to the subject that have not been considered?
- Are all tables and illustrations necessary?
- Are the tables and figures sufficient?

Inhalt



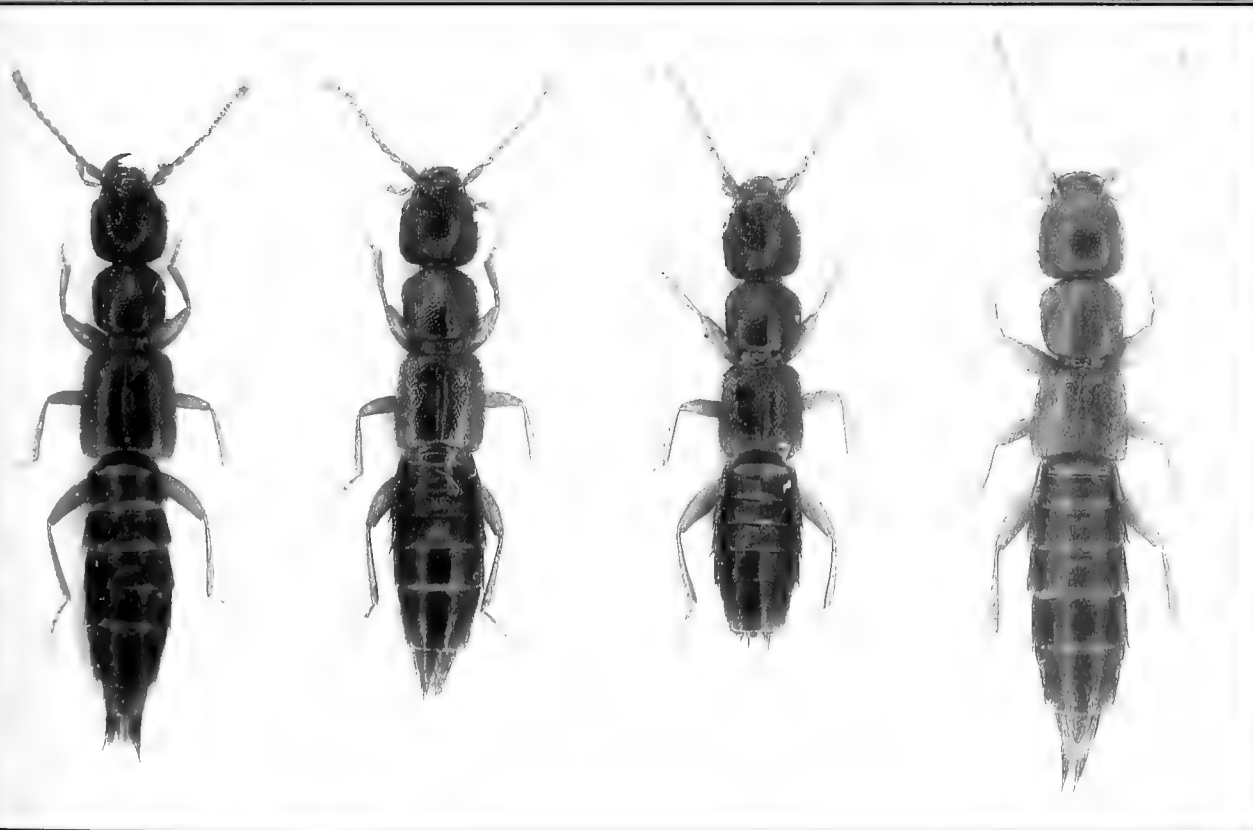
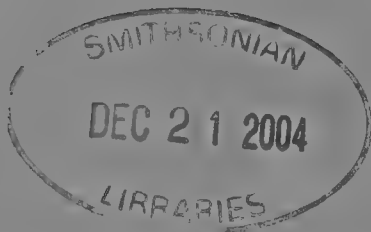
KRYŠTUFEK, Boris & PETKOVSKI, Svetozar: Annotated Checklist of the Mammals of the Republic of Macedonia	229
KALAICHELVAN, T, VERMA, Krishna K. & SHARMA, Bhupendra N.: Experimental, Morphological and Ecological Approach to the Taxonomy of Oriental <i>Lema</i> Species (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae)	255
MASSETI, Marco & SARÀ, Maurizio: Non-volant Terrestrial Mammals on Mediterranean Islands: Tilos (Dodecanese, Greece), a Case Study	261
PATOČKA, Jan: Die Puppen der Spanner (Lepidoptera, Geometridae) Mitteleuropas: Unterfamilie Sterrhinae	269
DOEBERL, Manfred: Alticinae from India and Pakistan Stored in the Collection of the Texas A. & M. University, U.S.A. (Coleoptera, Chrysomelidae)	297
INGRISCH, Sigfrid & MURALIRANGAN, Madabushi C.: A New Species of <i>Himertula</i> (Orthoptera, Tettigoniidae) and Additional Records of Tettigoniidae from Tamil Nadu (India)	305

Titelbild/Cover illustration: Dwarf elephant, *Elephas antiquus* cf. *falconeri*, compared to the size of *E. a. antiquus* aus/from Masseti & SARÀ, S./p. ##.

QL
1
B72z
NH

Bonner zoologische Beiträge

Herausgegeben vom
Zoologischen
Forschungsinstitut
und Museum
Alexander Koenig,
Bonn



Band
52
Heft 1/2
2004(2003)

Bonner zoologische Beiträge werden publiziert im Eigenverlag Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany)

Die Zeitschrift erscheint mit vier Heften im Jahr, zum Preis von 11,50 € je Heft bzw. 46,- € je Band incl. Versand. Korrespondenz betreffend Abonnement, Kauf oder Tausch bitten wir zu richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany). E-mail: d.steinebach.zfmk@uni-bonn.de.

© Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn, Germany

ISSN 0006-7172

Druck: Druck Center Meckenheim

Bonner zoologische Beiträge

Editorial Board

(in brackets: editorial competence)

Prof.Dr. Michael SCHMITT (editor-in-chief, Coleoptera, theory), Tel./Fax: +49 228-9122 286, E-mail: m.schmitt@uni-bonn.de

Dr. Renate VAN DEN ELZEN (Vertebrata, except Mammalia), Tel. +49 228-9122 231, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: r.elzen.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Bernhard A. HUBER (Invertebrata, except Insecta), Tel. +49 228-9122 294, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.huber.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Gustav PETERS (Mammalia, bioacoustics), Tel. +49 228-9122 262, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: g.peters.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Bradley J. SINCLAIR (Diptera, language advisor), Tel. +49 228-9122 292, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.sinclair.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Dieter STÜNING (Insecta, except Coleoptera and Diptera), Tel. +49 228-9122 220, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: d.stuening.zfmk@uni-bonn.de

Editorial office:
Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany

Advisory Board

Prof.Dr. Miguel Angel ALONSO-ZARAZAGA, Museo nacional, Ciencias Naturales, E-28006 Madrid, E-mail: zarazaga@mncn.csic.es

Prof.Dr. Ulrike ASPÖCK, Naturhistorisches Museum, 2. Zoologische Abteilung (Insekten), Postfach 417, A-1014 Wien, E-mail: ulrike.aspoeck@nhm-wien.ac.at

Prof.Dr. Paolo AUDISIO, Università di Roma „La Sapienza“, Dip.Biol.Anim. e dell'Uomo (Zool.), Viale dell'Università 32, I-00185 Roma, Tel.: +39 6-49914744, E-mail: paolo.audisio@uniroma1.it

Prof.Dr. Aaron M. BAUER, Villanova University, Department of Biology, 800 Lancaster Avenue, Villanova, PA 19085-1699, USA. Tel. +1-610-519-4857, Fax +1-610-519-7863, E-mail: aaron.bauer@villanova.edu

Dr. Jürgen HAFFER, Tommesweg 60, D-45149 Essen, Tel.: +49 201-710426, E-mail: j.haffer@web.de

Prof.Dr. Andreas J. HELBIG, Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Vogelwarte Hiddensee, D-18565 Kloster, Tel.: +49 38300-212, Fax: +49 38300-50441, E-mail: helbig@mail.uni-greifswald.de

Dr. Jeremy D. HOLLOWAY, The Natural History Museum, Department of Entomology, Cromwell Road, London SW7 5BD, U.K., E-mail: j.holloway@nhm.ac.uk

Dr. Marion KOTRBA, Zoologische Staatssammlung, Diptera, Münchenhausenstr. 21, D-81247 München, Tel.: +49 89-8107 147, Fax: +49 89-8107 300, E-mail: marion.kotrba@zsm.mwn.de

Prof.Dr. Boris KRYŠTUFEK, Slovenian Museum of Natural History, P.O.Box 290, SI-1001 Ljubljana, E-mail: boris.krystufek@uni-lj.si

Prof.Dr. Sven O. KULLANDER, Swedish Museum of Natural History, Department of Vertebrate Zoology, P.O. Box 50007, SE-104 05 Stockholm, E-mail: sven.kullander@nrm.se

Prof.Dr. Steven PERRY, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Institut für Zoologie, Poppelsdorfer Schloss, D-53115 Bonn, Tel. +49 228-73 3807, E-mail: perry@uni-bonn.de

Dr. Wolfgang SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany, Tel. +49 711-8936 221, Fax +49 711-8936 100, E-mail: schawaller.smns@naturkundemuseum-bw.de

Dr. W. David SISSOM, Dept. of Life, Earth and Environmental Sciences, W. Texas A. & M. University, WTAMU Box 60808, Canyon, Texas 79016, USA, E-mail: dsissom@wtamu.edu/

Dr. Miguel VENCES, University of Amsterdam, Zoological Museum, Mauritskade 61, PO Box 94766, NL-1090 GT Amsterdam, The Netherlands, Tel. +31 20-525 7319, E-mail: vences@science.uva.nl

PD Dr. Heike WÄGELE, Ruhr-Universität, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie, Gebäude NDEF 05/755, D-44780 Bochum, Tel.: +49 234-322 4585, p: +49 2325-61991, Fax: +49 234-322 4114, E-mail: heike.waegle@ruhr-uni-bochum.de

PD Dr. Erich WEBER, Eberhard-Karls-Universität, Zoologische Schausammlung, Sigwartstr. 3, D-72076 Tübingen, Germany, E-mail: erich.weber@uni-tuebingen.de

A new *Mecynotarsus* from Pakistan (Coleoptera, Anthicidae)¹⁾

Gerhard UHMANN
Pressath, Germany

Abstract. *Mecynotarsus bordonii* sp. n. from Pakistan is described and illustrated.

Riassunto. L'autore descrive *Mecynotarsus bordonii* sp. n. from Pakistan.

Key words: Taxonomy, new species.

Dr. Arnaldo Bordonni (Museum "La Specola" in Florence, Italy) sent to me 583 anthicid beetles for determination. This sample contains mainly specimens from Asia (China, Laos, Malaysia, Pakistan, Thailand, Turkmenistan) Italy and Kazakhstan. A single specimen is present of an undescribed species. Neither the classical work of LA FERTÉ-SÉNECTÈRE (1849) nor the monograph of the genus *Mecynotarsus* LaFerté by HEBERDEY (1942) contain a comparable species.¹

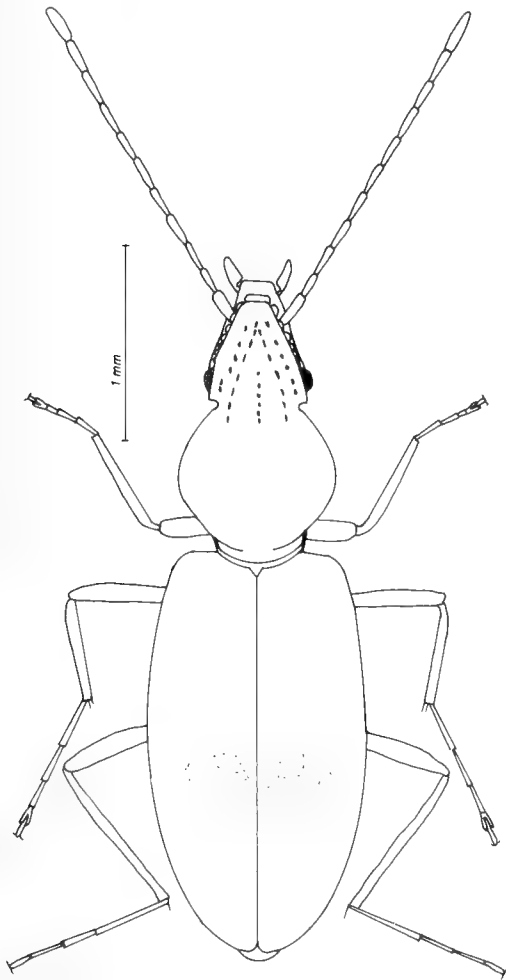


Fig. 1: *Mecynotarsus bordonii* sp. n., holotype, female, habitus.

Mecynotarsus bordonii sp. n. (Fig. 1)

Holotype (female): Pakistan, 17.-18.4.1993, SW Balochistan, Gwadar, leg. S. Becvar, in coll. Bordonni, Florence.

Measurements (in mm): Total length 3.5, max. width 1.1. Head length 0.8, width (across the eyes) 0.6. Pronotum length 1.4, width 0.9. Horn length 0.6, width 0.5. Elytra length 2.1, combined width 1.1.

Coloration: Yellowish-brown with dark brown spots on elytra.

Head: Little shiny, wrinkled. Pubescence silvery, rather stout, but very short. Antennae conspicuous thin, pubescence fine.

Pronotum: Little shiny. Punctuation nearly covered by silvery, stout, dense, recumbent pubescence. Horn on each side with seven teeth, becoming smaller posteriorly. Crest consists of seven lengthy bumps, forming a nearly closed line. Row of stout, rounded bumps in middle of horn.

Elytra: Rather shiny. Punctuation strong. Spaces between punctures much smaller than punctures. These become smaller posteriorly, spaces larger. Pubescence silverish, stout, rather dense, recumbent.

Legs: Pubescence very fine.

Remarks: By the length of this species there is nothing in comparison with all other known species of this genus.

Derivatio nominis: I name this new species after the well known coleopterist Dr. Arnaldo Bordonni in Florence.

Acknowledgements: My thanks go to Dr. Bordonni for sending this very interesting material.

¹⁾ 65th contribution to the knowledge of Anthicidae

REFERENCES

- HEBERDEY, R. (1942): Revision der paläarktischen Arten der Gattung *Mecynotarsus* LaFerté. Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft **32**: 445–485.
- LA FERTÉ SÉNECTÈRE, F. T. de (1849): Livraison 4, in GUÉRIN-MENEVILLE, F. E. Species et iconographie générique des animaux articulés. Félix Édouard, Paris (1826-1849).

Author's address: Gerhard UHMANN, Tannenhofstr. 10, D-92690 Pressath, Germany, phone ++49 9644-513

Received: 29.10.2002

Accepted: 31.03.2003

Corresponding editor: M. SCHMITT

Aquatic Dance Flies from a Small Himalayan Mountain Stream (Diptera: Empididae: Hemerodromiinae, Trichopezinae and Clinocerinae)

Rüdiger WAGNER¹⁾, Florian LEESE¹⁾ & Arne Rai PANESAR²⁾

¹⁾ Limnologische Fluss-Station Schlitz der MPG, Germany

²⁾ Freiburg im Breisgau, Germany

Abstract: For the first time an emergence trap was permanently run for almost two years over a Himalayan stream (Kullu Valley, SW-Himalayas, Himachal Pradesh, India). The area is situated in monsoon climate. We report the results of the emergence of aquatic dance flies (Empididae: Hemerodromiinae, Trichopezinae and Clinocerinae). Forty-nine taxa were distinguished, and thirty-three were determined to species level; seventeen species were new to science. In Hemerodromiinae four new species of the genus *Hemerodromia* Meigen, 1822, and ten of *Chelifera* Macquart, 1823, were found over approx. 5 m² of stream surface. One species of *Heleodromia* Haliday, 1833, subfamily Trichopezinae, was new. In Clinocerinae, two species of *Dolichocephala* Macquart, 1823, three of *Roederiodes* Coquillett, 1901, seven of *Clinocera* Meigen, 1803 and one of *Trichoclinocera* Collin, 1941, were new to science. Species and specimen number of Clinocerinae, particularly *Wiedemannia glaucescens* (BRUNETTI 1917), were highest at high precipitation; Hemerodromiinae were more abundant during the dry periods. Species richness is remarkably high, compared with studies on European or North American streams. Probably many endemics exist. Morphological similarity of several *Clinocera* species indicates intense speciation processes. Species richness may further depend on the position of the Himalayas between the Palaearctic and the Oriental region, and the vicinity of climatic zones along the different elevations and slopes of the mountain chains. Provisional keys for the genera *Chelifera*, *Hemerodromia*, *Heleodromia* and *Clinocera* are provided.

Key words: Himalaya, stream, aquatic Empididae, new species, emergence patterns, environmental variables, species richness, Oriental Region.

1. INTRODUCTION

Research on running waters mainly yields data from streams and rivers in the industrialised “western” world. Data on biodiversity and ecology of streams in Asia are comparatively rare (DUDGEON 1982, 2000a, 2000b). The elucidation of the biodiversity of a mountain brook is a task for which the best methodology is the collection of adult aquatic insects with emergence traps in addition to benthos samples and life cycle studies. Such data were gained for a Himalayan stream in the Kullu-Valley (SW-Himalayas, Himachal Pradesh, India) during an Indo-German Project 1994-1999 (PANESAR 1998) and during a study supported by the Indian Ministry for Human Resource Development, which concentrated on a caddis fly species (KAISER 1999). Both projects were aimed for the development of a bio-monitoring method for the assessment of water quality in India and showed the severe need for ecological data on macrozoobenthos organisms at the species level (PANESAR 1995). To get such information for long-term studies the material was given to experts and results are expected to be published subsequently for the different groups. To date, only smaller parts of the data are published (STAUDER 2000, PANESAR in press), or have been included in Project Reports (e. g. PANESAR 1998).

The current publication deals with a family of aquatic Diptera, the dance flies or Empididae. The family in the new sense (CHVÁLA 1983) includes the subfamilies Empidinae, Hemerodrominae and Clinocerinae. Only the last two groups almost exclusively include species with larval development in aquatic habitats. Information on these groups from the Indian subcontinent or neighbouring regions are rare (GROOTAERT et al. 2000, HORVAT 2002, SINCLAIR 1994, SMITH 1965, 1975, VAILLANT 1960, WAGNER 1983, YANG & YANG 1988, 1995 a, b).

2. THE STUDY SITE

The study site is situated in the Kullu Valley (Fig. 1), province Himachal Pradesh, North-West India about 450 km N of Delhi that extends some 70 km from Bajaura in the south to the Manali area in the north with the Beas River a tributary of the famous Indian Ganges as a central axis and focus (31°27'N, 76°56'E / 31°26'N, 77°52'E). The Upper Beas basin is encircled by high Himalayan ranges up to 6,500 m, and thus its microclimate is characterised by a cool, snowy winter, and a relatively warm, wet monsoon summer.

The morphology of the Kullu Valley has been formed by glaciation with a broad, U-shaped cross-sectional



Fig. 1. The upper Kullu Valley south of Naggar with the Beas River (photo by O. Kaiser).

profile. Elevation of the valley bottom at Manali is approx. 2,000 m, and at Kullu 1,200 m.

The Naggar Nala is a first order stream originating at 2,600 m and flows into the Beas River after about 4 km at 1,420 m. The sampling site is situated south of the village Naggar at the border between forest and meadowland at 1,900 m.

The drainage area upstream from the study site is approximately 3.5 km². Mean stream discharge was about 20 l sec⁻¹, and stream width 1.2 – 1.5 m. The slope is low in the area near the study site and the stream sediment is dominated by gravel up to 20 cm in diameter. Conductivity was 160-230 µS cm⁻¹ with decreasing values during periods of high discharge following rainfalls.

Fifty percent of the annual precipitation at Naggar (about 1,200 mm) falls during the summer monsoon in July, August and September (SINGH 1989). The tree line in the Upper Beas watershed is at about 3,500 m. The landscape below is dominated by mixed deciduous coniferous forest, interspersed with meadows, grading into extensive areas of Himalayan coniferous forest at lower elevations. On the lower valley slopes, this forest type changes into small pockets of temperate forests and large agriculturally dominated areas, mainly fodder production, orchards, horticulture, grain and, at lower elevations, rice cultivation. Characteristic for the agricultural system of the Kullu Valley are small-scaled terrace cultivation and household agricultural land holdings in the form of discrete parcels within the village area (SINGH 1998).

3. MATERIALS & METHODS

Aquatic insects were collected in an emergence trap (MARTEN & ZWICK 1999) covering an area of approx 5 m² of the Naggar Nala (nala=stream, Fig. 2).

The trap was emptied daily and specimens were preserved in 10% formalin. The material worked out for the present publication was collected between July 1996 and December 1997. Samples were taken by A. STAUDER and A. R. PANESAR (STAUDER 2000) and by O. KAISER (KAISER 1999).

As precipitation varies strongly even between small areas in the study area the daily rainfall and data on water and air temperatures were measured next to the sampling site.

Most species of aquatic Empididae (subfamilies Hemerodromiinae, Trichopezinae and Clinocerinae) discussed below are new to science. Holotypes are deposited in Museum Koenig, Bonn, Germany (ZFMK). If available, paratypes are deposited at the Zoological Survey of India, New Alipore, Calcutta, India (NZSI), and the Naturhistorisches Museum Basel, Switzerland (NHMB). The remaining material is in the collection of the senior author at the Limnologische Fluss-Station Schlitz, Germany (LFSS).

Species descriptions in Clinocerinae in particular refer to number of bristles and the following abbreviations are used: oc=ocellar bristles; poc=post-ocellar bristles; pb=pronotum bristles; dc=dorsocentral bristles; ac=acrostichial bristles. All bristles occur in pairs on the left and right part of the body, i.e. 5 dc means 5 pairs of dorsocentral bristles. Terminology of male genitalia follows SINGHAIR (2000).



Fig. 2. Emergence trap at Naggar Nala during the summer monsoon (photo by A. Stauder).

4. TAXONOMY

Subfamily Hemerodromiinae

Genus *Chelifera* Macquart, 1823

Type-species: *Chelifera raptor* Macquart (by monotypy)

Chelifera contains species with raptorial front legs, wing with discal cell, i.e. two cross-veins between M_{1+2} and M_3 . SMITH (1965) recorded only a single female from Nepal; all species collected on the Naggar stream were new. Key to Himalayan species in Appendix I.

In the West-Palaearctic, *Chelifera* species groups may be distinguished by means of body colouration, possession and number of mesonotal stripes, and presence or absence of a stigma. These were valuable features for the Himalayan species as well. We distinguished the following species groups:

Chelifera multiseta group, *Chelifera rhombicerca* group, and some unassigned species (incertae sedis). Four undescribed species were represented by females only and could not be positively assigned to males.

Chelifera multiseta group

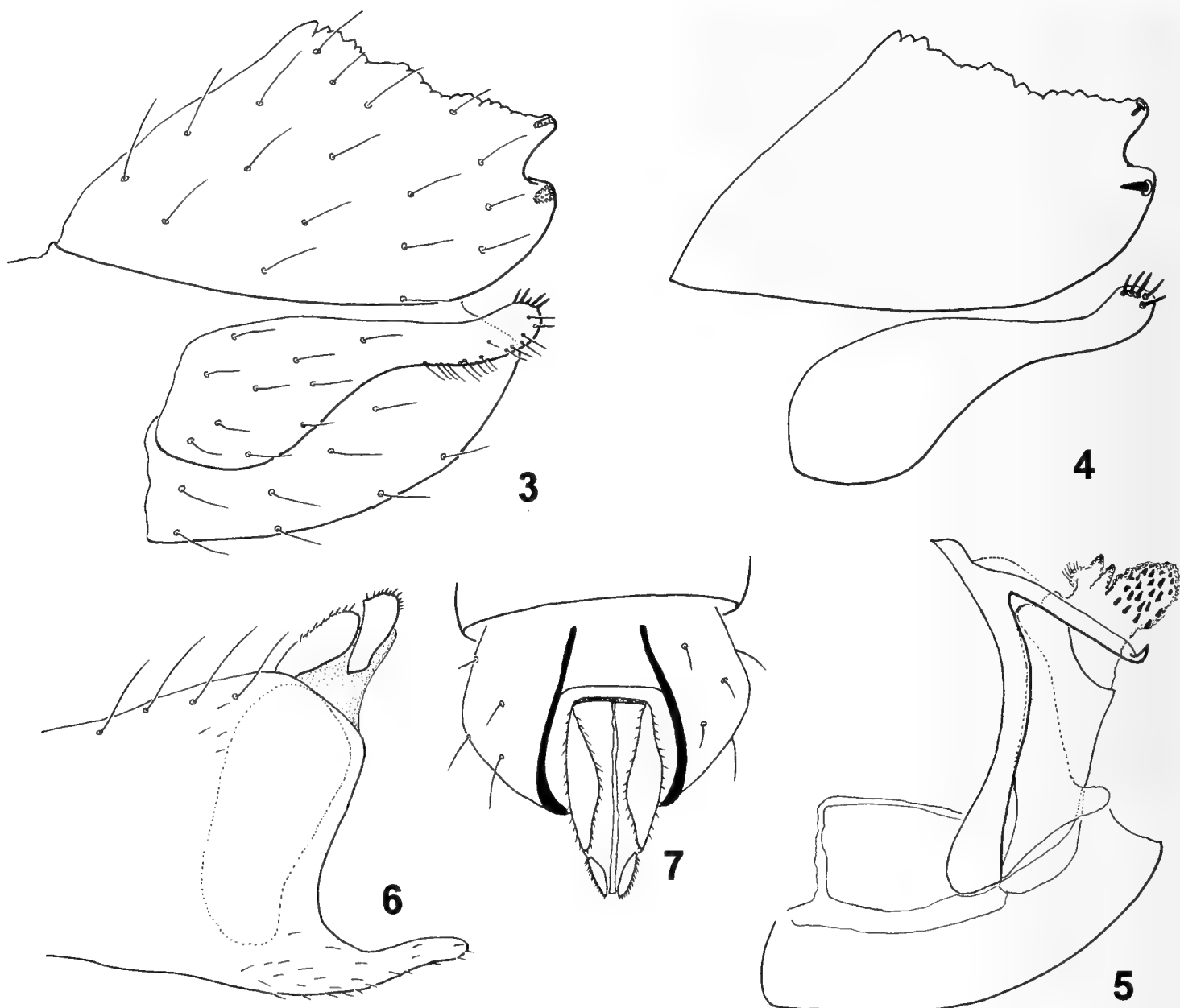
The *Chelifera multiseta* group includes species with a dark brown head, and a light brown to brown thorax; stigma faint, more or less elongate. The group contains *Chelifera multiseta*, *C. multisetoides*, and *C. insueta*. *C. malickyi*, recently described from Thailand (HORVAT 2002), is a close relative of this group due to thorax colouration and the shape of male genitalia.

Chelifera insueta Wagner & Leese sp. nov. (Figs 3-7)

Material. Holotype: 1♂ 25.06.1997 (ZMFK); Paratypes: 1♂ 06.06.1997 (NZSI); 1♂ 02.07.1997 (NHMB); further material: 2♀ 02.07.1997; 1♀ 05.07.1997; 3♀ 07.07.1997; 2♀ 08.07.1997; 1♀ 10.07.1997; 1♀ 12.07.1997; 1♀ 21.10.1997 (LFSS).

Description. Male. Head with yellow antenna and mouth parts. Thorax light brown, mesonotum with pair of lateral longitudinal brown streaks. Scutellum light brown, metanotum dark brown. Legs yellow, all tarsi with segments 4 and 5 blackish, more distinct in middle and hind tarsi. Middle tibia with about 17 elongate ventral setae. Abdominal tergites brown, sternites clear.

Genitalia. Hypandrium elongate, slightly bent, with caudal tip. Postgonite broad elongate, with long subapical horizontal appendage bearing short distal hook. Hy-



Figs. 3-7. *Chelifera insueta* sp. nov.: 3. genitalia, lateral view; 4. epandrium and cercus, inner view; 5. hypandrium and phallus, lateral view; 6. tip of female abdomen, lateral view; 7. tip of female abdomen, dorsal view.

pandrial process absent. Sheath of phallus is broad. Phallus upright, distal portion covered by numerous short spines. Epandrium elongate, basally quadrate, thinner in distal half, with 5 elongate bristles on inner tip. Cercus rhomboid, basal and anterodorsal margins smooth, posterodorsal margin irregularly serrate. Distal side with U-shaped incision, internally at tips of U with strong short setae.

Female. Colour pattern of head and thorax as in male. Middle tibia without elongate ventral bristles. Abdominal tergites brown with some lighter circular spots, sternites clear. Genitalia unique. Last abdominal segment uniformly brown, with white ventral, hook-shaped appendage (Figs 5-6, compare female of spec 3).

Measurements. Body length ♂ 4.8-5.5 mm, ♀ 3.8-5.0 mm. Wing length ♂ 4.2-4.9 mm, ♀ 3.7-4.9 mm.

Derivatio nominis. From *insuetus* (latin=unusual), concerning the shape of male and female genitalia.

Relations and remarks. It is difficult to decide whether males and females belong to the same species, but the abundance and amount of specimens of both sexes made it most probable for this species. The shape of the postgonite is unique, especially its elongate distal appendage and the construction of the phallus. In females the distal part of the abdomen with a broad dorsal 'plate' and the elastic elongate ventral appendage is unusual. It is similar to the female of *Chelifera* spec. 3, which differs in thoracic colouration.

***Chelifera multiseta* Wagner & Leese sp. nov.**
(Figs 8-11)

Material. Holotype: 1♂ 14.10.1996 (ZFMK); Paratype: 1♂ 24.04.1998 (NZSI); further material: 1♀ 24.10.1996 (ZFMK).

Description. Head dark brown, eye red, antenna and mouth parts yellow. Thorax light brown, mesonotum with pair of longitudinal brown streaks, increasing in width towards scutellum; streaks join before scutellum to form U-shaped pattern. Scutellum light brown, metanotum dark brown. Front legs entirely yellow, middle and hind legs yellow with tarsal segments 3-5 blackish. Abdominal tergites dark brown, sternites translucent.

Male genitalia. Hypandrium with blunt tip and 2 dorsal prolongations, anterior postgonite thin, elongate and slightly bent, distal hypandrial process shorter and straight, about 1/3 length of the postgonite. Phallus upright, just before flagellum with corona of black spines. Epandrium elongate, distally curved dorsally, inner side near apex with approx. 10 strong uniserial setae. Cercus rhomboid in lateral view, inner side along dorsal margin with irregular row of strong setae. In dorsal view cercus slightly bent, setae clearly visible to tip of cercus.

Measurements. Body length ♂ 3.2-4.0 mm, ♀ 2.7 mm. Wing length ♂ 3.3-4.3 mm, ♀ 3.2 mm

Derivatio nominis. Derived from the large number of setae on the inner side of cercus.

***Chelifera multisetoides* Wagner & Leese sp. nov.**
(Figs 12-15)

Material. Holotype: 1♂ 18.09.1996 (ZFMK); Paratype: 1♂ 31.03.1997 (NZSI).

Description. Male. Head black, antenna and mouth parts yellow. Mesonotum with pair of broad, laterally irregular brown streaks. Scutellum light brown, metanotum dark brown. Front legs entirely yellow, middle and hind legs yellow with tarsal segments 4 and 5 black, 3rd segment basally yellow, distally dark. Abdominal tergites dark brown, sternites translucent, clear.

Genitalia. Hypandrium with blunt tip and 2 dorsal prolongations; anterior postgonite thin, elongate and strongly bent, distal hypandrial process broad and half as long as postgonite. Phallus upright, just before flagellum with corona of black setae. Epandrium elongate sickle-shaped, distally on inner side near apex with approx. 6-8 strong uniserial setae. Cercus rectangular in lateral view, with row of strong setae on inner side along dorsal margin, that distally covers uppermost tip. In dorsal view cercus bent, setae clearly visible to tip of cercus.

Measurements. Body length 4.1-4.2 mm. Wing length 3.2 mm.

Relations. *C. multiseta* and *C. multisetoides* are close relatives, they can be clearly distinguished by the shape of the epandrium, the prolongations of the hypandrium, and the shape and pattern of the setae on the cercus.

Derivatio nominis. In general morphology, this species is very similar to *C. multiseta*.

***Chelifera rhombicercus* group**

Chelifera rhombicercus group species have a dark brown head and thorax (mesonotum at least), a distinct black stigma, antenna and mouth parts are yellow. Taxa included are *Chelifera rhombicercus*, *C. stauderae*, *C. curvata* and four undescribed species, which were represented by females only and could not be positively associated with males. The recently described *C. ornamenta* (China, Sichuan) (HORVAT 2002), is more distantly related to this group due to the lack of a stigma.

***Chelifera curvata* Wagner & Leese sp. nov.**
(Figs 16-17)

Material. Holotype: 1♂ 16.10.1997 (ZFMK); Paratype: 1♂ 13.10.1997 (NZSI).

Description. Male. Head black, antenna and mouth parts pale yellow. Thorax blackish brown, mesonotum shining, paler on distal third. Legs yellow, middle and hind legs with 3 terminal tarsal segments blackish. Middle tibia ventrally with row of 13 stronger setae. Abdominal tergites dark brown, tergites VII with U-shaped pattern, tergite VIII translucent; sternites I – V translucent, sternites I to VI translucent, VII slightly pigmented, VIII with thin anterior streak.

Genitalia. Black, hypandrium almost straight, distally thinner, with blunt tip, and basally with thin gonocoxal apodemes. Dorsal prolongations of hypandrium and phallus not visible. Epandrium evenly arched, with 1 strong seta on distal inner end, and few long setae along lower margin. Cercus evenly curved along lower margin. Dorsal margin sinuous, distal margin short truncate with 3 strong teeth, on upper and lower ends, and inner ventral prolongation. In dorsal view basal half of cercal lamellae almost parallel, more distally strongly divergent with 2 spines.

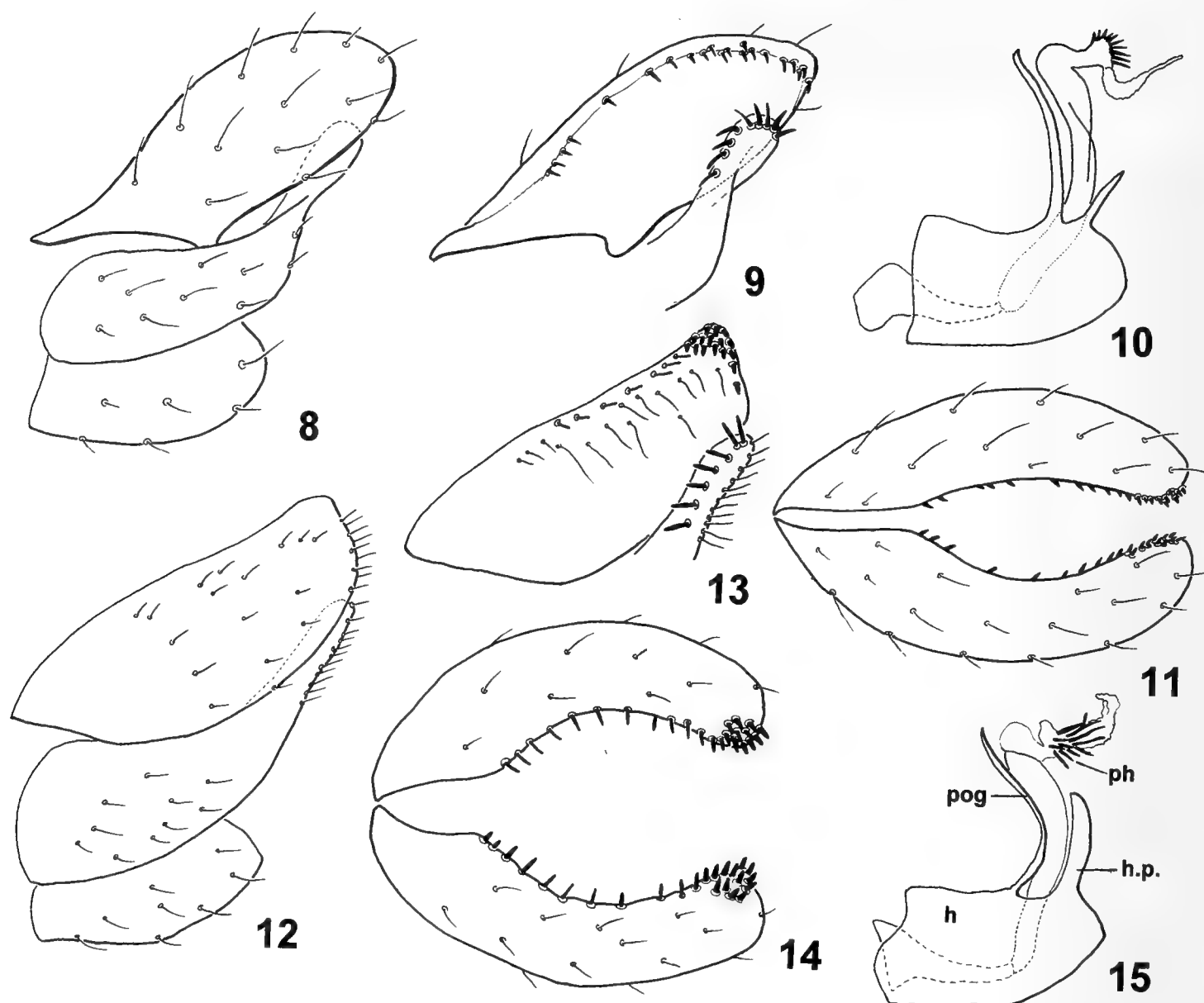
Measurements. Body length 4.3-5.8 mm. Wing length 3.7-4.5 mm.

Derivatio nominis. The strongly curved dorsal margin of the cercus is characteristic.

***Chelifera rhombicercus* Wagner & Leese sp. nov.**
(Figs 18-19)

Material. Holotype: 1♂ 27.08.1996 (ZFMK).

Description. Male. Head black, antenna and mouth parts pale yellow. Thorax dark brown, mesonotum paler on distal third. Legs yellow, middle and hind legs with 3 terminal tarsal segments blackish. Middle tibia ventrally with row of approx. 20 stronger setae. Abdominal tergites dark brown, colour pattern of tergites VI to VIII



Figs. 8-11. *Chelifera multiseta* sp. nov.: **8.** genitalia, lateral view; **9.** cercus and tip of epandrium, inner view; **10.** hypandrium and phallus, lateral view; **11.** cerci, dorsal view. **Figs. 12-15.** *Chelifera multisetoides* sp. nov.: **12.** genitalia, lateral view; **13.** cercus and tip of epandrium, inner view; **14.** cerci, dorsal view; **15.** hypandrium and phallus, lateral view. [h – hypandrium; pog – postgonite; ph – phallus; h.p. – hypandrial process].

U-shaped; sternites I – V translucent, sternites VI – VIII brownish along anterior margin.

Genitalia. Hypandrium slightly rounded and narrow, with blunt tip, basally with elongate gonocoxal apodemes. Dorsal prolongations of hypandrium and phallus not visible. Epandrium slightly bent, roughly triangular, no setae detected on distal end. Cercus large, rhomboid in lateral view, with 3 strong teeth on upper and lower ends of distal margin and inner ventral prolongation. In dorsal view basal half of cercal lamellae run almost parallel, then widely divergent with basal and distal spines.

Measurements. Body length 5.8 mm. Wing length 4.8 mm.

Derivatio nominis. Derived from the large, rhomboid cercus in lateral view.

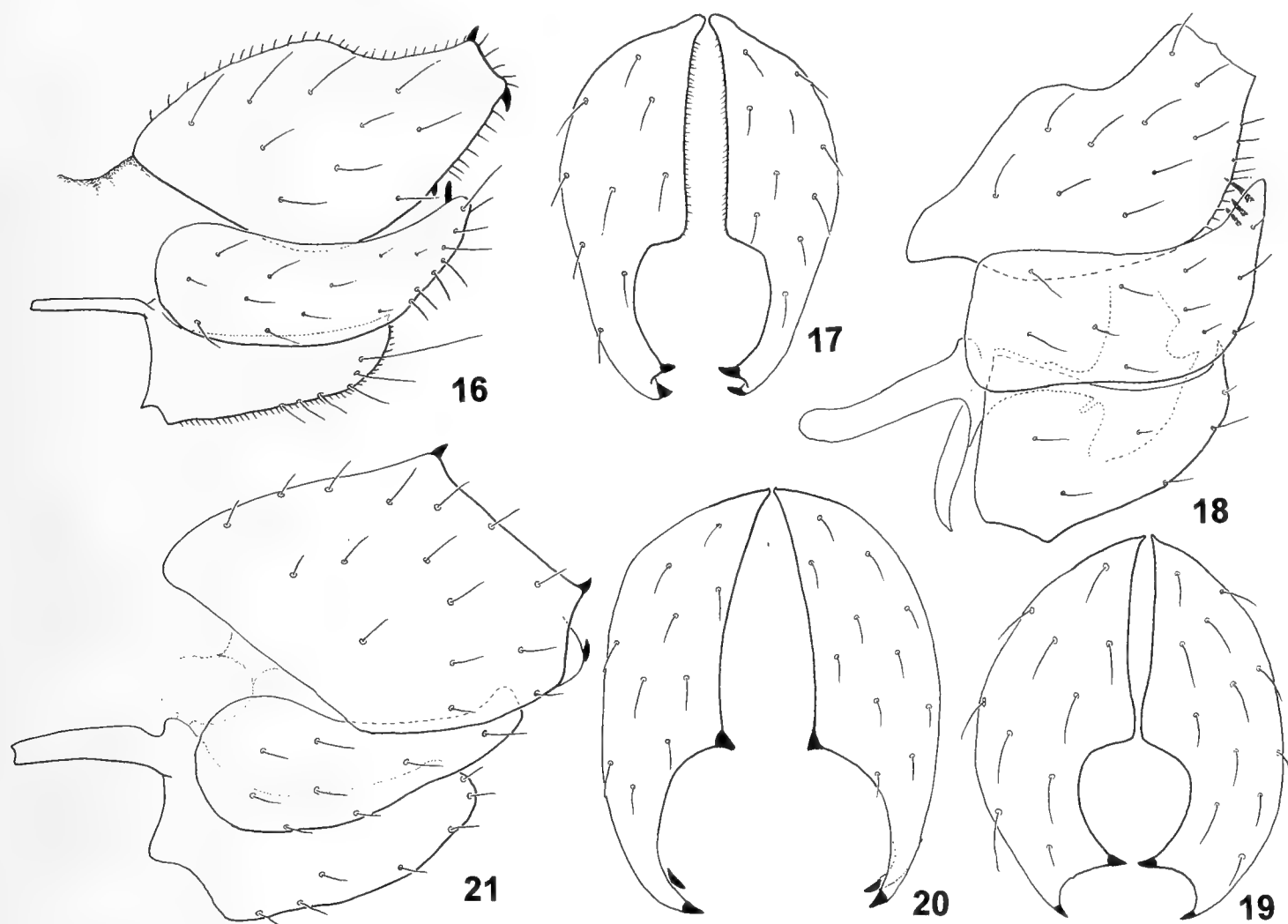
***Chelifera stauderae* Wagner & Leese sp. nov.**

(Figs 20-21)

Material. Holotype: 1♂ 25.09.1996 (ZFMK).

Description. Male. Head black, antenna and mouth parts pale yellow. Thorax uniformly blackish brown, mesonotum paler in caudal third, scutellum just as pale. Legs yellow, middle and hind legs with tarsal segments 3 – 5 blackish. Middle tibia ventrally with row of approx. 17 stronger setae. Abdominal tergites dark brown, colour pattern of tergites VI and VII U-shaped; sternites I – V translucent, sternites VI – VIII brownish along anterior margin.

Genitalia. Hypandrium narrowed distally with short upright tip, on both sides with elongate horizontal gonocoxal apodemes. Dorsal prolongations of hypandrium



Figs. 16-17. *Chelifera curvata* sp. nov.: 16. genitalia, lateral view; 17. cerci, dorsal view. **Figs. 18-19.** *Chelifera rhombicercas* sp. nov.: 18. genitalia, lateral view; 19. cerci, dorsal view. **Figs. 20-21.** *Chelifera stauderae* sp. nov.: 20. genitalia, lateral view; 21. cerci, dorsal view.

not detected. Phallus not visible due to heavy sclerotization and pigmentation of epandrium and cerci, ejaculatory apodeme strongly bent ventrally. Epandrium almost rectangular, only apicodorsal portion prolonged. Cercus irregularly shaped, in lateral view lower portion rounded with dorsal margin sinuous; upper distal margin almost straight. In dorsal view, inner margin of basal half of cercal lamellae run nearly parallel; beyond mid length inner margin almost circular with strong spines, and distally with further widening and further pair of spines.

Measurements. Body length 5.5 mm. Wing length 4.5 mm.

Derivatio nominis. Dedicated to Dipl.-Biol. A. Stauder a collaborator of the project. She is working on mayflies.

Relations. *Chelifera rhombicercas*, *C. stauderae* and *C. curvata* are close relatives. The shape of the epandrium, elongate gonocoxal apodemes, and the shape and pattern of the setae on the cerci clearly distinguish the males. Probably some of the females mentioned below belong to one of these species, however, we could not attribute them to males without any doubt.

Chelifera spec. 1

Material. 1♀ 24.09.1996; 1♀ 28.09.1996 (LFSS).

Description. Female. Head black, eyes black, shining reddish in light. Antenna and mouth parts yellow. Thorax entirely black. Wing with stigma. Legs pale yellow, 2 terminal tarsal segments brown. Tergites I – VI and basal half of tergite VII brown, tergite VIII brown.

Measurements. Body length 5.0-5.2 mm. Wing length 4.6-4.8 mm.

Chelifera spec. 2

Material. 1♀ 10.09.1996; 1♀ 11.09.1996; 1♀ 15.10.1996; 1♀ 16.10.1996; 1♀ 18.10.1996; 2♀ 02.11.1996; 1♀ 05.11.1996; 1♀ 16.10.1997 (LFSS).

Description. Female. Head black, eyes red, antenna and mouth parts yellow. Wing with stigma. Front legs entirely yellow, middle and hind legs yellow with tarsal segments 4 and 5 dark brown. Abdominal tergites dark brown, sternites translucent. Last abdominal segment uniformly black, with ventral hook-like appendage arising from basal half of last segment.

Measurements. Body length 5.1-6.3 mm. Wing length 4.3-6.3 mm.

Relations. The senior author noted similar construction of the female abdominal tip in some East African Hemerodromiinae of the genus *Drymodromia* Becker. Probably this is based on the different generic rank, an adaptation to some similar ecological demands (egg deposition habitat).

Chelifera spec. 3

Material. 1♀ 13.05.1997 (LFSS).

Description. Female. Head dark brown, eyes dark. Antenna and mouth parts yellow. Thorax laterally brown, dorsally with broad median dark brown streak all over thorax. Wing with stigma. Legs pale yellow, with 2 terminal tarsal segments brown. Tergites brown, abdominal sternites whitish. Tip of abdomen black.

Measurements. Body length 5.5 mm. Wing length 4.0 mm.

Chelifera spec. 4

Material. 1♀ 25.11.1997 (LFSS).

Description. Female. Head black, eyes black. Antenna and mouth parts yellow. Thorax uniformly black. Wing with stigma. Legs pale yellow, tarsal segments 4 and 5 brown. Tergites I – III brown, tergites IV – VIII with V-shaped white pattern in distal part of tergites, increasing in size caudally, abdominal sternites clear.

Measurements. Body length 4.3 mm. Wing length 4.0 mm.

Species incertae sedis

Chelifera accomodata Wagner & Leese sp. nov. (Figs 22-23)

Material. Holotype 1♂ 05. 06.1997 (ZFMK).

Description. Male. The only specimen is in poor condition, so that some features were not explicitly observed. Head brown, antenna and mouth parts yellow. Thorax uniformly brown. No stigma. Legs yellow, middle and hind legs with 2 terminal tarsal segments blackish. Middle tibia ventrally with row of 13 long dark setae. Abdominal tergites brown, sternites translucent.

Genitalia. Brown, hypandrium elongate rectangular, no projecting apodemes, dorsal prolongations not observed. Epandrium L-shaped, setose, with one strong seta on distal inner end, and another medially along dorsal margin, visible only in inner view. Cercus evenly curved along dorsal margin, apex strongly attenuated forming small short tip with strong seta. Front ventral almost straight, lower margin slightly sinuous, distal margin short and straight. Inner view of cercus with 3 strong spines along distal margin, and long seta opposite median seta of epandrium.

Measurements. Body length 4.0 mm. Wing length 4.0 mm.

Derivatio nominis. The species fits (accommodates), however with some doubt, into the *C. rhombicercus* species group.

Relations. This species is probably a close relative of *Chelifera stauderae*, *C. rhombicercus*, and *C. curvata*, but readily distinguished by the shape of the epandrium and its two large inner setae.

Chelifera brevidigitata Wagner & Leese sp. nov. (Figs 24-26)

Material. Holotype: 1♂ 16.11.1997 (ZFMK).

Description. Male. Head dark brown, mouth parts and antenna brownish yellow, terminal antennal segment darker. Thorax shining red brown. No colour pattern on thorax, specimen partly destroyed. Wing with brown stigma, veins intensively coloured. Legs orange yellow, segments 4 and 5 of middle and hind tarsi darker. Abdominal tergites brown.

Genitalia. Hypandrium elongate, slightly bent dorsally, dorsal prolongations not seen. Epandrium slightly bent, without prominent setae. Cercus with dorsal margin slightly bent, distally on inner side with irregular rows of short setae; front and lower margin almost straight. In dorsal view median portions of cercal lamellae slightly overlap, distally forming small circular incision.

Measurements. Body length 4.0 mm. Wing length 4.4 mm.

Derivatio nominis. Name is derived from the short ventral prolongation of the cerci.

Relations. The narrow hypandrium is superficially similar to *C. haeselbarthae*, however, body colouration and shape of remaining parts of the genitalia do not support this assumption.

Chelifera digitata Wagner & Leese sp. nov. (Figs 27-29)

Material. Holotype: 1♂ 09.07.1997 (ZFMK); Paratype: 1♂ 18.06.1997 (NZSI).

Description. Male. Head brown, antenna and mouth parts pale yellow. Thorax pale brown. Mesonotum with pair of lateral brown streaks. Scutellum and metanotum brown. No stigma. Legs pale yellow, distal tarsal segments darker. Middle tibia in basal half with row of about 13 long dark setae. Abdominal tergites brown, remaining tergites and sternites clear.

Genitalia. Hypandrium short triangular, with 2 dorsal prolongations, postgonite strong and S-shaped, distal hypandrial process short and straight. Phallus upright, not fully extruded, distally with few short spines. Epandrium basally broad, distally thinner and strongly bent dorsally, tip with one long inner seta. Cercus roughly triangular, basal and distal margins almost straight, dor-

sal rim basally evenly bent, distally with deep incision, forming narrow dorsal prolongation with 5 strong inner setae; another single seta located on inner side near middle of distal margin.

Measurements. Body length 2.1-2.7 mm. Wing length 1.8-2.1 mm.

Derivatio nominis. Name is based on the dorsal prolongation of the cerci.

Relations. The species is unique in the possession of an almost median dorsal prolongation of the cerci with few strong setae, and the upright terminal portion of the epandrium, with a strong elongate seta.

***Chelifera haeselbarthae* Wagner & Leese sp. nov.**
(Figs 30-32)

Material. Holotype: 1♂ 11.05.1997 (ZFMK); 2♂ 17.05.1997; 1♂ 1♀ 23.05.1997; 1♀ 24.05.1997; 1♂ 25.05.1997; 1♂ 28.05.1997; 1♂ 2♀ 30.05.1997; ; 1♀ 01.06.1997; 2♂ 1♀ 02.06.1997; 2♂ 1♀ 03.06.1997; 1♀ 11.06.1997; 1♀ 22.06.1997; 1♀ 28.06.1997; 1♀ 06.10.1997. All males are paratypes and deposited at NZSI, NHMB, and LFSS.

Description. Head brown, antenna and mouth parts yellow. Thorax pale yellow. Mesonotum with pair of longitudinal brown streaks, basally narrow, distally increasing in width. Scutellum yellow, metanotum brown. Legs pale yellow, middle and hind tarsi with segments 4 and 5 brown. Wing without stigma. Abdominal tergites I – IV little pigmented, remaining tergites and sternites clear. Female with abdominal segments I to VI pigmented, remaining sclerites translucent.

Male Genitalia. Hypandrium elongate, slightly bent ending in dorsal tip. Postgonite broad, with small basal and larger caudal bulge. Phallus upright, not fully extruded, median portion covered by tuft of setae. Epandrium thin, sickle-shaped, with two elongate bristles on inner distal third. Cercus oval, with inner basal sclerite bearing 2 long setae; along dorsal margin with 1 or 2 irregular rows of setae, and along distal margin with row of 7 short strong setae.

Measurements. Body length ♂ 3.1-3.7 mm, ♀ 2.9-4.1 mm. Wing length ♂ 3.0-3.4 mm, ♀ 3.5-4.3 mm.

Derivatio nominis. Dedicated to Mrs Carola Haeselbarth, who strongly supported the field work.

Relations. The shape of the cerci, the elongate epandrium and the narrow hypandrium are specific. There is no evident relation to any presently known *Chelifera* in the Himalayas.

***Chelifera* spec. 5**

Material. 1♀ 09.10.1996; 1♀ 26.10.1997 (LFSS).

Description. Female. Head with antenna and mouth parts yellow. Thorax yellow brown, mesonotum with

pair of lateral dark streaks. Scutellum yellow brown, metanotum darker. Wing with elongate faint stigma. Legs light yellow, segments 4 and 5 of middle and hind tarsi blackish. Middle tibia without bristles. Abdominal sternites clear, tergites I – VII and basal half of tergite VII brown, tergite VIII yellow, tip of abdomen black.

Measurements. Body length 3.5 mm. Wing length 3.2 mm.

***Chelifera* spec. 6**

Material 1♀ 26.06.1997 (LFSS).

Description. Female. Head brown, eyes black. Antenna and mouth parts yellow. Thorax uniformly brown. Wing without stigma. Legs pale yellow, tarsal segment 4 and 5 of mid and hind legs light brown. Tergites brown, sternites translucent.

Measurements. Body length 4.0 mm. Wing length 4.6 mm.

Relations. The female species 5 and 6 could not be assigned to males without any doubt, consequently these two forms were left untreated.

Genus *Hemerodromia* Meigen, 1822

Type-species: *Tachydromia oratoria* Fallén (des. of RONDANI, 1856: Dipt. Ital. Prodromus 1: 148).

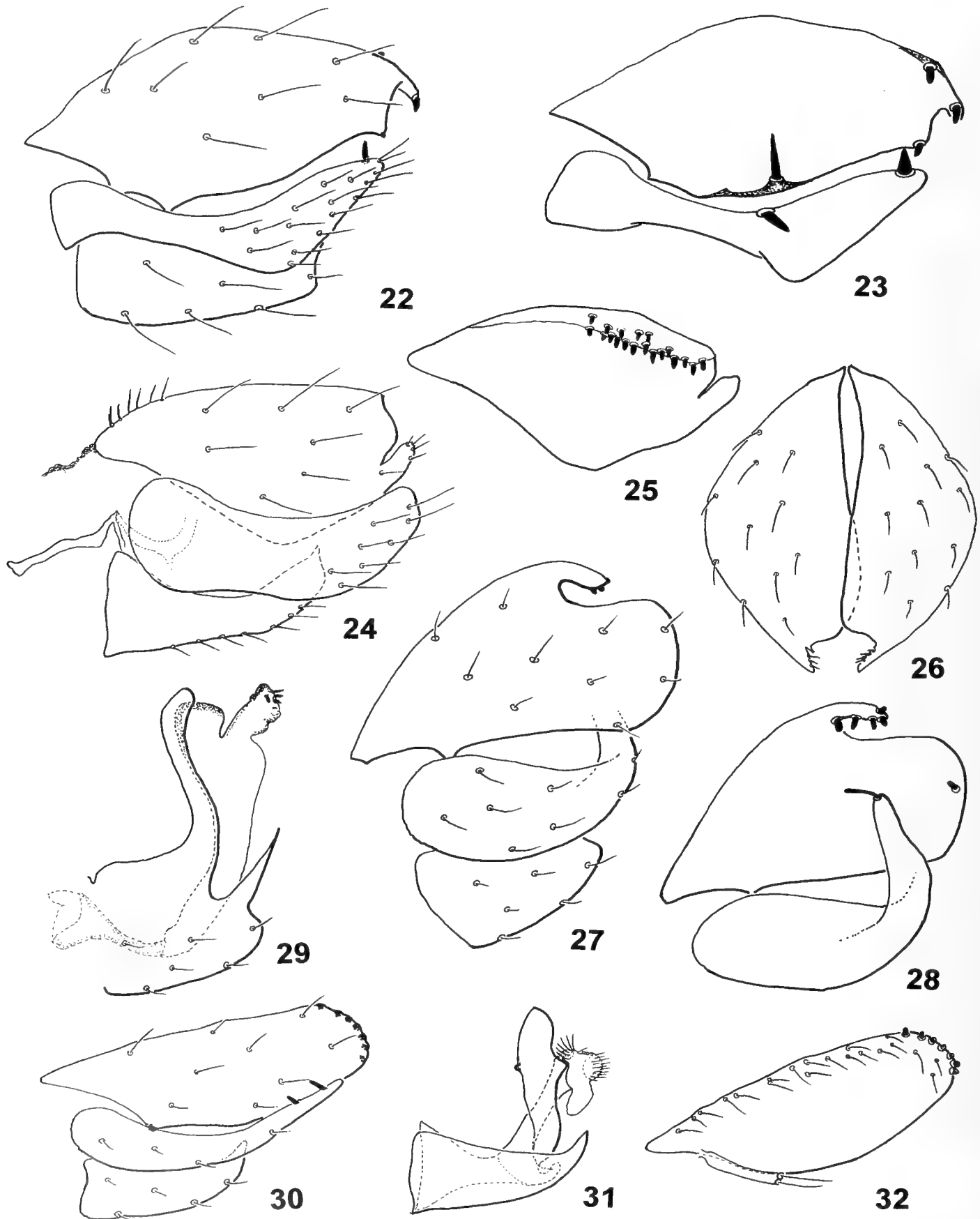
The genus in general contains small species with raptorial front legs, wing without discal cell, i.e. only one cross-vein between M_{1+2} and M_3 and no anal cell. SMITH (1965) described several new species of *Hemerodromia* from Nepal and reviewed Brunetti's taxa from the early Twentieth century. We borrowed specimens of all species available in the British Museum (Nat. Hist.) for comparison, and finally found that most species collected on the Naggar stream were new to science. Key to Himalayan species in Appendix II.

***Hemerodromia acutata* Grootaert, Yang & Saigusa, 2000** (Figs 33-35)

Material. 1♂ 23.07.1996 (LFSS).

Description. Male. Head brown, eyes reddish, mouth-parts and antenna yellow. Thorax light brown; mesonotum with median brown streak, thin in front increasing in width towards light brown scutellum; metanotum dark brown. Legs yellow, distal tarsal segment (t_5) darker. Abdomen with segments I and VIII yellow, tergites II to VII brown.

Genitalia. Hypandrium elongate and narrow, in lateral view with upright distal tip; caudal end with brush of long setae. Ejaculatory apodeme forms an elongate thin clip, caudal tip thinner than median part. Epandrium rhomboid, distally with tuft of short setae, no epandrial lobe. Cercus elongate in lateral view, in dorsal view semicircular, inner margin with strong sub-apical seta, and 2 elongate apical setae.



Figs. 22-23. *Chelifera accomodata* sp. nov.: 22. genitalia, lateral view; 23. cercus and tip of epandrium, inner view. **Figs. 24-26.** *Chelifera brevidigitata* sp. nov.: 24. genitalia, lateral view; 25. cercus, inner view; 26. cerci, dorsal view. **Figs. 27-29.** *Chelifera digitata* sp. nov.: 27. genitalia, lateral view; 28. cercus and tip of epandrium, inner view; 29. hypandrium and phallus, lateral view. **Figs. 30-32.** *Chelifera haeselbarthae* sp. nov.: 30. genitalia lateral view; 31. hypandrium and phallus, lateral view; 32. cercus, inner view.

Measurements. Body length 3.2 mm. Wing length 2.8 mm.

Relations. GROOTAERT et al. (2000) described this species from China, (Yunnan province, Menglun). They reported close relations to *H. guangxiensis* YANG & YANG, from Yunnan and Guangxi. The latter species has a single longitudinal streak on the mesonotum, whereas *H. acutata* has two. Because specimens from the present study have only one streak, confusion about species identity remains and a re-study of holotypes is absolutely necessary.

***Hemerodromia chitoides* Wagner & Leese, sp. nov.**
(Figs 36-38)

Material. Holotype: 1♂ 01.09.1996 (ZFMK). Paratypes: 1♂ 09.11.1996; 1♂ 18.11.1996; 1♂ 23.11.1996. (♂ deposited at NZSI, NHMB, and LFSS). Further material: 1♀ 28.08.1996; 1♀ 15.10.1996 (LFSS).

Description. Head dark brown, mouthparts and antenna yellow. Thorax yellow; pro-, meso-, and metanotum and scutellum with broad brown streak increasing in width caudally, scutellum and metanotum entirely brown. Legs yellow, distal tarsal segment (t_5) darker. Abdominal segment I yellow, tergites II to VII brown. Female sternite VII distally and terminal segments entirely brown.

Male Genitalia. Dark brown. Hypandrium sickle-shaped, slightly bent upwards, distally thinner. Phallus sclerites faintly pigmented, straight. Epandrium approximately triangular, with fringe of setae along lower distal margin, inner epandrial lobe small with strong sub-apical hook on the inner side. Cercus elongate triangular in lateral view with a pair of inner apical strong setae, in dorsal view medially open semicircular, basally wide, and distally with 3 pairs of inner tips converging medially.

Measurements. Body length ♂ 2.9-3.5 mm, ♀ 3.5 mm. Wing length ♂ 2.6-2.9 mm, ♀ 2.7-2.8 mm.

Derivatio nominis. Similar to *Hemerodromia chita* Smith

Relations. Superficially this species is similar to *H. chita* Smith, 1965. Both species share an inner epandrial lobe, but the general shape of this lobe, the number of setae and a prominent ventral hook clearly distinguishes this new species. The epandrium is shorter and stouter in the new species and the cerci are upright.

***Hemerodromia elongatiodes* Wagner & Leese, sp. nov.** (Figs 39-41)

Material. Holotype: 1♂ 26.07.1996 (ZFMK).

Description. Male. Head brown, eye reddish, mouthparts and antenna yellow. Thorax light brown; mesonotum with light brown median streak; scutellum light brown, metanotum dark brown. Front legs lost, middle and hind legs light brown, distal tarsal segment (t_5)

darker. Abdomen with segments I and VIII yellow, tergites II to VII brown.

Genitalia. Hypandrium similar to *Chelifera*; short and stout with 2 pairs of dorsal prolongations, basal projection elongate and boot shaped, distal projection short and serrate. Epandrium long and narrow, slightly bent upwards, with three sub-apical inner prominent spines. Cercus elongate rectangular with 5 or 6 short strong spines along inner distal margin.

Measurements. Body length 2.8 mm. Wing length 2.3 mm.

Derivatio nominis. Name is based on the elongate epandrium.

Relations. The generic assignment of this species is uncertain. On the basis of the wing venation (no discal and anal cell), it is a member of *Hemerodromia*. However, on the basis of male genitalia, and in particular two pairs of dorsal prolongations on the hypandrium is characteristic of *Chelifera* Macquart. There are no similarities with taxa already described from this region.

***Hemerodromia rhomboides* Wagner & Leese, sp. nov.**
(Figs 42-44)

Material. Holotype: 1♂ 25.07.1997 (ZFMK).

Description. Male. Head brown, mouthparts and antenna yellow. Pronotum light brown, mesonotum basally with 2 lateral brown streaks that join right in front of scutellum to form U-shaped pattern; scutellum and metanotum brown. Legs entirely yellow. Abdomen with segments I and VIII yellow, tergites II to VII brown.

Male Genitalia. Hypandrium semicircular, almost bare; encloses solid straight and distally bilobed phallus. Epandrium rhomboid with fringe of long setae along ventral and distal sides. Cercus approximately triangular in lateral view, with basal U-shaped incision; inner side with dorsal field of short strong setae, and few longer setae caudally.

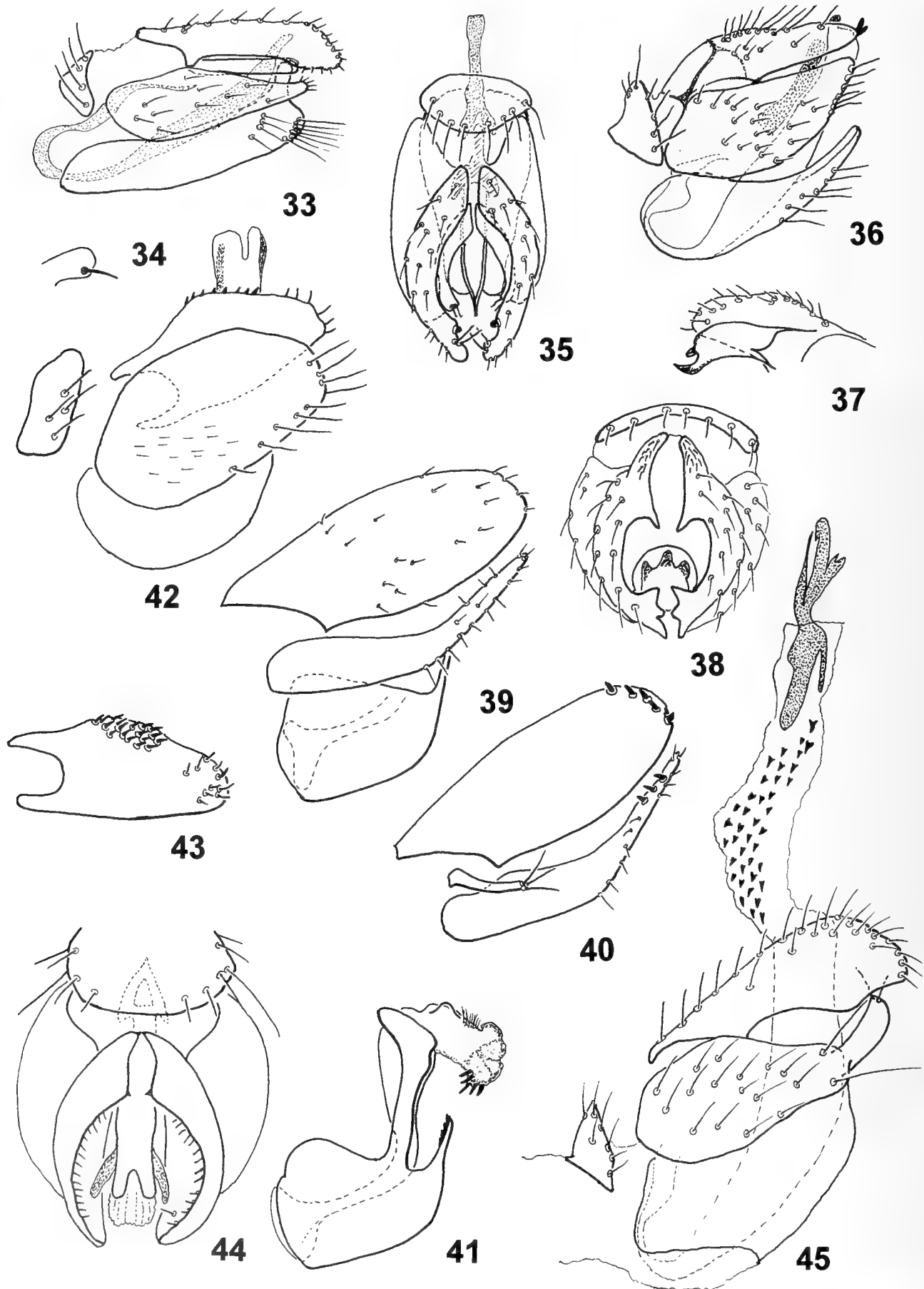
Measurements. Body length 3.3 mm. Wing length 3.0 mm.

Derivatio nominis. Name is derived from the rhomboid shape of the epandrium.

Relations. This species is readily distinguished from its congeners by the shape of the genitalia and the cerci in particular.

***Hemerodromia spinosa* Wagner & Leese sp. nov.**
(Fig. 44)

Material. Holotype: 1♂ 05.05.1997 (ZFMK); 1♀ 22.05.1997 (LFSS); paratype: 1♂ 30.05.1997 (NZSI).



Figs. 33-35. *Hemerodromia acutata* Grootaert, Yang & Saigusa: 33. genitalia, lateral view; 34. tip of cercus, inner view with seta; 35. genitalia, dorsal view. Figs. 36-38. *Hemerodromia chitaoides* sp. nov.: 36. genitalia, lateral view; 37. tip of epandrium and epandrial lobe, inner view; 38. genitalia, dorsal view. Figs. 39-41. *Hemerodromia elongatoides* sp. nov.: 39. genitalia, lateral view; 40. epandrium and cercus, inner view; 41. hypandrium and phallus, lateral view. Figs. 42-44. *Hemerodromia rhomboides* sp. nov.: 42. genitalia, lateral view; 43. cercus, inner view; 44. genitalia, dorsal view. Fig. 45. *Hemerodromia spinosa* sp. nov., genitalia, lateral view.

Description. Head dark brown, eye reddish, mouthparts and antenna yellow. Thorax orange; pro- and mesonotum with central blackish broad streak, scutellum and metanotum entirely black. Legs orange-yellow. Male abdomen with segments I yellow, tergites II to VI brown, genitalia black. Female abdomen with tergite VII yellowish, segment VIII and genitalia dark.

Male Genitalia. Hypandrium rectangular, phallus elongate thick, distally with very long extruded slightly sclerotized sac, basally with numerous spines and distally with irregularly shaped sclerite. Epandrium consists of elongate oval base and short bare distal portion with 2 distal setae. Cercus wider distally, basal portion only half as wide as distal part; dorsal margin with fringe of setulae.

Measurements. Body length ♂ 3.4-3.5 mm, ♀ 4.0 mm. Wing length: ♂ 2.8-3.0 mm, ♀ 3.0 mm.

Derivatio nominis. Derived from the numerous spines on the phallic sheath.

Relations. The shape of the cerci and the distal attenuated elongation of the epandrium are distinctive features of this species.

Hemerodromia spec. 1

Material. 1♀ 20.10.1997 (LFSS).

This female differs from other specimens by the overall coloration. Mesonotum pale brown in proximal two-thirds, darker in caudal third. Abdomen with segment VII and distal segments brown.

Measurements. Body length 3.0 mm. Wing length 2.8 mm.

Hemerodromia spec. 2

Material. 1♀ 12.09.1996 (LFSS).

This specimen differs from all species described by entirely yellow thorax, including scutellum and metanotum. Abdominal tergite I yellow, tergites II-VII brown, sternite VII brown.

Measurements. Body length 3.5 mm. Wing length 3.3 mm.

Comment. Although by means of the colour pattern these two females differ from all congeners collected at this site, no new species were named because males have not been associated.

Subfamily Trichopezinae

Genus *Heleodromia* Haliday, 1833

Type-species: *H. immaculata* Haliday (des. of CURTIS 1834: Brit. Ent. 11: pl. 513).

Heleodromia includes species with slightly elongate mouthparts, front legs not raptorial, and wings with a simple cubital vein. Males share characteristically bean-shaped genitalia, female abdominal tergite VII with

conspicuous fringe of long fine setae and tergite X with strong spines. Key to Himalayan species in Appendix III. The holotype of *H. obscura* (Brunetti) was not examined.

Heleodromia rami Wagner & Leese sp. nov.

(Figs 46-47)

Material. Holotype: 1♂, 09.04.1997 (ZFMK).

Description. Male. Body light brown, thorax glossy metallic. Head with 6-7 postocular bristles and fine setae on ventral part of head. Mesonotum with at least 1 ac and 4 dc. Legs brown, fore femur distally and fore tibia basally lighter. Abdomen with eight segments, tergite VIII in lateral view with elongate dorsal prolongation, tip blunt in dorsal view.

Genitalia. Bean shaped. Hypopygium elongate. Dorsal part of the genitalia distally wider and higher, with fringe of elongate fine setae along frontal rise. Posteriorly lies short thin prolongation with 1 long bristle and broad prolongation with dorsal fringe of short setae. Within genital chamber lies upright and distally Y-shaped ejaculatory apodeme.

Measurements. Body length 3.8 mm. Wing length 3.2 mm.

Derivatio nominis. Dedicated to the late Mr. Sita RAM.

Relations. About one dozen Palearctic taxa of *Heleodromia* have been described and figured (WAGNER 1985, NIESIOŁOWSKI 1986, SAIGUSA 1963), and recently two species were recorded from Baltic amber (HOFFEINS et al. 1998; WAGNER et al. 2000). The only species known from the Himalayas so far are *H. obscura* Brunetti, 1913 (Simla, Himachal – holotype not examined), *H. hilo* Smith, 1965 (Nepal, Taplejung district), and *H. ausobskyi* Wagner, 1983 (Nepal, Ilam district). *Heleodromia rami* is distinguished by the prominent prolongation of tergite VIII, by the short and stout hypopygium, and the shape of the dorsal appendages of the genitalia.

Heleodromia spp.

Material. 1♀ 18.12.1996; 1♀ 29.11.1996 (LFSS).

Both females differ in size and body coloration, and belong to different species. Probably they are even not conspecific with the above male. Wings without stigma. Mesonotum with at least 1 ac and 4 dc.

Measurements. Body length 2.8 / 4 mm. Wing length 3.4 / 5.8 mm.

Subfamily Clinocerinae

Genus *Clinocera* Meigen, 1803

Type-species: *C. nigra* Meigen, 1804 (subsequent monotypy)

Clinocera was the most diverse genus in the collection of aquatic Empididae. Adult males are characterized by lower margin of face without notch, apical filament of phallus non-articulated, and R_1 lacking macrotrichia.

The species belong to the *Clinocera lineata* or the *C. nigra*-group (SINCLAIR 1995) and are characterized by a remarkably large and within the group strikingly variable surstylus, whereas the clasping cercus is more or less simple, and upright. The phallus possesses a short apical filament. Transition between phallus and filament distinguishes both groups. Wing genotypically, light brown translucent without stigma. All species have almost identical numbers of setae on head and thorax: 1 oc, 5-8 poc, 1 pb, 2-3 ac, and 5 dc; scutellum with 1 pair of bristles. The main specific features are size and shape of male genital structures, in particular that of the surstylus. Key to Himalayan species in Appendix IV.

Clinocera lineata group

Species of this group are characterised by a thin, elongate and upright clasping cercus, the distal end of the phallus increasing in width with a clear borderline between phallus and flagellum.

Clinocera cuspidata Wagner & Leese sp. nov.

(Figs 48-49)

Material. Holotype: 1♂ 15. 11.1997 (ZFMK); paratype: 1♂ 01. 03.1997 (NZSI).

Description. Male. Head black. Thorax dark brown. Legs light brown. Front femur with central row of 4 bristles, length $\frac{1}{4}$ femur diameter, and central row of 5 bristles, approx. $\frac{1}{3}$ femur diameter.

Genitalia. Short triangular hypandrium. Phallus strong, slightly bent, tip distinctly above dorsal margin of surstylus, flagellum short, basally wide. Epandrium quadrate. Clasping cercus simple, upright, tip spearhead-shaped; along inner side with proximo-dorsal row of short strong spines. Surstylus large, basally and medially wide, with short less prominent tip, and along distal margin with fringe of long fine setae. Subepandrial sclerite Y-shaped with elongate proximal, and short median prolongations. Cercal plates elongate oval with row of long setae.

Measurements. Body length 3.1-3.6 mm. Wing length 3.2-3.5 mm.

Derivatio nominis. Derived from the spearhead-shaped clasping cercus.

Clinocera longicercus Wagner & Leese sp. nov.

(Figs 50-51)

Material. Holotype: 1♂ 24. 11.1997 (ZFMK); paratypes: 1♂ 27. 12.1996; 1♂ 05. 01.1997; 1♂ 19. 01.1997; 1♂ 23. 01.1997; 1♂ 1♀ 05. 02.1997; 1♂ 27. 02.1997; 1♂ 21. 11.1997; 1♂ 27.

11.1997; 1♂ 11. 12.1997. (3 paratypes + 1♀ (NHMB); 3 paratypes NZSI and LFSS).

Description. Male. Head brown-black, 1 oc, and about 7 uniserial poc. Thorax dark brown, shining. Legs brown, ventrally yellow-brown. Front femur with central row of 8-10 short and lateral row of 6-7 longer bristles.

Genitalia. Small triangular hypandrium. Phallus thick, distally increasing in diameter; tip at dorsal margin of clasping cercus, flagellum half length of basal portion. Epandrium quadrate, dorsal edge convex. Clasping cercus simple, upright and thin; inner face with few setae and some strong spines at tip. Surstylus large, basally and medially wide, with short thin tip, and fringe of fine setae along caudal margin. Subepandrial sclerite Y-shaped but with three tips, one towards clasping cercus, two towards surstylus. Cercal plate elongate thin with row of long setae.

Measurements. Body length ♂ 2.9-3.3 mm, ♀ 3.0 mm. Wing length ♂ 2.9-3.4 mm, ♀ 2.9 mm.

Derivatio nominis. Name derived from the upright, slim, elongate clasping cercus.

Clinocera marginesetosa Wagner & Leese sp. nov.

(Figs 52-53)

Material. Holotype: 1♂ 01.03.1997 (ZFMK); paratype: 1♂ 26.10.1997 (NZSI).

Description. Male. Head black, 1 oc, and 6-8 uniserial poc. Thorax dark rusty-brown. Legs light brown, coxae and femura laterally yellowish. Front femur with central row of 7 and lateral row of 5 bristles, length $\frac{1}{2}$ of femur diameter.

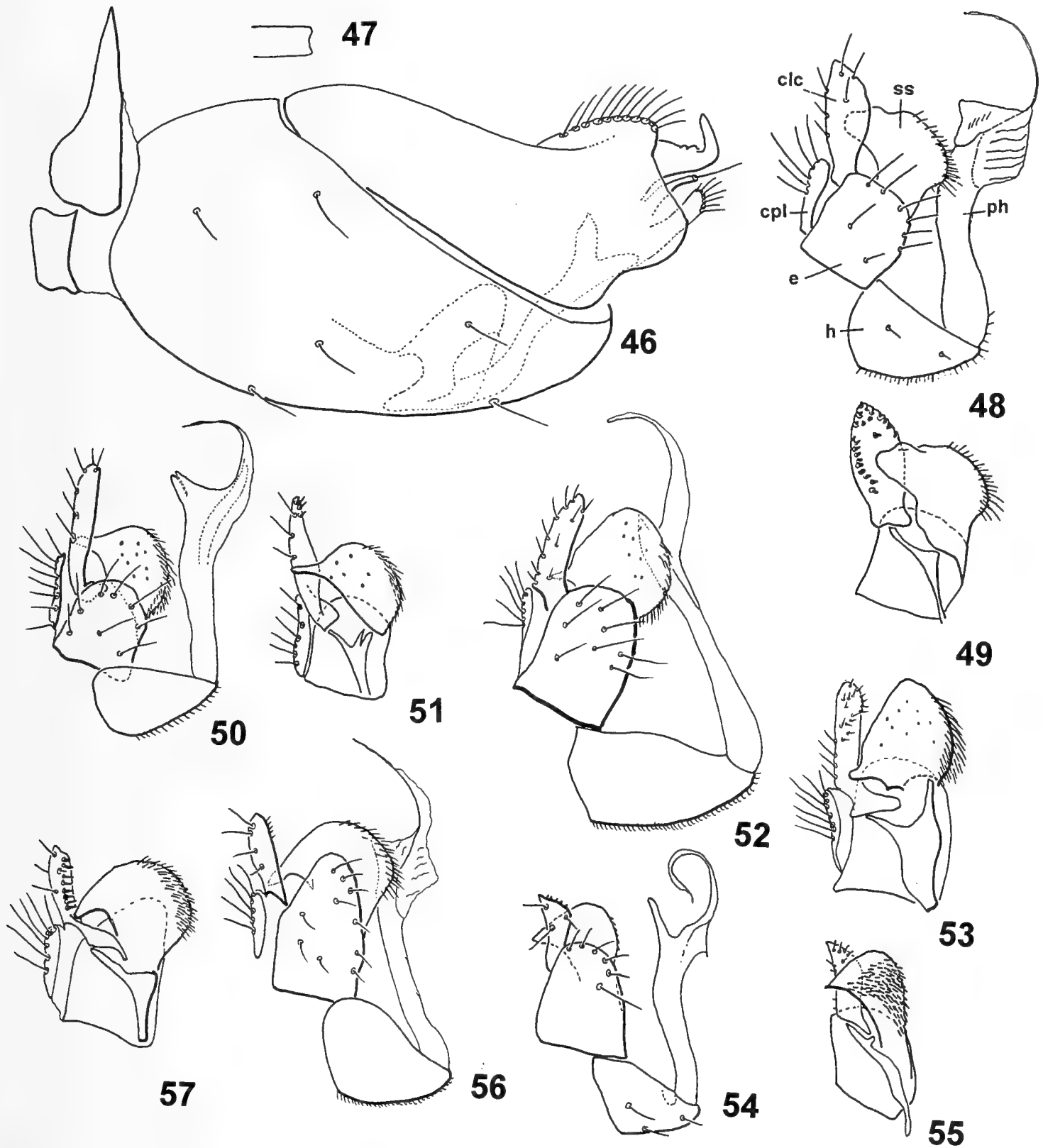
Genitalia. Elongate rhomboid hypandrium. Phallus thin, tip distally of surstylus dorsal margin, flagellum basally wide, slightly bent upward. Epandrium upright, rectangular with rounded edges. Cercal plate elongate with row of long fine setae. Clasping cercus simple, upright in lateral view; inner view basally with short strong caudal appendage. Surstylus very large almost oval, with short proximal tip and with setae along caudal margin. Subepandrial sclerite clearly Y-shaped, with arms of subequal length. Cercal plate thin, elongate.

Measurements. Body length 3.5-3.6 mm. Wing length 3.4-3.8 mm.

Derivatio nominis. Derived from the setose distal margin of the surstylus.

Clinocera minutissima Vaillant (Figs 54-55)

Material. 1♀ 06. 09.1996; 1♂ 15.10.1996; 1♀ 23. 10.1996; 2♀ 10. 11.1996; 1♀ 13. 11.1996; 1♀ 24. 01.1997; 1♂ 21.04.1997; 1♂ 09.11.1997; 1♂ 17.11.1997. (all LFSS)



Figs. 46-47. *Heleodromia rami* sp. nov.: 46. genitalia, lateral view; 47. tip of tergite VIII, dorsal view. **Figs. 48-49.** *Clinocera cuspidata* sp. nov.: 48. genitalia, lateral view; 49. cpl, e, clc and ss, inner view. **Figs. 50-51.** *Clinocera longicercus* sp. nov.: 50. genitalia, lateral view; 51. cpl, e, clc and ss, inner view. **Figs. 52-53.** *Clinocera marginesetosa* sp. nov.: 52. genitalia, lateral view; 53. cpl, e, clc and ss, inner view. **Figs. 54-55.** *Clinocera minutissima* Vaillant: 54. genitalia, lateral view; 55. e, clc and ss, inner view. **Figs. 56-57.** *Clinocera stackelbergi* Vaillant: 56. genitalia, lateral view; 57. cpl, e, clc and ss, inner view. (cl-clasping cercus; cpl-cercal plate; e-epandrium; h-hypandrium; ph-phallus; ss-surstylus)

Description. Head blackish, eyes blackish, 1 oc, and 5-8 uniserial poc. Thorax dark brown, lighter in ♀. Legs yellow brown, coxae dorsally brown, laterally yellow. Front femur with 7-9 long fine setae in two rows ventrally. Empodium, pulvilli, claws subequal in length, and 0.5 times the length of tarsal segment 5. Abdomen brown.

Male genitalia. Small, hypandrium rhomboid. Phallus strong, slightly bent with elongate front upright tooth, and distal flagellum. Epandrium rounded triangular, clasping cercus axe-shaped with several stronger bristles along inner dorsal margin. Surstylus large, distally wider, dorsally rounded, with sharp frontal tip, setose on inner central area. Subepandrial sclerite slightly bent with short subapical tip. Cercal plate small.

Measurements. Body length ♂ 2.7-2.8 mm, ♀ 2.5-3.3 mm. Wing length ♂ 2.6-2.7 mm, ♀ 2.6-3.3 mm.

***Clinocera stackelbergi* Vaillant (Figs 56-57)**

Material. 1♂ 17. 11.1997(LFSS).

Description. Male. Head dark, eye black, 1 oc, and 6 uniserial poc.

Thorax dark brown. Legs brown, coxae and femura laterally lighter. Front femur with central row of 7-8 and lateral row of 5 bristles, 1/3 as long femur diameter.

Genitalia. Small, hypandrium triangular. Phallus thin, tip below dorsal margin of surstylus, flagellum slightly bent upward, basal part very wide. Epandrium upright, rhomboid with rounded edges. Cercal plate elongate oval. Clasping cercus straight in lateral view; in inner view with elongate caudal appendage. Surstylus very large, increasing in width medially, with sharp proximal tip and setae along the upper distal margin. Subepandrial sclerite slightly bent with strong medial tip towards the surstylus, and thin elongate tip towards the clasping cercus.

Measurements. Body length 3.5 mm. Wing length 3.2 mm.

***Clinocera nigra* group**

This species group is distinguished by its phallus lacking almost any transition towards the flagellum.

***Clinocera lunata* Wagner & Leese sp. nov.**
(Figs 58-59)

Material. Holotype: 1♂ 16. 11.1997 (ZFMK); paratype; 1♂ 05.12.1997 (NZSI).

Further material. 1♀ 21. 01.1997; 1♀ 03. 06.1997; 1♀ 29.11.1997 (LFSS).

Description. Male. Head blackish, 1 oc, and 5-6 uniserial poc. Thorax black. Pronotum with 1 pb, mesonotum black, with 2 ac, and 5 dc. Scutellum with 1 pair of bris-

gles. Legs black. Front femur with central row of 7 bristles 1/3 femur diameter, and central row of 6 bristles, length 1/2 femur diameter.

Genitalia. Elongate hypandrium. Phallus elongate thick, almost straight; tip distinctly above dorsal margin of surstylus, flagellum very short. Epandrium upright, rhomboid. Clasping cercus simple, distally rectangular, on inner side with dorsal area of strong spines, basally setose. Surstylus large sickle-shaped, widest medially, with prominent proximal tip, along distal margin with fringe of long fine setae. Subepandrial sclerite upright with very short prolongation towards surstylus and stronger part towards clasping cercus. Cercal plates elongate oval with row of long setae.

Female similar to male, coloration lighter and front femur without long bristles.

Measurements. Body length ♂ 4.3-5.2 mm, ♀ 3.7-4.6 mm. Wing length ♂ 4.1-4.5 mm, ♀ 4.0-4.4 mm.

Derivatio nominis. Derived from the sickle-shaped, large surstylus.

***Clinocera lunatoides* Wagner & Leese sp. nov.**
(Figs 60-61)

Material. Holotype: 1♂ 17.12.1997 (ZFMK); 1♀ 13.12.1997 (LFSS).

Description. Head, thorax and legs dark brown. Legs brown. Front femur with biserial bristles, 5 laterals longer than 7 inner bristles. Tarsal segment 5, empodium, pulvilli and claws elongate.

Male Genitalia. Rhomboid hypandrium. Phallus thick, straight; tip at dorsal margin of clasping cercus, flagellum short, thin. Epandrium rhomboid. Clasping cercus rounded rectangular; dorsally on inner face with loose area of strong spines. Surstylus elongate, sickle-shaped, with fringe of setae along caudal margin. Subepandrial sclerite elongate, straight with very short side arms. Cercal plates elongate oval with row of long setae.

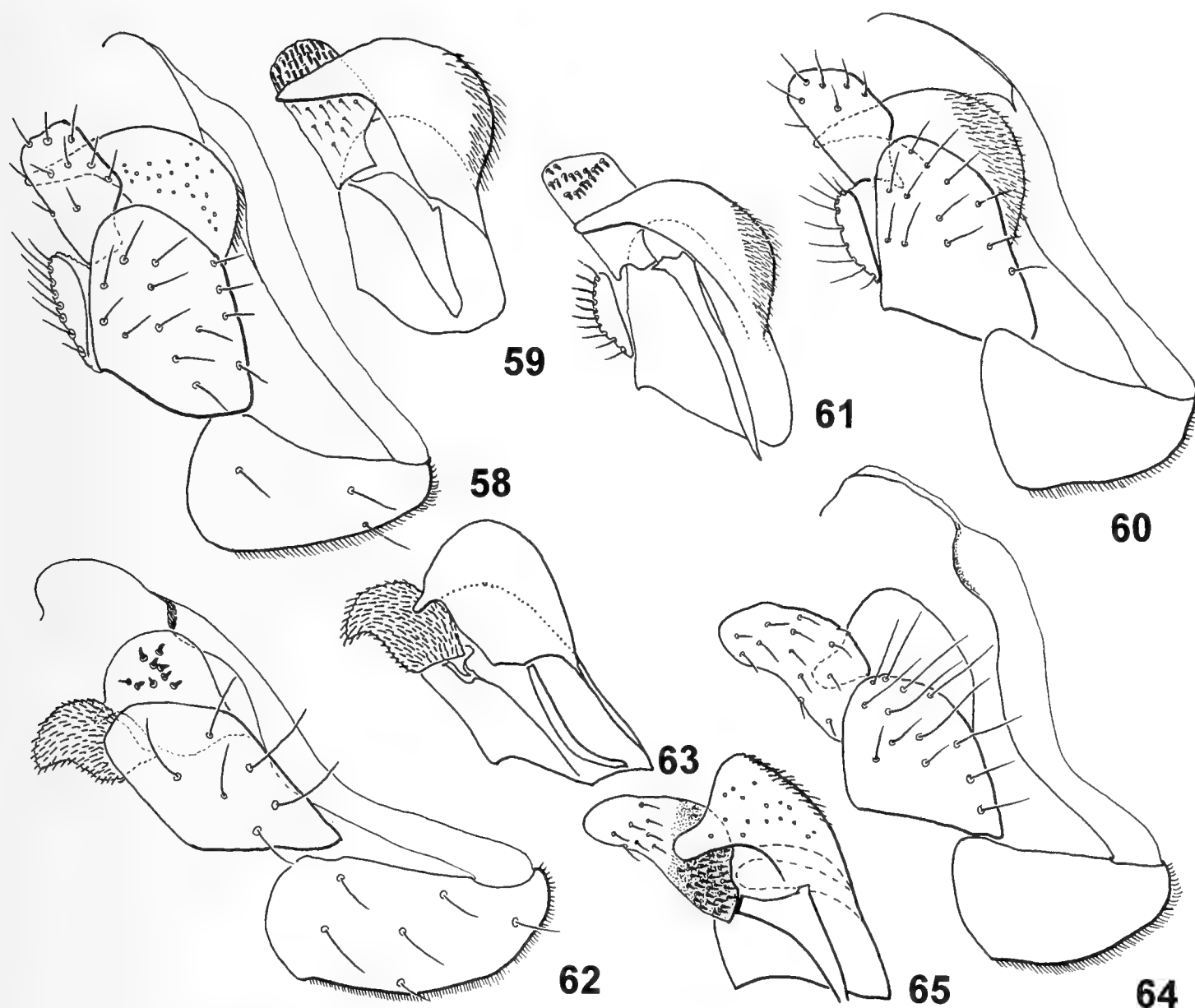
Measurements. Body length ♂ 4.2 mm, ♀ 4.4 mm. Wing length ♂ 4.0 mm, ♀ 4.8 mm.

Derivatio nominis. Derived from the sickle-shaped surstylus, which is similar to *C. lunata*.

***Clinocera setosa* Wagner & Leese sp. nov.**
(Figs 62-63)

Material. Holotype: 1♂ 11.12.1996 (ZFMK); paratypes : 1♂ 05.10.1997 (NHMB); 1♂ 29.10.1997 (NZSI).

Description. Male. Head black. Face not swollen. Thorax dark brown. Legs brown, coxa and femur laterally lighter brown, not yellowish. Front femur with central row of 8-9 and peripheral row of 7 bristles, length approx. 1/2 femur diameter.



Figs. 58-59. *Clinocera lunata* sp. nov.: 58. genitalia, lateral view; 59. e, clc and ss, inner view. **Figs. 60-61.** *Clinocera lunatoides* sp. nov.: 60. genitalia, lateral view; 61. cpl, e, clc and ss, inner view. **Figs. 62-63.** *Clinocera setosa* sp. nov.: 62. genitalia, lateral view; 63. e, clc and ss, inner view. **Figs. 64-65.** *Clinocera sinclairi* sp. nov.: 64. genitalia, lateral view; 65. e, clc and ss, inner view.

Genitalia. Elongate hypandrium. Phallus elongate thin, and medially curved; tip distinctly above dorsal margin of surstylus, flagellum short and thin. Epandrium upright, rhomboid. Clasping cercus simple, setose on both sides, with short proximal tip. Surstylus large, with short 'nose' at upper proximal end, and with group of about 10 short setae over the medio-dorsal area on outer face, inner face probably without setae. Subepandrial sclerite Y-shaped, with frontal arm thin and the caudal arm strong. Cercal plate elongate small.

Measurements. Body length 3.3-3.5 mm. Wing length 3.2-3.4 mm.

Derivatio nominis. Derived from the setose clasping cercus.

***Clinocera sinclairi* Wagner & Leese sp. nov.**
(Figs 64-65)

Material. Holotype: 1♂ 04.03.1997 (ZFMK); paratypes: 1♂ 22.08.1996; 1♂ 17.11.1996; 1♂ 07.12.1997 (NZSI, NHMB, LFSS).

Description. Male. Head dark, 1 oc, 6 uniserial poc. Thorax brown. Legs light brown, coxae laterally yellowish. Front femur with 8-10 strong setae in two rows ventrally. Empodium, pulvilli, and claws subequal in length, and almost as long as tarsal segment 5. Abdomen brown.

Genitalia. Large, with elongate hypandrium, pubescence along ventral and hind margin. Phallus bent near base with short flagellum. Epandrium rhomboid, clasping

ing cercus slightly bent with thin base, and almost straight front side, widest medially, distally thinner, rounded. In the basal third on inner side with several strong bristles, and darkened in basal half. Surstylus large, with prominent proximal 'nose'; caudal side with setae along upper distal margin. Subepandrial sclerite unevenly Y-shaped, the front end towards cercus wider and longer than end connected with surstylus. Cercal plate small elongate.

Measurements. Body length 3.5-4.0 mm. Wing length 3.4-3.8 mm.

Derivatio nominis. Dedicated to B. J. Sinclair a renowned Canadian entomologist with excellent publications on Empididae worldwide, now living in Germany.

Unplaced females

The following specimens could not be assigned to any of the above species.

Clinocera spec. 1

Material. 1♀ 28.08.1996; 1♀ 07.03.1997; 1♀ 09.11.1997 (LFSS).

Description. Female. Head blackish, 1 oc, and 5-6 uniserial poc. Thorax dark brown, mesonotum lighter. Legs dorsally brown, ventrally yellow. Wing genotypical, opaque, without stigma.

Measurements. Body length 3.5-3.8 mm. Wing length 3.7-3.8 mm.

Clinocera spec. 2

Material. 1♀ 21.02.1997 (LFSS).

Description. Female. Head blackish, 1 pair of oc, and approximately 7 poc. Thorax dark brown. Pronotum with 1 pb, mesonotum black, with at least 3 ac, and 5 dc. Scutellum with 1 pair of bristles. Legs orange-brown. Front femur without bristles. Wing genotypical, opaque, with elongate stigma.

Measurements. Body length 4.9 mm. Wing length 4.8 mm.

Relations. After the generic revision of the Clinocerinae, the genus *Clinocera* now contains six species groups, including the former subgenus *Hydrodromia* Macquart, 1835 (SINCLAIR 1995). Some species mentioned above appear to be close to the *C. lineata*-group, which contains species from the Oriental and southern Palearctic regions, and others have evident relations to the *C. nigra*-group, concerning the shape of the phallus in particular. Two further species from China (Zhejiang province, Mount Gutian) with a similar set of features, *Clinocera sinensis* and *C. wui*, (YANG & YANG 1995a) also are close relatives.

Clinocera cuspidata, *longicercus*, *minutissima*, *marginetosa* and *stackelbergi* belong to the *C. lineata*-

group (SINCLAIR 1995) based on the thin, elongate and upright clasping cercus (clc) with the distal end of the phallus increasing in width and a clear borderline between phallus and flagellum. In this group, *C. stackelbergi*, *marginetosa*, and *longicercus* are close relatives (simple upright setose clc), as well as *C. minutissima* and *C. cuspidata* (clc slightly bent). *Clinocera sinclairi*, *setosa*, *lunata* and *lunatooides* are members of the *C. nigra*-group (SINCLAIR 1995). In this group *C. lunata* and *C. lunatooides* (straight upright clc) are close relatives as well as *C. sinclairi* and *C. setosa* (clc slightly bent). The Chinese species were not taken into account.

Genus *Dolichocephala* Macquart, 1823

Type-species: *D. maculata* Macquart (by monotypy = *Tachydromia irrorata* Fallén)

Dolichocephala is characterized by the position of attachment of the head, presence of a small clypeus, and an extension of the subepandrial sclerite beyond the base of the clasping cercus. Adults are often brown, wing infuscated with pattern of translucent spots.

Dolichocephala panesari Wagner & Leese sp. nov. (Figs 66-67)

Material. Holotype: 1♂, India: 10.06.1996, Nishalla Nalla (stream) leg. Panesar [slide mounted, ZFMK].

Description. Male. Body brown. Head with row of 5 poc dorsally and additional white setae along eyes. Wing without stigma, opaque with 8 circular or oval translucent spots. Mesonotum with 2 ac and 5 dc; bristles of scutellum missing. Legs yellow brown. Abdomen brown.

Genitalia. Hypandrium short triangular with few setae, phallus typical for genus distally with two spines. Epanandrium with small hook-shaped surstylus, without setae. Clasping cercus elongate, slightly bent anteriorly (Fig. 66), with 2 setae at tip.

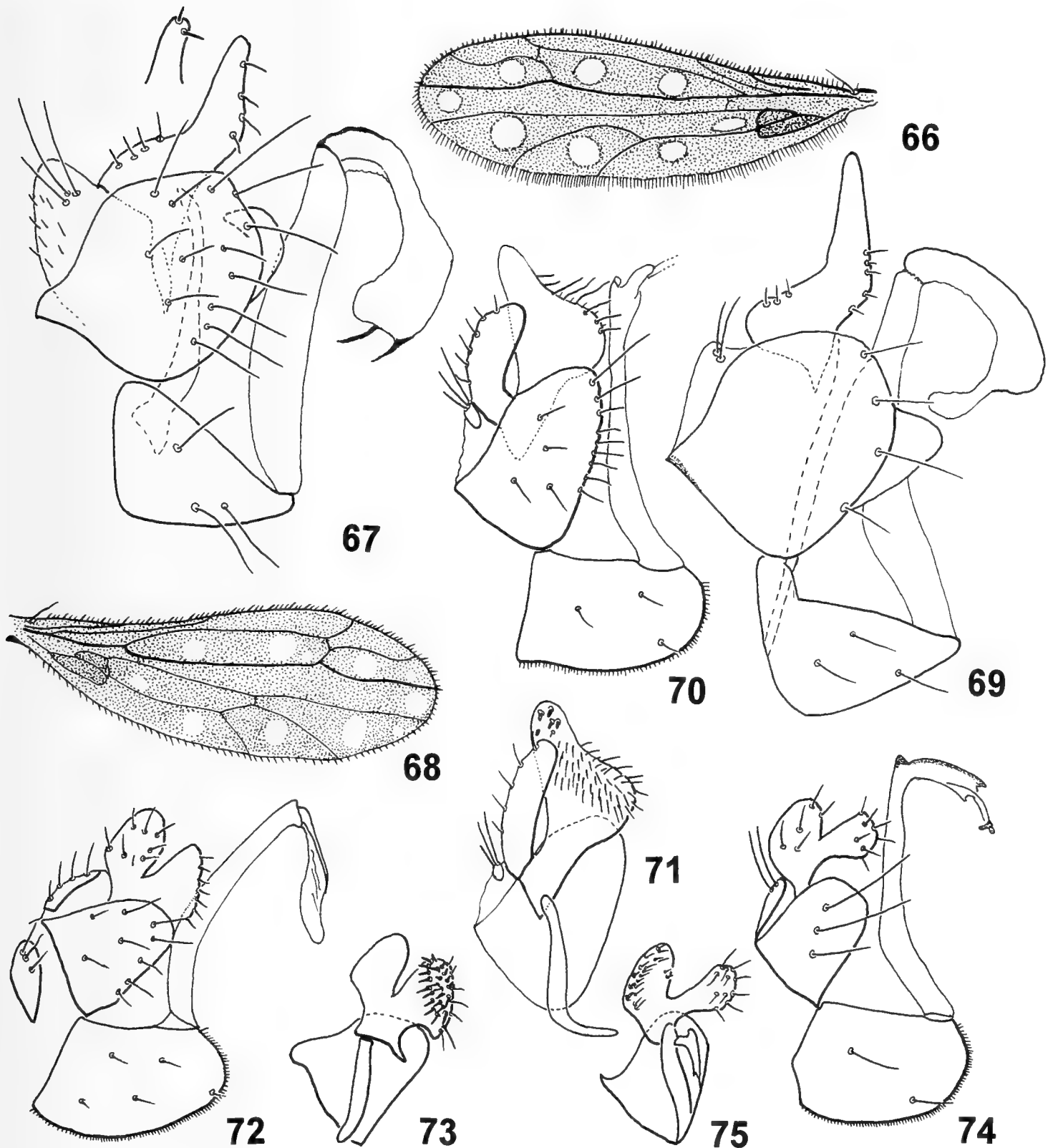
Measurements. Body length 3.0 mm. Wing length 2.1 mm.

Derivatio nominis. Dedicated to A. R. Panesar, the collector of the species and initiator of the study on a Himalayan mountain stream.

Dolichocephala rotundinota Wagner & Leese sp. nov. (Figs 68-69)

Material. Holotype: 1♂ 05.10.1996 (ZFMK); further material: 1♀ 15.09.1996; 1♀ 14.10.1996; 1♀ 15.10.1996; 1♀ 25.10.1996; 1♀ 13.11.1996; 1♀ 01.03.1997; 1♀ 05.05.1997; 1♀ 05.06.1997; 1♀ 16.06.1997; 1♀ 05.11.1997 (all LFSS).

Description. Head dark brown, eye blackish. Thorax brown, scutellum dark brown. Antenna and mouth parts brown. Legs light brown, fore coxa yellow, mid and hind coxae light brown. Wing without stigma, opaque with eight large and five very small translucent spots. Mesonotum with 2 ac, 5 dc. Legs yellow. Abdomen brown.



Figs. 66-67. *Dolichocephala panesari* sp. nov.: 66. genitalia, lateral view; 67. wing. **Figs. 68-69.** *Dolichocephala rotundinota* sp. nov.: 68. genitalia, lateral view; 69. wing. **Figs. 70-71.** *Roederiodes bilobatus* sp. nov.: 70. genitalia, lateral view; 71. cpl, e, and clc, inner view. **Figs. 72-73.** *Roederiodes naggarensis* sp. nov.: 72. genitalia, lateral view; 73. e and clc, inner view. **Figs. 74-75.** *Roederiodes schwoerbeli* sp. nov.: 74. genitalia, lateral view; 75. e and clc, inner view.

Male Genitalia. Hypandrium short triangular with few setae, phallus typical for genus, distally without spines. Epandrium with small hunch-shaped naked surstylus. Clasper elongate strongly bent anteriorly, without setae at tip.

Measurements. Body length ♂ 2.5 mm, ♀ 2.2-2.7 mm. Wing length ♂ 2.2 mm, ♀ 2.1-2.7 mm.

Derivatio nominis. From *rotundus* (lat.) = circular, and *nota* (lat.) = spot, concerning the wing spots.

Relations. Two species have been described from the Oriental region: *D. flamingo* Smith (Arun Valley, Tumlingtar, Nepal), and *D. septemnotata* Brunetti (Simla, India). The colour pattern of the wing is often used to group the species. Both species mentioned above belong to the *Dolichocephala ocellata*-group, characterized by few circular translucent spots on the wing. And both are close relatives. They are distinguished by the pattern of circular spots on the wing, with *D. rotundinota* possessing small additional spots in the second submarginal, the second and third posterior cells and in the discal cell.

Dolichocephala spec. aff. flamingo

Material. 1♀ 14.11.1996; 1♀ 24.11.1996 (all LFSS).

Description. Female. Head dark brown, eye blackish. Thorax entirely brown. Antenna and mouth parts brown. Legs light brown, front, mid and hind coxae light brown. Wing without stigma, opaque with many more or less translucent spots differing in size and shape. Abdomen brown.

Measurements. Body length 2.3 mm. Wing length 2.7 mm.

Relations. Having no information on males, specimens may belong to *D. flamingo* or a related species.

Genus *Roederiodes* Coquillett, 1901

Type-species: *R. junctus* Coquillett (original designation).

Roederiodes specimens are easily distinguished from all other Clinocerinae by the long slender mouthparts.

***Roederiodes bilobatus* Wagner & Leese sp. nov.**

(Figs 70-71)

Material. Holotype: 1♂ 20.10.1997 (ZFMK).

Description. Male. Head dark brown, eye blackish, 1 oc, and 6-7 uniserial poc.

Thorax shining brownish black. Prothorax lighter with 1 pb. Mesonotum with pair of longitudinal blackish stripes, with 5 dc, no ac (?). Scutellum with 2 pairs of apical bristles, median bristles twice as long as lateral. Legs light brown. Front coxa yellowish, with distal bristle, middle- and hind coxae light brown. Tarsal segment 1 of hind legs with strong basal bristle. Wing opaque, no stigma. Veins M_2 and CuA_1 connected by distinct m-m cross-vein 4 times longer than basal peduncle of M_2 . The two parts of the 'X' connected by short horizontal part. Abdomen light brown.

Genitalia. Hypandrium slightly longer than high, setose along ventral margin. Epandrium rhomboid with basal margin slightly curved, apical margin broad and rounded, with distal fringe of long setae. Claspings cercus bilobed, proximal part almost straight, upright with

no pattern of setae, distal part triangular with round tip, on its inner side few short strong setae and large field with elongate fine setae along dorsal margin. Cercus very small. Phallus elongate, nearly straight, flagellum more than half length of basal part.

Measurements. Body length 3.0 mm. Wing length 3.0 mm.

Derivatio nominis. The name is derived from the bilobed claspings cercus.

***Roederiodes naggarensis* Wagner & Leese sp. nov.**

(Figs 72-73)

Material. Holotype: 1♂ 06.09.1996 (ZFMK).

Description. Male. Head dark brown, eye brownish black, 1 oc, 5-6 poc uniserial. Thorax brown, prothorax light brown with 1 pair pb; mesonotum with 5-6 dc and 3 ac ahead of proximal pair of dc. Scutellum with 1 pair of long apical and 2 pairs of lateral bristles, and 1 median bristle, all less than half length of long bristles. Legs yellow brown, coxae yellowish, legs increasingly darker towards brown tarsi. Front coxa distally with 3 strong bristles. Tarsal segment 1 of hind legs with 1 basal bristle. Wing opaque, without stigma. Veins M_2 and CuA_1 connected by distinct m-m cross-vein 4 times longer than basal peduncle of M_2 . Connection short x-shaped. Abdomen light brown.

Genitalia. Hypandrium slightly longer than high, ventral and dorsal margin slightly bent, setose along ventral margin. Epandrium short rhomboid, claspings cercus bilobed, proximal part upright bulbous, distal portion arising from same basis as proximal part strongly increasing in width distally. Proximal part nearly devoid of setae, distal part with wide field of strong and elongate setae. Surstylus small, almost invisible in lateral view. Cercus with some elongate setae. Phallus slightly bent, flagellum about half as long as basal part.

Measurements. Body length 3.0 mm. Wing length 2.8 mm.

Derivatio nominis. Naggare is the name of a village and stream in the study area.

***Roederiodes schwoerbeli* Wagner & Leese sp. nov.**

(Figs 74-75)

Material. Holotype: 1♂ 06.05.1997 (ZFMK); paratypes: 1♂ 05.11.1997 (NZSI); 1♂ 24.12.1997 (NHMB).

Description. Male. Head dark brown, with genotypical mouthparts. Eye brownish black, with 1 pair of short oc, and 5-6 uniserial poc. Antenna brown.

Thorax dark brown, pronotum yellow brown with 1 light brown pb, mesonotum with 5 dc and 1 very small ac. Scutellum with 5 bristles along distal margin, intermediate pair twice as long as lateral pair and central bristle.

Legs yellow brown, distally darker, tarsi brown. Hind legs with 2nd tarsomere 1.5 times longer than 4th. Wing brownish translucent, no stigma. Veins M_2 and CuA_1 connected by distinct m-m cross-vein, to form X-shaped pattern. Wing with basal costal bristle. Abdomen light brown.

Genitalia. Hypandrium slightly longer than high, setose along ventral margin. Epandrium short rhomboid. Claspings cercus bilobed, proximal part upright bulbous, distal part arising from central area of proximal part, increasing in width distally. On inner side along proximal margin small area covered with short fine setae and stouter setae, and similar field along distal margin. Surstylus very small not visible in lateral view. Cercus elongate sclerites at base of claspings cercus with several fine setae. Phallus elongate, distally bent, flagellum approximately half as long as basal part.

Measurements. Body length 2.8-3.0 mm. Wing length 2.9-3.0 mm.

Derivatio nominis. Dedicated to the late Prof. Dr. J. SCHWOERBEL, the renowned German running water ecologist, initiator and supporter of the study on Himalayan streams.

Roederiodes spec 1

Material. 1♀ 10.09.1996; 1♀ 23.09.1996; 1♀ 26.09.1996 (LFSS).

Description. Female. Head brown, with genotypical mouthparts; eyes dark, 1 oc, and 6 poc, uniserial; antenna dark brown. Thorax brown, prothorax with 1 pb. Mesonotum with 5 elongate dc and 3-4 ac anterior to first dc. Scutellum with 2 pairs of elongate apical bristles, lateral less than half as long as median.

Legs light brown, long and slender. Coxae yellowish, legs distally increasingly darker. Front coxa distally with 1 seta. Pretarsus of hind leg with 1 strong basal bristle. Wing brownish translucent, no stigma. Veins m_2 and cuA_1 connected by distinct m-m cross-vein 4 times longer than basal peduncle of M_2 . Veins meet in distinct X-shaped pattern. Abdomen brown.

Measurements. Body length 2.1-2.4 mm. Wing length 2.5-3.1 mm.

Roederiodes spec 2

Material. 1♀ 21.09.1997 (LFSS).

Description. Female. Light brown to yellowish species. Head brown, 1 oc, 5-6 poc. Thorax yellow brown, prothorax with 1 pb. Mesonotum with 5 short dc, no ac. Scutellum with two pairs of apical bristles, medians more than three times longer than laterals. Legs yellowish brown. Coxae yellowish, legs distally increasingly darker. Front coxa distally with 3 setae. First segment of

hind leg with 1 strong basal bristle. Wing opaque, no stigma. Veins M_2 and CuA_1 with m-m cross-vein 3 times longer than basal peduncle of M_2 . Abdomen light brown.

Measurements. Body length 3.0 mm. Wing length 3.0 mm.

Roederiodes spec 3

Material. 1♀ 03.03.1998 (LFSS).

Description. Female. Head brown, eye darker, 1 oc, and 6 uniserial poc. Antenna light brown. Prothorax light brown, 1 yellowish pb. Mesonotum with 5 dc and 2-3 ac ahead of first pair of dc. Scutellum with two pairs of elongate apical bristles, lateral about half as long as central, and 1 pair of weak preapical bristles. Legs light brown, long and slender. Front coxa distally with 1 seta. First segment of mid-leg with 2 basal bristles, pretarsus of hind leg with 1 strong basal bristle. Wing opaque, no stigma. Veins M_2 and CuA_1 connected by distinct m-m cross-vein 3 times longer than basal peduncle of M_2 . Veins meet in distinct X-shaped pattern. Abdomen light brown.

Measurements. Body length 2.8 mm. Wing length 3.3 mm.

Relations. Three species groups of *Roederiodes* are distinguished in the Palearctic Region: one with a bilobed, another with a right-angled, and a third with an oval claspings cercus. *Roederiodes schwoerbeli* and *R. naggarense* belong to the group with a bilobed claspings cercus that also include *R. chvalai* Horvat, 1994 (Sichuan province, China) and *R. malickyi* Wagner, 1981 (Greece, Crete). *Roederiodes bilobatus* is remarkable in the possession of a very large cercal plate and does not belong to any of these groups. Females could not be successfully assigned to males and thus were separately described.

Genus *Wiedemannia* Zetterstedt, 1838

Type-species: *W. borealis* Zetterstedt (des. Coquillett 1903) (= *Heleodromia bistigma* Curtis)

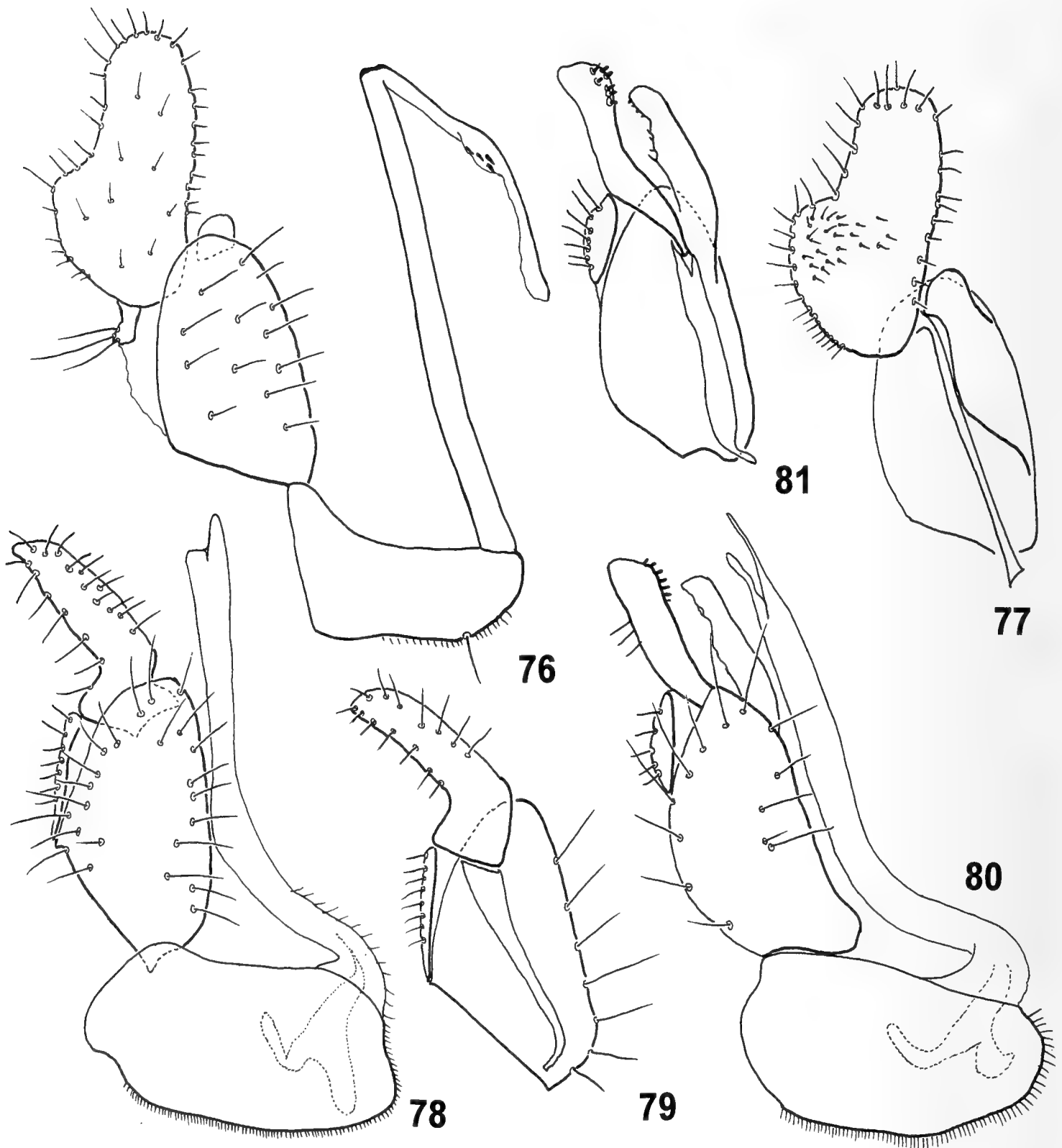
The lower margin of face of *Wiedemannia* specimens has a distinct notch. Males have a biarticulated phallus and an undivided claspings cercus. Females are difficult to distinguish but below were associated with males.

Wiedemannia glaucescens (Brunetti, 1917)

(Figs 76-77)

= *Wiedemannia saigusai* Smith, 1965

Material. 1♀ 06.07.1996; 1♂ 24.11.1996; 1♂ 25.12.1996; 1♀ 31.12.1996; 1♀ 14.02.1997; 2♂ 01.03.1997; 2♂ 02.03.1997; 1♀ 08.03.1997; 1♂ 2♀ 09.03.1997; 2♀ 15.03.1997; 1♀ 17.03.1997; 1♀ 25.03.1997; 1♀ 26.03.1997; 1♀ 27.03.1997; 1♀ 30.03.1997; 1♂ 01.04.1997; 1♀ 03.04.1997; 2♂ 08.04.1997; 1♀ 12.04.1997;



Figs. 76-77. *Wiedemannia glaucescens* (Brunetti): **76.** genitalia, lateral view; **77.** e, clc and ss, inner view. **Figs. 78-79.** *Trichoclinocera fluviatilis* (Brunetti): **78.** genitalia, lateral view; **79.** cpl, e, and clc, inner view. **Figs. 80-81.** *Trichoclinocera serrata* sp. nov.: **80.** genitalia, lateral view; **81.** cpl, e, clc and ss, inner view.

1♂ 18.04.1997; 1♀ 21.04.1997; 1♂ 1♀ 23.04.1997; 1♀ 05.05.1997; 1♂ 1♀ 14.06.1997; 1♂ 19.06.1997; 1♂ 21.06.1997; 1♀ 10.07.1997; 2♂ 11.07.1997; 5♀ 13.07.1997; 1♀ 19.07.1997; 1♂ 03.08.1997; 1♀ 06.08.1997; 1♀ 07.08.1997; 1♂ 02.09.1997; 1♀ 01.10.1997; 1♂ 14.10.1997; 1♂ 05.11.1997 (examples sent to the referred institutions).

This species, previously placed in the genus *Acanthoclinocera* Saigusa, seems to be widely distributed in the

Himalayas. It was reported by SMITH (1965) from Nepal and found to be the most abundant aquatic empidid in the present study. The above synonymy is based on SINCLAIR (1995).

Measurements. Body length ♂ 3.6-5.6 mm, ♀ 3.9-5.7 mm. Wing length ♂ 3.9-5.3 mm, ♀ 3.9-5.6 mm.

Genus *Trichoclinocera* Collin, 1941

Type species: *T. stackelbergi* Collin (original designation)

= *Seguyella* Vaillant, 1960. Type species: *S. rostrata* Vaillant (orig. des.)

= *Acanthoclinocera* Saigusa, 1965. Type species: *A. dasyscutellum* Saigusa (orig. des.)

The presence of macrotrichia on R₁ arising from the dorsal wing surface, and the fore femur with stout setae beneath sufficiently characterize *Trichoclinocera*.

***Trichoclinocera fluviatilis* (Brunetti, 1917)**

(Figs 78-79)

Material. 1♂ 10.09.1996 (LFSS)

Description. Male. Head dark brown, 1 oc, and 6 uniserial poc.

Thorax blackish brown. Pronotum with 1 pb, mesonotum black, with 2 ac, and 5 dc; scutellum with 1 pair of bristles. Legs brown, coxae yellowish. Front femur with 2 basal rows of thin bristles, and with 1 strong black bristle distally. Wing genotypical, brownish translucent, no stigma.

Genitalia. Large rectangular hypandrium. Phallus thick, strongly bent medially; tip at dorsal margin of claspings cercus, flagellum undeveloped. Epandrium triangular, with corners rounded. Cercal plates elongate and thin with row of setae. Claspings cercus simple, strongly bent, angle ~60°. Long distal portion covered with evenly distributed long setae. Surstylus small. Subepandrial sclerite simple, increasing in diameter distally, strongly bent near base.

Measurements. Body length 5.3 mm. Wing length 4.3 mm.

***Trichoclinocera serrata* Wagner & Leese sp. nov.**

(Figs 80-81)

Material. Holotype: 1♂ 12.10.1997 (ZFMK); paratypes: 1♂ 11.10.1997; 1♂ 15.09.1997; 1♂ 26.09.1997; 1♂ 9.10.1997; 1♂ 24.10.1997; 1♂ 13.11.1997. Further material: 1♀ 01.01.1997; 1♀ 09.10.1997; 1♀ 11.10.1997; 1♀ 26.09.1997; 2♀ 27.09.1997; 2♀ 30.10.1997; 1♀ 24.11.1997; (2 paratypes + 2♀ NZSI; 2 paratypes + 3♀ NHMB and LFSS).

Description. Head blackish, 1 oc, and 6 uniserial poc. Thorax dark brown. Pronotum with 1 pb, mesonotum black, with 2 ac, and 5 dc, scutellum with 2 pairs of bristles. Legs elongate, dark brown. Front femur with 2 asymmetric rows of bristles; basally with few very long bristles, central bristles short, lateral bristles longer. Wing opaque, no stigma.

Male Genitalia. Large and oval hypandrium. Phallus thick, strongly bent basally; tip at dorsal margin of claspings cercus, flagellum not developed. Epandrium oval, basal margin convex, distal margin slightly concave. Cercal plate elongate oval with row of long setae.

Claspings cercus simple, elongate, tip blunt. Dorsally on inner side with loose field of several strong spines. Surstylus elongate, frontal margin irregularly serrate, tip not reaching tip of claspings cercus. Subepandrial sclerite elongate, straight with small distal incision.

Measurements. Body length ♂ 3.5-4.8 mm, ♀ 4.1-5.6 mm. Wing length ♂ 4.4-4.8 mm, ♀ 4.7-5.8 mm.

Derivatio nominis. Derived from the serrate front margin of the surstylus.

Relations. The new species is very similar to *Trichoclinocera cyanescens* Vaillant from Tavilj Dara, Tadzhikistan. Differences: clc bent posteriorly in *T. cyanescens*, anteriorly in the new species; the ss of *T. cyanescens* has a sharp apical hook, not present in *T. serrata*.

Concerning the revision of the North American *Trichoclinocera* (SINCLAIR 1994) and the relevant features mentioned there, both species are closest to *T. dasyscutellum* (Saigusa, 1965). However, the large spines on the hind tibia were less evident in the above species and only in *T. fluviatilis* small spines were noticed.

5. DISCUSSION

Because systematics and ecology of the Himalayan Empididae species are poorly known any interpretation of relations to species groups beyond the Himalayas and in the Palearctic or Oriental Regions remains speculative at present.

Two genera of Hemerodromiinae were noted: *Hemerodromia* and *Chelifera*.

Hemerodromia species-groups are more difficult to distinguish than in *Chelifera*. The species described here show little resemblance to any known taxon or species groups from the Palearctic Region. However, the majority of species of *Hemerodromia* have been described from Europe and China (YANG & YANG, 1995), but almost nothing is known from Central Asia. A compilation into species groups based on the presence of a stigma, and on the colour pattern of the thorax was not successful. The morphology of the male genitalia between species is so variable that one may assume relatives may be found rather outside the Himalayas, and that species radiation within these mountains can be ignored.

In contrast, at least two species groups in *Chelifera* with several close relatives were distinguished. Species in the *C. rhombicercus* and *C. multisetula*-group were similar in colour pattern and in the shape of the male genitalia, and both groups have diversified in the Himalayas. Within each group features of particular sclerites of the genitalia were easily attributed to a basic pattern (e.g. the presence of spines along the margins of the cerci), indicating that they are descendents of a single ancestor.

Consequently adaptive radiation in individual species groups is evident.

In genera of the subfamily Clinocerinae we find relations to species groups that are distributed over large areas. In *Dolichocephala*, the *D. ocellata* or *D. irrorata*-groups are mainly based on the colour pattern of the wing; both species groups are distributed almost worldwide and it was not surprising to find group members in the Himalayas.

Roederiodes schwoerbeli and *R. naggarensis* belong to a species group already known from the Palearctic Region characterized by a bilobed clasping cercus, that also includes *R. chvalai* Horvat (1994; Sichuan province, China), and *R. malickyi* Wagner (1981; Greece, Crete). *Roederiodes bilobatus* is remarkable in the possession of a very large clasping cercus and does not belong to this group. Females could not be successfully assigned to males and thus were separately described.

The *Clinocera* species mentioned above represent an element of the Himalayas and adjoining mountainous areas. *Clinocera minutissima* Vaillant and *C. stackelbergi* Vaillant were known from the Pamir area in Tadjikistan (VAILLANT 1960). The distribution area of the groups includes at least parts of Zhijuan, China (YANG & YANG 1995a), and probably many species remain still undescribed. Several groups of close relatives can be combined according to the shape of the surstylus or the clasping cercus. However, the close relations between taxa provide a fascinating insight into speciation.

Two species of *Trichoclinocera* occurred in the samples, both probably related to the Palearctic, *T. dasyscutellum* (SAIGUSA, 1965). *Wiedemannia* was represented by only a single widely distributed species in the Himalayas, *W. glaucescens*.

Emergence and environmental variables

Disturbance regimes, in particular flash floods, and life-history evolution of aquatic insects are possibly correlated (LYTLE 2001, 2002). Concerning the pronounced cycle of seasons under climatic conditions of the monsoon, we compared various emergence data with maxima of environmental variables on a monthly basis.

Specimen numbers, however, were comparatively low in the present study and only *W. glaucescens* emerged almost continuously. Three other species with sufficient abundance demonstrated that temporal patterns (time and duration of emergence) seem to be important. The emergence pattern of *W. glaucescens* is correlated with the monthly amount of rain (Fig. 82). Four periods with high monthly precipitation occurred during the study period: August 1996, and March, August and December 1997. Emergence peaks of *W. glaucescens*, at least in March and July/August 1997 occurred mainly with high

precipitation. If discharge as an effect of precipitation is postponed, it means that emergence of that species occurs predominantly with increasing water level.

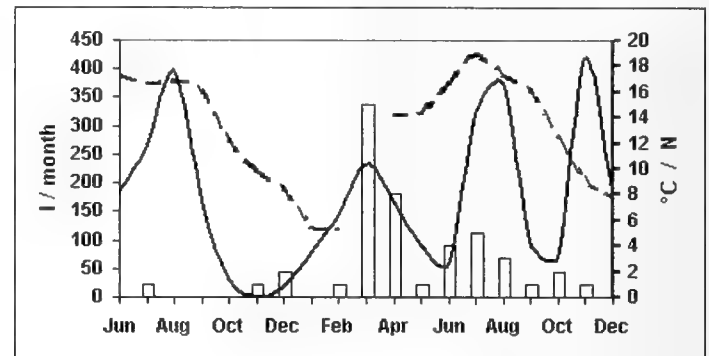


Fig. 82. Precipitation per month (solid, left axis) water temperature (broken, right axis) and monthly abundance of *Wiedemannia glaucescens* (right axis) on the Naggar stream, Himalaya.

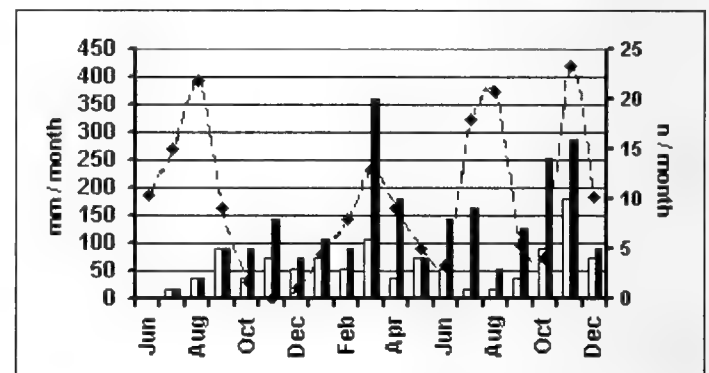


Fig. 83. Precipitation per month (line), monthly species (white column) and specimen (black column) numbers of Clinocerinae on the Naggar Nala, Himalaya (June 1996 - Dec. 1997).

If specimen and species numbers of all Clinocerinae are considered the impression is less clear (Fig. 83). Species and specimen numbers were highest in March and November 1997, which appears to follow the trend of precipitation over the entire study period. Specimen numbers were often high during periods of increasing or high precipitation in 1997, but also in November 1996 at low precipitation.

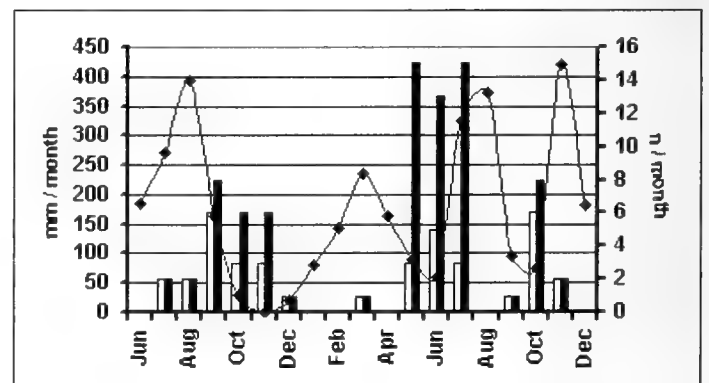


Fig. 84. Precipitation per month (line), monthly species (white column, right axis) and specimen (black column, left axis) numbers of Hemerodromiinae on the Naggar stream, Himalaya (June 1996 - Dec 1997).

The emergence pattern of Clinocerinae is dominated by the most abundant species, *W. glaucescens* (compare Figs 82, 83). *Trichoclinocera serrata* sp. n. was found only at the end of a period of decreasing precipitation and temperature (Fig. 85).

Emergence patterns of Hemerodromiinae are different (Figs 84, 85). There were several months, in particular January to April, August and December 1997, when no specimens emerged. In general, an increase of specimen and species numbers was observed in periods of decreasing or low precipitation; e.g., October, November 1996, May to July, and October 1997.

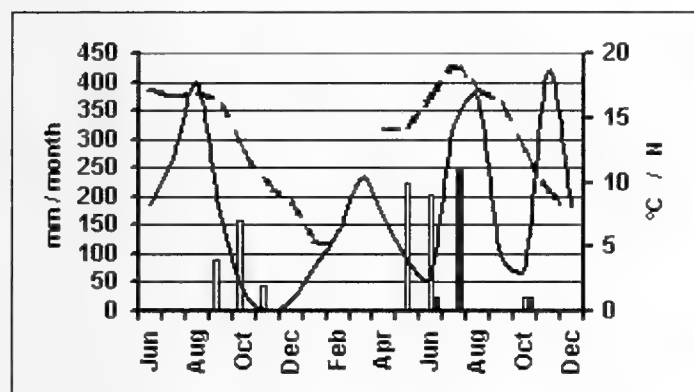


Fig. 85. Precipitation per month (solid line), monthly mean water temperature (broken line), and emergence of *Trichoclinocera serrata* (shaded column), *Chelifera haeselbarthi* (white column) and *Chelifera insueta* (black column) on the Naggar stream, Himalaya, June 1996 to December 1997.

The assessment of emergence pattern may vary with taxonomic resolution. However, comparing species emergence data of 1996 and 1997, it is not possible to recognize repetitious patterns between subsequent years. *Trichoclinocera serrata* emerged only from September to November 1996, no specimen was detected in the same period of the following year (1997). *Chelifera haeselbarthi* emerged during periods of decreasing or low precipitation, and *C. insueta* was abundant at the beginning of increased precipitation (Fig. 85). This may be due to life cycle characteristic of species (longer life cycle), weakness of the collecting method (collection area too small), or to the variability of stream sediments depending on flood events.

Species richness

Although data are scarce, we consider that the Naggar stream has an extraordinary rich fauna of aquatic Empididae, (Hemerodromiinae, Trichopezinae and Clinocerinae) with forty-nine taxa collected in about eighteen months. A decade was needed to collect twenty-nine species with the same sampling method and a comparable sampling effort at the Breitenbach, Schlitz, Germany (WAGNER & GATHMANN 1996). Species richness and abundance in a European highland and two alpine streams was even lower: Annaberger Bach, Bonn,

Germany, 10 species in one year (CASPER & WAGNER 1982); Teichbach (14 species, 3 years) and Schreierbach (21 species, 3 years), both streams Lunz am See, Austria (WAGNER 1982).

Biodiversity of aquatic Empididae is extraordinarily high in the Himalayas, probably due to its position at the border of the Palearctic and the Oriental Regions, and further may depend on the variability of climatic zones along the different slopes and elevations (biogeographic and climatic 'ecotones') of the mountain chains.

Number and morphological similarity of species, predominantly in *Clinocera* are an indication of continually and very active processes of radiation and speciation. A temporal separation of emergence periods of close relatives, however, was not evident. A larger amount of material and ecological studies in the stream are needed to confirm these assumptions.

Acknowledgements. Thanks are due to the "Indian Ministry for Human Resource Development, New Delhi" and the "German Academic Exchange Service (DAAD)" for a grant given to O. Kaiser, and to the "Graduiertenförderung, Baden-Württemberg" for a grant given to A.R. Panesar. Thanks are due to the "Central Pollution Control Board, New Delhi" and to the "Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, Eschborn (GTZ)" for their collaboration. We sincerely thank K.G.V. Smith for his assistance concerning the loan of specimens from The Natural History Museum, London.

We sincerely acknowledge the linguistic assistance of B. J. Sinclair (ZFMK) and further his suggestions on an earlier version clearly improved the manuscript.

REFERENCES

- CASPER, N. & WAGNER, R. (1982): Emergenz-Untersuchungen an einem Mittelgebirgsbach bei Bonn. VII. Empididen- und Dolichopodiden-Emergenz 1976 (Insecta, Diptera, Brachycera). *Archiv für Hydrobiologie* **93**: 209-237.
- CHVÁLA M. (1983): The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. II. General Part. The Families Hybotidae, Atelestidae and Microphoridae. *Fauna entomologica Scandinavica* **12**: 1-279.
- DUDGEON, D. (1982): Aspects of the hydrology of Tai Po Kau Forest stream, New Territories, Hong Kong. *Archiv für Hydrobiologie/Supplementband* **64**: 1-35.
- DUDGEON, D. (2000a): Conservation of biodiversity in Asia: constraints, conflicts and challenges for conservation and sustainability. *Limnology* **1**: 237-243.
- DUDGEON, D. (2000b): Riverine biodiversity in Asia: a challenge for conservation biology. *Hydrobiologia* **418**: 1-13.
- GROOTAERT, P., YANG, D. & SAIGUSA, T. (2000): Empididae (Diptera: Empidoidea) from Xishuangbanna, Yunnan (I): Hemerodromiinae. *Bulletin de L'institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie* **70**: 71-80.

- HOFFEINS, H.W., HOFFEINS, C. & WAGNER, R. (1998): *Heleodromia starki* n.sp. (Diptera, Empididae, Hemerodromiinae) aus dem Bitterfelder Bernstein. *Studia Dipterologica* 4: 441-446.
- HORVAT, B. (1994): Two new species of the genus *Roederiodes* COQUILLET (Diptera, Empididae: Clinocerinae) from Sichuan (China). *Acta Universitatis Carolinae Biologica* 37 (1993): 81-86.
- HORVAT, B. (2002): Taxonomical notes and descriptions of the new *Chelifera* MACQUART species (Diptera: Empididae). *Scopelia* 48: 1-28.
- KAISER, O. (1999): *Brachycentrus kozlovi* (Trichoptera) – its ecology, life history and suitability as a bioindicator for water quality assessment in the Himalayas. – unpublished M.Sc. Thesis. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 94 p.
- LYTLE D.A. (2001) Disturbance regimes and life-history evolution. *The American Naturalist* 157: 525-536.
- LYTLE D.A. (2002) Flash floods and aquatic insect life-history evolution: evaluation of multiple responses. *Ecology* 83 (2): 370-385.
- MARTEN, M. & ZWICK, P. (1999): 3.10 Emergenz. – S. 227-238. In: TÜMPLING, W. v. & G. FRIEDRICH (eds), *Methoden der Biologischen Gewässeruntersuchung 2*, Gustav Fischer, Jena etc., 545 S.; ISBN3-437-35170-2.
- NIESIOŁOWSKI, S. (1986): Two new species of Hemerodromiinae from Poland (Diptera, Empididae). *Entomofauna* 7: 349-356.
- PANESAR, A. R. (1995): Larval Keys to the Families of Indian Mayflies and Stoneflies. – Expertise for GTZ (54 p.), Eschborn.
- PANESAR, A. R. (1998): River-biomonitoring and Taxonomy in India. – Report for the Central Pollution Control Board, New Delhi, and the German Technical Collaboration Association (GTZ, Eschborn), 200 p.
- PANESAR, A. R. (in press): Evolution in Water Mites (Hydrachnellae, Actinedida, Acari) and a new Taxonomy of the Anisitsiellidae-Limnesiidae-Complex. *Bonner Zoologische Monographien*. Bonn. 220 p, 110 Figs
- SAIGUSA, T. (1963): Studies on the genus *Heleodromia* in Japan (Diptera, Empididae). *Sieboldia* 3: 119-129.
- SAIGUSA, T. (1965): Two new species of Clinocerinae (Diptera, Empididae) from Japan. *Kontyû* 33: 53-57.
- SINGH, T. V. (1989): *The Kullu Valley – Impact of Tourism Development in the Mountain Areas*. Himalayan Books, New Delhi.
- SINGH, R. B. (1998): *Sustainable Development of Mountain Environment in India and Canada (CICA-SICI) Project Experience*. Oxford & IBH Publishing Co. PVT.LTD, New Delhi.
- SINCLAIR, B. J. (1994): Revision of the Nearctic species of *Trichoclinocera* Collin (Diptera: Empididae; Clinocerinae). *The Canadian Entomologist* 126: 1007-1059.
- SINCLAIR, B. J. (1995): Generic revision of the Clinocerinae (Empididae), and description and phylogenetic relationships of the Trichopezinae, new status (Diptera: Empidoidea). *The Canadian Entomologist* 127: 665-752.
- SINCLAIR, B. J. (2000): Morphology and terminology of Diptera male genitalia. In: PAPP, L. & DARVAS, E. (eds): *Contribution to a Manual of Palaearctic Diptera*. Vol. 1. General and Applied Dipterology. Science Herald, Budapest. 978 pp.
- SMITH, K. G. V. (1965): Diptera from Nepal. *Bulletin of the British Museum (Nat. Hist.) London (Entomology)* 17: 61-112.
- SMITH, K. G. V. (1975): Family Empididae (Empidae, Hybotidae). Pp. 185-211 in: DELFINADO M.D. & HARDY, D.E. (eds) *A Catalog of Diptera of the Oriental Region Vol II*. The University Press of Hawaii, Honolulu, 459pp.
- STAUDER, A. (2000): Bestand und Ökologie der Heptageniidae (Ephemeroptera) in Fließgewässern des Indischen Himalaya (Nord-West Indien). Dissertation an der Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, 165 pp.
- VAILLANT, F. (1960): Quelques Empididae Atalantinae d'Asie russe [Dipt.]. *Bulletin de la Société entomologique de France* 65: 170-186.
- WAGNER, R. (1981): Über einige Hemerodromiinae vom Balkan und aus der Ägäis (Diptera, Empididae). *Spixiana* 4: 297-304.
- WAGNER R. (1982): Dipteren-Emergenz zweier Lunzer Bäche 1972-1974 nebst Beschreibung einer neuen Empidide (Diptera). – Schlitzer produktionsbiologische Studien (53). *Archiv für Hydrobiologie* 95: 491-506.
- WAGNER R. (1983): *Heleodromia ausobskyi* n.sp. aus Nepal (Insecta: Diptera: Brachycera: Empididae). *Senckenbergiana biologica* 63: 333-335.
- WAGNER, R. (1985): A revision of the genus *Heleodromia* (Diptera, Empididae). *Aquatic Insects* 7: 33-43.
- WAGNER, R. & GATHMANN, O. (1996): Long-term studies on aquatic Dance Flies (Diptera, Empididae) 1983-1993: Distribution and size patterns along the stream, abundance change between years and the influence of environmental factors on the community. *Archiv für Hydrobiologie* 137: 385-410.
- WAGNER, R., HOFFEINS, H.W. & HOFFEINS, C. (2000): Beschreibung einer weiteren Art der Gattung *Heleodromia* (Diptera, Empididae, Hemerodromiinae) aus dem Bitterfelder Bernstein. *Studia Dipterologica* 7: 19-23.
- YANG, D. & YANG, J. (1988): Six new species of the genus *Hemerodromia* from China (Diptera: Empididae). *Acta zootaxonomica Sinica* 13: 281-286.
- YANG, D. & YANG, J. (1991): Five new species of the genus *Hemerodromia* from China (Diptera: Empididae). *Acta entomologica Sinica* 34: 234-237.
- YANG, D. & YANG, J. (1995a): Diptera: Empididae. Pp. 235-240 in: *Insects and macrofungi of Gutianshan, Zhejiang* (In Chinese with English summary).
- YANG, D. & YANG, J. (1995b): Diptera: Empididae. Pp. 499-509 in: *Insects of Baishanzu Mountain, Eastern China*.

Authors' addresses: Rüdiger WAGNER (corresponding author, e-mail: rwagner@mpil-schlitz.mpg.de) & Florian LEESE (e-mail: florian.leese@rub.de): Limnologische Fluss-Station Schlitz der MPG, PO Box 260, D-36110, Germany; Arne Rai PANESAR: Walter-Gropius-Strasse 22, D-79100, Freiburg, Germany, e-mail: panesar@vauban.de.

Received: 28.01.2003

Accepted: 2.04.2003

Corresponding editor: B.J. SINCLAIR

APPENDIX I:

Temporary key to males of the SW-Himalayan species of *Chelifera* Meigen

- 1 – Wing without pterostigma 2
 – Wing with pterostigma 4
- 2(1) – Thorax pale yellow, postgonite absent
 *haeselbarthae* n.sp.
 – Thorax brownish 3
- 3(2) – Dorsal margin of cercus simple, bent
 *accomodata* n.sp.
 – Dorsal margin of cercus with upturned ‘nose’
 *digitata* n.sp.
- 4(1) – Mesonotum or entire thorax dark brown,
 pterostigma distinctly black
rhombicerca group 5
 – Mesonotum light brown to brown, pterostigma
 faint, more or less elongate ... *multiseta* group.. 7
 – Mesonotum reddish brown, pterostigma brown,
 distinct, caudal margin of cercus with upturned
 ‘nose’ *brevidigitata* n.sp.
- 5(4) – Dorsal margin of cercus ca. straight
 *stauderae* n.sp.
 – Dorsal margin of cercus sinuous 6
- 6(5) – Epandrium with 3 strong setae, genitalia (Figs.
 18-19) *rhombicercus* n.sp.
 – Epandrium with 1 strong seta, genitalia (Figs.
 16-17) *curvata* n.sp.
- 7(4) – Cercus rhomboid, dorsal margin irregularly ser-
 rate, postgonite large with horizontal appendage,
 hypandrium shallow tub-shaped, genitalia (Figs.
 3-5) *insueta* n.sp.
 – Hypandrium with simple process and postgonite
 8
- 8(7) – Opening between cerci narrow, hypandrial proc-
 ess thin, less than half length of postgonite,
 genitalia (Figs. 8-10) *multiseta* n.sp.
 – Opening between cerci wide, hypandrial process
 broad, more than half length of postgonite, geni-
 talia (Figs. 12-15) *multisetoides* n.sp.

APPENDIX II:

Temporary key to males of *Hemerodromia* Meigen from the Himalayas and China based only on lateral aspects of male genitalia

- 1 – Cercus with several dorsal digitate processes . 2
 – Cercus bilobed 4
 – Cercus simple 8
- 2(1) – Cercus with wide U-shaped incision
 *menghaiensis* Yang & Yang (China)
 – Cercus with narrow 3
- 3(2) – Dorsal margin of cercus with more than two
 spined tips
 *furcata* Grootaert, Yang & Saigusa (China)
 – Dorsal margin of cercus with two spined tips ...
 *menglunana* Grootaert, Yang & Saigusa
 (China)
- 4(1) – Incision on distal (short) side of cercus 5
 – Incision on dorsal (long) side of 7
- 5(4) – Incision deep, inner lobe of epandrium with
 two large spines *serpa* Smith (Nepal)
 – Incision shallow 6
- 6(5) – Epandrium thin, elongate
 *striata* Yang & Yang (China)
 – Epandrium triangular, short
 *fusca* Yang & Yang (China)
- 7(4) – Distal part of cercus slightly longer than wide ..
 *digitata* Grootaert, Yang & Saigusa (China)
 – Distal part of cercus twice as long as wide
 *concava* Yang & Yang (China)
- 8(1) – Cercus large, extensive, less than two times
 longer than wide 9
 – Cercus narrow elongate, more less than two
 times longer than wide 10
- 9(8) – Cercus oval, with 5 setae inside along distal
 margin, hypandrium with postgonite
 *elongatoides* n.sp. (SW-Himalayas)
 – Cercus and perianthium rhomboid, cercus with
 dorsomedian field of setae
 *rhomboides* n.sp. (SW-Himalayas)
- 10(8) – Cercus bent, increasing in width distally, often
 with distal ‘knob’ 11
 – Cercus more or less straight, decreasing in
 width distally 17
- 11(10) – Cercus bent anteriorly *pila* Smith (Nepal)
 – Cercus bent posteriorly 12
- 12(11) – Cercus strongly bent posteriorly
 *curvata* Grootaert, Yang & Saigusa (China)
 – Cercus slightly bent posteriorly, almost
 straight 13
- 13(12) – Distal margin of cercus serrate
 *apiciserrata* Grootaert, Yang & Saigusa (China)
 – Distal margin of cercus smooth 14
- 14(13) – Cercus slightly bent
 *fujanensis* Yang & Yang (China)
 – Cercus almost straight 15
- 15(14) – Epandrium sharp triangular
 *guangxiensis* Yang & Yang (China)
 – Cercus blunt triangular 16
- 16(15) – Cercus with strong inner distal setae, without
 apical epandrial lobe
 *acutata* Grootaert, Yang & Saigusa
 (China, SW-Himalayas)
 – Cercus without strong setae, with apical epandrial
 lobe *spinosa* n.sp. (SW-Himalayas)
- 17(10) – Cercus distally acute 18
 – Cercus distally blunt 20
- 18(17) – Distal half of cercus thin
 *elongata* Yang & Yang (China)
 – Tip of cercus shorter 19
- 19(18) – Upper edge of epandrium almost straight
 *chita* Smith (Nepal)
 – Upper edge of epandrium bent
 *euneura* Yang & Yang (China)
- 20(17) – Tip of cercus in dorsal view trifid
 *chitaoides* n.sp. (SW-Himalayas)
 – Tip of cercus in dorsal view bifid
 *lomri* Smith (Nepal)
 – Tip of cercus simple in lateral view 21
- 21(20) – Phallus and its lateral processes thin acute,
 strongly bent
 *mengyangana* Grootaert, Yang & Saigusa
 (China)
 – Phallus almost straight 22
- 22(21) – Cercus sinuous
 *yunnanensis* Yang & Yang (China)
 – Cercus bent clockwise 23
- 23(22) – Epandrium with large oval apical projection
 *flaviventris* Yang & Yang (China)
 – No visible apical projection 24
- 24(23) – Epandrium tip bent dorsally
 *beijingensis* Yang & Yang (China)
 – Epandrium tip straight
 *puerensis* Yang & Yang (China)

APPENDIX III:

Temporary key to males of *Heleodromia* Haliday from the Himalayas based only on lateral aspects of male genitalia

- | | | | | | |
|------|--|----------------------------------|------|--|---|
| 1 | – Tergite 8 with process | 2 | 3(1) | – Blackish, long setae on basal half of front and middle femora..... | <i>hilo</i> Smith (Nepal) |
| | – Tergite 8 without process | 3 | | – Brownish-green, long setae only on front femur..... | <i>obscura</i> (Brunetti) (W-Himalayas) |
| 2(1) | – Tip of process sharp, hypandrium with upright prolongation | <i>ausobskyi</i> Wagner (Nepal) | | | |
| | – Tip of process blunt, hypandrium without prolongation..... | <i>rami</i> n.sp. (SW-Himalayas) | | | |

APPENDIX IV:

Temporary key to males of *Clinocera* Meigen from the Himalayas and China based on genital features

- | | | | | | |
|-------|--|--|--------|--|---|
| 1 | – Claspings cercus (clc) setose | 2 | 8(3) | – clc triangular with sharp tip..... | 9 |
| | – clc 'naked' | 3 | | – clc elongate with round tip | 10 |
| 2 | – Surstylus (ss) thin, naked ... | <i>pani</i> Smith (Nepal) | 9(8) | – Epandrium dorsally rounded | |
| | – ss broad with a small proximal tip, a few large setae on both sides..... | <i>setosa</i> n.sp. (SW Himalayas) | | | <i>sinensis</i> Yang & Yang (China) |
| | | | | – Epandrium dorsally straight | |
| | | | | | <i>wui</i> Yang & Yang (China) |
| 3 (1) | – clc broad, < 2.5 as long as wide | 4 | 10(8) | – clc 3-4 x longer than wide | 11 |
| | – clc thin, > 3 times longer than wide | 8 | | – clc 5-6 x longer than wide | 12 |
| 4(3) | – clc with sharp tip | 5 | 11(10) | – clc ~3 x longer than wide, ss small with distinct anterior tip | <i>minutissima</i> Vaillant |
| | – clc with blunt tip..... | 6 | | | (Tadjikistan, SW Himalayas) |
| 5(4) | – clc arrowhead-shaped, dorsal rim of ss sinuous | <i>cuspidata</i> n.sp. (SW Himalayas) | | – clc ~4 x longer than wide, ss broad with dorsal tip | |
| | – clc short triangular, or dorsal rim of ss straight | <i>nadi</i> Smith (Nepal) | | | <i>stackelbergi</i> Vaillant |
| | | | | | (Tadjikistan, SW Himalayas) |
| 6(4) | – clc widest in the middle, with blunt tip | <i>sinclairi</i> n.sp. (SW Himalayas) | 12(10) | – clc bent anticlockwise..... | |
| | – clc with straight dorsal rim..... | 7 | | | <i>chilamche</i> Smith (Nepal) |
| | | | | – clc upright or bent clockwise..... | 14 |
| 7(6) | – clc with many setae inside, ss broad sickle-shaped..... | | 13(12) | – ss high and broad, with a short 'nose' | |
| | | <i>lunata</i> n.sp. (SW Himalayas) | | | <i>marginisetosa</i> n.sp. (SW Himalayas) |
| | – clc with few setae inside, ss thin sickle-shaped | <i>lunatoides</i> n.sp. (SW Himalayas) | | – ss basally oval, with a long 'nose' | |
| | | | | | <i>longicercus</i> n.sp. (SW Himalayas) |

A Revision of the *Medon* Species of the Eastern Mediterranean and Adjacent Regions

(Insecta: Coleoptera: Staphylinidae: Paederinae)

Volker ASSING, Hannover

Abstract. Types and additional material of *Medon* Stephens from the Eastern Mediterranean and adjacent regions (Balkans, Turkey, Caucasus region, Middle East) are revised. 31 species are recorded from the region and attributed to 6 re-defined species groups; the identity and status of *M. exquisitus* (Kirschenblat) remains doubtful. Six new species are described: *Medon impar* sp. n. (Rhodos), *M. subquadratus* sp. n. (southern Anatolia), *M. lanugo* sp. n. (Anatolia), *M. lamellatus* sp. n. (Anatolia), *M. paradisiacus* sp. n. (Azerbaijan), and *M. sequax* sp. n. (Armenia). The previously unknown male sexual characters of *M. coriaceus* Coiffait, 1969 are described. The following 26 new synonymies and other taxonomic changes are proposed: *Medon maronitus* (Saulcy, 1864), **sp. propr.**, = *M. marmarisensis* Fagel, 1970, **syn. n.**, = *M. alexandrinus* Bordoni, 1980, **syn. n.**, = *M. turcmenus* Gusarov, 1995, **syn. n.**; *M. petrochilosi* Coiffait, 1970 = *M. croaticus* Tóth, 1980, **syn. n.**; *M. caricus* Fagel, 1970 = *M. marmaridis* Franz, 1987, **syn. n.**; *M. brunneus* (Erichson, 1839) = *M. olympicus* Scheerpeltz, 1963, **syn. n.**; *M. semiobscurus* (Fauvel, 1875) = *M. rhodiensis* Scheerpeltz, 1963, **syn. n.**, = *M. clambus* Fagel, 1969, **syn. n.**; *M. pythonissa* (Saulcy, 1864) = *M. haafi* Scheerpeltz, 1956, **syn. n.**, = *M. mersinus* Bordoni, 1980, **syn. n.**, = *M. erevanensis* Coiffait, 1969, **syn. n.**, = *M. macedonicus* Coiffait, 1976, **syn. n.**; *M. rufiventris* (Nordmann, 1837) = *M. anatolicus* Coiffait, 1969, **syn. n.**; *M. ferrugineus* (Erichson, 1837) = *M. orduanus* Bordoni, 1980, **syn. n.**; *Medon fuscus* (Mannerheim, 1830) = *M. auraniticus* (Saulcy, 1864), **resyn.**, = *M. abchasicus* Bernhauer, 1922, **syn. n.**, = *M. gajaci* Coiffait, 1973, **syn. n.**, = *M. bulgaricus* Coiffait, 1970, **syn. n.**, = *M. paradobrogicus* Decu & Georgescu, 1994, **syn. n.**; *M. lindbergi* Scheerpeltz, 1958 = *M. scheerpeltzianus* Fagel, 1966, **syn. n.** = *M. loebli* Bordoni, 1980, **syn. n.**; *M. subfuscus* Fagel, 1969 = *M. besucheti* Bordoni, 1980, **syn. n.**; *M. umbilicatus* Coiffait, 1970 = *M. mimulus* Fagel, 1970, **syn. n.**, = *M. lydicus* Bordoni, 1980, **syn. n.**, = *M. rhodicus* Franz, 1987, **syn. n.**; *M. fuscoides* Coiffait, 1969 = *M. amidamus* Bordoni, 1978, **syn. n.**; *M. sparsiventris* Eppelsheim, 1889 = *M. frater* Bernhauer, 1922, **syn. n.**, = *M. wittmeri* Coiffait, 1976, **syn. n.** Six species originally described in *Medon* are transferred to the genus *Sunius* Curtis: *Sunius meuseli* (Bernhauer, 1905), **comb. n.**; *S. lebedevi* (Roubal, 1926), **comb. n.**; *S. kaboulensis* (Coiffait, 1981), **comb. n.**; *S. nidicola* (Kasheev, 1982), **comb. n.**; *S. splendidulus* (Bohác, 1988), **comb. n.**; *S. wrasei* (Schülke, 1989), **comb. n.** Lectotypes are designated for *Lithocharis apicalis* Kraatz, 1857, *Lithocharis brunnea* Erichson, 1839, *Medon olympicus* Scheerpeltz, 1963, *Medon rhodiensis* Scheerpeltz, 1963, *Lithocharis ferruginea* Erichson, 1837, *Lithocharis brancsiki* Eppelsheim, 1880, *Medon lindbergi* Scheerpeltz, 1958, and *Medon frater* Bernhauer, 1922. For the species treated, diagnoses and illustrations of the male sexual characters are presented, biogeographic and ecological data are compiled, the distributions are mapped, and a key to species is provided.

Key words: *Sunius* – Palaearctic – Europe – taxonomy – new species – new synonyms – new combinations – lectotype designations

1. INTRODUCTION

According to COIFFAIT (1984), the genus *Medon* Stephens is represented in the Western Palaearctic region by some 70 species. Only few additional species have been described in the past 20 years (ASSING 1998; ASSING & WUNDERLE 2001a; DECU & GEORGESCU 1994; GUSAROV 1995; SERRANO 1993). For the Eastern Mediterranean region (only the Balkans, Turkey, Syria, Lebanon, Israel, and the islands), COIFFAIT (1984) reports almost 40 species, 16 of them known only from Turkey.

Based on the morphology of the male primary and secondary sexual characters, BORDONI (1980a) attributed the *Medon* species of the Western Palaearctic to six species groups with several subgroups, but did not include all the species. COIFFAIT (1984) largely rearranged this

concept by attributing some species to other groups, establishing some of BORDONI'S subgroups as distinct species groups, proposing other names, and adding some species groups.

Numerous species were first discovered in caves and have been considered troglophiles ever since, although most of these species do not show any morphological adaptations to caves. True troglophiles, however, are known only from the Canaries (*M. oromii* Assing, 1998), Madeira (*M. vicentensis* Serrano, 1993), and southeastern Romania (*M. dobrogicus* Decu & Georgescu, 1994). Generally, little is known about the habitats of *Medon* species; based on the circumstances of collection and because of the rarity of records, many species have been hypothesized to be associated with the burrows of small mammals (COIFFAIT 1984; HORION 1965).

The present revision was initiated mainly by repeated, but usually futile attempts at identifying Eastern Mediterranean *Medon* material, which aroused the suspicion that the prevailing taxonomic and biogeographic concept proposed by BORDONI (1980a) and COIFFAIT (1984) was at least partly incomplete or erroneous. During the past decades, various field trips have been carried out to the southern Balkans, Turkey, and the Middle East. The abundant *Medon* material from these regions that has been accumulated mainly in the collections of the natural history museums in Genève and Wien, as well as in some private collections, provided an opportunity to revise the taxonomic status and the distributions of the *Medon* species occurring in the Eastern Mediterranean. With few exceptions, all the relevant types were studied. Those species whose types were not accessible, available, or located could be interpreted with sufficient reliability based on their original descriptions and additional material from the vicinity of their respective type localities.

The region treated in this study comprises the Eastern Mediterranean and adjacent regions and is more or less strictly limited to the Balkans (including the islands), Cyprus, Turkey, the Caucasus region, and the Middle East (Syria, Lebanon, Israel).

2. MATERIAL AND MEASUREMENTS

Types and additional material from the following institutions and private collections were examined:

DEIC	Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde (L. Zerche)
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago (A.F. Newton Jr., P.P. Parrillo)
HNHM	Hungarian Natural History Museum, Budapest (O. Merkl)
ISNB	Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles (D. Drugmand)
MSNV	Museo Civico di Storia Naturale, Verona (L. Latella)
MHNG	Muséum d'Histoire Naturelle, Genève (G. Cucodoro)
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (N. Berti)
NHMW	Naturhistorisches Museum Wien (H. Schilhammer)
USRS	Università degli Studi di Roma "La Sapienza" (A. Vigna Taglianti)
ZMHB	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin (J. Frisch)
cAss	author's private collection
cBor	private collection A. Bordoni, Firenze
cKor	private collection H. Korge, Berlin
cRos	private collection A. Rose, Oldenburg
cRou	private collection G. de Rougemont, London
cSch	private collection M. Schülke, Berlin

cSol	private collection A. Solodovnikov, St. Petersburg
cWun	private collection P. Wunderle, Mönchengladbach

Head length was measured from the anterior margin of the clypeus to the posterior margin of the head, elytral length along suture from the apex of the scutellum to the elytral hind margin.

3. THE *MEDON* FAUNA OF THE EASTERN MEDITERRANEAN AND ADJACENT REGIONS

A major result of the revision is a considerable decrease in the diversity of *Medon* "species" (i. e. a reduction of names) in the studied region. A study of the types and abundant additional material now available – altogether 4204 specimens, not counting those seen from other regions – revealed a taxonomic chaos of unexpected dimensions, exemplified in the fact that not a single Turkish *Medon* specimen I had identified (or tried to identify) before the revision turned out to be correctly named. The presence of only 31 species is confirmed. 27 new synonymies are proposed and one name is re-synonymized, whereas only six new species are described. The reasons for the numerous synonymous descriptions are manifold.

Systematic collecting activity in the region has strongly increased during the past three decades, but was much lower prior to the 1970s, so that only little material was available and it was not possible to fully assess intraspecific variation. In the present study, many external characters treated as distinguishing characters in the literature and even the male secondary sexual characters, which have previously been attributed high taxonomic significance, were found to be highly variable. The shape and chaetotaxy of the male sternite VII are useful characters for the separation of species groups, but often unsuitable for the identification of species, due to considerable intraspecific variation (especially of the number of palisade setae) and interspecific character overlap. The morphology of the aedeagus often provides the only reliable characters for identification at the species level. However, its general shape is strongly dependent on the mode of preparation, and interspecific differences, though constant, may not be very pronounced.

In many *Medon* species intraspecific variation of external characters was found to be enormous. This particularly applies to *M. semiobscurus* (see details in section 3.12). For most of the highly variable species of the *M. fuscus* group, no constant external characters allowing a separation with sufficient reliability were found; therefore, females from areas where several species of this group occur are listed only when they were found together with males.

Some previous misconceptions resulted from the fact that interpretations of species were based on misidentified non-type material and never questioned subsequently. This, for instance, applies to *M. pythonissa* (Saulcy), *M. fuscus* (Mannerheim), and *M. haafi* Scheerpeltz.

In the species of the *M. apicalis*, the *M. brunneus*, and the *M. fuscus* group, aedeagi were repeatedly found to be teratologically malformed or reduced, much more frequently so than in other staphylinid taxa I have studied. In some samples, most or even all of the males had teratological genitalia. Occasionally, teratologically malformed aedeagi were observed to coincide with reductions or other modifications of the male secondary sexual characters (sternite VII). The description of *Medon parviphallus* Coiffait, 1973, as well as the *M. parviphallus* species group established by COIFFAIT (1984) are evidently based on a male with a teratological aedeagus.

Six species groups are present in the studied region: The *M. apicalis* group (3 species), the *M. coriaceus* group (7 species), the *M. ripicola* group (1 species), the *M. brunneus* group (2 species), the *M. ferrugineus* group (3 species), and the *M. fuscus* group (15 species); for the species here attributed to these species groups see the key at the end of this paper. (The phylogenetic affiliations of *M. ripicola* are somewhat uncertain; the morphology of its aedeagus is similar to that of some species of the *M. fuscus* group (*M. lamellatus*, *M. cyprensis*), but other characters do not support a closer relationship to the species here included in this group, so that *M. ripicola* is tentatively attributed to a group of its own.) In contrast to the species group concept established by COIFFAIT (1984), *M. beydaghensis* is here attributed to the *M. apicalis* group. *M. coriaceus*, *M. petrochilosi*, *M. seleucus*, *M. cerrutii*, and *M. caricus*, which he referred to four different groups, are evidently closely related and here all included in the *M. coriaceus* group, together with two additional new species.

Personal field experience as well as the additional material examined shows that most *Medon* species are regularly and in greater numbers collected by sifting forest leaf litter (e. g. species of the *M. brunneus* and the *M. fuscus* group), suggesting that this is their true habitat and that the records from caves are probably accidental. However, some widespread species (e. g. *M. petrochilosi*, *M. rufiventris*) are rarely found, which indicates that they may be associated with a habitat of a more special nature.

While the *M. apicalis*, the *M. brunneus*, and the *M. ferrugineus* group are represented in the whole of the Mediterranean region, the *M. coriaceus* and the *M. fuscus*

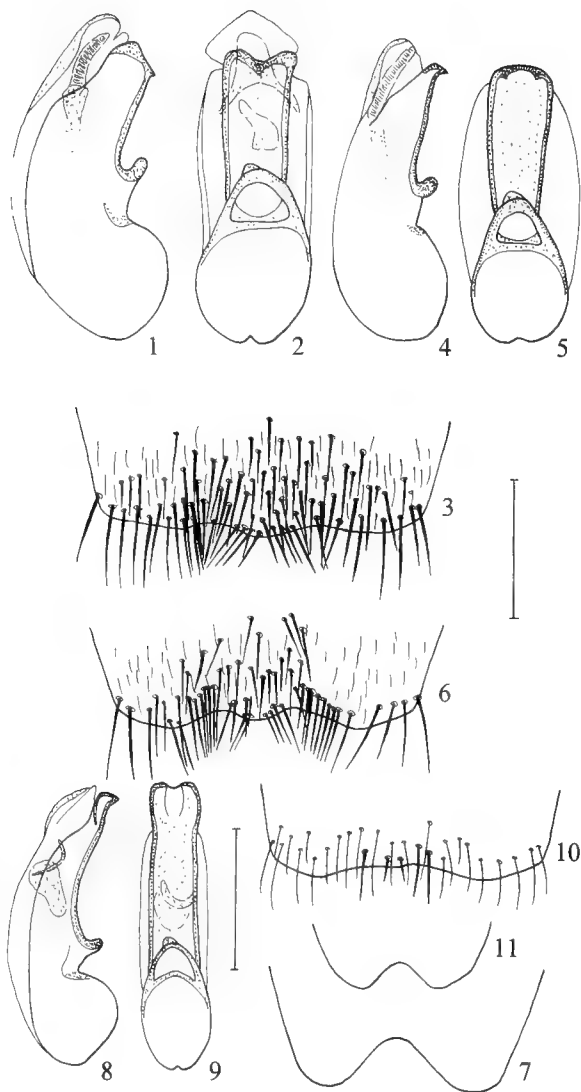
group are confined to the Eastern Mediterranean. The known distribution of the *M. coriaceus* group ranges from Croatia, Greece (including Crete and Rhodos) to central southern Anatolia. Disregarding the expansive *M. fuscus*, the species of the *M. fuscus* group are known from some Mediterranean islands (Sardinia, Crete, Cyprus, Rhodos) and from the region extending from south-eastern Bulgaria to Armenia, Iran, Turkmenistan, and Israel, with the highest species diversity in Anatolia. As can be inferred from the morphology of the aedeagus, *M. pocifer*, which is primarily distributed in the Western Mediterranean, was erroneously placed in the *M. fuscus* group by COIFFAIT (1984).

Remarkably, the distributions of many species have been largely underestimated, although all of them are fully winged or wing-dimorphic and also occur at lower altitudes, so that high-degree endemism was not to be expected. This particularly applies to the species of the *M. fuscus* group. In fact, the present study shows that most species are apparently widespread; only few species seem to have restricted distributions, e. g. the majority of species of the *M. coriaceus* group (*M. coriaceus*, *M. cerrutii*, *M. seleucus*, *M. impar*, *M. subquadratus*). The distributions of some species recorded from Turkey and the Caucasus region are still insufficiently known.

The distribution patterns within the *M. apicalis* and the *M. coriaceus* group, except for *M. beydaghensis*, are apparently strictly allo- or parapatric, suggesting that interspecific competition may be an important factor determining the ranges of individual species. The distributions of the species of the *M. fuscus* group, in contrast, largely overlap; on several occasions two or even three species of this group were represented in the same sample.

Several species from the east of the Western Palaearctic region have been described in the genus *Medon*, but are evidently not congeneric with the species treated here and apparently refer to *Sunius* CURTIS. Traditionally, *Medon* and *Sunius* have been distinguished based on the distance between the gular sutures (narrowly separated, contiguous, or fused in *Medon*, and widely separated in *Sunius*). However, *Sunius* species are variable in this respect, so that this character alone is of relatively little systematic significance. For details regarding the species see section 5.

In the past, there has been some confusion regarding the gender of the genus. BORDONI (e.g. 1980a) treated it as neuter, whereas COIFFAIT (1976, 1986) inconsistently treated it as masculine and neuter. The Greek word *medon* (lord, ruler), however, is of masculine gender, so that all the adjectival species names are adapted accordingly.



Figs. 1 – 11: *Medon apicalis* (Kraatz) (1 – 3), *M. maronitus* (Saulcy) (4 – 7), and *M. beydaghensis* Fagel (8 – 11): Aedeagus in lateral and in ventral view (1, 2, 4, 5, 8, 9); posterior part of male sternite VII (3, 6, 10); outline of posterior margin of male sternite VIII (7, 11). Scales: 0.2 mm.

3.1. *Medon apicalis* (Kraatz, 1857) (Figs. 1 – 3, Map 1)

Lithocharis apicalis Kraatz, 1857: 715 f.

Types examined: Lectotype ♂, present designation: Cassel / Richt. / apicalis / coll. Kraatz / Syntypus / Lektotypus / coll. DEIC / *Medon apicalis* Kr. Wunderle det. 92 / *Medon apicalis* (Kr.) ♂ V. I. Gusarov det. 1996 / Lektotypus ♂ *Lithocharis apicalis* Kraatz desig. V. Assing 2002 (DEIC). Paralectotypes: 1♀: same data as lectotype, but “Paralectotypus” (DEIC); 1♀: Lyon / Paralectotypus / Syntypus / ? *rufiventris* Lyon Rey / coll. Kraatz / *Medon apicalis* Kr. Wunderle det. 92 / *Medon apicalis* (Kr.) ♀ V. I. Gusarov det. 1996 (DEIC).

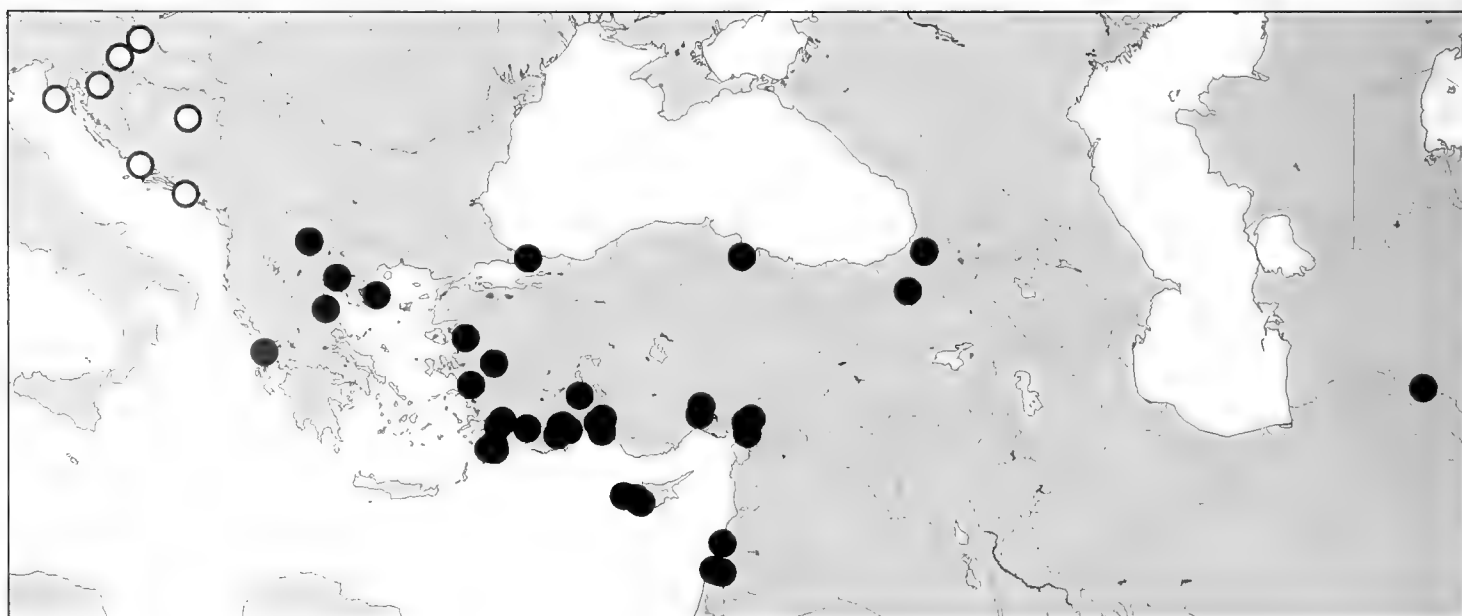
Additional material examined (total from studied region: 14 exs.): In addition to the material listed below, specimens from Germany, Austria, France, Spain, Portugal, Canary Islands, Madeira, and North Africa were examined.

Croatia: 1 ex., Josipdol-Karlovac, car-net, 9.V.1990, leg. Wunderle (cWun); 2 exs., Ludbreg, leg. Apfelbeck (HNHM); 1 ex., Zagreb, leg. Stiller (HNHM); 3 exs., Dubrovnik, leg. Reitter (HNHM, cAss); 4 exs., Pula (NHMW); 1 ex., Brač, leg. Schatzmayr (NHMW).

Bosnia-Herzegovina: 1 ex., Zavidovići, leg. Kendi (HNHM).

Diagnosis: Medium-sized species, 3.8 – 4.6 mm. Coloration somewhat variable; head usually dark brown to blackish; pronotum, elytra, and abdomen reddish brown to brown; elytra usually with the area surrounding the scutellum and the posterior angles more or less extensively darkened; appendages light brown to reddish brown.

Head with large and dense, weakly umbilicate, but not very deep puncturation, and with distinct microreticulation; interstices very narrow; surface mat or nearly so.



Map 1: Distributions of *Medon apicalis* (Kraatz) (open circles) and *M. maronitus* (Saulcy) (filled circles) in the Eastern Mediterranean and the Caucasus region, based on revised records.

Puncturation of pronotum fine and dense, not umbilicate; interstices without or with indistinct microsculpture; surface with some shine. Elytra at suture distinctly longer than pronotum and with dense, fine, somewhat granulose puncturation. Abdomen distinctly microsculptured and with dense and fine puncturation.

♂: sternite VII posteriorly weakly bisinuate and with numerous long and stout dark setae, palisade setae absent (Fig. 3); sternite VIII not distinctive; aedeagus of characteristic morphology (Figs. 1–2).

Comments: The original description is based on an unspecified number of syntypes. In view of the frequent confusion with similar species, the male syntype from the Kraatz collection is here designated as the lectotype in order to fix a single name-bearing type and thus to define the species.

Distribution and bionomics: In the Eastern Mediterranean, the species has been reported from Dalmatia, Greece, and Lebanon (COIFFAIT 1984; HORION 1965), but, apart from Croatia and Bosnia-Herzegovina, I have seen no material from the region (Map 1). It seems most likely that the records from the southern Balkans and from the Middle East are based on misidentifications (confusion with the similar *M. maronitus*). According to HORION (1965), *M. apicalis* is probably associated with burrows of small mammals and usually collected in rotting debris or on the wing.

3.2. *Medon maronitus* (Saulcy, 1864), sp. propr. (Figs. 4–7, Map 1)

Lithocharis maronita Saulcy, 1864: 650 f.

Medon marmarisensis Fagel, 1970: 161 ff.; **syn. n.**

Medon alexandrinum [sic] Bordoni 1980a: 85; **syn. n.**

Medon turcmenus Gusarov, 1995: 47 ff.; **syn. n.**

Types examined: *M. marmarisensis*: Holotype ♂: Anatolia merid. Marmaris, V.1969, G. Fagel / G. Fagel det. *marmarisensis* n. sp. / TYPE / R. I. Sc. N. B. I. G. 24885 / *Medon marmarisensis* ♂ Fagel, V. I. Gusarov det. 1992 / *Medon maronitus* (Saulcy) det. V. Assing 2001 (ISNB). Paratypes: 2♂♂, 4♀♀, same data as holotype (ISNB).

M. alexandrinus: Holotype ♂: Turquie Erzurum á Azort/lac de Tortum, 12.V.67, Cl. Besuchet / HOLO-TYPUS / *Medon alexandrinum* n. sp. Det. A. Bordoni 1975 / *Medon alexandrinum* ♂ Bordoni, V.I.Gusarov rev. 1993 / *Medon maronitus* (Saulcy) det. V. Assing 2001 (MHNG).

Additional material examined (total: 322 exs.):

Macedonia: 24 exs., Vardar plain, leg. Schatzmayr (NHMW, cAss).

Greece: Mainland: 2 exs., Larissa, Ossa Oros, W Stomio, bank of Pinios river, 5.IV.1998, leg. Wunderle (cWun); 4 exs., Thessaloniki, leg. Schatzmayr (ZMHB); 6 exs., Khalkidhiki, Athos, leg. Schatzmayr (NHMW, cAss). **Levkás:** 7 exs., Karia, 600 m, dark creek valley, 22.IX.1993, leg. Assing (cAss). **Ródhos:** 8 exs., M. Kariona, 400 m, 11.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 10 exs., Profitis Ilias, 650 m, 11.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 1 ex., Profitis Ilias, 600 m, 24.IV.1973, leg. Besuchet (MHNG); 16 exs., Petaloudes, 8.&15.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 3 exs., Kremasti, 10.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 8 exs., Epta Pigai, 9.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 1 ex., "Rhodos", 23.IV.1973, leg. Besuchet (MHNG).

Cyprus: 10 exs., S Platres, Moniatis, 700 m, bank of stream, 2.-12.IV.1995, leg. Assing (cAss); 4 exs., Paphos forest, Kykkos – Pera Vasa, 400 m, creek valley, 9.IV.1995, leg. Assing (cAss); 6 exs., Baths of Aphrodite, 22.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG, cSch); 1 ex., Cedar Valley, 1200 m, 18.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Agios Dhimitrios, 600 m, 9.VII.1977, leg. Besuchet (cSch); see also ASSING & WUNDERLE (2001a).

Turkey: **Istanbul:** 1 ex., Belgrader Wald, leg. v. Bodemeyer (ZMHB). **Samsun:** 31 exs., Samsun – Kavak, 20.V.1967, leg. Besuchet (MHNG, cAss). **Artvin:** 2 exs., Pirmalli, Karkal Dağı, 1600 m, 11.VI.1986, leg. Besuchet, Löbl & Burckhardt (cAss). **Izmir:** 7 exs., Bergama – Kozak, 18.VII.1969, leg. Besuchet (MHNG); 4 exs., Meryemana – Selçuk, 500 m, 9.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG). **Manisa:** 1 ex., Salihli, 500 m, 29.IV.1975, leg. Besuchet & Löbl (cAss). **Muğla:** 1 ex., Bayir, 25 km NE Kemer, 950 m, 3.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 1 ex., Marmaris, Çetibeli, 1.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG). **Isparta:** 1 ex., S Eğirdir, Kovada National Park, 13.V.2000, leg. Meybohm & Brachat (cAss). **Antalya:** 1 ex., Bey Dag, V.1968 ["*apicalis* Kr. G. Fagel det."] (ISNB); 3 exs., Manavgat, 900 m, 31.XII.1990, leg. Assing (cAss); 1 ex., Manavgat, 0-50 m, 4.I.1991, leg. Assing (cAss); 1 ex., Manavgat, Yaylaalan, 850 m, 31.XII.1990, leg. Wunderle (cWun); 2 exs., road to Saklikent, 1000 m, pine forest, 11.V.2000, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 2 exs., same data, but 1200 m, 10.V.2000 (cAss); 15 exs., Antalya – Kemer, 4.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG). **Mersin:** 1 ex., ca. 30 km NNW Tarsus, 37°10N, 34°46E, 580 m, fallow with deciduous trees, 26.XII.2000, leg. Assing (cAss); 1 ex., 90 km W Adana, "Bulghardagh", leg. Sahlberg (DEIC). Adana: 5 exs., S Pozanti, 37°22'07N, 34°49'48E, 945 m, *Platanus* litter near stream, 26.XII.2000, leg. Assing (cAss); 1 ex., E Osmaniye, 1200-1700 m, leg. Schubert (NHMW). **Antakya:** 1 ex., 7 km E Yeşilkent, 350-400 m, 4.V.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 2 exs., Payas, river valley, 25.V.1987, leg. Schönmann & Schilhammer (NHMW, cAss).

Lebanon: 28 exs., Damour, 28.III.1975, leg. Besuchet (MHNG, cAss).

Israel: 1 ex., Galilee, Montfort, 19.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 3 exs., Galilee, Mt. Meron, 900 m, 27.V.1973, leg. Löbl (MHNG); 61 exs., Galilee, Safad, 500 m, 30.V.1973, leg. Löbl (MHNG, cAss).

Georgia: 5 exs., Tbilisi, Mzcheta, 4.-23.VI.1987, leg. Wrase & Schülke (cSch, cAss); 1 ex., same data, but VI.1986 (cSch).

Russia: 1 ex. [identified by V. Gusarov as *M. turcmenus*], Krasnodar territory, near town Pshada, in flood debris, 24.IV.1995, leg. Solodovnikov (cSol).

Iran or Azerbaijan: 1 ex., Talysch range, 1897, leg. Korb (ZMHB).

Diagnosis: Small species, 3.3 – 4.5 mm. Usual coloration: Distinctly bicoloured, with the head dark brown to

blackish and the remainder of the body yellowish brown to ferruginous.

Head almost completely mat; punctures not umbilicate, dense and large, but rather shallow and weakly defined; interstices usually narrower than punctures and with isodiametric microsculpture. Pronotum also with dense, but much finer puncturation; interstices usually weakly microsculptured and somewhat shining, rarely with pronounced microreticulation and mat. Puncturation of elytra coarser than that of pronotum, very dense, slightly granulose, and ill-defined; interstices at most with weak microsculpture. Abdomen with extremely fine and dense puncturation, and with distinct microsculpture.

♂: posterior margin of sternite VII bisinuate, without palisade setae, but with clusters of long black stout setae (Fig. 6); sternite VIII with relatively wide and not very deep posterior incision (Fig. 7); aedeagus distinctive (Figs. 4–5).

Comments: The description of *Lithocharis maronita* is based on a single female from Şaydā, now in Lebanon (SAULCY 1864), which was not found in the Saulcy collection (N. BERTI, Paris, pers. comm. 2002). COIFFAIT (1984) studied the holotype and states that it is conspecific with *M. apicalis* “sans aucun doute”. However, *M. apicalis* does not occur in the Middle East; there is not a single confirmed record from the Eastern Mediterranean southeast of Bosnia-Herzegovina. So there is little doubt that the holotype of *M. maronitus* (Saulcy) is in fact conspecific with the species that has been described as *M. marmarisensis* and *M. alexandrinus*, respectively, which is very common and widespread in the region and which is often difficult to distinguish from *M. apicalis* based on external characters alone.

According to BORDONI (1980a), *M. alexandrinus* is separated from *M. marmarisensis* by the coloration and by the morphology of the aedeagus. A comparison with abundant material from various areas in the eastern Mediterranean, however, showed that the holotype of *M. alexandrinus* falls within the range of intraspecific variation of *M. maronitus*. The width of the ventral process of the aedeagus, as well as the distance between and the shape of the apical processes of the ventral process are variable. Consequently, both *M. marmarisensis* Fagel and *M. alexandrinus* Bordoni are here placed in the synonymy of the senior name *M. maronitus* (Saulcy).

The types of *M. turcmenus* were not seen, because they are temporarily unavailable (V. GUSAROV, Lawrence, pers. comm. 2002). However, the distinguishing characters (particularly the shape of the ventral process of the aedeagus) indicated in the original description are within the range of intraspecific variation of *M. maronitus* and the examined material includes one male identi-

fied as *M. turcmenus* by V. Gusarov, suggesting that *M. turcmenus*, too, is conspecific with *M. maronitus*.

Intraspecific variation and comparative notes: As is to be expected in a widespread species, various characters are subject to considerable intraspecific variation: coloration, size, eye size, relative length of elytra, microsculpture, puncturation; even the male sexual characters are somewhat variable. Based on the available material and evidence, the observed differences are here interpreted as an expression of – partly clinal – intraspecific rather than interspecific variation. The microsculpture of the forebody was found to be subject to considerable intraspecific variation in other species, too, particularly so in *M. semiobscurus* (see remarks below that species).

M. maronitus is distinguished from other congeners occurring in the eastern Mediterranean and adjacent regions especially by the morphology of the aedeagus, usually also by the puncturation and coloration of the forebody and by the shape and chaetotaxy of the male sternite VII. For separation from the similar *M. beydaghensis* see below.

Distribution and bionomics: *M. maronitus* is one of the most widespread *Medon* species in the Western Palaearctic region. It occurs in the Eastern Mediterranean from Greece to Israel, to the Caucasus region, and to Turkmenistan (Map 1). *M. maronitus* has been found in various habitats, especially in moist situations, at a wide range of altitudes (0–2000 m). Teneral specimens were observed in May and July.

3.3. *Medon beydaghensis* Fagel, 1969 (Figs. 8–11, Map 2)

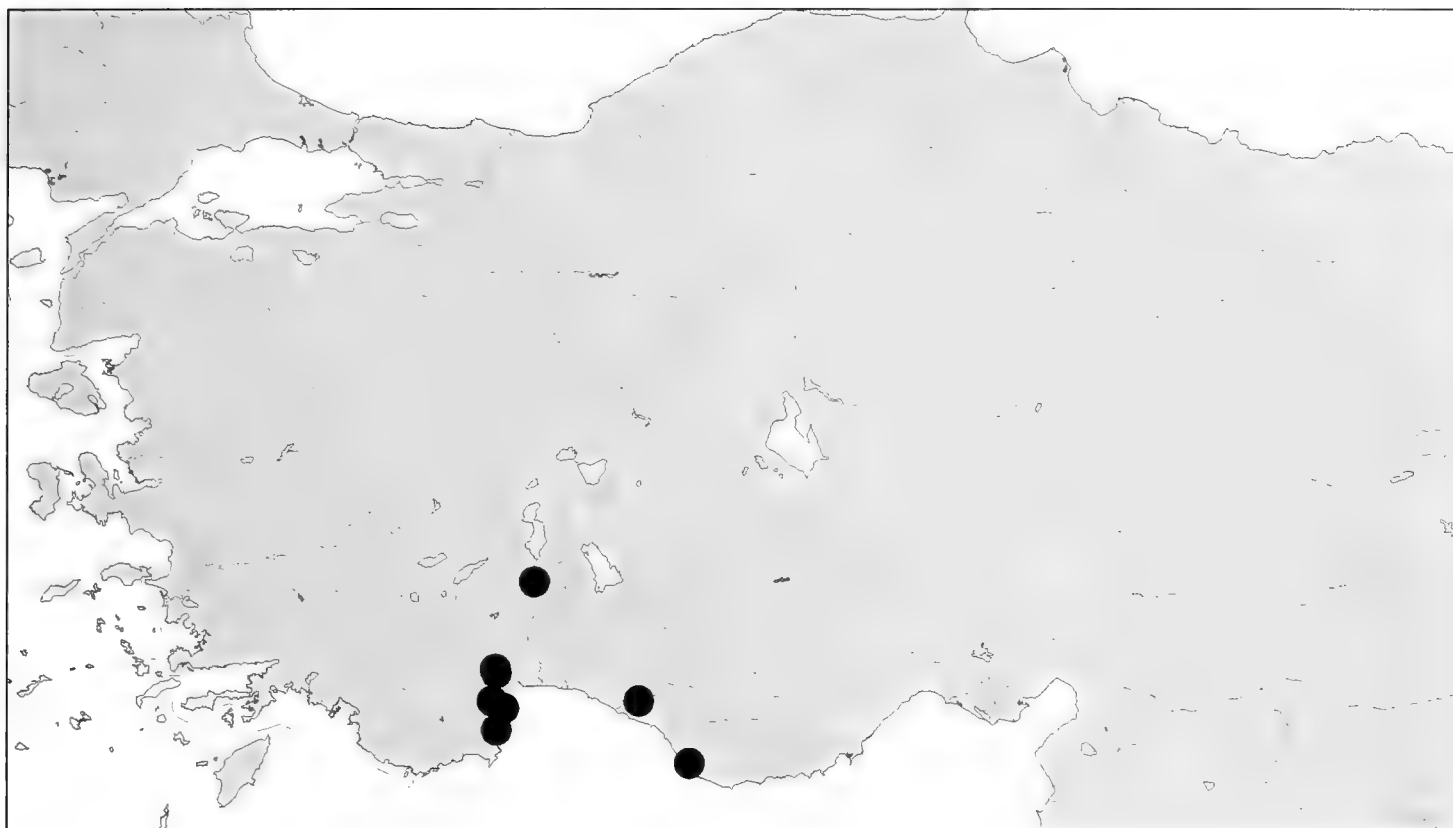
Medon beydaghensis Fagel, 1969: 108 ff.

Types examined: Holotype ♂: Anatolie mér., Bey Dag, V.1968, G. Fagel / G. Fagel det. beydaghensis n. sp. / TYPE / R. I. Sc. N. B. I. G. 24885 (ISNB). Paratypes: 2♀♀, same data as holotype (ISNB).

Additional material examined (total: 18 exs.):

Turkey: Antalya: 2 exs., SW Antalya, 15 km s Kemer, 36°30'N, 30°29'E, 60 m, 24.IV.2001, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 2 exs., Antalya, valley SE Termessos, 36°57'N, 30°29'E, 300 m, 22.IV.2001, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., Termessos, 10.&14.IV.1984, leg. Brachat (cSch); 1 ex., NW Alanya, Günzelbağ, 21.-26.IV.1984, leg. Brachat (cAss); 4 exs., Antalya – Kemer, 4.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 2 exs., 18 km SE Gazipaşa, 27.IV.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 4 exs., W Kemer, S Hisar, 36°44'02"N, 30°26'23"E, 1120 m, litter of *Quercus* and *Carpinus*, 2.IV.2002, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun). **Isparta:** 1 ex., Eğridir – Çandır, 900 m, 7.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG).

Diagnosis: Similar to *M. maronitus*, but distinguished as follows: Smaller, 3.2–3.6 mm. Coloration as in *M. maronitus*. Head with coarser and distinctly sparser puncturation; interstices in central dorsal area approxi-



Map 2: Distribution of *Medon beydaghensis* Fagel in Turkey, based on revised records.

mately as wide as or wider than punctures; interstices with distinct, but relatively shallow microreticulation; surface more shiny than in *M. maronitus*.

Pronotum with much larger and sparser shallow punctures; posterior half of midline impunctate; interstices of variable width, but on average approximately as wide as punctures; microreticulation much more pronounced than in *M. maronitus*; surface almost mat.

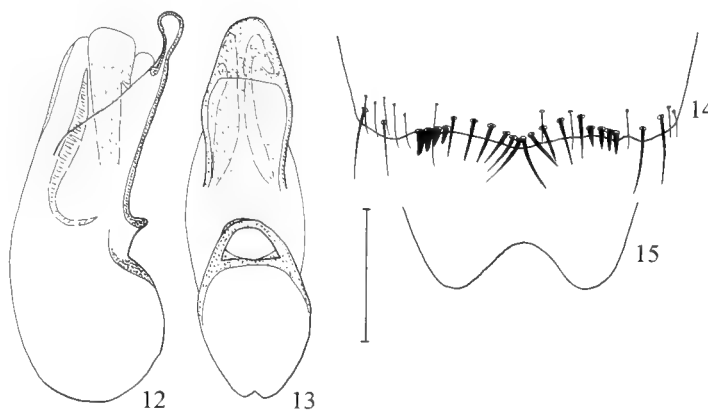
Elytra relatively shorter than in *M. maronitus*, at suture 1.05 – 1.10 times as long as pronotum; puncturation distinctly coarser. Hind wings present. Posterior margin of abdominal tergite VII with narrow palisade fringe.

♂: posterior margin of sternite VII shallowly concave, not bisinuate, without palisade setae, only with few (3–7) stouter setae in the middle (Fig. 10); posterior margin of sternite VIII with relatively small incision (Fig. 11). Aedeagus small, ventral process slender, its shape completely different from that of *M. maronitus* both in lateral and in ventral view (Figs. 8 – 9).

Comparative notes: From all its congeners occurring in the Eastern Mediterranean, *M. beydaghensis* is distinguished especially by the male sexual characters. For separation from the similar *M. maronitus* see diagnosis above.

Distribution and bionomics: The species is known from several localities in Antalya and Isparta, south-western Anatolia (Map 2), where it was collected at rather low altitudes (60 – 900 m). Remarkably, *M. bey-*

daghensis is apparently much less widespread than other species of the *M. apicalis* group and, in contrast to the distribution patterns of other species of the group, its distribution overlaps with that of *M. maronitus*.



Figs. 12 – 15: *Medon cerrutii* Coiffait: Aedeagus in lateral and in ventral view (12, 13); posterior margin of male sternite VII (14); outline of posterior margin of male sternite VIII (15). Scale: 0.2 mm.

3.4. *Medon cerrutii* Coiffait, 1976 (Figs. 12 – 15, Map 3)

Medon cerrutii Coiffait, 1976b: 94 f.

Material examined (total: 101 exs.):

Kríti: 6 exs., W-Crete, Nea Roumata, 35°23N, 23°51E, 290 m, 14.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., W-Crete, Elos, 35°21N, 23°38E, 625 m, 15.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 6 exs., W-Crete, Kakodiki, 35°17N, 23°42E, 310 m, 16.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., W-Crete, Prases, 35°22N, 23°50E, 550 m,

14.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., Prases, pine forest, 13.X.1991, leg. Wunderle (cWun); 1 ex., W-Crete, Kandamos, 35°20N, 23°44E, 420 m, 16.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 5 exs., W-Crete, Sfinari, 35°24N, 23°35E, 240 m, 15.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 8 exs., W-Crete, Deres, 500 m, 13.X.1991, leg. Wunderle (cAss, cWun); 2 exs., W-Crete, Vrysses, 100 m, 21.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 3 exs., W-Crete, Vathi, 350 m, leaf litter near source, 7.X.1991, leg. Wunderle (cWun); 12 exs., W-Crete, between Lakki and Phrunes, leg. Franz (NHMW); 5 exs., W-Crete, Rethymnon, 13.VI.1984, leg. Franz (NHMW); 3 exs., W-Crete, Kandanos, "geg. Spina", leg. Franz (NHMW); 1 ex., E-Crete, Agios Nikolaos, Kalamafka, 17.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 8 exs., E-Crete, Ano Zakros, 20.III.1986, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., E-Crete, Kato Horio, 200 m, *Platanus* litter, 14.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., E-Crete, Assitaes, leg. Holtz (ZMHB); 2 exs., Rethimnon Armeni, 35°17N, 24°28E, oakwood, 24.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 4 exs., Rethimnon, Agios Ioannis, 35°15N, 24°25E, 22.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Samaria valley, 21.-22.III.1975, leg. Fülischer & Meybohm (cAss); 19 exs., Kerá, 9.VIII.1973, leg. Vit (MHNG, cAss); 8 exs., locality not specified, leg. Paganetti (ZMHB, NHMW).

Diagnosis: 3.7 – 4.7 mm. Coloration variable, body usually dark brown, with the abdominal apex and the appendages ferruginous; (part of) the pronotum and the anterior part of the elytra often lighter.

Head with dense, large, and umbilicate puncturation; interstices reduced to narrow ridges; microsculpture usually distinct, at least in anterior half; integument completely mat. Pronotum with puncturation of similar size as that of head, but ill-defined, shallow, and largely confluent; midline, if impunctate, usually with distinct microreticulation and mat. Elytra at suture distinctly (approximately 1.15 x) longer than pronotum; with simple (i. e. not umbilicate) puncturation; punctures dense, but sparser than on head and pronotum, instices shining. Hind wings fully developed. Abdomen with fine and dense puncturation, weakly shining; tergite VII with palisade fringe.



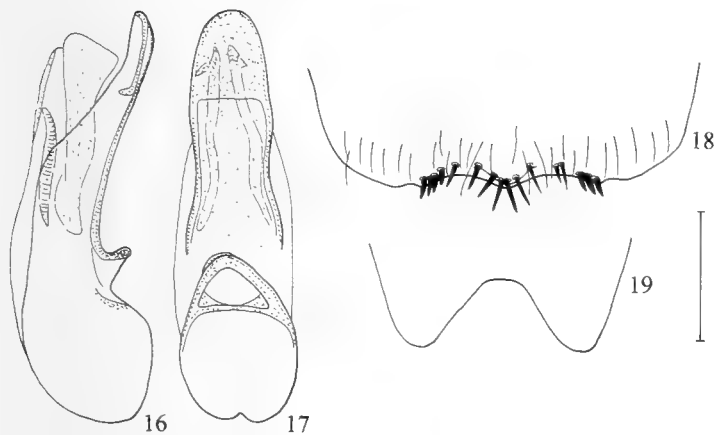
Map 3: Distributions of *Medon serrutii* Coiffait (open circles) and *M. caricus* Fagel (squares), and *M. impar* sp. n. (filled circles), based on revised records.

♂: posterior margin of sternite VII bisinuate, in the middle convex, on either side with comb of usually 3-5 palisade setae (Fig. 14); sternite VIII posteriorly broadly incised (Fig. 15; ventral process of aedeagus in lateral view distinctly widened in the middle, apex of ventral process in lateral view of characteristic shape (Figs. 12 – 13).

Comparative notes: In external morphology, *M. cerrutii* is highly similar to *Medon petrochilosi* and related species (*M. caricus*, *M. impar*, *M. subquadratus*, *M. seleucus*). An identification is possible only based on the morphology of the aedeagus.

Comments: According to the original description, the holotype is deposited in the Cerruti collection. It was not examined, but it can be inferred from the description and from the illustrations that the present interpretation is correct. *M. cerrutii* is the sole representative of the *M. coriaceus* group in Crete and, based on the primary and secondary sexual characters, cannot be confused with its sympatric congeners (*M. brunneus*, *M. pythonissa*, *M. beroni*).

Distribution and bionomics: *M. cerrutii* is apparently endemic to Crete, where it seems to be rather common (Map 3). The labels attached to the material examined indicate altitudes between 200 and 625 m. At least part of the specimens were collected in leaf litter of deciduous trees.



Figs. 16 – 19: *Medon petrochilosi* Coiffait: Aedeagus in lateral and in ventral view (16, 17); posterior margin of male sternite VII (18); outline of posterior margin of male sternite VIII (19). Scale: 0.2 mm.

3.5. *Medon petrochilosi* Coiffait, 1970 (Figs. 16 – 19, Map 4)

Medon petrochilosi Coiffait, 1970a: 231 ff.

Medon croaticus Tóth, 1980: 163 f.; **syn. n.**

Types examined: *M. petrochilosi*: Paratypes: 1♂: Péloponnèse – X.63, Pyrgos, Dirou, Gr. Glyphada / PARATYPE / *Medon petrochilosi* Coiff. H. COIFFAIT det.

1971 [sic]; 1♀: Péloponnèse X.63, P. Dirou, Gr. Glyphada / PARATYPE / *petrochilosi* Coiffait (ISNB).

M. croaticus: Holotype ♂ [slightly damaged]: Croatia, Padewieth / Gospics / Holotypus *Medon croaticus* ♂ L. Tóth / *Medon petrochilosi* Coiffait det. V. Assing 2002 (HNHM).

Additional material examined (total: 3 exs.):

Greece: 1 ex., Levkás, S Exanthia, 600 m, creek valley, 27.IX.1993, leg. Assing (cAss); 1 ex., Gythion (=Yithion), 18.-29.IV.1956, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., Pelopónnisos, 8 km N Kalavrita, 38°05N, 22°10E, 680 m, litter of *Platanus*, 30.III.1997, leg. Zerche (DEIC).

Diagnosis: Of similar external morphology as *M. cerrutii*.

♂: sternite VII of similar shape and chaetotaxy as in *M. cerrutii*, but setae slightly shorter (Fig. 18); posterior incision of sternite VIII slightly deeper (Fig. 19). Ventral process of aedeagus similar to that of *M. cerrutii*, but in ventral view less strongly dilated in the middle and apex of ventral process in lateral view of distinctive shape; outline of apical internal structures different (lateral view) (Figs. 16 – 17).

Comparative notes: From *M. cerrutii*, *M. caricus*, and related species, *M. petrochilosi* is distinguished especially by the morphology of the aedeagus.

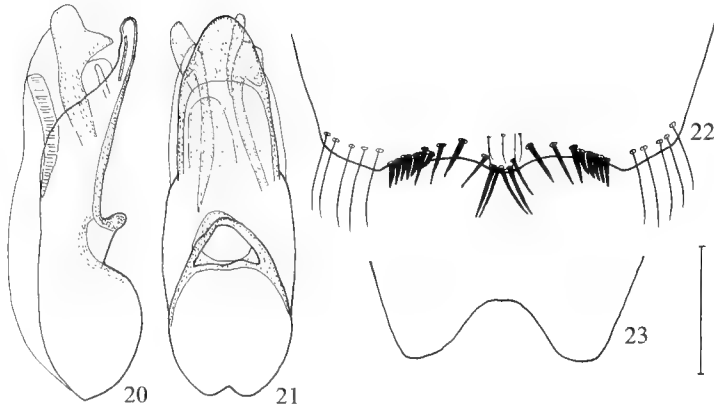
Comments: According to TÓTH (1980), *M. croaticus* is distinguished from *M. petrochilosi* by “its slender body, the sculpture, the characteristic black setae at the apex of male’s [sic] 6th ventral segment and by the build of its aedeagus.” An examination of the types of both names, however, revealed no such differences; they are in fact conspecific, so that *M. croaticus* is here placed in the synonymy of the senior name *M. petrochilosi*.

Distribution and bionomics: The species was previously known only from the type locality of *M. petrochilosi* in the Pelopónnisos, but is here recorded also from Levkás, and Croatia (Map 4). According to COIFFAIT (1970a, 1984) it lives in caves, but judging from the complete absence of any morphological adaptations usually encountered in cavernicolous Staphylinidae and from the circumstances under which the additional material was collected, this does not seem very likely. The true habitat of the species is unknown.

3.6. *Medon coriaceus* Coiffait, 1969 (Figs. 20 – 23, Map 4)

Medon coriaceum Coiffait, 1969: 714 f.

Type examined: Holotype ♀: Bulgarie, 26, Melnik, (Cave.) 20.9.65 / HOLOTYPE / Museum Paris coll Coiffait / *Medon coriaceum* Coiff. H Coiffait det. 1969 (MNHN).



Figs. 20 – 23: *Medon coriaceus* Coiffait: Aedeagus in lateral and in ventral view (20, 21); posterior margin of male sternite VII (22); outline of posterior margin of male sternite VIII (23). Scale: 0.2 mm.

Additional material examined (total: 2 exs.):

Macedonia: 1 ex., Strumica, leg. Liebmann (DEIC).

Greece: 1 ex., Khalkidhiki, Cholomon, 900 m, caught flying, 30.III.1989, leg. Assing (cAss).

Diagnosis: Of similar external morphology as *M. petrochilosi*; distinguished only by the coarser and more coriaceous puncturation of the pronotum and by the male sexual characters.

♂: sternite VII of similar shape and chaetotaxy as in *M. cerrutii*, but in the middle more distinctly pointed and lateral palisade setae more numerous (about 6) (Fig. 22); posterior margin of sternite VIII as in Fig. 23. Ventral process of aedeagus similar to that of *M. cerrutii*, but broader in ventral view and with more slender apex (lateral view); apical internal structures (lateral view) of distinctive shape (Figs. 20 – 21).

Comparative notes: From *M. cerrutii*, *M. petrochilosi*, *M. caricus*, and related species, *M. coriaceus* is distinguished especially by the very coarsely punctured pronotum, by the chaetotaxy of the male sternite VII, and by the morphology of the aedeagus.

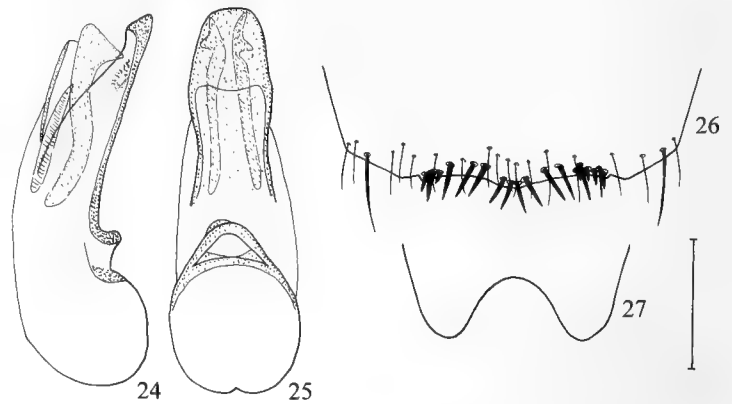
Distribution and bionomics: *Medon coriaceus* apparently has a restricted distribution. Only three records from southern Macedonia, southwestern Bulgaria, and north-eastern Greece have become known (Map 4). The specimen from Khalkidhiki was caught on the wing in March.

3.7. *Medon impar* sp. n. (Figs. 24 – 27, Map 3)

Types: Holotype ♂: RHODES No 17, Petaloudes, 15.IV.1977, Cl. Besuchet / Holotypus ♂ *Medon impar* sp. n. det. V. Assing 2001 (MHNG).

Paratypes (total: 26 exs.): 4♂♂, 5♀♀: same data as holotype (MHNG, cAss); 2♂♂, 1♀: RHODES 2b, Petaloudes, 8.IV.1977, Cl. Besuchet (MHNG, cAss); 4♂♂, 4♀♀: RHODES: M. Kariona, 400 m, 11.IV.1977, Cl. Besuchet 3. (MHNG, cAss); 1♂, 3♀♀: RHODES 4b, Kremasti, 10.IV.1977, Cl. Besuchet (MHNG, cAss);

1♂: RHODES 3b., Epta Pigai, 9.IV.1977, Cl. Besuchet (MHNG); 1 ex.: GRÈCE Rhodes, Kolimbia, 24.IV.73, Cl. Besuchet (MHNG).



Figs. 24 – 27: *Medon impar* sp. n.: Aedeagus in lateral and in ventral view (24, 25); posterior margin of male sternite VII (26); outline of posterior margin of male sternite VIII (27). Scale: 0.2 mm.

Diagnosis: External morphology as in *M. cerrutii*, but pronotum with less pronounced microsculpture and part of midline in posterior half often shining.

♂: sternite VII of similar shape and chaetotaxy as in *M. cerrutii*, palisade setae and additional stout setae at posterior margin shorter, combs of palisade setae with one or two additional longer stout setae (Fig. 26); posterior incision of sternite VIII variable, on average slightly deeper than in *M. cerrutii* (Fig. 27). Ventral process of aedeagus in ventral view apically broader than in *M. cerrutii*, apex of ventral process in lateral view of distinctive shape; apical internal structures with acute protrusion (Figs. 24 – 25)

Etymology: The name (Lat., adj.: unequal, dissimilar) refers to the fact that the palisade setae of the male sternite VIII are accompanied by additional longer stout setae thus giving the impression of unequally long palisade setae.

Comparative notes: *M. impar* is distinguished from *M. cerrutii*, *M. caricus*, *M. petrochilosi*, and related species by the morphology of the aedeagus.

Distribution and bionomics: The new species is apparently endemic to Rhodos (Map 3), where part of the types were collected at an altitude of 400 m. Further ecological data are unknown.

3.8. *Medon caricus* Fagel, 1970 (Figs. 28 – 31, Map 3)

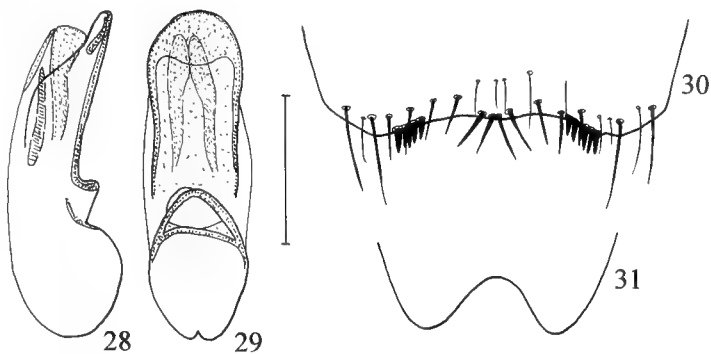
Medon caricus Fagel, 1970: 158 ff.

Medon marmaridis Franz, 1987: 79 ff.; **syn. n.**

Types examined: *M. caricus*: Holotype ♂: Anatolia merid. Marmaris, V.1969, G. Fagel / G. Fagel det. caricus n. sp. / TYPE (ISNB). Paratypes: 9♂♂, 6♀♀, same data as holotype (ISNB).



Map 4: Distributions of *Medon petrochilosi* Coiffait (filled circles) and *M. coriaceus* Coiffait (squares) in the Balkans, except for the type locality of *M. coriaceus* based on revised records.



Figs. 28 – 31: *Medon caricus* Fagel: Aedeagus in lateral and in ventral view (28, 29); posterior margin of male sternite VII (30); outline of posterior margin of male sternite VIII (31). Scale: 0.2 mm.

M. marmaridis: Holotype ♂: Umg. Marmaris, W-Anatolien, leg. H. Franz / *Medon marmaridis*, det. H. Franz / Holotypus / *Medon caricus* Fagel det. V. Assing 2002 (NHMW). Paratype: 1♀: same data as holotype (NHMW).

Additional material examined (total: 7 exs.):

Turkey: 2 exs., Izmir, Bahçeliköy, 16.VII.1969, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 1 ex. [teneral], N Marmaris, 36°58'49N, 28°17'29E, 65 m, floodplain forest, *Platanus* litter, 5.VII.2002, leg. Assing (cAss).

Greece: Dhodhekánisos: 4 exs., Nikariá [36°51', 25°55'], leg. v. Oertzen (ZMHB, cAss).

Diagnosis: 4.0 – 5.0 mm, on average larger than *M. cerurtii*. Coloration variable, body usually dark brown, with the abdominal apex and the appendages ferruginous; (part of) the pronotum and the anterior part of the elytra often lighter.

Head with dense, large, and umbilicate puncturation; interstices reduced to narrow ridges; without or with very shallow microsculpture; integument almost completely mat. Pronotum with puncturation of similar size as that of head, but less well-defined, shallower, and partly confluent; midline usually more or less impunctate, without or with very weak microreticulation, usually at

least partly shining; sometimes impunctate area reduced to minute oblong area in posterior half. Elytra at suture distinctly (approximately 1.15 x) longer than pronotum; with simple (i. e. not umbilicate) puncturation; punctures dense, but sparser than on head and pronotum, instices shining. Hind wings fully developed. Abdomen with fine and dense puncturation, weakly shining; tergite VII with palisade fringe.

♂: posterior margin of sternite VII bisinuate, in the middle convex, on either side with comb of approximately 5 relatively long (longer than in *M. cerrutii*) palisade setae (Fig. 30); sternite VIII posteriorly broadly incised (Fig. 31); aedeagus smaller than in *M. cerrutii*, ventral process short and in ventral view broad (Figs. 28 – 29).

Comparative notes: From *M. cerrutii*, *M. petrochilosi*, and allied species, *M. caricus* is distinguished by the long palisade setae of the male sternite VII and by the morphology of the distinctly smaller aedeagus (Figs. 28 – 29).

Comments: An examination of the types of *M. caricus* and *M. marmaridis* revealed that they are conspecific, so that *M. marmaridis* is here placed in the synonymy of the senior name *M. caricus*.

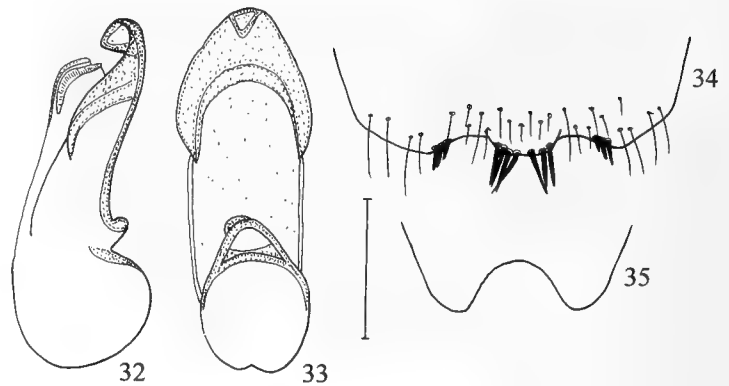
Distribution and bionomics: The known distribution of *M. caricus* is confined to southwestern Anatolia (Muğla, Izmir) and to the Southern Sporades (Greece: Dhodhekánisos) (Map 3). Two females were seen from Paros (Cyclades), but due to the external similarity of the species of the *coriaceus* group, their identification is uncertain. Some of the types (taken in May) and a non-type specimen collected in July are teneral. In a flood-plain forest near Marmaris, the species was found together with *M. umbilicatus*, *M. fuscus*, and *M. semiobscurus*.

3.9. *Medon seleucus* Bordon, 1975 (Figs. 32 – 35, Map 5)

Medon seleucus Bordon, 1975: 441; unintentional description.

Medon seleucus Bordon, 1980a: 85 f.

Type examined: Lectotype ♂: Turquie Antakya, Ura-bat, 6-V-67, Cl. Besuchet / HOLOTYPUS / *Medon seleucus* n. sp. Det. A. Bordon 1975 (MHNG).



Figs. 32 – 35: *Medon seleucus* Bordon: Aedeagus in lateral and in ventral view (32, 33); posterior margin of male sternite VII (34); outline of posterior margin of male sternite VIII (35). Scale: 0.2 mm.

Additional material examined (total: 34 exs.):

Turkey: Antakya: 1 ♀: same labels as lectotype, but “PARATYPUS” (MHNG); 1 ex., Kizildag, NW Teknepinar, 36°11'16N, 35°58'57E, 383 m, 28.IV.2002, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 14 exs., E Yesilkent, 36°57'30N, 36°15'42E, 389 m, sifted under bushes near road, 30.IV.2002, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., E Yesilkent, 36°57N, 36°15E, 400 m, 30.IV.2002, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 7 exs., WSW Yeşilkent, 36°55N, 36°19E, 990 m, mixed deciduous forest, 28.XII.2000, leg. Assing (cAss); 5 exs., 7 km E Yeşilkent, 350-400 m, 4.V.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 3 exs., Harbiye, 2.V.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 1 ex., Kışlak – Senköy, 800-850 m, 2.V.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 1 ex., Payas, river valley, 25.V.1987, leg. Schönmann & Schillhammer (NHMW).

Diagnosis: External morphology as in *M. cerrutii*, but on average smaller, elytra slightly shorter, head and pronotum with coarser puncturation, elytra with somewhat coarser and sparser puncturation, and microsculpture of head and pronotum less pronounced.

♂: sternite VII of similar shape and chaetotaxy as in *M. cerrutii*, but posterior margin more strongly bisinuate, laterally with approximately 2-4 shorter palisade setae, and centrally with 4-8 stouter and shorter black setae (Fig. 34); sternite VIII posteriorly broadly and relatively deeply incised (Fig. 35); aedeagus with ventral process of distinctive morphology both in lateral and in ventral view; shape and arrangement of internal structures completely different from those in *M. cerrutii* (Figs. 32 – 33).

Comments: By describing the aedeagus (“con una sporgenza mediana (*seleucus* n. sp.)”) and comparing it with those of several other *Medon* species BORDONI (1975) unintentionally made the name *Medon seleucus* available (Article 13.1.1., ICZN 1999). BORDONI (1980a) later intentionally described the species. Therefore, *Medon seleucus* Bordon, 1980 must be regarded as a junior primary homonym and a junior objective synonym. In stating that he based his description on a single specimen (holotype), BORDONI (1980a) designated a lectotype. The additional specimen from the type locality (MHNG) is no type despite its label; according to BORDONI (1980a), there is only one type specimen.



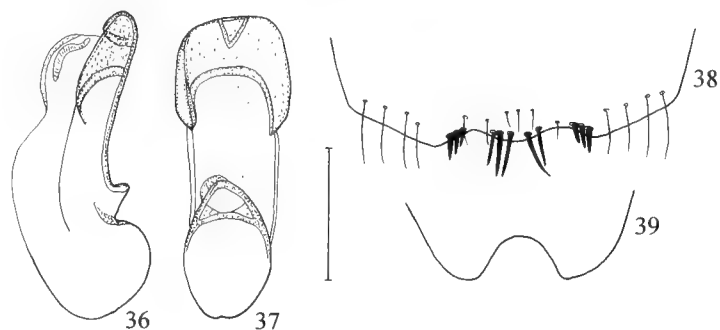
Map 5: Distributions of *Medon seleucus* Bordonii (open circles) and *M. subquadratus* sp. n. (filled circles) in Turkey, based on revised records.

Comparative notes: *M. seleucus* is readily separated from *M. cerrutii*, *M. caricus*, *M. coriaceus*, *M. petrochilosii*, and *M. impar* by the coarser and more well-defined puncturation of the forebody, by the sparser puncturation of the elytra, by the shape and chaetotaxy of the posterior margin of the male sternite VII, and especially by the morphology of the aedeagus.

Distribution and bionomics: The known distribution is confined to the Nur Dağları, Antakya, southern central Anatolia (Map 5). The specimens examined were collected at altitudes between 350 and 1000 m, at least partly in leaf litter of deciduous forests.

3.10. *Medon subquadratus* sp. n. (Figs. 36 – 39, Map 5)

Types: Holotype ♂: TR – Mersin, ca. 30 km NNW Tarsus, 430 m, No. 7, 37°08'43N, 34°44'29E, *Pinus*, *Q. ilex*, *Juglans*, 26.12.2000, V. Assing / Holotypus ♂ *Medon subquadratus* sp. n. det. V. Assing 2001 (cAss). Paratypes (total: 30 exs.): 5♂♂, 5♀♀: same data as holotype (cAss); 19 exs.: Turquie Mersin, Tarsus – Gülek, 550 m, 30.IV.78, Besuchet Löbl (MHNG, cAss); 1 ex.: Turquie Mersin, 10 km N. Mersin, 29.IV.78, Besuchet Löbl (MHNG).



Figs. 36 – 39: *Medon subquadratus* sp. n.: Aedeagus in lateral and in ventral view (36, 37); posterior margin of male sternite VII (38); outline of posterior margin of male sternite VIII (39). Scale: 0.2 mm.

Diagnosis: External morphology as in *M. seleucus*.

♂: sternites VII and VIII of similar shape and chaetotaxy as in *M. seleucus* (Figs. 38, 39). Aedeagus of similar general morphology as in *M. seleucus*, but ventral process in ventral view apically with subquadrate dilatation (in *M. seleucus* almost triangular) and in lateral view wider (Figs. 36 – 37).

Etymology: The name (Lat., adj.) refers to the distinctive shape of the ventral process of the aedeagus.



Map 6: Distribution of *Medon brunneus* (Erichson) in the Eastern Mediterranean, based on revised records.

Comparative notes and phylogenetics: For separation from the externally indistinguishable *M. seleucus* see description above. For characters distinguishing *M. subquadratus* from *M. petrochilosii*, *M. cerrutii*, and allied species see the comparative notes below *M. seleucus*. The similarly derived morphology of the aedeagus (apical dilatation of ventral process, internal structures) and of the male sternite VIII suggests that *M. subquadratus* is the adelphotaxon of *M. seleucus*.

Distribution and bionomics: The new species is known only from three localities in Mersin, southern central Anatolia (Map 5). Part of the types were sifted from litter of a mixed wood with *Pinus* sp. and *Quercus ilex*.

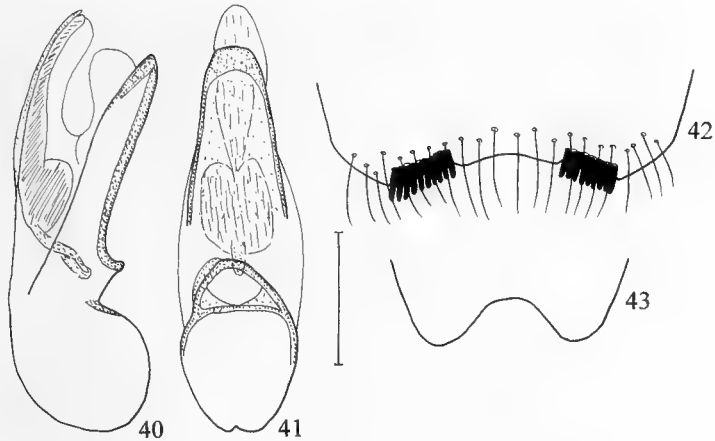
3.11. *Medon brunneus* (Erichson, 1839) (Figs. 40 – 43, Map 6)

Lithocharis brunnea Erichson, 1839: 513 f.

Medon olympicus Scheerpeltz, 1963b: 439 ff.; **syn. n.**

Types examined: *Lithocharis brunnea*: Lectotype ♂, here designated [aedeagus dissected]: 6363 / brunnea Er. / Hist.-Coll. (Coleoptera) Nr. 6363, *Medon brunneus* Er., Zool. Mus. Berlin / Lectotypus ♂ *Lithocharis brunnea* Erichson desig. V. Assing 2002 / *Medon brunneus* (Erichson) det. V. Assing 2002 (ZMHB). Paralectotypes: 2♂♂: Hist.-Coll. (Coleoptera) Nr. 6363, *Medon brunneus* Er., Zool. Mus. Berlin (ZMHB).

Medon olympicus: Lectotype ♂, here designated: ♂ / STAVROS, 3.V.60 / BUCHENWALD / OLYMP / GRIECHENLAND, IV.1960, W. KÜHNELT / *Medon olympicus* n. sp. / ex coll. Scheerpeltz / TYPUS *Medon olympicus* O. Scheerpeltz / Lectotypus ♂ *Medon olympicus* Scheerpeltz desig. V. Assing 2001 / *Medon brunneus* (Erichson) det. V. Assing 2001 (NHMW). Paralectotypes: 1♀: same labels as lectotype (NHMW); 1♂: same labels as lectotype, but “*Cotypus* ...” (NHMW).



Figs. 40 – 43: *Medon brunneus* (Erichson): Aedeagus in lateral and in ventral view (40, 41); posterior margin of male sternite VII (42); outline of posterior margin of male sternite VIII (43). Scale: 0.2 mm.

Additional material examined (total from studied region: 1088 exs.): Besides the specimens listed below, material was seen from the following countries: Spain, France, Belgium, Germany, Austria, Italy, Slovakia, Slovenia.

Hungary: 1 ex., Budapest, Budafok, leg. Fodor (ZMHB).

Romania: 76 exs., Krassó-Szörény, Băile Herculane [Herkulesfürdő, Herkulesbad], leg. Csiki, Fodor, Pável, Stiller (HNHM); 13 exs., Herkulesfürdő, 21.IV.1915, leg. Fodor (HNHM); 8 exs., Mehádia (HNHM); 1 ex., Krassó-Szörény, Mehádia, Feregar Cserfeg, 28.-30.V.1915, leg. Fodor (HNHM); 2 exs., Braşov, leg. Deubel (HNHM); 2 exs., Com. Szörény, 1878, leg. Pavel (HNHM).

Croatia: 2 exs., Split, leg. Reitter (HNHM); 1 ex., Velebit, leg. Reitter (ZMHB); 1 ex., Velebit, Mali, 1910, leg. Meusel (ZMHB); 3 exs., Plitvica (HNHM); 5 exs., Brušane, leg. Pável (HNHM); 1 ex., Velebit (HNHM); 5 exs., Velebit, Podgorje, leg. Padewieth (HNHM); 10 exs., Zagreb, leg. Stiller (HNHM); 1 ex., Crni Padež, 1146 m, 30.VI.1910, leg. Meusel (HNHM); 6 exs., Crni Padež, 1423 m, 27.VII.1910, leg. Meusel (ZMHB); 1 ex., Ludbreg, leg. Apfelbeck (HNHM); 1 ex., Gospi, leg. Padewieth; 10 exs., Plitvica, beech forest, 15.VII.1996, leg. Zerche (DEIC); 10 exs., Plitvica, leg. Heyden (DEIC); 3 exs., Plitvica, 4.VIII.1935, leg. Liebmann (DEIC); 10 exs., Kapela, leg. Heyden (DEIC); 1 ex., "Luzsina peccina", leg. Padewieth (HNHM); 5 exs., locality not specified (HNHM, ZMHB).

Bosnia-Herzegovina: 7 exs., Jablanica, leg. Apfelbeck, Grabowski, Paganetti (HNHM); 3 exs., Bjelasnica, leg. Fodor, Paganetti (HNHM); 95 exs., Bjelasnica, 700-1000 m, V.-VI.1912 (ZMHB); 2 exs., locality not specified, leg. Reitter (HNHM); 1 ex., Igman, leg. Apfelbeck (HNHM); 24 exs., Mostar, leg. Grabowski (HNHM); 1 ex., Zavidovići, leg. Kendi (HNHM); 1 ex., Sarajevo, leg. Apfelbeck (HNHM); 7 exs., Reljevo near Sarajevo (HNHM); 2 exs., Bosnia, Sarajevo, Kobilja Glava, 24.IV.1936, leg. Fodore (HNHM); 2 exs., Maglaj, Megara Pecina, 9.-15.VIII.1934, leg. Fodor (HNHM); 1 ex., Radova Planina, 23.VII.1930, leg. Fodor (HNHM); 6 exs., Tilava, 15.X.1933, leg. Fodor (HNHM); 6 exs., Vareš, Pajtor Han, 25.IX.1929, leg. Fodor (HNHM); 4 exs., Pazarrič, Zovnik, 21.V.1937, leg. Fodor (HNHM); 1 ex., Krupa, Pazarrič, leg. Fodor (HNHM); 2 exs., Kladanj, 1909, leg. Hilf (DEIC); 4 exs., Velež Planina, leg. Leonhard (DEIC); 5 exs., Bjelasnica Planina, leg. Leonhard (DEIC); 4 exs., Maklen pass, 1909, leg. Leonhard (DEIC); 3 exs., Korična, leg. Leonhard (DEIC); 2 exs., Ivan, leg. Formanak (NHMW); 1 ex., Ivan (ZMHB); 1 ex., Jablonica, 14.VI.1936, leg. Linke (ZMHB); 3 exs., Pazaric,

18.VI.1936, leg. Linke (ZMHB); 1 ex., Sarajevo, 13.VI.1936, leg. Linke (ZMHB); 1 ex., "Bosnien" (ZMHB).

Yugoslavia: 6 exs., Ostri Medvedjak (HNHM); 2 exs., W-Montenegro, leg. Reitter (HNHM); 2 exs., Pe, leg. Csiki (HNHM); 4 exs., Zelenika, leg. Liebmann (DEIC); 1 ex., Herzeg-Novi, 3.V.1939, leg. Liebmann (DEIC); 1 ex., Krivošije [42°32', 18°33'], leg. Paganetti (ZMHB); 2 exs., Herzeg-Novi, leg. Paganetti (ZMHB); 1 ex., Zelenika, leg. Liebmann (ZMHB).

Macedonia: 1 ex., Skopje, Skopska Crna Gora, Creševo, 4.V.1997, leg. Podlussány & Rozner (HNHM); 4 exs., Berovo, Malevski Planina, Prevedena pass, 8.V.1997, leg. Podlussány & Rozner (HNHM); 2 exs., Berovo, Malevski Planina, 800 m, VI.1998, leg. Podlussány (HNHM); 2 exs., Ohrid, Crvena Voda, 2.V.1997, leg. Podlussány & Rozner (HNHM).

Albania: 15 exs., Tomor, Kulmak, V.1931, leg. Winkler, Lona, Bischoff (NHMW); 14 exs., Reza e Kanalit, Logara, V.1931, leg. Winkler, Lona, Bischoff (NHMW).

Bulgaria: 32 exs., Stara Planina, N Kalofer, 800 m, VI.1989, leg. Zerche & Behne (DEIC); 5 exs., Stara Planina, Res. Dschendema, S-Botev, 1200 m, 22.VI.1989, leg. Zerche & Behne (DEIC). 11 exs., Stara Planina, Babin Nos, N Rakovichki, Manastir, 43°46N, 22°25E, 585 m, *Tilia* forest, 20.V.2000, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Stara Planina, Vratschanska Planina, W Vraza, 43°09N, 23°30E, 1265 m, beech forest, 23.V.2000, leg. Zerche (DEIC); 16 exs., Stara Planina, Vratschanska Planina, N Druscheski Prohod, 43°09N, 23°23E, 840 m, beech forest, 23.V.2000, leg. Zerche & Behne (DEIC); 2 exs., Stara Planina, Vratschanska Planina, W Vraza, 43°11N, 23°29E, 930 m, beech forest, 7.V.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Stara Planina, Etropoleška Planina, Murgana hut, 42°44N, 24°01E, 1640 m, grass and *Juniperus*, 8.V.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Stara Planina, Aprilzi, N Manastir, 42°51N, 24°55E, 480 m, litter of *Carpinus* and *Ulmus*, 26.V.2000, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Stara Planina, Vidima near Aprilzi, 42°45N, 24°54E, 1045 m, 26.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Stara Planina, E Aprilzi, 42°53N, 25°02E, 600 m, mixed deciduous forest, 28.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 3 exs., Stara Planina, E Schipka pass, 42°45N, 25°21E, 1060 m, beech forest, 17.V.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 20 exs., Stara Planina, 5 km S Ribaritz, 42°45N, 24°23E, 750 m, beech forest, 7.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Stara Planina, Weschen, 42°46N, 24°24E, 1890 m, in nest of *Formica exsecta*, 6.VI.1997, leg. Zerche (DEIC); 1 ex., Stara Planina, Bjala, Reka valley, S Stokite, 42°49N, 25°03E, 500 m, 28.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 13 exs., Stara Planina, Vratschanska Planina, W Vraza, 43°11N, 23°29E, 930 m, beech forest, 23.V.2000, leg. Zerche (DEIC); 11 exs., Stara Planina, Vrach Kopren W Kopilovzi, 43°19N, 22°52E, 1035 m, beech forest, 19.V.2000, leg. Zerche (DEIC); 1 ex., same data, but 1100 m (DEIC); 3 exs., Stara Planina, Berkovska Planina S Barzija, 43°11N, 23°09E, 640 m, mixed deciduous forest, 20.V.2000, leg. Behne (DEIC); 1 ex., same data, but 43°08N, 23°08E, 1200 m, beech forest, leg. Behne (DEIC); 5 exs., Stara Planina, Kom range, above Berkoviza, 43°13N, 23°06E, 680 m, mixed deciduous forest, 18.V.2000, leg. Zerche & Behne (DEIC); 11 exs., same data, but 600 m, 8.VI.1997 (DEIC); 2 exs., Stara Planina, Schipka pass, 1200-1300 m, 13.-14.IX.1977, leg. Hieke & Uhlig (ZMHB); 1 ex., Stara Planina, Kalofer, beechwood, 26.VI.1979, leg. Uhlig (ZMHB); 17 exs., SW-Rila, Bistriza, 42°03N, 23°14E, 780 m, deciduous forest, 19.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 9 exs., Lakatischka Rila, W Klisura pass, 42°21N, 23°20E, 850 m, 23.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Rila, Rila-Kloster, 1150 m, 25.VII.1983, leg. Zerche (DEIC); 21 exs., Ali Botusch, Goleschowo, 41°24N, 23°35E, 1015 m, 15.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Sredna Gora, N Streitscha, 42°33N, 24°18E, 950 m, beech forest, 25.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 3 exs., Sredna Gora, S

Koprivschtiza, 42°35'N, 24°22'E, 1110 m, beech forest, 29.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 2 exs., Rhodopi, 2 km W Jakoruda, 42°00'N, 23°38'E, 960 m, 18.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., S-Pirin, Orelek, 41°33', 23°38'E, 1560 m, pine forest, 5.V.2000, leg. Behne (DEIC); 8 exs., Pirin, Predel pass, 780 m, deciduous forest, 23.VI.1997, leg. Zerche & Behne (DEIC); 6 exs., Pirin, Popina Laka NE Sandanski, 41°39'N, 23°23'E, 990 m, beech forest, 1.V.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 9 exs., Belasiza, S Petrish, 41°22'N, 23°11'E, 810 m, litter of *Fagus* and *Castanea*, 4.V.2000, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Krvavi Kamik range, W Dragojčinci, 42°35'N, 22°33'E, 895 m, beech forest, 4.V.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 11 exs., Ruj range, W Tran, 42°52'N, 22°33'E, 985 m, beech forest, 5.V.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 3 exs., Varna (NHMW, cAss); 5 exs., Varna, Gündusa-erdö, leg. Balog (HNHM); 9 exs., Rila, IX.1928, leg. Biró (HNHM); 1 ex., Rila, Rila Kloster, 11.-14.VII.1927, leg. Fodor (HNHM); 3 exs., Visočica Planina, 20.X.1927, leg. Fodor (HNHM); 1 ex., Vitoscha, Liulin, 23.IV.1909, leg. Rambousek (DEIC); 1 ex., Sofia, Pančarevo, 27.V.1908, leg. Rambousek (DEIC); 3 exs., Tschamkorija, 1911, leg. Hilf (DEIC).

Greece: Mainland: 4 exs., 20 km SSW Lamia, Oros Kallidromo, 38°45'29"N, 22°28'08"E, 940 m, litter of *Quercus ilex* and *Abies*, 2.-6.IV.2001, leg. Assing (cAss); 35 exs., 25 km NE Lamia, Oros Othris, 39°04'29"N, 22°43'39"E, 980 m, *Abies* and *Quercus* litter, 3.IV.2001, leg. Assing (cAss); 32 exs., Oros Elikonas, road from Kiriaki to Elikonas, 38°22'40"N, 22°49'16"E, 900 m, *Abies* forest, 4.IV.2001, leg. Assing (cAss); 1 ex., 25 km SSW Lamia, near Kaloskopi, 38°42'25"N, 22°18'24"E, 1200 m, *Abies* litter, 6.IV.2001, leg. Assing (cAss); 1 ex., Parnassos, W ski resort, 38°33'N, 22°34'E, 1380 m, *Abies* forest, 25.IV.1998, leg. Zerche (DEIC); 13 exs., Athina, Parnis, leg. Franz (NHMW); 3 exs., NW-Evvoia, Oros Lichas, 38°51'11"N, 22°54'30"E, 525 m, *Pinus* wood, 8.IV.2001, leg. Assing (cAss); 4 exs., Ipiros, Timfi Oros, above Mikró Pápinko, 39°58'N, 20°44'E, 1000 m, 31.III.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 8 exs., Timfi Oros, Kalivia, 39°58'N, 20°40'E, 350 m, *Quercus ilex* forest, 1.IV.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 3 exs., Ipiros, Smólikas, 40°09'N, 20°49'E, 600 m, mixed deciduous forest, 1.IV.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 5 exs., Thessalia, Trikala, Katara pass, above Koridallos, 39°48'N, 21°20'E, 680 m, oak forest, 2.IV.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Oros Iti, 38°49'26"N, 22°14'03"E, 1450 m, 10.IV.2001, leg. Assing (cAss); 1 ex., Oros Oxia, SW Paleochori, 38°49'43"N, 21°55'42"E, 1500 m, 11.IV.2001, leg. Assing (cAss); 2 exs., Kalambáka, Kastanea, 28.III.1997, leg. Riedel (NHMW); 15 exs., Pelion, 3 km S Zagora, 400-500 m, chestnut and oak forest, 3.IV.1998, leg. Assing (cAss); 2 exs., Pelion (NHMW); 1 ex., Pelion, Hania, 1400 m, 22.V.1997, leg. Lebenbauer (NHMW); 7 exs., Pelion, S Xourichti, 39°22'N, 23°11'E, 325 m, macchia, 3.IV.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 4 exs., Ossa Oros, 6 km W Karitsa, 750 m, beechwood, 4.IV.1998, leg. Assing (cAss); 16 exs., Ossa Oros, 3 km NW Karitsa, 550 m, beech and oak litter, 4.IV.1998, leg. Assing (cAss); 47 exs., Ossa Oros, 3 km SE Stomio, 100 m, *Platanus* and *Quercus* litter, 4.IV.1998, leg. Assing (cAss); 1 ex., Ossa Oros, above Stomio, 39°50'N, 22°42'E, 865 m, *Abies-Fagus* forest, 5.IV.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., same data, but 39°51'N, 22°44'E, 500 m (DEIC); 1 ex., Kato Olympos, E Kallipefki, 1450-1500 m, *Abies* and *Fagus* litter, 6.IV.1998, leg. Assing (cAss); 2 exs., Olympos, NW Stavros hut, 1400 m, *Abies* and *Fagus* litter, 7.IV.1998, leg. Assing (cAss); 5 exs., Olympos, above Litóchoro, 40°07'N, 22°23'E, 1500 m, beechwood, 6.IV.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 4 exs., same data, but 40°05'N, 22°24'E, 1100 m (DEIC); 2 exs., same data, but 40°07'N, 22°28'E, 1080 m, 4.IV.2001 (DEIC); 3 exs., Olympos, IX.1984, leg. Mahunka (HNHM); 17 exs., Pieria Oros, above Skotina, 900-1000 m, *Abies* and *Fagus* litter, 9.IV.1998, leg. Assing (cAss); 4 exs., Pieria, above Elatochóri, 40°19'N, 22°14'E, 1135 m, 4.ICV.2001, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex.,

Vermion Oros, above Seli, 1500 m, *Pinus* and *Fagus* litter, 11.IV.1998, leg. Assing (cAss); 1 ex., Vermion, above Kastania, 1300 m, beechwood, 11.IV.1998, leg. Assing (cAss); 5 exs., Tríkala, Kalámbaka, 13.X.1988, leg. Pittino (cRou); 1 ex., Kozáni, Vlásti, 40°25'N, 21°33'E, 1475 m, grass near snow patch, 15.IV.2000, leg. Zerche (DEIC); 1 ex., Vrontous, peak above Lailias, 1800 m, *Pinus* litter, 25.V.1999, leg. Assing (cAss); 18 exs., Falakró, below ski resort, 1500 m, pine forest, 26.V.1999, leg. Assing (cAss); 9 exs., Falakró, 1000 m, beechwood, 26.V.1999, leg. Assing (cAss); 8 exs., Falakró, above Vólakas, 41°17'N, 24°00'E, 1100 m, beechwood, 10.IV.2000, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Pangéo, road from Akrovouni to ski resort, 500 m, oakwood, 28.V.1999, leg. Assing (cAss); 4 exs., Pangéo, 40°55'N, 24°12'E, 680 m, beech and oak forest, 6.IV.2000, leg. Zerche & Behne (DEIC); 1 ex., Pentalofos, 18.IX.1997, leg. Pdlussány (HNHM); 3 exs., Khalkidhiki, Arma Evros near Arnea, leg. Franz (NHMW); 6 exs., Khalkidhiki, Smerna near Olympias, leg. Franz (NHMW). **Pelopónnisos:** 9 exs., Agios Petros, 900-1160 m, 22.III.1997, leg. Assing (cAss); 4 exs., Agios Petros, Vourvouni, 37°20'N, 22°27'E, 920 m, *Quercus ilex* forest, 22.III.1997, leg. Assing (cAss); 1 ex., same data, but leg. Zerche (DEIC); 3 exs., N-Taygetos, E Perivolía, 1450 m, *Abies* and *Pinus* litter, 24.III.1997, leg. Assing (cAss); 4 exs., N-Taygetos, E Perivolía, 1300 m, *Acer* and *Pinus* litter, 24.III.1997, leg. Assing (cAss); 7 exs., Taygetos, path to Prof. Ilias, 860 m, *Acer* litter, 25.III.1997, leg. Assing (cAss); 1 ex., Taygetos, Kalamata, 250 m, V.1999, leg. Wachtel (cAss); 14 exs., Erimanthos, above Kalendzi, 31°57'N, 21°47'E, 1200 m, *Abies* forest, 26.III.-1.IV.1997, leg. Assing (cAss); 6 exs., same data, but 1150 m, leg. Zerche (DEIC); 5 exs., E Trechló, 38°02'N, 21°59'E, 795 m, oak forest, 25.IV.1999, leg. Zerche & Behne (DEIC); 3 exs., N Kalavrita, bank of Vouraikos river, 680 m, *Platanus* litter, 30.III.1997, leg. Assing (cAss); 46 exs., 30 km NE Pirgos, 37°47'N, 21°45'E, 630 m, Koumani, oakwood, 1.IV.1997, leg. Assing (cAss); 11 exs., same data, but 1.IV.1997, leg. Zerche (DEIC); 3 exs., Gythion (=Yithion), 18.-29.IV.1956, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., Taygetos, W Mt. Pserovoúnia, 37°07'N, 22°17'E, 1545 m, *Abies* forest, 22.IV.1999, leg. Zerche & Behne (DEIC); 2 exs., Kiparissia, 5.-10.V.1956, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., Taygetos pass, between Sparta and Kalamata, 1200-1300 m, 2.IV.1970, leg. Korge (cKor); 4 exs., Parnon, SW Kastanitsa, 37°14'N, 22°37'E, 1380 m, *Abies* forest, 18.IV.1998, leg. Zerche (DEIC). **Levkás:** 7 exs., Lazarata, 400 m, 25.IX.1993, leg. Assing (cAss); 1 ex., Egklouvi, 650 m, 26.IX.1993, leg. Assing (cAss). **Kérkira** (Corfu): 9 exs. [males with teratological aedeagus], N-Corfu, Arkadades, deep leaf litter, 27.IX.1994, leg. Wunderle (cWun); 6 exs., Gastni, 25.III.1905, leg. Leonhard (DEIC); 26 exs., locality not specified (DEIC, ISNB, ZMHB). **Ándros:** 6 exs., Kovari, leg. v. Oertzen (ZMHB). **Kríti:** 6 exs., Amari, 4.VI.1906, leg. Biró (HNHM); 1 ex., W-Crete, Rethymnon, 13.VI.1984, leg. Franz (NHMW).

For additional records see ASSING & WUNDERLE (2001b).

Turkey: Istanbul: 3 exs., Belgrader Wald, 1.-7.VII.1954, leg. Schubert (NHMW, cAss); 6 exs., Belgrader Wald, leg. v. Bode-meyer (ZMHB); 2 exs., "Adampol, Constantinopel", 1900, leg. Korb (ZMHB); 1 ex., "Alem-Dagh", leg. v. Bodemeyer (ZMHB); 1 ex., Alem Dagh, 1902, leg. Gottwald (ZMHB). **Kırklareli:** 1 ex., Demirköy, Istrança Dağ, 2.VII.1970, leg. Korge (cKor).

Locality not identified or doubtful: 1 ex., Kula Lums, leg. Csiki (HNHM); 1 ex., Iv. Lisin, leg. Apfelbeck (HNHM).

Diagnosis: Very variable species. 3.8 – 5.5 mm. Coloration variable, ranging from uniformly ferruginous to blackish brown, with the appendages and usually the elytra, the abdominal apex, and the pronotum lighter, ferruginous to brown.

Head with dense, coarse, clear-cut, umbilicate puncturation, but density subject to some intraspecific variation; interstices mostly reduced to narrow shining ridges. Puncturation of pronotum finer, less clear-cut, and usually less dense than that of head and not umbilicate; at least posterior half of midline impunctate; interstices distinctly shining. Elytra of variable length and width, in most specimens indistinctly wider than and at suture approximately as long as or slightly shorter than pronotum; puncturation finer, denser, and less defined than that of pronotum, usually more or less serrate. Abdomen with very dense and fine puncturation, and with distinct microsculpture; tergite VII with palisade fringe.

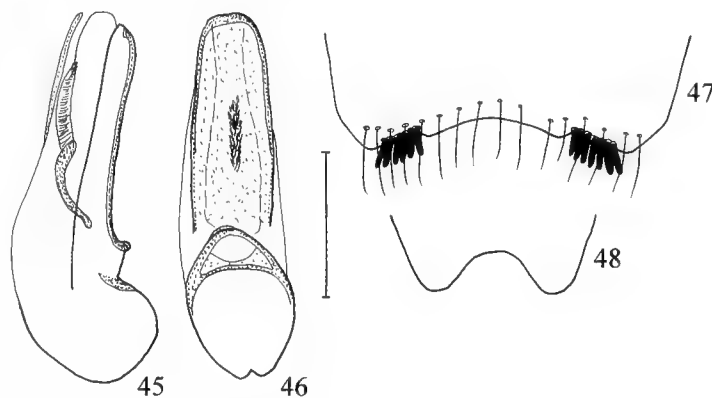
♂: posterior margin of sternite VII shallowly concave and with two combs of 6-12 relatively long palisade setae (Fig. 42); sternite VIII not distinctive, posteriorly with relatively broad incision (Fig. 43). Aedeagus with ventral process and internal structures of characteristic morphology (Figs. 40 – 41).

Comments: ERICHSON (1839) explicitly mentions one specimen from Mark Brandenburg (“aus der hiesigen Gegend”), but had evidently seen several specimens, since he describes both sexes. The three males from Erichson’s collection are here considered syntypes; additional syntypes may exist elsewhere. In order to fix a single name-bearing type and to unambiguously define the species, the male syntype in best condition is here designated as the lectotype.

The original description of *M. olympicus* is based on two “Typen” and four “Paratypen” (SCHEERPELTZ 1963b). Since no holotype is specified, all the types must be considered syntypes. Three syntypes were not found in the Scheerpeltz collection. The possibility that they belong to a different species cannot be ruled out, so that a lectotype is here designated in order to secure the present synonymy. An examination of the male primary and secondary sexual characters revealed that the types of *M. olympicus* are conspecific with *M. brunneus*, so that *M. olympicus* Scheerpeltz is here placed in the synonymy of the senior name *M. brunneus* (Erichson).

Distribution and bionomics: *M. brunneus* is common and widespread in the Western Palaearctic region, from the south of North Europe in the north and northern Spain in the west to the southern Balkans in the south-east. The exact eastern limit of its range is unknown (HORION 1965; material from various parts of Europe examined). It has been recorded from the Caucasus region, but these records are likely to be based on mis-identifications; SOLODOVNIKOV (St. Petersburg, pers. comm. 2002) does not know any confirmed records from there. *M. brunneus* is apparently absent from southern Spain. In Turkey, it is only known from the surroundings of Istanbul (see also FAGEL 1970). It is extremely common in Greece (mainland and some is-

lands), where it is by far the most common species of the genus, but it seems to be absent from Rhodos (Map 6). In the Balkans, *M. brunneus* is abundant in the leaf litter of virtually all kinds of woodland.



Figs. 45 – 48: *Medon semiobscurus* (Fauvel): Aedeagus in lateral and in ventral view (45, 46); posterior margin of male sternite VII (47); outline of posterior margin of male sternite VIII (48). Scale: 0.2 mm.

3.12. *Medon semiobscurus* (Fauvel, 1875) (Figs. 44 – 48, Map 7)

Lithocharis semiobscura Fauvel, 1875: xx.

Medon rhodiensis Scheerpeltz, 1963a: 68 ff.; **syn. n.**

Medon clambus Fagel, 1969: 111 ff.; **syn. n.**

Medon montisamani Scheerpeltz, i. l.

Medon opacicollis Scheerpeltz, i. l.

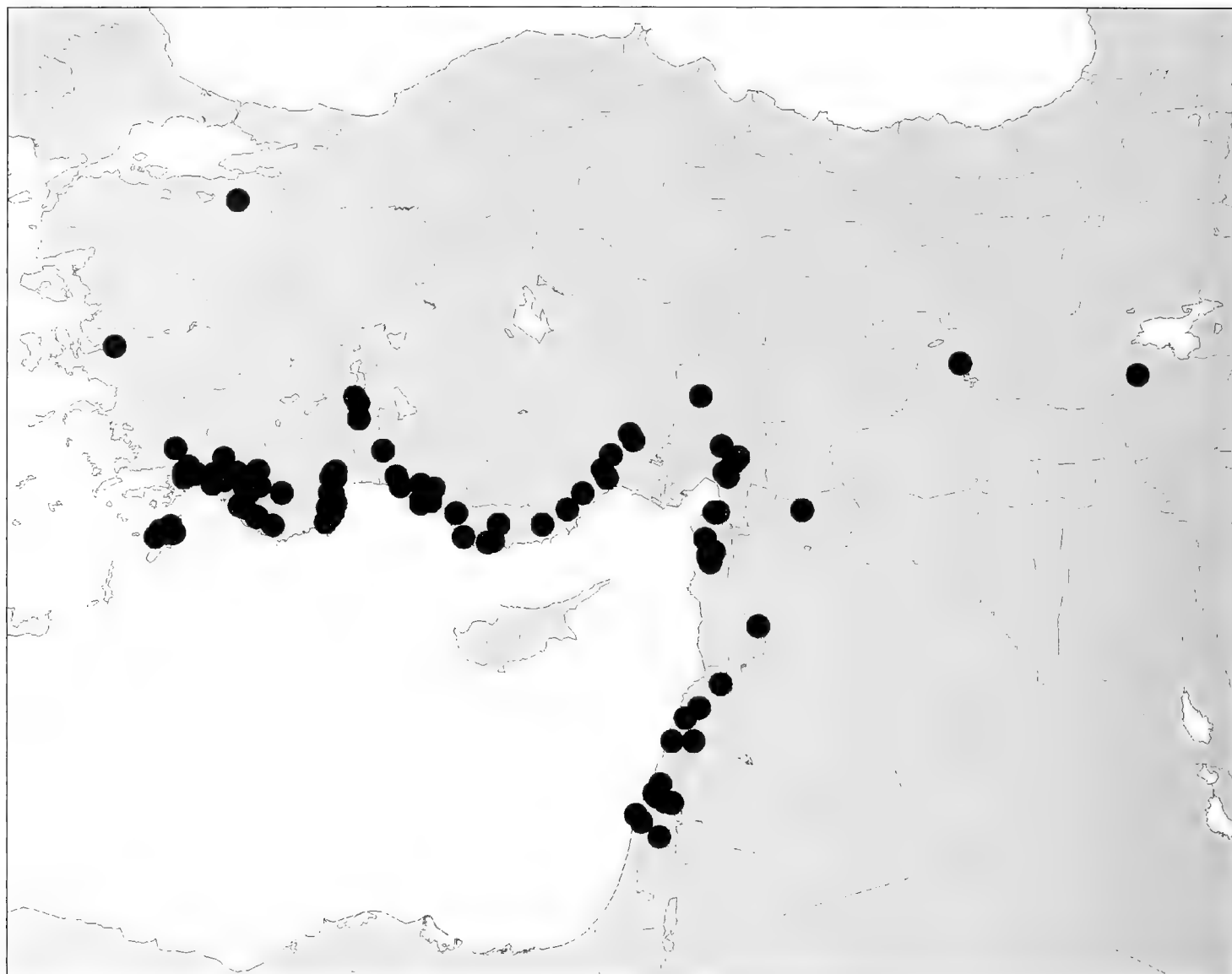
Types examined: *M. semiobscurus*: Syntypes: 1♀: A. Hammé / *semiobscura* Fvl. / Ex-Typis / R. I. Sc. n. B. 17.479 *Medon* Coll. et det. A. Fauvel (ISNB); 1♂ [with teratological aedeagus]: A. Hammé / Ex-Typis (ISNB); 1♂: [without locality label] Ex-Typis (ISNB); 1♀: Syrie, W. Tzerka (ISNB).

M. rhodiensis: Lectotype ♂ [macropterous], here designated: ♂ / Insel Rhodos, Dr. K. MANDL, 23.5. – 6.6.62 / Philerimos, 28.5.62 / ex coll. Scheerpeltz / TYPUS *Medon rhodiensis* O. Scheerpeltz / Lectotypus ♂ *Medon rhodiensis* Scheerpeltz desig. V. Assing 2001 / *Medon semiobscurus* (Fauvel) det. V. Assing 2001 (NHMW). Paralectotype ♀: same data as lectotype (NHMW).

M. clambus: Holotype ♂: Anatolie mér, Bey Dagh, V.1968, V.1968 G. Fagel / G. Fagel det. *clambus* n. sp. / TYPE / *Medon semiobscurus* (Fauvel) det. V. Assing 2001 (ISNB). Paratypes: 1♂, 1♀: same data as holotype (ISNB).

Additional material examined (total: 533 exs.):

Ródhos: 3 exs., Kolimbia Epta Piges, 100 m, 10.IV.1999, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Petaloudes, butterfly valley, 200 m, 12.IV.1999, leg. Meybohm (cAss); 3 exs., Salakos Prof. Ilias, east of hotels, 500 m, 9.IV.1999, leg. Meybohm; 8 exs., M. Kariona,



Map 7: Distribution of *Medon semiobscurus* (Fauvel) in the Eastern Mediterranean, based on revised records.

400 m, 11.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 1 ex., Ebonas, 15.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Profitis Ilias, 650 m, 11.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Profitis Ilias, 600 m, 24.IV.1973, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Profitis Ilias, leg. Franz (NHMW); 1 ex., Petaloudes, 15.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG); 10 exs., Petaloudes, 26.IV.1973, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 1 ex., "Rhodos", 23.IV.1973, leg. Besuchet (MHNG); 1♀, Petaloudes, 2.VI.1962, leg. Mandl ["COTYPUS *Medon rhodiensis* O. Scheerpeltz"] (NHMW); 1 ex., "Schmetterlingstal", leg. Franz (NHMW); 1 ex., Eleoussa, leg. Franz (NHMW); 1 ex., locality not specified, leg. Franz (NHMW).

Turkey: **Bursa:** 6 exs., S Bursa, 500 m, 12.V.1976, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss). **Izmir:** 2 exs., Izmir, Ağamemnon, 28.IV.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss). **Denizli:** 2 exs., ca. 30 km N Fethiye, N Arpacık, 36°52'41N, 29°10'43E, 1500 m, *Pinus* litter, 9.VII.2002, leg. Assing (cAss). **Muğla:** 8 exs., Marmaris, V.1969, leg. Fagel (ISNB); 2 exs., Marmaris, leg. Franz (NHMW); 2 exs., Çetibeli near Muğla, 36°58N, 28°17E, riparian forest, 10-30 m, 30.IV.2001, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 1 ex., Çetibeli, 1.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 5 exs., Köcegiz near Muğla, 36°50N, 28°42E, riparian forest, 29.IV.2001, leg. Meybohm (cAss); 3 exs., Bayir near Muğla, 37°15N, 28°09E, 450 m, 1.V.2001, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., Fethiye, Kayaköy, 36°34N, 29°06E, 280 m, 27.IV.2001, leg.

Meybohm & Brachat (cAss); 1 ex., Fethiye, Kadyanda, 36°43N, 29°14E, 850 m, 28.IV.2001, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 21 exs., Gökova, 30.IV.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 1 ex., ca. 20 km NNE Fethiye, 36°47'28N, 29°11'29E, 970 m, oakwood in northern exposition, 27.III.2002, leg. Assing (cAss); 3 exs., same data, but 8.X.2002 (cAss); 13 exs. [all submacropterus], 15 km ENE Ortaca, 36°52'01N, 28°52'25E, 470 m, litter of *Pinus*, *Quercus* sp., *Q. ilex*, and deciduous shrubs, 27.III.2002, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun); 4 exs., SE Köyceğiz, 36°56'50N, 28°43'56E, 10 m, flood-plain wood, 28.III.2002, leg. Wunderle (cWun); 1 ex., SE Fethiye, Baba Dağ, above Ovacık, 36°32'47N, 29°10'52E, 1170 m, coniferous forest with *Quercus ilex*, 30.III.2002, leg. Assing (cAss); 1 ex., SE Fethiye, Baba Dağ, above Ovacık, 36°33'23N, 29°09'49E, 680 m, *Pinus* forest, 30.III.2002, leg. Assing (cAss); 5 exs., SE Fethiye, Baba Dağ, above Ovacık, 36°32'16N, 29°10'20E, 1705 m, sifted leaf litter and grass roots, 4.VII.2002, leg. Assing (cAss); 2 exs. [teneral], Baba Dağ, 36°33'07N, 29°11'41E, 1385 m, roots of grass and herbs, 4.VII.2002, leg. Assing (cAss); 3 exs. [1 ex. teneral], N Marmaris, 36°58'49N, 28°17'29E, 65 m, floodplain forest, *Platanus* litter, 5.VII.2002, leg. Assing (cAss); 9 exs., 25 km NNE Fethiye, N Üzümlü, 36°47'22N, 29°14'22E, 750 m, pine forest, 4.X.2002, leg. Assing (cAss); 5 exs., 25 km NE Fethiye, E Üzümlü, 36°43'54N, 29°15'22E, 610 m, litter of *Quercus ilex* and bushes, 4.X.2002, leg. Assing (cAss); 1 ex., Gölgele Dağları, 20 km

NE Köyceğiz, below Ağa, 37°01'20N, 28°44'27E, 600 m, litter of *Platanus* and other deciduous trees, 6.X.2002, leg. Assing (cAss). **Antalya:** 1 ex., 50 km SE Fethiye, Dumanlı T. near Aklar, 36°23'04N, 29°24'50E, 855 m, litter of *Quercus ilex*, 9.VII.2002, leg. Assing (cAss); 3 exs., Antalya, valley SE Termessos, 36°57N, 30°29E, 300 m, 22.IV.2001, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 1 ex., Termessos, 12.V.2000, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 4 exs., 10 km N Beskonak, Köprülü canyon, 37°13'11N, 31°12'45E, 265 m, sifted leaf litter, 22.III.2002, leg. Rose (cRos); 11 exs., 30 km W Alanya, Incekum 36°38N, 31°47E, 20 m, 21.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., 26 km W Alanya, Incekum, 16.IV.-2.V.1984, leg. Brachat (cSch); 3 exs., 22 km W Alanya, Avsallar near Incekum, 9.-23.V.1995, leg. Pütz (cAss, cSch); 1 ex., Incekum, IV.1987, leg. Frieser (DEIC); 2 exs., Akseki, Güçlüköy, 600 m, sifted *Pinus* and *Quercus* litter, 14.III.2000, leg. Rose (cRos); 1 ex., Saricinar Dağ, Beldibi, 300 m, 6.-18.VI.1994, leg. Pütz (cSch); 1 ex., road from Antalya to Saklikent, 550 m, 11.V.2000, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 4 exs., same locality, but 1000 m, pine forest, 11.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., SW Antalya, 15 km S Kemer, 36°30N, 30°29E, 60 m, 24.IV.2001, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 1 ex., Antalya – Kemer, 4.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 35 exs., Manavgat, Kiselot, 0-50 m, 2.-5.I.1991, leg. Assing, Wunderle (cAss, cSch, cWun); 3 exs., Manavgat, 900 m, 31.XII.1990, leg. Assing (cAss); 6 exs., Manavgat, Güneycak near Gündogmus, 700 m, 4.I.1991, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun); 1 ex., W Anamur, 13 km SE Gazipasa, 36°12N, 32°25E, 180 m, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., 18 km SE Gazipasa, 27.IV.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 2 exs., NW Alanya, Güzelbağ, 21.-26.IV.1984, leg. Brachat (cSch); 3 exs., Alanya, Sapadere, leg. Franz (NHMW); 1 ex., "Pamphyliſcher Taurus, Ovadjik -Gr., leg. Weirather (NHMW); 2 exs., E Kumluca, 36°21'50N, 30°22'27E, 385 m, litter of *Laurus* and *Platanus*, 3.IV.2002, leg. Assing (cAss); 2 exs., 60 km SSW Antalya, Çıralı, 36°25'54N, 30°25'59E, 220 m, litter of deciduous trees and shrubs, 25.III.2002, leg. Assing (cAss); 11 exs., 20 km N Kas, S Karaovabeli pass, 36°23'12N, 29°42'34E, 830 m, oakwood in southern exposition, 26.III.2002, leg. Assing (cAss); 2 exs., W Kemer, road to Ovacik, 36°36'18N, 30°28'38E, 325 m, litter of *Quercus* and other deciduous trees, 2.IV.2002, leg. Assing (cAss); 7 exs., W Kemer, S Hisar, 36°44'02N, 30°26'23E, 1120 m, litter of *Quercus* and *Carpinus*, 2.IV.2002, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun). **Isparta:** 1 ex., Kovada National Park, 13.V.2000, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 1 ex., Eğredir – Çandır, 950 m, 6.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 1 ex., Eğredir, IV.1972, leg. Schubert (NHMW). **Mersin:** 15 exs., Anamur, Kösekbasi, 36°08N, 32°46E, 150 m, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Anamur, Abanoz, 36°21N, 32°56E, 1240 m, 20.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., road from Anamur to Ermenek, km 21, 350 m, 17.V.2000, leg. Meybohm & Brachat; 7 exs., ca. 25 km NW Erdemli, 36°43N, 34°10E, 1085-1150 m, oak leaf litter, 29.XII.2001, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun); 1 ex., road from Silifke to Gülnar, 36°21N, 33°35E, 1015 m, oak leaf litter, 27.XII.2000, leg. Assing (cAss); 3 exs., 23 km N Silifke, 36°32N, 33°57E, 900 m, *Juniperus* and shrubs, 25.XII.2000, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun); 6 exs., Mersin – Yeniköy, 650 m, 29.IV.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 3 exs., Çamlıyayla ("Namrun"), IV.1976, leg. Schubert (NHMW); 18 exs., same data, but V.1960 (NHMW, cAss); 1 ex., same data, but 10.V.-3.VI.1963 (NHMW); 5 exs., Mersin – Arslanköy, 9 km SE Akdag, 36°54N, 34°32E, 6.V.2002, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 2 exs., Mersin – Arslanköy, SE Akdag, 36°55N, 34°31E, 6.V.2002, leg. Meybohm & Brachat (NHMW). **Adana:** 13 exs., Tekir, 1300 m, 30.IV.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 1 ex., Pozanti, 1000 m, 11.VIII.1966 (MHNG); 9 exs., N Osmaniye, Karatepe National Park, 37°17N, 36°14E, 200 m, Laurisilva, 28.XII.2000, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun); 8 exs., Karatepe, 1.V.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 1 ex., Feke, 21.-24.VII.2000, leg. Smatana (cSch); 6 exs., Karatepe,

37°17'03N, 36°14'04E, 200 m, sifted, 28.IV.2002, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 2 exs., Nur Dağları, 9 km W Hassanbeyli, 37°09N, 36°29E, sifted under *Rubus*, 2.V.2002, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 1 ex., Nur Dağları, ENE Osmaniye, 5 km N Karpak, 37°08N, 36°28E, 2.V.2002, leg. Meybohm (cAss); 4 exs., E Osmaniye, Yarpuz, 900 m, 13.IV.1966 (NHMW). **Antakya:** 18 exs., Nur Dağları, WSW Yeşilkent, 36°55N, 36°19E, 990-1010 m, mixed deciduous forest, 28.XII.2000, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun); 1 ex., Yayladağı – Yeditepe, 23.V.1987, leg. Schönmann & Schillhammer (NHMW); 1 ex., Yayladağı, 450 m, 17.V.1973, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., 25 km S Senköy, 36°01N, 36°07E, 900 m, *Laurus* litter, sifted, 27.IV.2002, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., S Senköy, 36°01'11N, 36°07'16E, 901 m, *Laurus* litter, sifted, 27.IV.2002, leg. Meybohm (cAss); 3 exs., Kizildag, NW Teknepinar, 36°11'16N, 35°58'57E, 383 m, 28.IV.2002, leg. Meybohm (cAss); 6 exs., Iskenderun, Belen, 36°29'49N, 36°10'47E, 344 m, moist litter sifted, 29.IV.2002, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 2 exs., Iskenderun, Sogukoluk, 36°30'03N, 36°08'35E, 533 m, 29.IV.2002, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., E Yeşilkent, 36°57'30N, 36°15'42E, 389 m, sifted under bushes near road, 30.IV.2002, leg. Meybohm (cAss). **Di-yarbakir:** 2 exs., Ergani, 1500 m, VI.1977, leg. Schubert (NHMW). **Bitlis:** 1 ex., Hizan, 10.VI.1987, leg. Schönmann & Schillhammer (NHMW).

Lebanon: 8 exs., Kartaba, 1200-1400 m, V.1964, leg. Fagel (ISNB); 4 exs., Nabeh Safa, 1000 m, V.1966, leg. Fagel (ISNB); 4 exs., Ain Dara, Nahr Jesâyer, 900 m, V.1966, leg. Fagel (ISNB); 1 ex., El Barouk, Kafra, 1200 m, V.1966, leg. Fagel (ISNB); 1 ex., Damour, 24. III.1975, leg. Besuchet (MHNG); 4 exs., Jeita, 26.III.1975, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Djebel Akkar, leg. Coutrau (NHMW); 1 ex., locality not specified (ISNB).

Israel: 3 exs., Galilee, Mt Meron, 1100 m, 21.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 1 ex., same data, but 27.V.1973 (MHNG); 2 exs., Mt Meron, 700 m, 26.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 22 exs., Galilee, Eilon, N. Betzet, 22.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 2 exs., same data, but 20.IV.1982; 5 exs., Galilee, Montfort, 19.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 1 ex., Galilee, Safad, 500 m, 26.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 1 ex., same data, but 14.VI.1973, leg. Löbl (MHNG); 14 exs., coast, Mt Carmel, 500 m, 17.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 50 exs., same data, but 100 m (MHNG); 3 exs., Mt. Carmel, Little Switzerland, 28.V.73, leg. Löbl (MHNG); 4 exs., coast, Beit Tzevi, 18.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 2 exs., Shomeron: Rehan, Qazir, SW Megiddo, 400-500 m, 15.IV.1987, leg. Heinz (cKor).

Diagnosis: Highly variable species (Fig. 44). 3.8 – 4.8 mm. Coloration variable; usual coloration: blackish brown to blackish, with at least part of the elytra, the abdominal apex, and the appendages ferruginous to brown; sometimes whole body more or less uniformly reddish brown to brown, or with the head slightly darker.

Head with relatively dense, relatively clear-cut and coarse umbilicate puncturation, interstices usually without, rarely with distinct microsculpture; dorsal surface in most specimens with some shine. Pronotum with coarse and relatively dense, but not umbilicate puncturation; interstices distinctly shining or with microsculpture. Elytra of highly variable length and width, at suture 1.0 to almost 1.25 times as long and 1.15 to 1.30 times as wide as pronotum; puncturation less well-defined and denser than that of pronotum. Hind wings

dimorphic, fully developed or of reduced length. Abdominal tergite VII with palisade fringe.

♂: posterior margin of sternite VII shallowly concave and laterally with combs of usually 5-9 palisade setae (Fig. 47); sternite VIII not distinctive (Fig. 48). Aedeagus with long and slender ventral process, shape of apex (ventral view) somewhat variable, truncate to weakly convex (Figs. 45 – 46).

Comparative notes: *M. semiobscurus* is easily distinguished from *M. pythonissa* by smaller body size, the relatively coarser and denser puncturation of head and pronotum, and by the male sexual characters. It is separated from *M. brunneus* by the (on average) less coarse and less dense puncturation of the head, the (on average) smaller head, and especially by the morphology of the aedeagus. For distinction from other Eastern Mediterranean species of the genus see the key in section 4.

Comments: The original description of *M. rhodiensis* is based on two "Typen" (SCHEERPELTZ 1963a). A holotype is not specified, so that both types are syntypes. Since an identification of females is problematic in this species group, the male type is here designated as the lectotype to secure the present interpretation of the species. An examination of the types as well as of abundant additional material yielded no evidence that *M. clambus* Fagel and *M. rhodiensis* Scheerpeltz should represent species distinct from *M. semiobscurus* (Fauvel) (see also the following paragraph), so that they are here placed in the synonymy of the senior name.

Distribution, intraspecific variation, and bionomics:

The range of *M. semiobscurus* extends from northwestern Anatolia (Bursa) to Israel and includes Rhodos (Map 7); there is no overlap with the range of *M. brunneus* (see Map 6). The distributions of both species are almost parapatric.

Intraspecific variation is enormous (Fig. 44). In the northwest of its range, from Bursa to Mersin, the species is usually macropterous and dark coloured (Fig. 44A); occasionally, however, there are also populations with short-winged specimens of light coloration and with a microsculptured forebody. In Rhodos, the beetles are usually of somewhat lighter coloration and often have shorter elytra and hind wings. The vast majority of the specimens seen from Antakya are of lighter coloration, usually uniformly brown, have a distinctly microsculptured forebody and shorter wings than the more western populations (Fig. 44C). In Israel, the species is dimorphic. One morph is uniformly ferrugineous with a clearly microsculptured forebody; the vast majority of specimens is brachypterous and has smaller and less prominent eyes (Fig. 44D). The other morph, too, is distinctly microsculptured, but is dark coloured, has long wings, and large and prominent eyes. All the specimens seen from Lebanon belong to the latter morph. The external differences between the populations from Israel, Antakya, and the remaining parts of the range are so striking (Figs. 44A-D), that they were at first believed to be an expression of interspecific rather than intraspecific variation. However, transitions can be observed not only regarding the character states, but also regarding the representation of the different morphs in the populations examined. This is especially true of the material seen from Adana, which consists partly of dark, long-winged specimens without microsculpture on the forebody, and partly of more light-coloured, short-winged, and microsculptured beetles. However, no constant differences whatsoever were found in the male primary and secondary sexual characters. Consequently, the evidence available suggests that *M. semiobscurus* represents a remarkable example of clinal variation with a character gradient and an increasing dimorphism from the northwest to the southeast of its range.

The species apparently inhabits a wide range of habitats, mostly forests, and was collected at altitudes of 0-1250 m. Teneral adults were observed in April and July. The species was frequently found together with other congeners, especially *M. pythonissa*. In some populations, especially in the east and southeast of the range of distribution, the dissected males quite frequently had teratological aedeagi.

3.13. *Medon pythonissa* (Saulcy, 1864) (Figs. 49 – 52, Map 8)

Lithocharis pythonissa Saulcy, 1864: 649 f.

Medon haafi Scheerpeltz, 1956: 1095 ff.; **syn. n.**

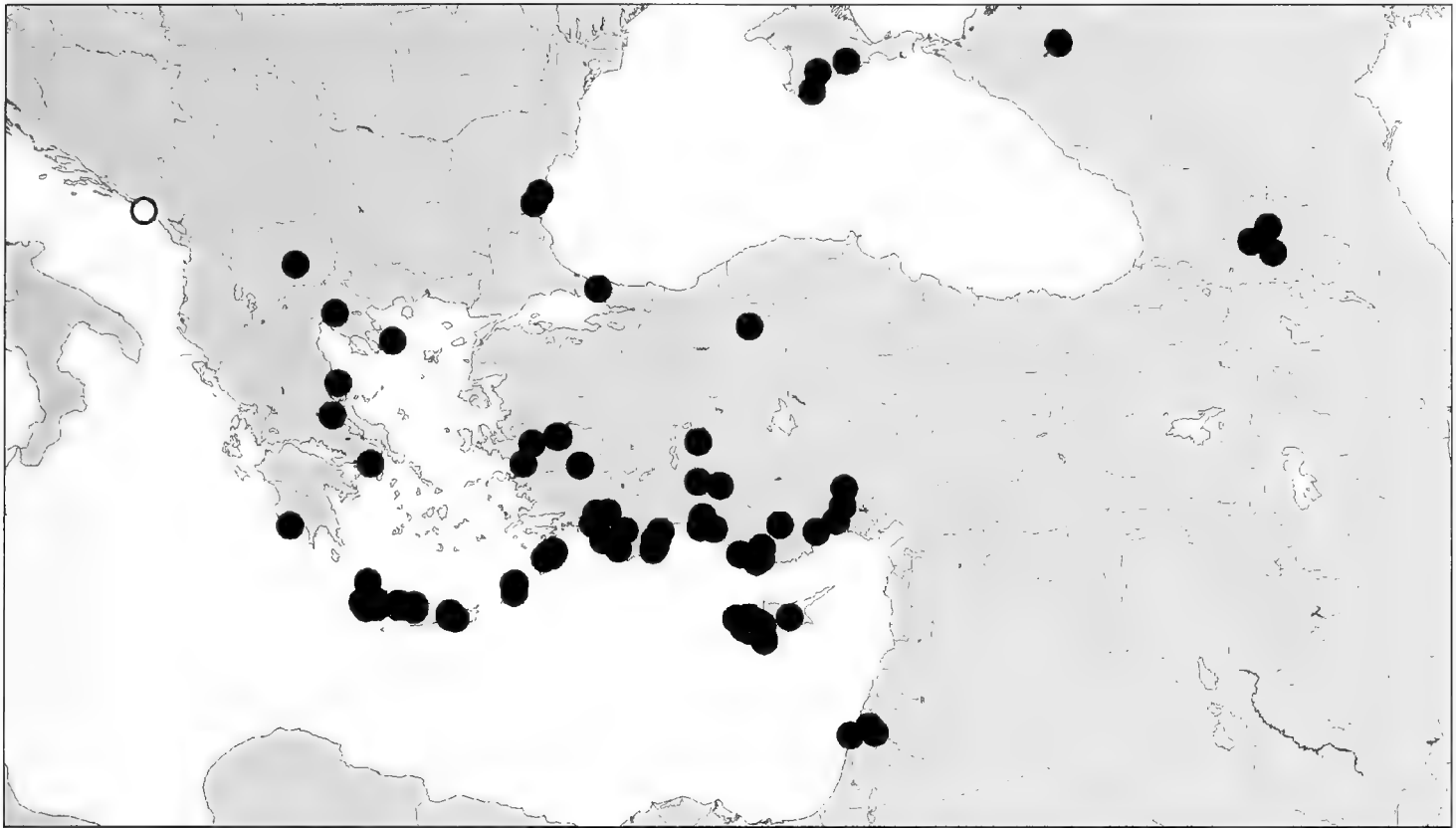
Medon mersinum Bordoni, 1980c: 75 f.; **syn. n.**; see also Assing & Wunderle (2001a).

Medon erevanensis Coiffait, 1969: 706 f.; **syn. n.**

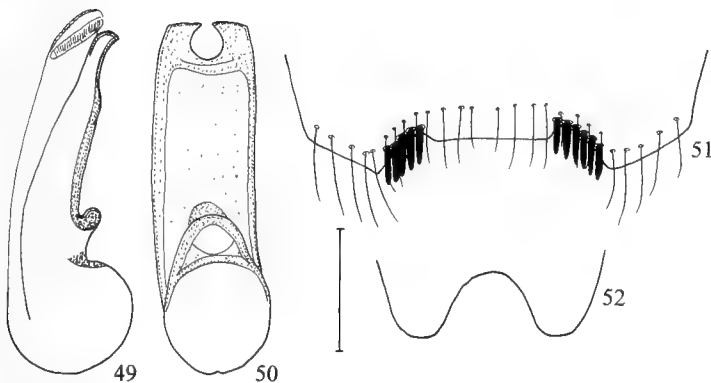
Medon macedonicum Coiffait, 1976: 242; **syn. n.**



Figs. 44A-D: *Medon semiobscurus* (Fauvel): habitus of specimens from Muğla (A), Adana (B), Antakya (C), and Israel (D).



Map 8: Distributions of *Medon pythonissa* (Saulcy) (filled circles) and *M. pocofer* (Peyron) (open circle) in the Eastern Mediterranean and adjacent regions, based on revised records.



Figs. 49 – 52: *Medon pythonissa* (Saulcy): Aedeagus in lateral and in ventral view (49, 50); posterior margin of male sternite VII (51); outline of posterior margin of male sternite VIII (52). Scale: 0.2 mm.

Types examined: *L. pythonissa*: Holotype ♀ [with non-type ♀ glued on the same label; see comments below]: Jerusalem / pythonissa / Jerusal / Collect. de Saulcy / TYPE / Muséum Paris Coll. A. Argod / pythonissa Saulcy (MNHN).

M. haafi: see ASSING & WUNDERLE (2001a).

M. mersinus: see ASSING & WUNDERLE (2001a).

M. erevanensis: Holotype ♂: Erevan, Arabkir, ASSR [data transliterated from Cyrillic], 15-4-51 / HOLOTYPE / Museum Paris Coll H. Coiffait / *Medon ere-*

vanensis Coiff., H. Coiffait det. 1969 / *Medon pythonissa* (Saulcy) det. V. Assing 2003 (MNHN).

M. macedonicus: Holotype ♂: Distr. Skopje, Rašče, 6.6.71, P. Beron / Grotte Dona Duka / HOLOTYPE / Museum Paris Coll H. Coiffait / *Medon macedonicum*, H. Coiffait det. 1969 / *Medon pythonissa* (Saulcy) det. V. Assing 2003 (MNHN).

Additional material examined (total: 342 exs.):

Bulgaria: 1 ex., Burgas, Pomorie, 20.-22.VI.1981, leg. Schülke (cSch); 4 exs., Eminska planina, Vlas, 12.V.1987, leg. Behne & Heinig (cSch, cAss).

Macedonia: 1 ex., Vardar plain, leg. Schatzmayr (NHMW).

Greece: Mainland: 7 exs., Makedhonia, Athos, leg. Schatzmayr (DEIC, ZMHB, NHMW, cAss); 1 ex., Athos, 40°08N, 24°19E, 1000 m, chestnut forest, 23.III.2001, leg. Behne (DEIC); 1 ex., Athos, 40°08N, 24°18E, 635 m, mediterranean forest, 23.III.2001, leg. Behne (cAss); 6 exs., Athos (NHMW); 1 ex., Thessaloniki, leg. Schatzmayr (ZMHB); 3 exs., Pelion (NHMW); 1 ex., "Macedonien?", Grotte de Leondarion", 20.IV.1954, leg. Lindberg (NHMW); 1 ex., Attika, Leonton, Mt. Hymettos, 1.XI.56, leg. Strinati (ISNB). **Pelopónnisos:** 1 ex., Koróni, 21.II.1994, leg. Graudenz (cSch). **Evvoia:** 1 ex., Oros Lichas, 38°51N, 22°55E, 525 m, pine forest, 8.IV.2001, leg. Wunderle (cWun). **Ródhos:** 4 exs., M. Kariona, 400 m, 11.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG); 2 exs., Ebonas, 15.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Profitis Ilias, 600 m, 24.IV.1973, leg. Besuchet (MHNG); 3 exs., Psinthos – Arhipoli, 100 m, 12.IV.1999, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Eleousa, Agios Nikolaos, Fountoukli, 300 m, 9.IV.1999, leg. Mey-

bohm (cAss); 1 ex., Petaloudes, butterfly valley, 200 m, 12.IV.1999, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Eleoussa, leg. Franz (NHMW); 2 ex., locality not specified, leg. Franz (NHMW). **Karpathos**: 4 exs., Olympos, Prof. Ilias, 450-700 m, 27.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., S Olympos, 200 m, 27.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Olympos, 250 m, 27.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Lastos, Oros Kolla, northern slope, 600 m, 16.IV.1999, leg. Meybohm (cAss). **Kriti**: 4 exs., Topolia, 350 m, *Pinus* litter, 12.X.1991, leg. Wunderle (cAss); 1 ex., Ida range, Nida plain, 26.III.1986, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., W-Crete, Samaria valley, 20.III.1973, leg. Fülischer & Meybohm (cAss); 1 ex., W-Crete, Kakodiki, 35°17'N, 23°42'E, 310 m, 16.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., W-Crete, Kandamos, 35°20'N, 23°44'E, 420 m, 16.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., W-Crete, Kakopetros, 35°25'N, 23°45'E, 500 m, 16.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., W-Crete, Prases, 35°21'N, 23°49'E, 800 m, 13.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 4 exs., Prases, pine forest, 13.X.1991, leg. Wunderle (cSch, cWun); 14 exs., W-Crete, Elos, 300 m, chestnut litter, 7.X.1991, leg. Wunderle (cWun); 2 exs., W-Crete, Omalos, 1100 m, X.1991, leg. Wunderle (cWun); 1 ex., W-Crete, Deres, chestnut litter, 13.X.1991, leg. Wunderle (cWun); 3 exs., W-Crete, Topolia, 350 m, pine forest, 12.X.1991, leg. Wunderle (cWun); 6 exs., W-Crete, Rethimnon, 13.VI.1984, leg. Franz (NHMW); 1 ex., W-Crete, between Lakki and Phrunes, leg. Franz (NHMW); 1 ex., SW-Crete, Azogires, 200 m, 11.X.1991, leg. Wunderle (cWun); 1 ex., Psiloritis, Axos, 500 m, macchia, 10.X.1991, leg. Wunderle (cWun); 2 exs., Rethimnon, Armeni, 35°17'N, 24°28'E, oakwood, 22.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., E-Crete, Kato Horio, 100-200 m, 2.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., E-Crete, Agios Nikolaos, Kalamafka, 17.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Agios Nikolaos, Lato, 100-300 m, 13.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Lakki, XI.1953, leg. Brondeel (ISBNB); 1 ex., locality not specified, leg. Paganetti (NHMW).

Cyprus: 34 exs., S Ayia, 950 m, 12.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG); 3 exs., Stroumbi, 400 m, 22.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG); 8 exs., Yerovasa, 14.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Mt. Olympos, 24.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Olympos, 1950 m, leg. Franz (NHMW); 5 exs., Troodos range, Mesopotamos, leg. Franz (NHMW, cAss); 11 exs., Troodos, Moniatis, leg. Franz (NHMW); 2 exs., Platres, leg. Franz (NHMW); 1 ex., Alonoudhi Junction, 600 m, 15.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Caledonian Falls, 16.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG); 6 exs., Baths of Aphrodite, 22.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG, cSch); 2 exs., Livadhi valley, 700 m, 19.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG); 11 exs., Agios Dimitrios, 600 m, 9.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG, cSch); 1 ex., Kalopanayiotis, 850 m, leg. Comellini (cSch); 6 exs., Cedar Valley, 1200 m, 15.VII.1977, leg. Besuchet (MHNG, cSch); 3 exs., Platania, 13.VII.1977, leg. Besuchet (cSch). For additional records see ASSING & WUNDERLE (2001a).

Turkey: **Istanbul**: 9 exs., Istanbul, 25.V.1911, leg. Biró (HNHM). **Izmir**: 1 ex., Bozdagh, 1200 m, 29.IV.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 1 ex., Izmir, Ağamemnon, 28.IV.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 2 exs., Meryemana – Selçuk, 500 m, 9.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (cAss). **Aydın**: 1 ex., E Kuyucak, "Antioche, Grotte de Narlidja, guano", 8.X.1956, leg. K. Lindberg [37°55'N, 28°40'E] (NHMW). **Manisa**: 1 ex., S Salihli, 500 m, 29.IV.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG). **Ankara**: 1 ex., Soguksu National Park, 1000 m, 24.V.1967, leg. Besuchet (MHNG). **Denizli**: 1 ex., ca. 50 km N Fethiye, S Çameli, 36°58'55"N, 29°16'15"E, 1245 m, litter of *Quercus ilex*, 9.VII.2002, leg. Assing (cAss). **Muğla**: 8 exs., SE Fethiye, Baba Dağ, above Ovacik, 36°32'16"N, 29°10'20"E, 1705 m, sifted leaf litter and grass roots, 4.VII.2002, leg. Assing (cAss); 5 exs., 25 km NNE Fethiye, N Üzümlü, 36°47'22"N, 29°14'22"E, 750 m, pine forest, 4.X.2002, leg. Assing (cAss); 2 exs., 25 km NE Fethiye, E Üzümlü,

36°43'54"N, 29°15'22"E, 610 m, litter of *Quercus ilex* and bushes, 4.X.2002, leg. Assing (cAss); 3 exs., 20 km NNE Fethiye, 36°47'27"N, 28°11'29"E, 1000 m, oak forest in northern exposition, 8.X.2002, leg. Assing (cAss). **Antalya**: 14 exs., Manavgat, 0-50 m, 2.-5.I.1991, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun); 1 ex., Manavgat, 900 m, 31.XII.1990, leg. Assing (cAss); 1 ex., Alanya, S Tasgesigi, E-bank of Karpuz river, 50 m, 17.III.2000, leg. Rose (cRos); 1 ex., Beldibi 25 km W Antalya, 1.V.1992, leg. Behne (DEIC); 1 ex., road from Alanya to Anamur, 13 km E Gazipasa, 180 m, 16.V.2000, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 1 ex., Bey Dagh, V.1968, leg. Fagel (ISBNB); 1 ex., 5 km E Kumluca, 36°23'N, 30°23'E, 530 m, sifted debris on moist meadow, 25.III.2001, leg. Rose (cRos); 1 ex., E Kumluca, 36°21'50"N, 30°22'27"E, 385 m, litter of *Laurus* and *Platanus*, 3.IV.2002, leg. Assing (cAss); 1 ex., 60 km SSW Antalya, Çirali, 36°25'54"N, 30°25'59"E, 220 m, litter of deciduous trees and shrubs, 25.III.2002, leg. Assing (cAss); 1 ex., 20 km N Kas, S Karaovabeli pass, 36°23'12"N, 29°42'34"E, 830 m, oakwood in southern exposition, 26.III.2002, leg. Assing (cAss); 3 exs., Antalya, N Kalkan, Dumanlı Dağı, 36°24'01"N, 29°25'53"E, 1230 m, cedar forest with *Quercus ilex*, 5.X.2002, leg. Assing (cAss); 2 exs., W Kemer, road to Ovacik, 36°36'18"N, 30°28'38"E, 325 m, litter of *Quercus* and other deciduous trees, 2.IV.2002, leg. Assing (cAss). **Konya**: 1 ex., Beyşehir, Yesildag, 37°38'N, 31°25'E, 1500 m, 15.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., 18 km SE Beyşehir, 1200 m, 7.V.1978, leg. Besuchet & Löbl (cAss); 1 ex., Akşehir, 22.IV.1960, leg. Petrow & Ressler (NHMW). **Mersin**: 1 ex., Anamur, Kösekbasi, 36°08'N, 32°46'E, 150 m, 18.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., road from Anamur to Ermenek, 800 m, 17.V.2000, leg. Meybohm & Brachat (cAss); 1 ex., N Anamur, 36°12'N, 32°53'E, 800 m, 17.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., ca. 20 km NNW Mut, 36°49'N, 33°19'E, 1320 m, *Pinus* wood with *Quercus ilex*, 25.XII.2000, leg. Assing (cAss); 3 exs., ca. 30 km NNW Tarsus, 37°10'N, 34°46'E, 580 m, fallow with deciduous trees, 26.XII.2000, leg. Assing (cAss); 1 ex., 25 km NW Erdemli, 36°42'N, 34°10'E, 1085 m, oak litter, 29.XII.2000, leg. Wunderle (cWun); 1 ex., 10 km N Mersin, 29.IV.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG). **Niğde**: 1 ex., 10 km N Pozanti, 37°30'N, 34°49'E, 870 m, *Salix* wood near stream, 26.XII.2000, leg. Wunderle (cWun).

Georgia: 2 exs., Tbilisi, Mzcheta, 4.-23.VI.1987, leg. Wrase & Schülke (cSch, cAss); 3 exs., Tbilisi, Ananuri, leg. Franz (NHMW); 1 ex., Tbilisi, 1000-1200 m, 1.-8.VI.1977, leg. Franz (cAss).

Russia: 7 exs., 50 km NWW of Krasnodar, S Oktyabrsky, "Krasny Les" forest, 15.VI.1994, leg. Solodovnikov (cSol).

Ukraine: 12 exs., Krim, Iaila Mountains, leg. Moczarski, Winkler (DEIC, HNHM, ZMHB, NHMW); 4 exs., Beidar Thor, leg. Knirsch (NHMW); 1 ex., Jaita, leg. Knirsch (NHMW).

Israel: 4 exs., Galilee, Ginosar, 0-200 m, 28.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 2 exs., Galilee, Mt. Meron, 27.V.1973, leg. Löbl (MHNG); 3 exs., Mt. Meron, 21.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 1 ex., coast, Beit Tzevi, 16.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG).

Diagnosis: 4.5 – 5.5 mm. Coloration variable; blackish brown to black, usually with the elytra partly (anterior angles and a diagonal strip from anterior angles to central part of suture) or completely lighter; abdominal apex and appendages ferruginous to brown; antennomere I usually infuscate.

Head and pronotum with characteristic puncturation: punctures well-defined and not very coarse, interstices distinctly shining, in central dorsal area of head on aver-

age at least as wide as punctures. Elytra with finer, less clear-cut, and distinctly denser puncturation. Hind wings fully developed. Abdomen with fine puncturation and distinct transverse microsculpture.

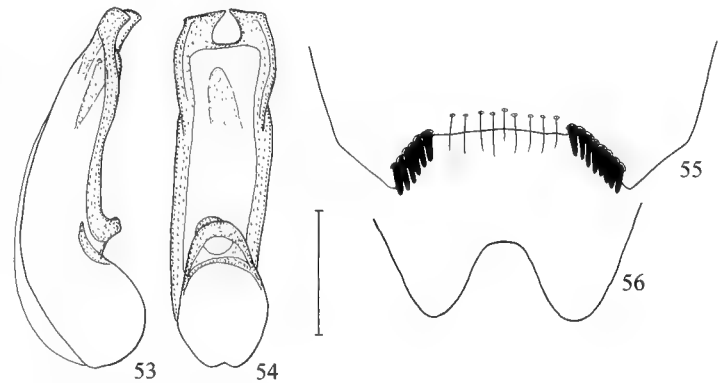
♂: sternite VII shallowly concave and with two combs of usually 4-7 palisade setae (Fig. 51); shape and chaetotaxy of sternite VIII not distinctive (Fig. 52); aedeagus as in Figs. 49 – 50.

Intraspecific variation and comparative notes: The following characters were found to be subject to particular intraspecific variation: coloration, eye size, relative elytral length, and density of puncturation. In addition, the shape of the apex of the aedeagus (ventral view), especially the size of the subcircular excavation (i. e. the width of the lateral apical processes) is variable; the apical excavation is often somewhat larger than illustrated in Fig. 50. From all other Eastern Mediterranean congeners of similar size and dark coloration, except *M. pocofer* (see diagnosis below that species), *M. pythonissa* is readily distinguished by external characters alone, especially by the clear-cut and relatively fine puncturation and the shiny appearance of head and pronotum. The species is highly similar to *M. dilutus* (ERICHSON), which is distributed in the Western Mediterranean, as well as in Central and Western Europe. *M. pythonissa* has a slightly more coarsely and more sparsely punctured pronotum, is usually of darker coloration, has mostly larger eyes, longer elytra, and a less dense elytral puncturation, but is positively separated from *M. dilutus* only by the morphology of the aedeagus, particularly by the apically distinctly truncate ventral process (ventral view).

Comments: The original description of *Lithocharis pythonissa* Saulcy is based on a single female from Jerusalem. Remarkably, in the Saulcy collection a pin was found with two conspecific females glued on the same card, but otherwise with the correct labels. One of the two females is glued in the centre of the card and here considered to represent the holotype, the other is located to its right. It seems that after the description Saulcy may have found another specimen with the same locality data and subsequently glued it on the same card. An examination of the types of *M. erevanensis* Coiffait, *M. macedonicus* Coiffait, and *M. haafi* Scheerpeltz revealed that they are conspecific with *Medon pythonissa* (Saulcy), so that they are here placed in the synonymy of that species, including *M. mersinus* Bordoni, a previous synonym of *M. haafi* (see ASSING & WUNDERLE 2001a).

Distribution and bionomics: *Medon pythonissa* is widespread in the Eastern Mediterranean (Map 8); it is here recorded from Macedonia, Greece (including Crete, Karpathos, and Rhodos), Cyprus, southeastern Bulgaria, the Caucasus region (Georgia, Krasnodar,

Ukraine, Anatolia, and Israel (material examined; see also ASSING & WUNDERLE (2001a)). GUSAROV (1992) already reported the species (as *M. mersinus*) from Crimea (=Krymskaya Oblast') and Abkhazskaya Respublika (Georgia). The record from northern Anatolia by FAGEL (1970) refers to a different species (ASSING & WUNDERLE 2001a). *M. pythonissa* apparently inhabits a wide range of habitats, but was most often found in woodland litter. The labels attached to the material examined indicate altitudes between 0 and 1600 m. Teneral specimens were observed in April. *Medon pythonissa* was often found together with other congeners, especially *M. semiobscurus*.



Figs. 53 – 56: *Medon pocofer* (Peyron): Aedeagus in lateral and in ventral view (53, 54); posterior margin of male sternite VII (55); outline of posterior margin of male sternite VIII (56). Scale: 0.2 mm.

3.14. *Medon pocofer* (Peyron, 1857) (Figs. 53 – 56, Map 8)

Lithocharis pocofera Peyron, 1857: 718 ff.

Material examined (total from the studied region: 1 ex.): In addition to the material listed below, specimens from France and Italy were seen.

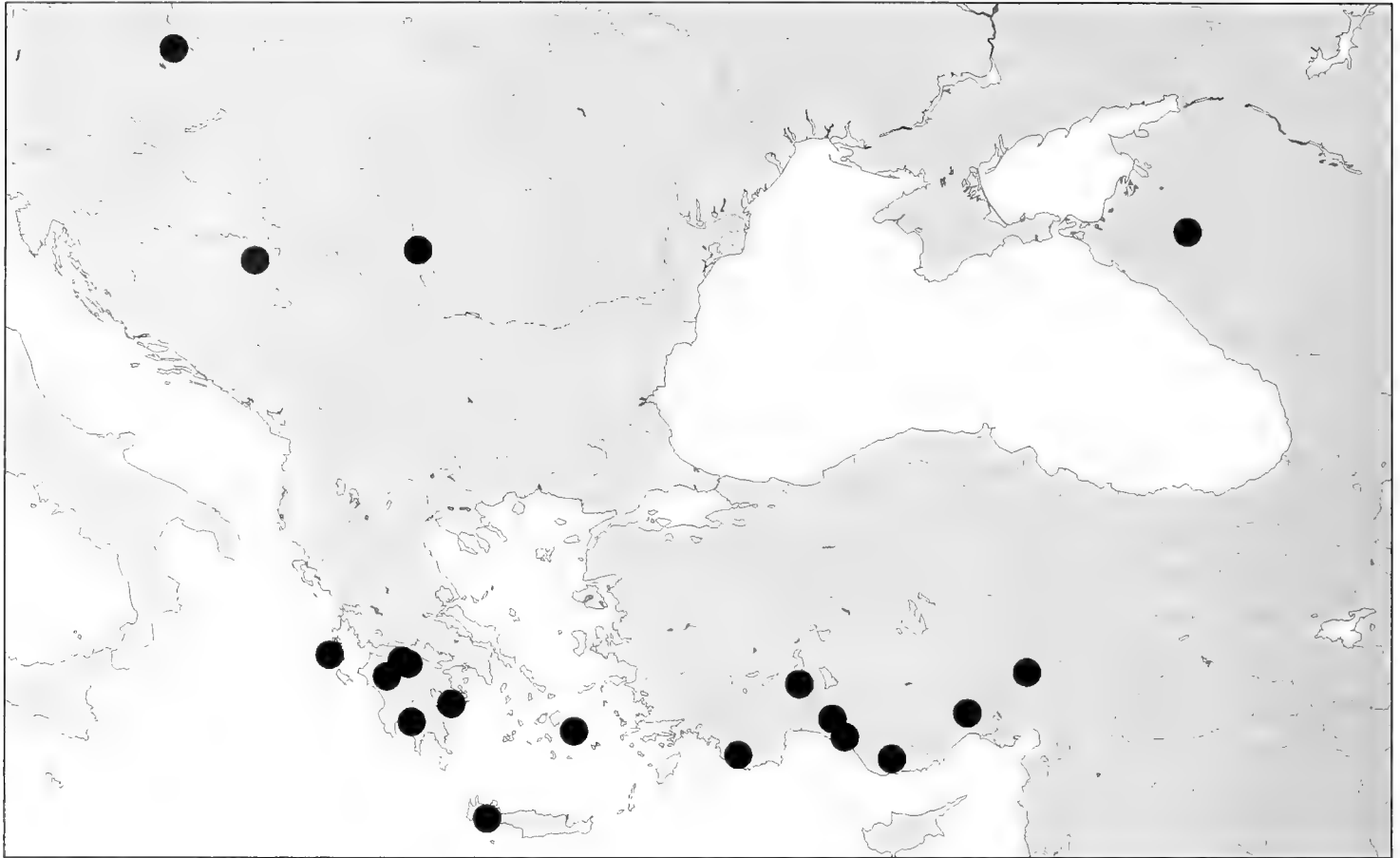
Yugoslavia: Montenegro: 1 ex., Herzeg-Novi, 1910, leg. Hilf (NHMW).

Diagnosis: In external appearance (size, coloration, puncturation, microsculpture) similar to *M. pythonissa*, but distinguished by external characters alone:

Elytra on average of lighter coloration, yellowish brown to ferruginous, body therefore more distinctly bicoloured; antennomere I usually not infusate.

Head transverse, 1.12 – 1.15 times as wide as long (in *M. pythonissa* about as wide as long) and at least in posterior median area with shallow microreticulation. Pronotum with coarser puncturation. Abdomen slightly more shining and with somewhat sparser puncturation.

♂: posterior margin of sternite VII slightly more deeply excavate and with two combs of usually 5-8 palisade setae (Fig. 55); shape and chaetotaxy of sternite VIII not distinctive (Fig. 56); aedeagus as in Figs. 53 – 54.

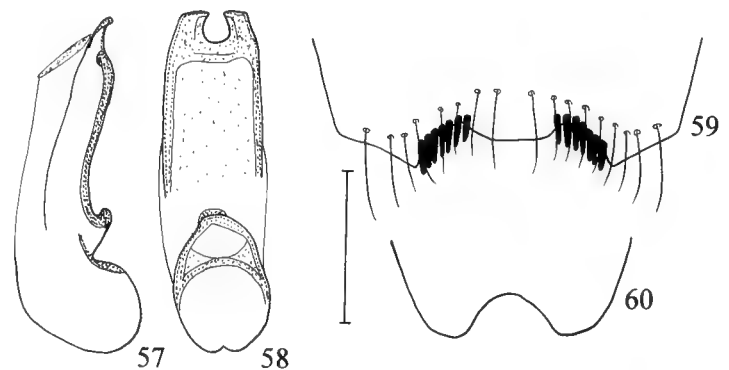


Map 9: Distribution of *Medon rufiventris* (Nordmann) in the Eastern Mediterranean and adjacent regions, based on revised records.

Comparative notes: For separation from the similar *M. pythonissa*, quite possibly its sister species, with which *M. pocofer* was frequently confused in the collections examined, see diagnosis above. From *M. rufiventris*, *M. pocofer* is distinguished especially by larger size, denser puncturation of head and pronotum, a more deeply and broadly excavate posterior margin of the male sternite VII, and by the much larger aedeagus. All other congeners occurring in the region have a less shining head, either because of very dense and coarse puncturation or due to much more pronounced microsculpture.

Comments: The types, which according to HORN et al. (1992) are kept either in Beyrouth or in Paris, were not examined; they were not found in the MNHN (N. BERTI, Paris, pers. comm. 2002). The species was previously referred to as either *Medon pocofera* or *Medon pocoferus*; the correct spelling of the adjectival species name, however, is *pocofer* (A. SMETANA, Ottawa, pers. comm. 2002).

Distribution and bionomics: According to COIFFAIT (1984), *M. pocofer* occurs in Western Europe and the Western Mediterranean, including Northwest Africa. The only record from the Eastern Mediterranean is from Montenegro (Map 8). *M. pocofer*, a littoral species (COIFFAIT 1984), is the only Western Palaearctic *Medon* restricted to coastal habitats.



Figs. 57 – 60: *Medon rufiventris* (Nordmann): Aedeagus in lateral and in ventral view (57, 58); posterior margin of male sternite VII (59); outline of posterior margin of male sternite VIII (60). Scale: 0.2 mm.

3.15. *Medon rufiventris* (Nordmann, 1837) (Figs. 57 – 60, Map 9)

Lathrobium rufiventre Nordmann, 1837: 147 f.

Medon anatolicus Coiffait, 1969: 704 ff.; **syn. n.**

Material examined (total from studied region: 45 exs.):

Besides the specimens listed below, material was seen from France (Landes), Luxemburg, and Italy (Elba).

Austria: 6 exs., Burgenland, Zurndorf, leg. Franz (NHMW, cAss).

Romania: 3 exs., Krassó-Szörény, Băile Herculane [‘Herkulesfürdő’], leg. Breit, Diener, Stiller (HNHM, NHMW); 1 ex., ‘Transsylvan.’ (NHMW).

Croatia: 3 exs., locality not specified, leg. Reitter (HNHM, NHMW).

Bosnia-Herzegovina: 1 ex., Čeli, leg. Reiss (NHMW).

Yugoslavia: 1 ex., ‘Serbien’, leg. Merkl (NHMW).

Greece: Pelopónnisos: 1 ex., N Kalavrita, Mega Spileo, 1350 m, 24.IV.1999, leg. Brachat (cAss); 1 ex., Mt. Chelmos, N Souvardo, 1350 m, 24.IV.1999, leg. Wolf (cSch); 1 ex., Taygetos, path to Prof. Ilias, 800 m, *Acer* leaf litter, 25.III.1997, leg. Wunderle (cWun); 4 exs., Metoji, 12.-14.VI.1925, leg. Liebmann (DEIC); 1 ex., ‘Cumani’, leg. Brenske (HNHM). **Kefallinia:** 1 ex., Argostolion, pine forest, under bark, 7.IV.1985, leg. Sprick (cAss). **Kríti:** 3 exs., Samaria valley, 21.-22.III.1973, leg. Fülcher & Meybohm (MHNG, cAss). **Dodekanes:** 1 ex., Nikariá, 36°50N, 25°53E, leg. v. Oertzen (NHMW).

Turkey: Antalya: 1 ex., NW Alanya, Günzelbağ, 21.-26.IV.1984, leg. Brachat (cSch); 1 ex., Aydıncıkent, Uründü, 1200 m, 31.XII.1990, leg. Wunderle (cWun); 3 exs. [1 ex. teneral], Antalya, N Kalkan, Dumanlı Dağı, 36°23’45N, 29°25’57E, 1340 m, cedar-pine forest, under bark of old pine tree, 5.X.2002, leg. Assing (cAss). **Isparta:** 1 ex., S Eğridir, Kovada Gölü, 12.IV.1984, leg. Brachat (cSch). **Mersin:** 2 exs., Anamur, Abanoz, 36°21N, 32°56E, 1240 m, 20.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Çamlıyayla (‘Namrun’), 11.-26.V.1960, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., same data, but 10.V.-3.VI.1963 (cAss). **Adana:** 2 exs., Feke, 21.-24.VII.2000, leg. Smatana (cAss, cSch).

Russia: 4 exs., 50 km NWW of Krasnodar, S Oktyabrsky, ‘Krasny Les’ forest, under loose bark (3 exs.) and in litter (1 ex.), 5.V.1995, leg. Solodovnikov (cSol).

Locality ambiguous: 1 ex., ‘Süd-Ungarn’ (NHMW)

Diagnosis: 3.5 – 4.5 mm. Externally similar to *M. pythonissa*, but distinctly smaller. Usual coloration: dark brown to blackish brown, with (at least part of) the elytra, the abdominal apex, and the appendages ferruginous to brown.

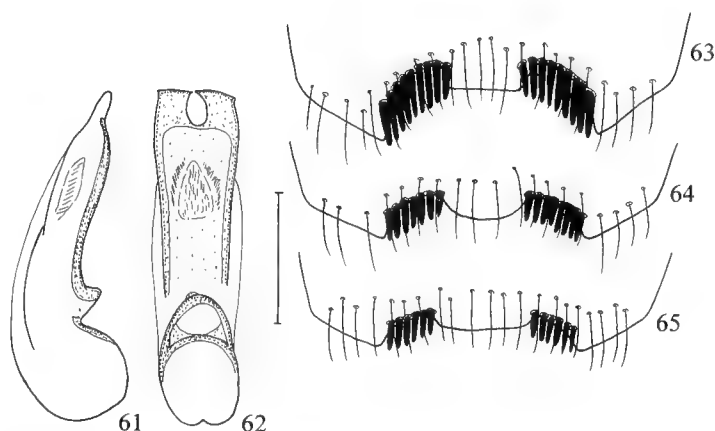
Puncturation of head and pronotum similar to that in *M. pythonissa*, of somewhat variable density, but usually even sparser; interstices without microsculpture and shining; puncturation of pronotum often finer and sparser than that of head. Head of variable shape, subquadrate to transverse, with subparallel temples or dilated posteriad. Elytra of variable length, at suture at least slightly longer than pronotum; puncturation variable, but usually denser, finer, and less defined than that of pronotum. Hind wings present. Abdomen with distinct transverse microsculpture; tergite VII with palisade fringe.

♂: sternite VII of similar shape and chaetotaxy as in *M. pythonissa*, but the two combs of palisade setae closer together (Fig. 59); sternite VIII not distinctive (Fig. 60). Aedeagus of similar morphology as in *M. pythonissa*, but much smaller (Figs. 57 – 58).

Comparative notes and systematics: For separation from *M. pythonissa* see description above. From all other congeners occurring in the eastern Mediterranean, *M. rufiventris* is distinguished by external characters alone, especially the relatively fine, not umbilicate puncturation, and the shiny appearance of head and pronotum. The similar puncturation of the forebody and the similar morphology of the male sexual characters suggest that *M. rufiventris* is closely related to *M. pythonissa*, *M. dilutus*, and *M. pocofer*.

Comments: The types of *M. anatolicus* (type locality: Bademli, Isparta) were not seen. According to the original description, *M. anatolicus* is distinguished from *M. rufiventris* by the more parallel temples of the head, by the shape of the posterior margin of the male sternite VII, and by the aedeagus. A comparative examination of material from various regions (Italy, Greece, Turkey), however, showed that the shape of the head is very variable, and no differences were discovered in the male primary and secondary sexual characters. The specimens seen from southern Turkey, not far from the type locality of *M. anatolicus*, are in perfect agreement with the original description of that species and without doubt conspecific with the material of *M. rufiventris* from other regions. Therefore, *M. anatolicus* Coiffait is here placed in the synonymy of the senior name *M. rufiventris* (Nordmann).

Distribution and bionomics: The species is rare, but widespread in the Western Palaearctic region, its distribution ranging from the south of Central Europe to northwestern Africa, the Balkans (HORION 1965), the Caucasus region, and southern Anatolia, from where it is here reported for the first time (Map 8). According to HORION (1965) and personal observations, it is mostly found associated with rotting tree trunks. One specimen collected in early October was teneral.



Figs. 61 – 65: *Medon ferrugineus* (Erichson): Aedeagus in lateral and in ventral view (61, 62); posterior margin of sternite VII of males from different parts of Anatolia: Tunceli (63), Sinop (64), Sakarya (65). Scale: 0.2 mm.



Map 10: Distribution of *Medon ferrugineus* (Erichson) in the Eastern Mediterranean, based on revised records.

**3.16. *Medon ferrugineus* (Erichson, 1837)
(Figs. 61 – 65, Map 10)**

Lithocharis ferruginea Erichson, 1840: 613 f.

Lithocharis brancsiki Eppelsheim, 1880: 287 f.; synonymy by EPPELSHEIM (1894), here confirmed.

Medon nitidus Petri, 1891: 14; synonymy confirmed.

Medon orduanum (sic) Bordoni, 1980a: 94; **syn. n.**

Types examined: *L. ferrugineus*: Lectotype ♂, present designation [aedeagus dissected]: 6366 / *ferruginea* Er., Austr. Sch. / Hist.-Coll. (Coleoptera) Nr. 6366, *Medon ferrugineus* Er. Austria, Zool. Mus. Berlin / Lectotypus ♂ *Lithocharis ferruginea* Erichson desig. V. Assing 2002 / *Medon ferrugineus* (Erichson) det. V. Assing 2002 (ZMHB).

L. brancsiki: Lectotype, here designated: 1♂: Fauvel, 25, vidit / *Brancsiki mihi*, Styria, *Brancsik / c. Eppelsh. Steind. d. / TYPUS / Lectotypus* ♂ *Lithocharis brancsiki* Eppelsheim desig. V. Assing 2002 / *Medon ferrugineus* (Erichson) det. V. Assing 2002 (NHMW).

M. nitidus: Syntypes: 2♀♀ [both on one pin]: Siebenbürgen / Syntypus / coll. Stierlin, *M. nitidus* Petri / *Medon ferrugineus* (Erichson) det. V. Assing 2002 (DEIC).

M. orduanus: Holotype ♂: Turquie Ordu, env. d'Ordu, Cl. Besuchet / HOLOTYPUS / *Medon orduanum* n. sp. Det. A. Bordoni 1975 / *Medon ferrugineus* (Erichson) det. V. Assing 2001 (MHNG). Paratype ♀: same data as holotype, but "PARATYPUS" (MHNG).

Additorial material examined (total: 164 exs.):

Austria: Niederösterreich: 7 exs., Wien (NHMW); 1 ex., Laaerberg, leg. Schlereth (NHMW); 1 ex., Hagenberg, 30.IX.1934 (NHMW); 1 ex., Hainburg, leg. Mader (NHMW). **Burgenland:** 37 exs., Zurndorf, leg. Franz (NHMW, cAss); 8 exs., Leithagebirge, leg. Franz (NHMW, cAss); 1 ex., Leithagebirge, Zeilerberg, 30.VIII.1985, leg. Assing (cAss); 2 exs., Zeilerberg, 28.VIII.-9.IX.1988, leg. Melber (cAss); 1 ex., Parndorfer Heide, 27.VIII.1985, leg. Assing (cAss); 5 exs., Neusiedlersee (NHMW).

Czech Republic: 2 exs., Moravia, leg. Pichler (NHMW); 1 ex., Moravia, Prossnitz (NHMW).

Slovakia: 6 exs., Bratislava, leg. Weber, Zoufal (NHMW); 1 ex., Trenčín, leg. Kocsi (ZMHB); 1 ex., "Torna", leg. Chyzer (NHMW).

Hungary: 1 ex., Körtvélyes (NHMW); 1 ex., Pécel (NHMW).

Romania: 1 ex., Oravița (HNHM); 6 exs., Sighisoara ("Schätsburg"), leg. Petri (DEIC, NHMW); 11 exs., Comana Vlasca, leg. Montandon (DEIC, HNHM, NHMW); 7 exs., Dobrușcha, Kloster Kokos [= Cocos; 45°13'51N, 28°26'12E], leg. Breit (DEIC, NHMW); 6 exs., Băile Herculane, leg. Deubel, Ganglbauer (NHMW).

Bulgaria: 1 ex., Stara Planina, Maglizh ("Maglige"), VII-VIII.1912, leg. Hilf (NHMW).

Bosnia-Herzovina or Croatia: 1 ex., Kupanjé, leg. v. Hopffgarten (NHMW).

Macedonia: 1 ex., Keratschkol, leg. Schatzmayr (NHMW); 1 ex., Skopje, 26.V.-5.VI.1955, leg. Schubert (cAss); 15 exs., Vardar plain, leg. Schatzmayr (NHMW, cAss).

Turkey: Sakarya: 16 exs., 20 km S Adapazari, Şerefige, 14.V.1976, leg. Besuchet (MHNG, cAss). **Sinop:** 2 exs., 23 km N Boyabat, S Bektas, 1100 m, 20.V.1976, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 1 ex., Lala near Sinop, 20.V.1976, leg. Besuchet & Löbl (MHNG). **Ankara:** 1 ex., Kizilcahamam, pinewood, 14.VI.1966, leg. leg. Ressler (NHMW). **Kastamonu:** 2 exs., 15 km N Tosya, Ilgazdağ, 1600-1700 m, 19.V.1976, leg. Besuchet & Löbl (MHNG). **Samsun:** 3 exs., Karadag Pass, NE Hafsa, 27.V.1989, leg. Schönmann & Schillhammer (NHMW, cAss); 1 ex., Samsun, leg. Korb (NHMW). **Ordu:** 1 ex., Ordu env., 17.V.1967, leg. Besuchet (MHNG). **Trabzon:** 2 exs., Sumela near Trabzon, leg. Dieck (NHMW); 1 ex., Trabzon, leg. Dieck (DEIC). **Bingöl:** 1 ex., E Bingöl, 1300 m, V.-VI.1976, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., Karliova, IV.1979, leg. Schubert (NHMW). **Tunceli:** 1 ex., Tunceli-Ovacik, 1100 m, 5.VI.1986, leg. Besuchet, Löbl & Burckhardt (cAss); 1 ex., Pülümür SE Erzincan, 18.V.1964, leg. Korge (cKor).

Locality ambiguous: 2 exs., "Hungar." (NHMW); 1 ex., "Brancsiki mihi Hungar. sept. Dr. Chyzer" (NHMW).

Diagnosis: 3.5 – 4.6 mm. Externally very similar to *M. brunneus*, but distinguished as follows:

On average smaller. Of similar coloration as *M. brunneus*, but head usually not darker than pronotum. Puncturation of head similar to that of *M. brunneus*, but even coarser. Puncturation of pronotum of similar size as that of head, but not umbilicate and less clear-cut; otherwise as in *M. brunneus*. Elytra dimorphic, either distinctly wider (approx. 1.15 x) and at suture longer (approx. 1.10 x) than pronotum, or indistinctly wider and at suture shorter (approx. 0.85 x) than pronotum; puncturation finer and less defined than that of pronotum, but distinctly coarser, sparser, and more defined than in *M. brunneus*. Hind wings either fully developed or reduced. Puncturation sparser than in *M. brunneus*; tergite VII with narrow palisade fringe.

♂: posterior margin of sternite VII of variable shape and chaetotaxy, shallowly to distinctly concave, in the middle straight to convex, and with two combs of 5-10 palisade setae of variable length (Fig. 63); sternite VIII not distinctive (Fig. 64). Aedeagus of similar general morphology as in *M. pythonissa*, *M. pocofer*, and *M. rufiventris* (Figs. 61 – 62).

Comparative notes: For separation from *M. brunneus* see description above. As can be inferred from the similar morphology of the aedeagus and the male sternite VII, *M. ferrugineus* is most closely related to *M. pythonissa* and related species, from which it is easily distinguished by the much coarser and denser puncturation of the head and pronotum and by the umbilicate puncturation of the head.

Comments: The original description of *Lithocharis ferruginea* Erichson is based on an unspecified number of male syntypes. In order to fix a single name-bearing type and thus to unambiguously define the name, the male type from the Erichson collection is here designated as the lectotype.

Most of the specimens identified as *Lithocharis brancsiki* in the Eppelsheim collection carry type labels. However, since EPPELSHEIM (1880) states to have seen material only from "Steiermark" (collected by Brancsik) and "Slavonien" (collected by Hopffgarten), only one of the specimens in the Eppelsheim collection can be considered a syntype. The whereabouts of the other syntype(s) are unknown. *Medon ferrugineus* is easily confused with *M. brunneus*, so that the single syntype in the Eppelsheim collection is here designated as the lectotype in order to fix a single name-bearing type and to secure the long-standing synonymy of *M. brancsiki* with *Medon ferrugineus*. The lectotype of *Lithocharis brancsiki* is conspecific with the lectotype of *Medon ferrugineus* (Erichson), so that the previously established synonymy is confirmed.

According to the original description of *M. orduanus*, the single paratype is deposited in the collection of the author (BORDONI 1980a), so there is some doubt that the paratype indicated above has type status. An examination of the types revealed that they are conspecific with *M. ferrugineus*, so that *M. orduanus* is here placed in the synonymy of the senior name. In the original description, BORDONI (1980a) compares *M. orduanus* with *M. erevanensis* Coiffait and *M. anaticus* Coiffait, but there is no reference to *M. ferrugineus*.

Distribution and bionomics: The distribution of *M. ferrugineus*, apparently a Ponto-Mediterranean element, ranges from Austria, Slovakia, and the Czech Republic in the northwest to eastern Anatolia in the southeast (material examined; HORION 1965) (Map 10). The examined Anatolian specimens were collected at altitudes between 1100 and 1700 m.

3.17. *Medon fuscus* (Mannerheim, 1830) (Figs. 66 – 71, Map 11)

Rugilus fuscus Mannerheim, 1830: 40.

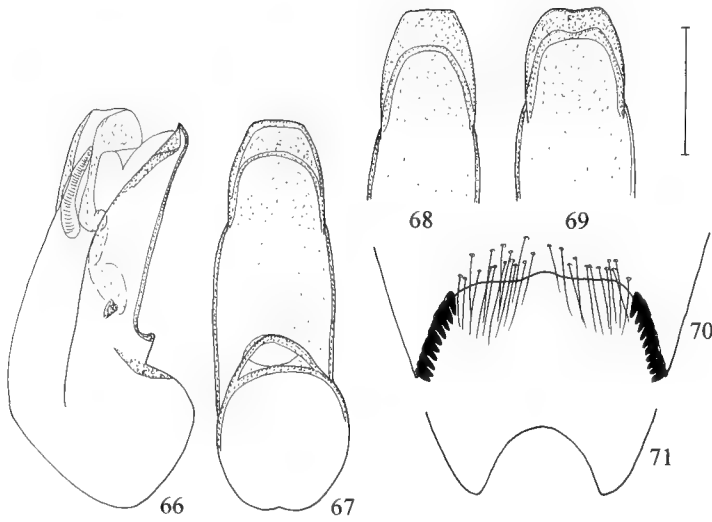
Lithocharis auranitica Saulcy, 1864: 40; **resyn.**

Medon abchasicus Bernhauer, 1922: 124; **syn. n.**

Medon bulgaricus Coiffait, 1970b: 105 f.; **syn. n.**

Medon gajaci Coiffait, 1973: 114 ff.; **syn. n.**

Medon paradobrogicus Decu & Georgescu, 1994: 49 f.; **syn. n.**



Figs. 66 – 71: *Medon fuscus* (Mannerheim): Aedeagus of male from Greece in lateral and in ventral view (66, 67); apical part of aedeagus of males from Isparta (Turkey) (68) and Antalya (Turkey) (69); posterior margin of male sternite VII (70); outline of posterior margin of male sternite VIII (71). Scale: 0.2 mm.

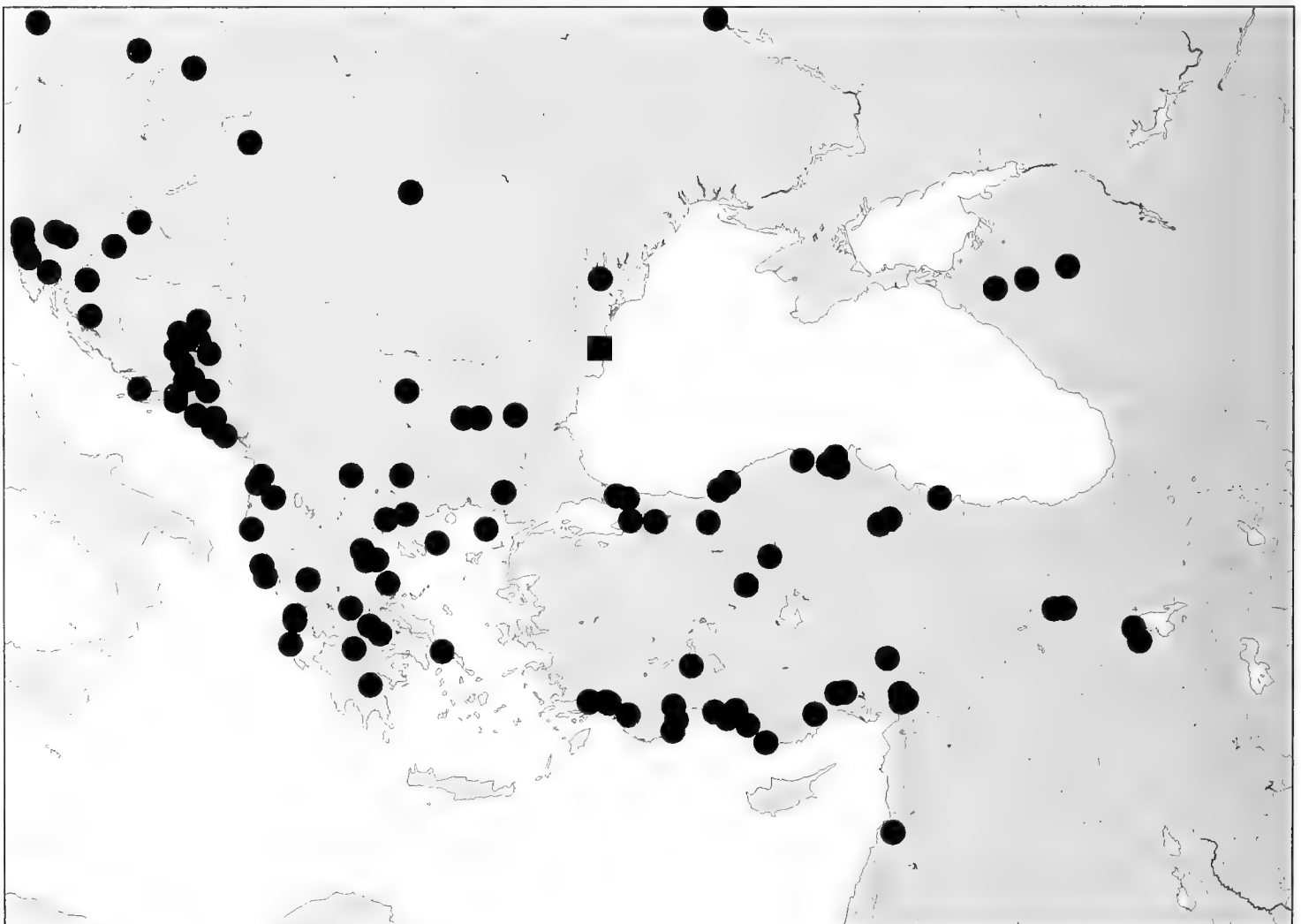
Types examined: *L. auranitica*: Lectotype ♂: Arag el Emir / *auranitica* / ♂♀ / Collect. de Saulcy / Muséum

Paris Coll. A. Argod / G. Fagel elig., 1965, *Lithocharis auranitica* de Saulcy, Lectotype / *Medon fuscus* (Mannerheim) det. V. Assing 2003 (MNHN).

M. abchasicus: Syntypes: 1♀: Abchasien, Kaukas. / *brunneus* Er. *dichter punkt. u. länger*, Bang H. / *abchasicus* Brh. Typus / Chicago NHMus M. Bernhauer Collection / *Medon abchasicus* ♀ V. I. Gusarov det. 2000 / *Medon fuscus* (Mannerheim) det. V. Assing 2002 (FMNH); 1♀: Abchasien, Kaukas. / *abchasicus* Brh. Cotypus / Chicago NHMus M. Bernhauer Collection / *Medon abchasicus* ♀ V. I. Gusarov det. 2000 / *Medon fuscus* (Mannerheim) det. V. Assing 2002 (FMNH).

M. gajaci: Holotype ♂: Anatolie, G. CENET, Gajac / Korigos V. Mersin / HOLOTYPE / Museum Paris Coll Coiffait / *Medon gajaci* Coiff., H. Coiffait det. 1972 / *Medon fuscus* (Mannerheim) det. V. Assing 2003 (MNHN).

M. bulgaricus: Holotype ♂: Bulgarie, 27.VI.68, Maslen Nos Strandja, alt. 50 m, P. Beron / HOLOTYPE / Museum Paris Coll Coiffait / *Medon bulgaricus* Coiff., H. Coiffait det. 1970 / *Medon fuscus* (Mannerheim) det. V. Assing 2003 (MNHN).



Map 11: Distributions of *Medon fuscus* (Mannerheim) (filled circles) in the Eastern Mediterranean and adjacent regions, based on revised records, and of *M. dobrogicus* Decu & Georgescu (square, unrevised).

Additional material examined (total from studied region: 493 exs.): In addition to the material listed below, more specimens from Italy, England, Germany, and Austria were examined.

Czech Republic: 2 exs., Moravia, Brod, leg. Wanka (NHMW); 2 exs., Bohemia, Praha, leg. Skalitzky (NHMW); 1 ex., Bohemia, Brno (NHMW).

Slovakia: 1 ex., Trenčín (ZMHB).

Slovenia: 1 ex., Ljubljana, leg. Hummler (NHMW); 2 exs., "Canale", leg. Paganetti (NHMW); 1 ex., Police, Gor. Radgona, 1.V.1996, leg. Drovenik (cAss).

Slovenian or Italian territory: 2 exs., "Görz" (NHMW).

Hungary: 1 ex., Bag, leg. Fodor (ZMHB).

Italy: 4 exs., Trieste, "Küstenland" (NHMW); 2 exs., Trieste, Grignano (NHMW); 1 ex., Trieste (NHMW).

Romania: 1 ex., Cluj Napoca ("Klausenburg") (NHMW); 21 exs., Dobrukscha, Kloster Kokos, leg. Breit (NHMW); 1 ex., "Transsilvania" (DEIC); 1 ex., locality illegible, leg. Liebmann (DEIC).

Croatia: 6 exs., Josipdol -> Karlova, car-net, 9.V.1990, leg. Wunderle (cAss); 2 exs., Zagreb, leg. Stiller (HNHM); 2 exs., Gospi (HNHM); 2 exs., Ludbreg, leg. Apfelbeck (HNHM); 2 exs., Metkovi, leg. Reitter (HNHM, ZMHB); 2 exs., Dubrovnik, Bera Samino Brdo, 2.VIII.1968, leg. Endrödy-Younga (HNHM); 1 ex., coast, Opatije, leg. Mandl (NHMW); 1 ex., Ivancica (NHMW); 1 ex., Zawalie (NHMW); 1 ex., Hvar, 15.IV.1929, leg. Schulze (ZMHB).

Bosnia-Herzegovina: 2 exs., Kraljeva-Mostre, car-net, 5.V.1990, leg. Wunderle (cAss, cWun); 1 ex., Travnik (HNHM); 3 exs., Zavidovići, leg. Kendi (HNHM); 1 ex., Jablanica, leg. Zoufal (ZMHB); 1 ex., Bjelasnica planina (DEIC); 1 ex., Mostar (HNHM); 1 ex., Sarajevo (HNHM); 1 ex., Ruiste, leg. Czerny (NHMW); 1 ex., Maklen pass, 1902, leg. Leonhard (DEIC); 2 exs., "Herzegowina", leg. Reitter (HNHM, ZMHB).

Yugoslavia: Montenegro: 3 exs., Budva, leg. Liebmann, Paganetti, Reitter (DEIC, HNHM, ZMHB); 5 exs., Budva, 12.V.1939, leg. Liebmann (DEIC); 1 ex., Kameno, leg. Paganetti (HNHM); 62 exs., Herzeg-Noví, leg. Hilf, Liebmann, Moczarski, Paganetti (DEIC, ZMHB, NHMW).

Albania: 5 exs., Krujë, leg. Mader (HNHM, ZMHB, NHMW); 8 exs., Elbasan, leg. Mader (HNHM, ZMHB); 4 exs., N-Albania, Elbasan, leg. Mader (NHMW); 1 ex., Vorra, leg. Mader (NHMW); 2 exs., Avlona, leg. v. Oertzen (ZMHB); 1 ex., Terbaci, V.1931, leg. Winkler, Lona, Bischoff (NHMW); 3 exs., locality not specified (HNHM).

Bulgaria: 1 ex., Melnik, 29.IV.1985, leg. Wrase (cSch); 12 exs., Stara Planina, Maglizh ("Maglige"), VII.-VIII.1912, leg. Hilf (NHMW); 2 exs., Trevna, V.-VI.1912, leg. Hilf (NHMW); 1 ex., Kalofer, leg. Breit (NHMW); 1 ex., SW-Bulgaria, General Todorrow, Rupite, 1.V.1984, leg. Hieke (ZMHB); 1 ex., Sliven, 20.VI.1908, leg. Rambousek (DEIC).

Macedonia: 34 exs [2 exs. with teratological aedeagus], Vardar plain, leg. Schatzmayr (NHMW, cAss).

Greece: Mainland: 1 ex., Thessalia, Ossa Oros, 3 km SE Stómio, 39°52'N, 22°45'E, 100 m, 4.IV.1998, leg. Assing (cAss); 1 ex., Thessalia, Gónnoi, 2.-3.VIII.1986, leg. Barries & Cate (cSch); 2 exs., Khalkidhiki, Cholomon, 900 m, caught flying, 30.III.1989, leg. Assing (cAss); 9 exs., Athos, leg. Schatzmayr (ZMHB, NHMW); 1 ex., Fthiotis, 30 km W Lamia, W Kalithea, 38°54'N, 22°04'E, 500 m, oakwood, 16.IV.2000, leg. Assing (cAss); 1 ex., Voiotia, Oros Elikonas, NE Kiriaki, 38°23'N, 22°49'E, 900 m,

Abies forest, 4.IV.2001, leg. Assing (cAss); 1 ex., Évros, Méga Dhérion, 26.IV.1990, leg. Schmalzfuss (cSch); 1 ex., Samothráki, 1 km W Kremiotisa, 16.VI.1993, leg. Jäch (NHMW); 4 ex., Thessaloniki (NHMW, ZMHB); 2 ex., Thessalia, Pelion (NHMW); 1 ex., Olympos (NHMW); 1 ex., Nisista, Xeravunei, leg. Beier (NHMW); 1 ex., Parnassos, leg. Paganetti (NHMW); 1 ex., "Attika" (NHMW); 1 ex., S-Evvoia, Karystos, leg. v. Oertzen (ZMHB). **Pelopónnisos:** 1 ex., 40 km SE Tripoli, E Agios Petros, 37°20'N, 22°35'E, 900 m, 22.III.1997, leg. Assing (cAss); 1 ex., 8 km NE Kalavrita, bank of Vouraikos river, 38°05'N, 22°10'E, 700 m, 30.III.1997, leg. Assing (cAss). **Levkás:** 21 exs., Karia, dark creek valley, leaf litter, 25.IX.1993, leg. Assing (cAss, cSch, cWun); 1 ex., Kallighoni, 26.III.1971, leg. Löbl (MHNG). **Kefalínia:** 1 ex., Argostolion, 18.X.1972, leg. Benick (cAss); 1 ex., locality not specified, leg. Paganetti (DEIC). **Kérkíra** (Corfu): 1 ex., Val de Ropa (NHMW); 1 ex., Potamos, 1905, leg. Leonhard (DEIC); 2 exs., locality not specified, "G. Fagel det. auranitica Saulcy" (ISNB); 1 ex., locality illegible, leg. Leonhard (DEIC); 1 ex., locality not specified, leg. Reitter (HNHM).

Turkey: Istanbul: 1 ex., Yalova, VII.1972, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., Yalova, leg. Schubert (NHMW); 3 exs., Alem-Dagh, leg. Gottwald, v. Bodemeyer (ZMHB); 1 ex., Istanbul (DEIC). **Kocaeli:** 1 ex., Goek-Dagh [40°37'N, 29°56'E], leg. v. Bodemeyer (ZMHB). **Zonguldak:** 40 exs., Ereğli-Baliköy, 15.V.1976, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 2 exs., S Zonguldak, 23.V.1976, 500 m, leg. Besuchet & Löbl (MHNG). **Bolu:** 1 ex., Abant Gölü, 1450 m, V.1967, leg. Fagel (ISNB). **Kastamonu:** 1 ex., Küre, 600 m, 18.V.1976, leg. Besuchet & Löbl (cAss). **Sinop:** 1 ex., S Ayancik, 6.-12.VII.1973, leg. Schubert (NHMW); 8 exs., Cangal, 7.-15.VI.1960, leg. Schubert (NHMW); 5 exs., Cangal/Ayancik, V.1962, leg. Schubert (NHMW, cAss). **Amasya:** 1 ex., Borabay gölü, 4.VI.1969, leg. Cottarelli (MHNG); 1 ex., Boraboy near Amasya, 26.-31.V.1961, leg. Schubert (NHMW). **Ordu:** 3 exs., Ünye, VIII.1971, leg. Schubert (NHMW, cAss). **Ankara:** 1 ex., Sabanca, V.62, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., Ankara, 4.IV.1911, leg. Náday (HNHM). **Muğla:** 3 exs., N Marmaris, 36°58'49"N, 28°17'29"E, 65 m, floodplain forest, *Platanus* litter, 5.VII.2002, leg. Assing (cAss); 1 ex., Toparlar, 36°59'N, 28°39'E, riparian forest, 29.IV.2001, leg. Meybohm (cAss); 4 exs., same locality, 2.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 1 ex., Fethiye, Kadyanda, 36°43'N, 29°14'E, 850 m, 28.IV.2001, leg. Meybohm (cAss); 7 exs., SE Köyceğiz, 36°56'50"N, 28°43'56"E, 10 m, flood-plain wood, 28.III.2002, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun). **Antalya:** 1 ex., Antalya, road to Saklikent, 1000 m, rotting grass near stream, 11.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., same data, but oak forest (cAss); 1 ex., NW Alanya, Günzelbağ, 21.-26.IV.1984, leg. Brachat (cSch); 5 exs., Alanya, Sapadere, leg. Franz (NHMW); 9 exs., Manavgat, 0-50 m, 2.-5.I.1991, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun); 1 ex., Manavgat, Gündogmus, 900 m, 1.-7.I.1991, leg. Wunderle (cWun); 2 exs., 30 km W Alanya, Incekum, 36°38'N, 31°47'E, 20 m, 21.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 2 exs. [collected together with *M. subfuscus*], E Kumluca, 36°21'50"N, 30°22'27"E, 385 m, litter of *Laurus* and *Platanus*, 3.IV.2002, leg. Wunderle (cWun); 14 exs., W Kemer, road to Ovacik, 36°36'18"N, 30°28'38"E, 325 m, litter of *Quercus* and other deciduous trees, 2.IV.2002, leg. Assing, Wunderle (cAss, cWun). **Isparta:** 1 ex., Eğredir-Çandır, 900 m, 6.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (cAss). **Mersin:** 3 exs., Anamur, Kösekbasi, 36°08'N, 32°46'E, 150 m, 18.V.2000, leg. Meybohm (cAss); 30 exs., Tarsus-Gülek, 550 m, 30.IV.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 1 ex., 30 km NW Erdemli, S Yagda, 36°44'N, 34°03'E, 1310 m, *Abies* forest, 29.XII.2000, leg. Wunderle (cWun); 2 exs., Çamlıyayla, 1800 m, V.1963, leg. Schubert (NHMW, cAss); 1 ex., Çamlıyayla, 12.-18.V.1966, leg. Schubert (NHMW). **Adana:** 3 exs., Tekir, 1300 m, 30.IV.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 5 exs., Feke, 21.-24.VII.2000, leg. Smatana (cSch, cAss); 2 exs., Osmaniye, 1200 m, VI.1967, leg. Schubert (NHMW, cAss). **Antakya:** 5 exs., 7 km E Yeşilkent, 350-

400 m, 4.V.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss). **Bitlis:** 1 ex., Tatvan, 1900 m, leg. Schubert (NHMW); 3 exs., Hizan, 10.VI.1987, leg. Schönmann & Schillhammer (NHMW). **Bingöl:** 1 ex., Bingöl, 1700 m, V.1977, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., E Bingöl, 1300 m, V.-VI.1976, leg. Schubert (cAss).

Russia: 1 ex., Krasnodar territory, near Kropotkin, flood-plain forest, litter, 27.VII.1995, leg. Solodovnikov (cSol); 1 ex., 50 km NWW of Krasnodar, S Oktyabrsky, "Krasny Les" forest, under loose bark, 5.V.1995, leg. Solodovnikov (cSol); 13 exs., Kuban river near Krasnodar, flood-plain forest, litter, 28.V. & 11.VI.1993, 14.IV.1995, leg. Solodovnikov (cSol).

Lebanon: 1 ex., Laklouk, 1500-1800 m, V.1964, leg. Fagel (ISNB).

Ukraine: 1 ex., Kiev, Kanev, 28.IX.1983, leg. Zerche (DEIC).

Locality ambiguous: 2 exs., Topla, leg. Paganetti (HNHM); 3 exs., Domanvč (HNHM); 1 ex., "Dalmatia" (ZMHB); 3 exs., "Süddalmat." (DEIC).

Diagnosis: 4.3 – 5.3 mm. Head usually blackish, rarely light-coloured; coloration of pronotum, elytra, and abdomen variable, ranging from almost uniformly reddish brown to blackish brown, mostly with at least part of the elytra and the abdomen lighter; appendages light brown.

Head with very dense umbilicate, relatively shallow, mostly well-defined, sometimes partly confluent puncturation; interstices reduced to narrow ridges and usually microsculptured; surface almost completely mat. Puncturation similar to that of head, but somewhat sparser and often less clear-cut; interstices without or with very shallow microsculpture; usually at least posterior half of midline impunctate and more or less shining. Puncturation of elytra very dense and finer than that of head and pronotum. Abdomen mat, with very fine and dense puncturation, and with distinct microsculpture.

♂: posterior margin of sternite VII deeply excavate, in the middle usually with shallow concavity, on either side of this concavity with long dark setae, and laterally with combs of approximately 7-12 short palisade setae (Fig. 70); sternite VIII posteriorly broadly and deeply concave (Fig. 71; aedeagus as in Figs. 66 – 69).

Comparative notes: From the preceding species, *M. fuscus* is separated especially by the male sexual characters, but also by its large size in combination with the dense umbilicate puncturation and the mat appearance of the head.

Intraspecific variation: Pronounced intraspecific variation was observed not only for various external characters (coloration, size, puncturation, microsculpture), but also for the shape of the aedeagus (see Figs. 66 – 69) and of the male sternite VII. On several occasions, teratologically malformed aedeagi were observed, which are reduced in size to various degrees and of somewhat different shape. Remarkably, specimens with teratological aedeagi may also have differently shaped sternites VII, with a much broader and shallower posterior excavation and with distinctly shorter combs of palisade se-

tae. Specimens from the north and northwest of the range of distribution tend to be of lighter coloration and to have a somewhat sparser puncturation than material from the south and southeast.

Comments: FAGEL (1966) examined the types of *M. auraniticus*, designated a lectotype, and revalidated the species, which had been synonymized with *M. fuscus* by FAUVEL (1873). Fagel apparently misinterpreted *M. fuscus*; the lectotype of *M. auraniticus* is clearly conspecific with that species and the synonymy proposed by FAUVEL (1873) is correct.

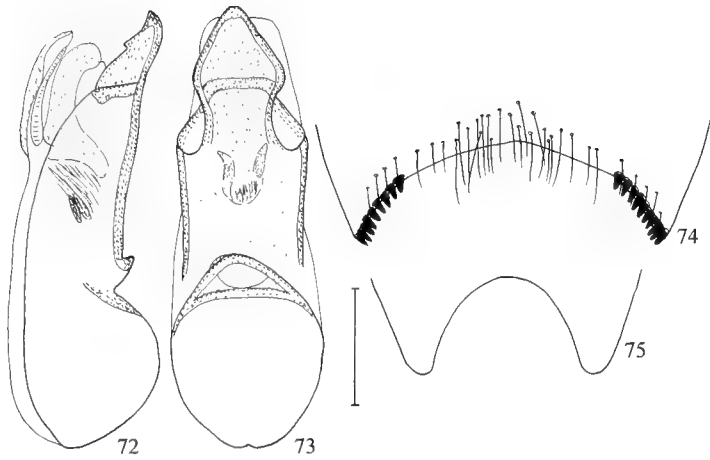
The description of *M. abchasicus* is based on two female syntypes, both of which were examined. Based on external characters, they belong to *M. fuscus*, which is known to occur in the Western Caucasus, so that *M. abchasicus* is here placed in the synonymy of *M. fuscus*.

COIFFAIT (1973) described *M. gajaci* from Mersin, based on one male and several females. The holotype is a teneral male with a malformed aedeagus, which explains the peculiar shape of the aedeagus illustrated by COIFFAIT (1973). It is doubtlessly conspecific with *M. fuscus* and *M. gajaci* is consequently a junior synonym.

The description of *M. bulgaricus* is based on a single male, in every respect a typical representative of *M. fuscus*. The distinguishing characters indicated by COIFFAIT (1970b) are misleading and are within the range of intraspecific variation of *M. fuscus*, with which *M. bulgaricus* is here synonymized.

In the original description of *M. paradobrogicus*, DECU & GEORGESCU (1994) compare the species exclusively with the cavernicolous *M. dobrogicus*. All the external and sexual characters described and illustrated, however, are within the range of intraspecific variation of *M. fuscus*. The aedeagus is the same as illustrated in Figs. 66 and 69, suggesting that *M. paradobrogicus* is a junior synonym of *M. fuscus*.

Distribution and bionomics: *M. fuscus* is widespread from Western Europe (France, England) to southern Italy, the southern Balkans, Turkey, Ukraine, the Caucasus, and the Middle East (Map 11). In Greece, the species is much rarer than *M. brunneus*; in Turkey, it is more widespread and often more common than other species of the *fuscus* group. *M. fuscus* is usually found in leaf litter and rotting debris in various forest biotopes (HORION 1965; and material examined). Most of the specimens from the southern Balkans and Turkey were collected at relatively low altitudes, but some of the records from central southern Anatolia, eastern Anatolia, and Lebanon are from elevations of 1500 – 1900 m; on at least two occasions (Antalya) the species was collected together with *M. subfuscus*. In a floodplain forest near Marmaris, the species was found together with *M. umbilicatus*, *M. caricus*, and *M. semiobscurus*.



Figs. 72 – 75: *Medon beroni* Coiffait: Aedeagus in lateral and in ventral view (72, 73); posterior margin of male sternite VII (74); outline of posterior margin of male sternite VIII (75). Scale: 0.2 mm.

3.18. *Medon beroni* Coiffait, 1969 (Figs. 72 – 75, Map 12)

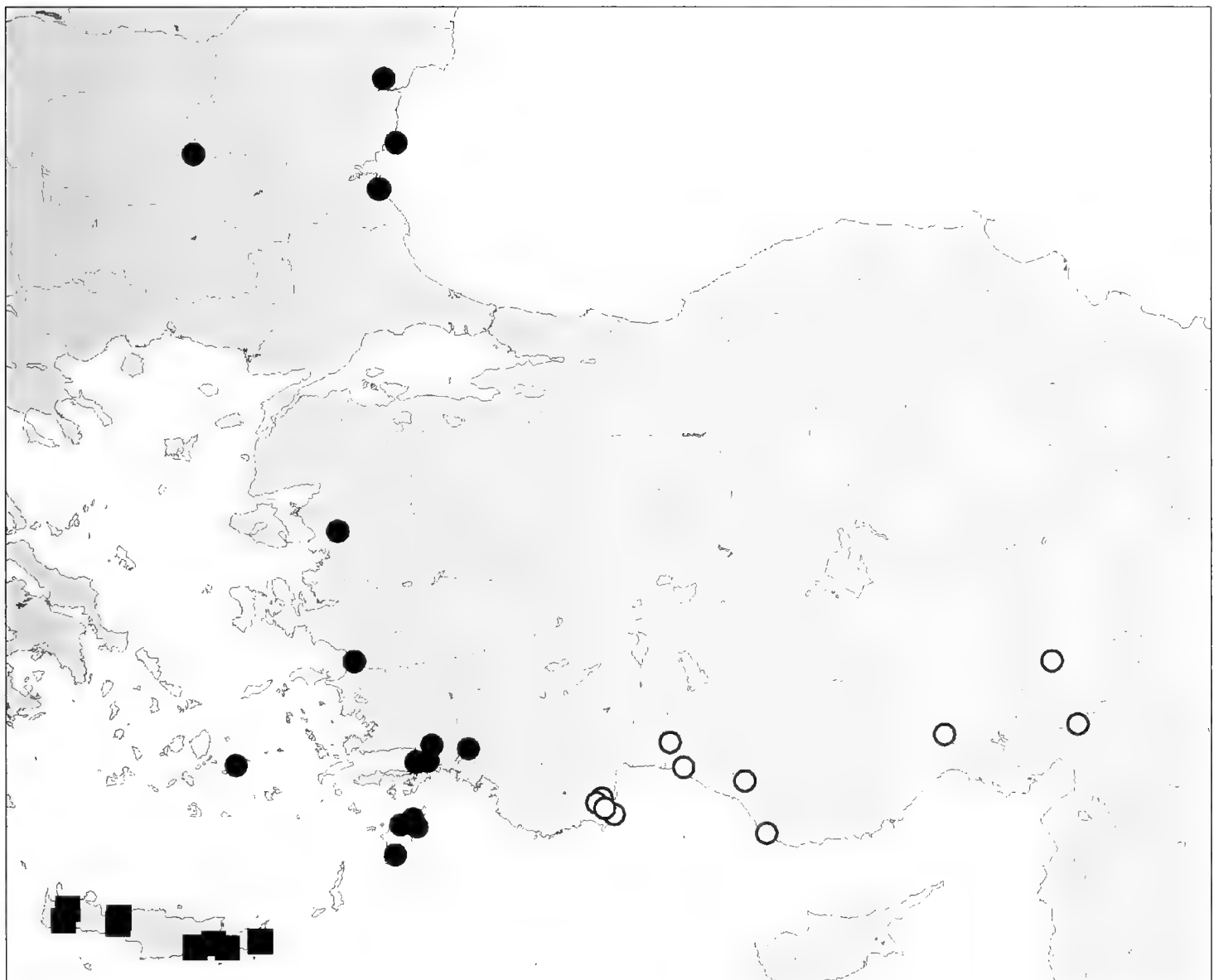
Medon beroni Coiffait, 1969: 713 f.

Medon creticus Scheerpeltz i. l.

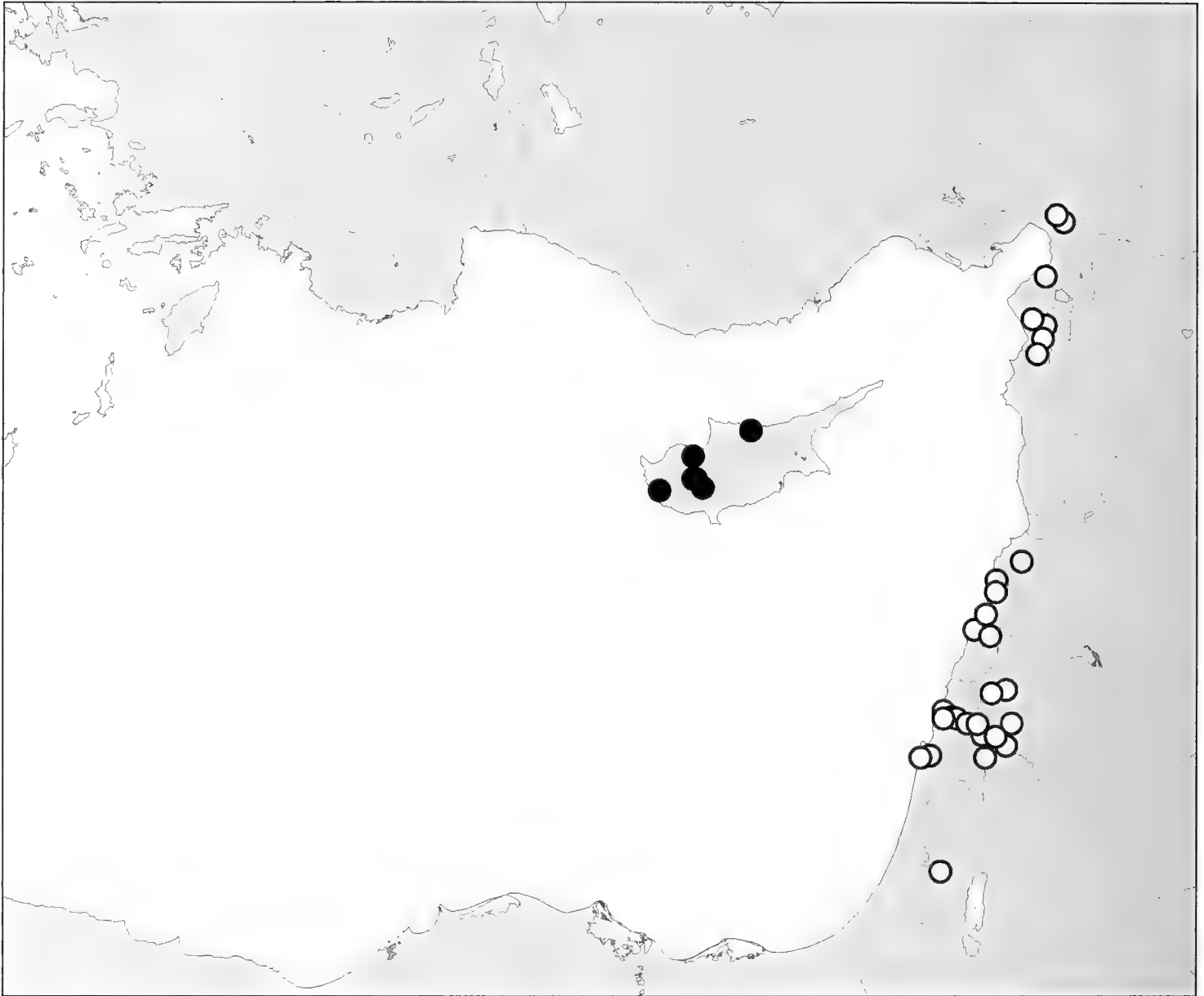
Type examined: Holotype ♂: Crète, 15-1-69, G. Ullidoni, Gero Spilja, Beron / HOLOTYPE / Museum Paris Coll Coiffait / *Medon beroni* Coiff., H. Coiffait det. 1968 (MNHN).

Additional material examined (total: 25 exs.):

Kríti: 3 exs., Rethimnon, Armeni, 35°17N, 24°28E, oakwood, 24.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., E-Crete, Agios Nikolaos, Kalamafka, 17.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., E-Crete, Kato Horio, 100-200 m, *Platanus* litter, 14.IV.2000, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., E-Crete, Zakros, “Tal der Toten”, 20.III.1973, leg. Fülcher & Meybohm (cWun); 2 exs., W-Crete, Prases, 35°22N, 23°50E, 550 m, 14.III.2001, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., W-Crete, Deres, 500 m, chestnut litter, 13.X.1991, leg. Wunderle (cWun); 1 ex., Chania, Skafi, 35°18N, 23°48E, 4.IX.1974, leg. Senglet (MHNG); 11 exs., locality not specified,



Map 12: Distributions of *Medon beroni* Coiffait (squares), *M. subfuscus* Fagel (open circles), and *M. umbilicatus* Coiffait (filled circles) in the Eastern Mediterranean, based on revised records.



Map 13: Distributions of *Medon cyprensis* Assing & Wunderle (filled circles) and *M. lindbergi* Scheerpeltz (open circles) in the Eastern Mediterranean, based on revised records.

leg. Paganetti (NHMW, cAss); 1 ex., Rethymnon, 13.VI.1984, leg. Franz (NHMW); 1 ex., Viano, leg. v. Oertzen (ZMHB).

Diagnosis: 4.8 – 6.0 mm. Distinguished from the externally similar *M. fuscus* by the male sexual characters:

♂: posterior margin of sternite VII less deeply, more broadly, and more concavely excavate (Fig. 74); posterior margin of sternite VIII as in Fig. 75; aedeagus, especially ventral process, of distinctive morphology (Figs. 72 – 73).

Comparative notes: *M. beroni* is readily distinguished from other Eastern Mediterranean representatives of the *M. fuscus* group by the male sexual characters, especially the characteristic morphology of the aedeagus.

Distribution and bionomics: *Medon beroni* is endemic to Crete, where it is less common than *M. cerrutii* and where it is the only representative of the *M. fuscus* group (Map 12). According to COIFFAIT (1969), the

species is cavernicolous, but both the absence of morphological adaptations (pigmentation, eyes, etc.) and the recent records listed above suggest that it is only accidentally found in caves.

3.19. *Medon cyprensis* Assing & Wunderle, 2001 (Map 13)

Medon cyprensis Assing & Wunderle, 2001a:39 f.

Types examined: see ASSING & WUNDERLE (2001a).

Additional material examined (total: 7 ex.):

Cyprus: 6 exs., Agios Dhimitrios, 600 m, leg. Besuchet (MHNG, cSch); 1 ex., Livadhi Valley, 700 m, 19.VII.1977, leg. Besuchet (cSch).

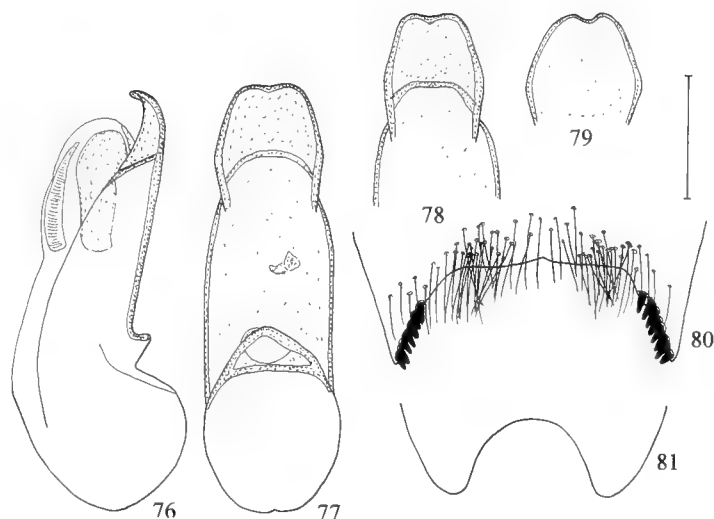
Diagnosis: 4.5 – 6.4 mm. In external appearance and sexual characters similar to *M. beroni*. Usual coloration: head dark brown to blackish; pronotum, elytra, and abdomen castaneous; appendages ferruginous.

Puncturation of head very dense, but not very coarse, interstices reduced to narrow ridges; surface mat. Pronotum often with shallow longitudinal impressions on either side of midline; puncturation fine, distinctly finer than that of head, not rugose, and dense, but less dense than that of head; interstices approximately as wide as punctures and with indistinct microsculpture; surface with some shine. Elytra relatively long, at suture (from scutellar apex to hind margin) approximately 1.2 times as long as pronotum; suture weakly elevated; puncturation finely granulate and dense; surface in most specimens with subdued shine; hind wings fully developed. Abdomen with very fine and dense puncturation and with shallow microsculpture; surface mat; tergum VII with palisade fringe.

♂: sternum VII posteriorly with broad and deep excavation, laterally with comb-like rows of 7-9 dark stout and dark palisade setae, middle of hind margin finely incised, without setae; sternite VIII posteriorly broadly and deeply concave; aedeagus with long ventral process of distinctive shape. For figures of the male sexual characters see ASSING & WUNDERLE (2001a).

Comparative notes: In the similar and probably closely related *Medon beroni* from Crete, the puncturation of the head is distinctly coarser and partly rugosely confluent, the puncturation of the pronotum is composed of partly confluent and ill-defined punctures of various sizes, the pronotal midline is impunctate and shining, the puncturation of the elytra and the abdomen is coarser, the palisade setae at the hind margin of the male sternum VII are somewhat shorter and more numerous (9-11), and the ventral process of the aedeagus is shorter, apically acute in ventral view, and less slender in lateral view. From the two congeners known from Cyprus, *Medon pythonissa* and *M. maronitus*, the species is readily distinguished not only by the completely different primary and secondary sexual characters, but also by its external morphology. *M. maronitus* is much smaller and of distinctly lighter coloration (yellowish to reddish brown). In *M. pythonissa*, the puncturation of head and pronotum is much coarser and less dense, with the interstices distinctly shining.

Distribution and bionomics: The species is endemic to Cyprus, where it is rarer than *M. pythonissa* and where it is the only representative of the *M. fuscus* group (Map 13). It occurs in both the Troodos and the Kyrenia range. Numerous specimens were sifted from moist leaf litter near a stream at an altitude of 750 m and in the Paphos forest at an altitude of 400 m (ASSING & WUNDERLE 2001a).



Figs. 76 – 81: *Medon lindbergi* Scheerpeltz: Aedeagus of male from Israel in lateral and in ventral view (76, 77); apical part of aedeagus of male from Antakya in ventral view (78); apical part of aedeagus in antero-dorsal view (79); posterior margin of male sternite VII (80); outline of posterior margin of male sternite VIII (81). Scale: 0.2 mm.

3.20. *Medon lindbergi* Scheerpeltz, 1958 (Figs. 76 – 81, Map 13)

Medon lindbergi Scheerpeltz, 1958: 9 ff.

Medon scheerpeltzianus Fagel, 1966: 26 ff.; **syn. n.**

Medon loebli Bordoni, 1980b: 199 f.; **syn. n.**

Types examined: *M. lindbergi*: Lectotype ♂, here designated: ♂ / Voyage en Turquie, Dr. K. LINDBERG, 56, Loc.Nr.: 306 / Harbiyé. “La grande grotte”, 8.10. / ex coll. Scheerpeltz / TYPUS *Medon Lindbergi* O. Scheerpeltz / Lectotypus ♂ *Medon lindbergi* Scheerpeltz desig. V. Assing 2001 (NHMW). Paralectotypus ♀: same labels as lectotype (NHMW).

M. scheerpeltzianus: Holotype ♂ [aedeagus missing]: Liban: Kartaba, 1200-1400 m /25, V.1964 – G. Fagel / G. Fagel det. *scheerpeltzianus* n. sp. / TYPE / R. I. Sc. N. B. I. G. 24885 / *Medon lindbergi* Scheerpeltz det. V. Assing 2001 (ISNB). Paratypes: 7 exs., same data as holotype (ISNB); 2♂♂, 1♀: ♂ / Kartaba, 1200-1400 m, 132, V.1964 – G. Fagel / Dr. Fagel don. I.1965 / ex coll. Scheerpeltz / *Medon* (*Medon* s. str.) nov. spec. (NHMW); 1♀: same data, but “124” (NHMW); 1♀: same data, but “128” (NHMW).

M. loebli: Holotype ♂: ISRAEL: Galilee, Jordan, 3 km N. Lac Kenneret, 6.VI.73, Löbl / HOLOTYPUS / *Medon loebli* n. sp. det. Bordoni 1980 / *Medon lindbergi* Scheerpeltz det. V. Assing 2001 (MHNG). Paratype ♀: same data as holotype (MHNG).

Additional material examined (total: 342 exs.):

Turkey: Antakya: 1 ex., WSW Yeşilkent, 36°55N, 36°19E, 990 m, mixed deciduous forest, 28.XII.2000, leg. Assing (cAss); 1 ex., Kizildag, Yaylica, 36°09'34N, 36°01'19E, 191 m, 28.IV.12002, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., Iskenderun, Soguko-

luk, 36°30'03N, 36°08'35E, 533 m, 29.IV.2002, leg. Meybohm (cAss); 6 exs., E Yeşilkent, 36°57'30N, 36°15'42E, 389 m, sifted under bushes, 30.IV.2002, leg. Meybohm (cAss); 1 ex., E Yeşilkent, 36°57'27N, 36°15'11E, 420 m, under stones, 30.IV.2002, leg. Meybohm (cAss); 2 exs., Kışlak-Şenköy, 800-850 m, 2.V.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 26 exs., Harbiye, 2.V.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 4 exs., Payas, river valley, 25.V.1987, leg. Schönmann & Schillhammer (NHMW, cAss); 2 exs., Yayladağı – Yeditepe, 23.V.1987, leg. Schönmann & Schillhammer (NHMW).

Lebanon: 19 exs., Damour, 24.&28.III.1975, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Beit Eddine, 900 m, 29.III.1975, leg. Besuchet (MHNG); 1 ex., Hasroun near Becharré, 1500 m, leg. Besuchet (MHNG); 2 exs., Jobail, 4.IV.1975, leg. Besuchet (MHNG); 3 exs., Jeita, 26.III.1975, leg. Besuchet (MHNG); 3 exs., Ain Dara, Nahr Jesayer, 900 m, V.1966, leg. Fagel (ISNB); 1 ex., Beirut, leg. Plason (NHMW).

Israel: 24 exs., Galilee, Eilon, N. Betzet, 20.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 9 exs., Galilee, Tel Dan, 24.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 6 exs., Tel Dan, 29.V.1973, leg. Löbl (MHNG); 29 exs., Galilee, Montfort, 19.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 18 exs., Hagalil, Montfort, Keziv River, VII.1981, leg. Kiener (MHNG); 3 exs., Galilee, Safad, 500 m, 26.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 54 exs., Safad, 500 m, 14.VI.1973, leg. Löbl (MHNG); 1 ex., Galilee, Mt. Meron, 1100 m, 21.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 35 exs., Mt. Meron, 900 m, 27.V.1973, leg. Löbl (MHNG); 23 exs., Galilee, 3 km E Ginosar, 24.V.1973, leg. Löbl (MHNG); 1 ex., same data, but 900 m (MHNG); 2 exs., W-Galilee, Enzir, 21.VIII.1985, leg. Jäch (NHMW, cAss); 1 ex., Galilee, En Aravot, 10.VIII.1985, leg. Jäch (NHMW); 2 exs., Galilee, N Bezet, 20.VIII.1985, leg. Jäch (NHMW); 6 exs., Golan, Baniyas, 24.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 15 exs., 2 km E Baniyas, 2.VI.1973, leg. Löbl (MHNG); 1 ex., Golan, Enzvi, 16.VII.1985, leg. Jäch (NHMW); 1 ex., Golan, Gilbon, 300 m, 15.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 2 exs., Golan, Mahjar, 200 m, 27.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 27 exs., coast, Mt. Carmel, 100 m, 17.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 1 ex., coast, Beit Tzevi, 18.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 2 exs., Judea, Mevasseret, 30.IV.1982, leg. Besuchet & Löbl (MHNG); 5 exs., Hagalil, Kabri near Nahariyya, VI.1981, leg. Kiener (MHNG).

Diagnosis: Externally similar to and as variable as *M. fuscus*, but distinguished as follow:

♂: posterior margin of sternite VII more deeply excavate, more distinctly trapezoid, on either side of middle with more numerous dark setae, and laterally with 6-10 palisade setae (Fig. 80); sternite VIII not distinctive (Fig. 81). Ventral process of aedeagus apically bent dorsad (lateral view), apex in ventral view usually weakly concave, and in antero-dorsal view with small concavity (Figs. 76 – 79).

Comparative notes: *M. lindbergi* is separated from other species of the *fuscus* group especially by the morphology of the aedeagus.

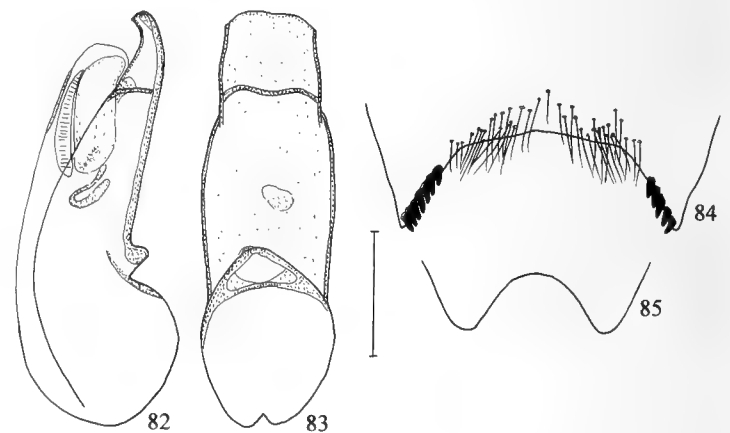
Comments: The original description of *M. lindbergi* is based on two “Typen” and four “Paratypen” (SCHEERPELTZ 1957). Since no holotype is specified, all the types must be considered syntypes. Four syntypes were not found in the Scheerpeltz collection. The possibility that they belong to a different species cannot be ruled

out, so that a lectotype designation was necessary in order to secure the present interpretation of the species.

According to FAGEL (1966), who bases his diagnosis on a written statement by Scheerpeltz, *M. scheerpeltzianus* is distinguished from *M. lindbergi* by several external characters (shape of head and pronotum, eye size, length of elytra) and by the male primary and secondary sexual characters. The external characters are subject to considerable intraspecific variation, and I have found no evidence that the material seen from Lebanon and Israel is specifically distinct from the types of *M. lindbergi*. Moreover, an examination of types of *M. scheerpeltzianus* and additional material revealed that the male primary and secondary sexual characters are identical (see also the illustrations in COIFFAIT (1976a, 1984)).

The aedeagus of the holotype of *M. loebli* was dissected prior to the present study and is somewhat deformed. However, as can be inferred from the illustrations in the original description, from the external morphology and the male secondary sexual characters of the holotype, as well as from an examination of abundant additional material collected in and near the type locality, the types of *M. loebli* are conspecific with those of *M. lindbergi*. Consequently, *M. scheerpeltzianus* Fagel and *M. loebli* Bordoni are here placed in the synonymy of the senior name *M. lindbergi* Scheerpeltz.

Distribution and bionomics: The distribution of *M. lindbergi* ranges from central southern Anatolia to Israel (Map 13). The material examined was collected at rather low altitudes (100 – 1100 m).

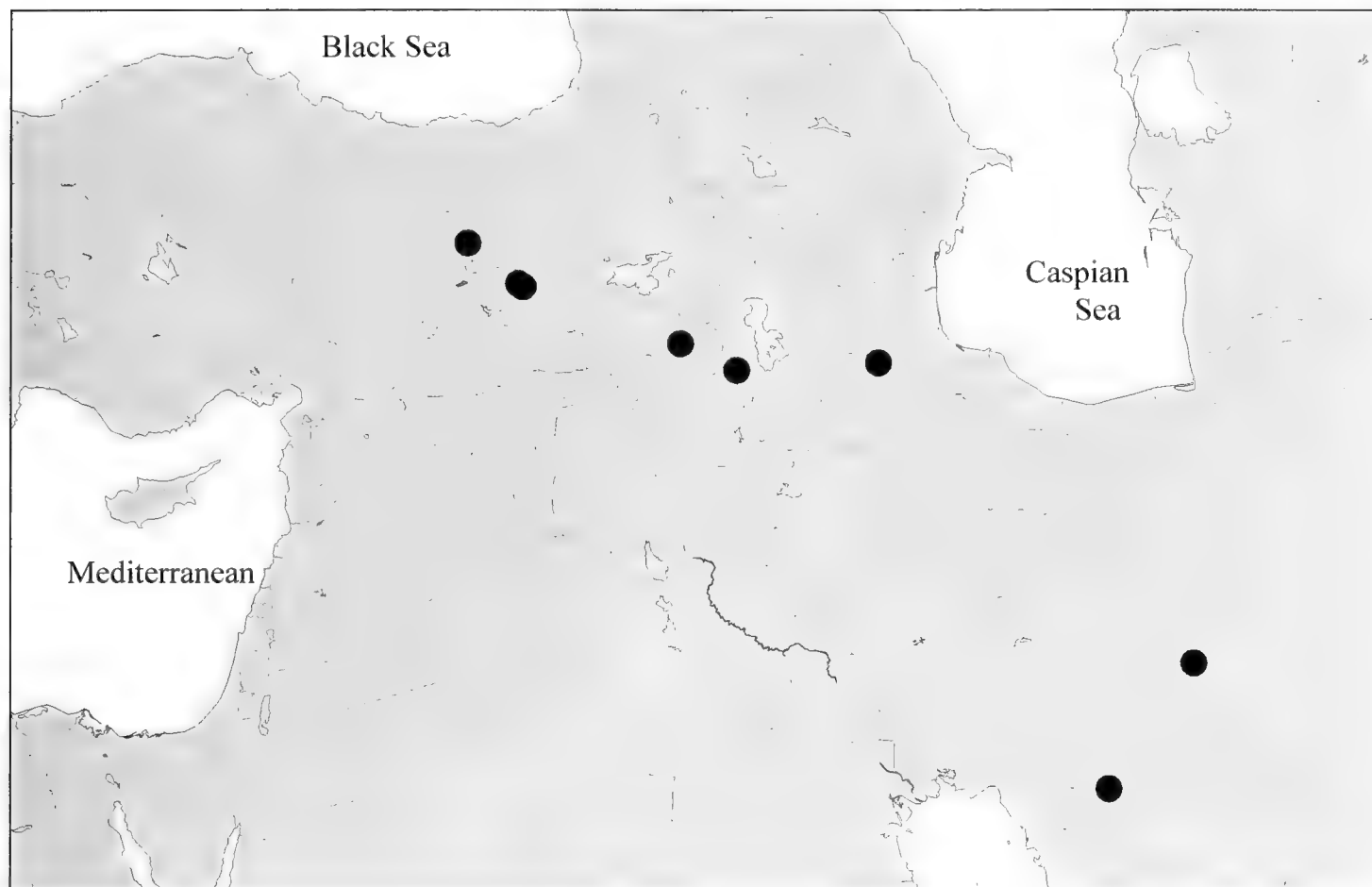


Figs. 82 – 85: *Medon fusculoides* Coiffait: Aedeagus in lateral and in ventral view (82, 83); posterior margin of male sternite VII (84); outline of posterior margin of male sternite VIII (85). Scale: 0.2 mm.

3.21. *Medon fusculoides* Coiffait, 1969 (Figs. 82 – 85, Map 14)

Medon fusculoides Coiffait, 1969: 712 f.

Medon amidanum Bordoni, 1978: 56 ff.; **syn. n.**



Map 14: Distribution of *Medon fusculoides* Coiffait, based on revised records.

Type examined: *Medon amidanus*: Holotype ♂: TURCHIA, vil. Diyarbakir, grotta Korkha (Lice), 23.IV.68, P. Brignoli leg. / Coll. Ist. Zoologia Università Roma / HOLOTYPUS / *Medon amidanum* n. sp. Det. A. Bordoni 1977 (USRS). Paratype ♂: TURCHIA, vil. Diyarbakir, grotta Korkha (Lice), 23.IV.68, P. Brignoli leg. / Coll. Ist. Zoologia Università Roma / PARATYPUS / *amidanum* n. sp. (cBor).

Additional material examined (total: 21 exs.):

Turkey: **Tunceli:** 1 ex., N Tunceli, river bank, 26.VII.1965, leg. Korge & Heinz (cKor). **Diyarbakir:** 9 exs., ca. 61 km S Bingöl, cave near partly subterranean river, 9.VII.1974, leg. Heinz (cKor, cAss). **Hakkâri:** 1 ex., Karakale near Hakkâri, bank of Zap river, 1400 m, 14.VIII.1969, leg. Heinz (cKor).

Iran: 1 ex., Ardekan, N Shiraz, 2000 m, 30.VII.1969, leg. Heinz (cAss); 1 ex., N Shiraz, Yasoodj, 1800 m, 1.VIII.1969, leg. Heinz (cKor); 2 exs., SW Urmia, Khaneh, 1550 m, 11.VIII.1969, leg. Heinz (cKor); 6 exs. [mostly teneral], 25 km S Mianeh, 19.VII.1969, leg. Heinz (cKor, cAss).

Diagnosis: External morphology as in *M. fusculus*.

♂: posterior margin of sternite VII less distinctly trapezoid than in *M. fusculus* and *M. lindbergi* (Fig. 84); sternite VIII not distinctive (Fig. 85). Aedeagus similar to that of *M. lindbergi*, but apex of ventral process in ventral view of more subquadrate shape and in lateral view less acute. (Figs. 82 – 83).

Comparative notes: *M. fusculoides* is distinguished from other species of the *fusculus* group only by the morphology of the aedeagus, especially the shape of the ventral process.

Comments: The description of *M. fusculoides*, especially the figures of the aedeagus in COIFFAIT (1969), and an examination of the types of *M. amidanus* and of non-type material from northern Iran and from Anatolia leave no doubt that *M. amidanus* is conspecific with – and a junior synonym of – *M. fusculoides*.

Distribution and bionomics: The species has become known from the type locality in Armenia and from several localities in eastern Anatolia and Iran (Map 14). The types of *M. amidanus* and some additional specimens were collected in caves; two specimens were found on or near river banks. Several beetles taken in July were teneral.

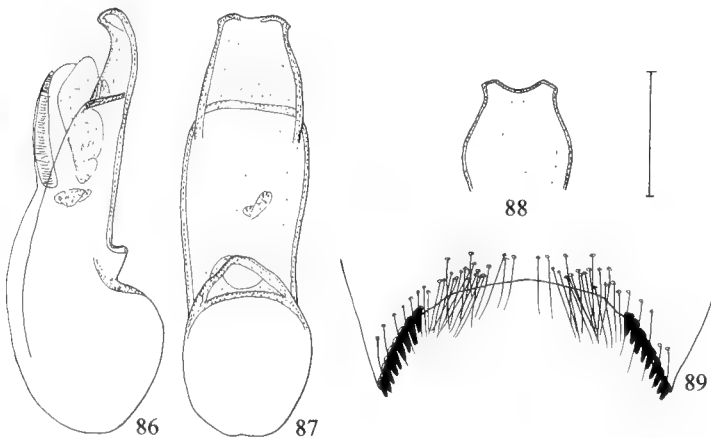
3.22. *Medon abantensis* Bordoni, 1980 (Figs. 86 – 89, Map 15)

Medon abantense Bordoni, 1980c: 76 f.

Type examined: Holotype ♂: Abant (Bolu), 1450, 24-VI-69 / Turchia, leg. Osella / HOLOTYPUS / *Medon abantense* n. sp. Det. A. Bordoni 1975 (MSNV).



Map 15: Distributions of *Medon abantensis* Bordoni (large squares), *M. lanugo* sp. n. (filled circles), and *M. lamellatus* sp. n. (open circles) in Turkey, based on revised records.



Figs. 86 – 89: *Medon abantensis* Bordoni: Aedeagus in lateral and in ventral view (86, 87); apical part of aedeagus in antero-dorsal view (88); posterior margin of male sternite VII (89). Scale: 0.2 mm.

Additional material examined (17 exs.):

Turkey: **Artvin:** 4 exs., 5 km E Hopa, 100 m, 10.VI.1986, leg. Besuchet, Löbl, Burckhardt (MHNG, cAss); 2 exs., S Artvin, 800 m, 7.VI.1986, leg. Besuchet, Löbl, Burckhardt (MHNG); 1 ex., Artvin, 650 m, 13.V.1967, leg. Besuchet (MHNG). **Rize:** 10 exs., Rize env., leg. Franz (NHMW, cAss).

Diagnosis: Highly similar to *M. fusculoides*, but elytra narrower and shorter in relation to pronotum, at suture 1.06 – 1.09 times as long as pronotum (in *M. fusculoides* approximately 1.2 times as long as pronotum).

♂: posterior margin of sternite VII of similar shape and chaetotaxy as in *M. fusculoides* (Fig. 88); sternite VIII not distinctive. Aedeagus similar to that of *M. fuscu-*

loides, but apical part of ventral process in ventral view longer, narrower, more trapezoid, and apically more distinctly concave (Figs. 86 – 88).

Comparative notes: For separation from *M. fusculoides* see description above. In *M. lindbergi*, the male sternite VII is of more trapezoid shape, and the apex of the ventral process of the aedeagus is in ventral view shorter and in lateral view more acute. In *M. subfuscus*, the apex of the ventral process of the aedeagus is shorter and more distinctly concave in ventral view. In most other Turkish species of the *M. fuscus* group the apex of the ventral process is not or only weakly bent dorsad in lateral view.

Distribution and bionomics: *M. abantensis* is apparently present in the whole of northern Anatolia, since it was collected both in the northwest (Bolu) and the northeast (Artvin, Rize) (Map 15). The species was collected at a wide range of altitudes (100 – 1600 m).

3.23. *Medon subfuscus* Fagel, 1969 (Figs. 90 – 93, Map 12)

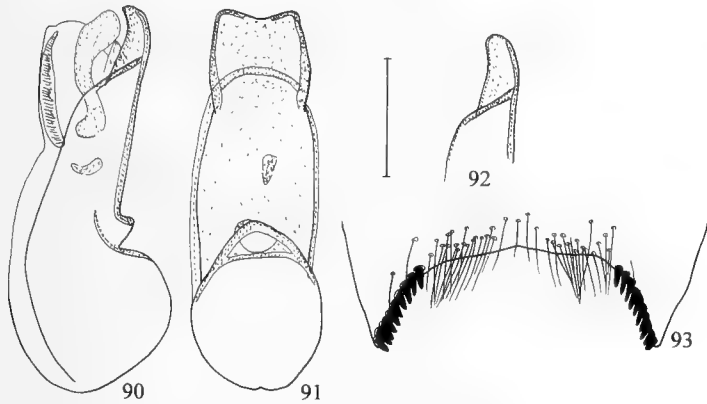
Medon subfuscus Fagel, 1969: 112 ff.

Medon karatepense i. l.: Bordoni, 1975: 441.

Medon besucheti Bordoni, 1980a: 118; **syn. n.**

Types examined: *M. subfuscus*: Holotype ♂: Anatolia mér., Bey Dag, V.1968 G. Fagel / G. Fagel det. *subfuscus* n. sp. / TYPE / R. I. Sc. N. B. I. G. 24885 (ISNB). Paratypes: 3♂♂, 1♀: same data as holotype

(ISNB); 2♂♂: Anatolia mér., Alanya: Dim Irmak, VI.1968, G. Fagel (ISNB).



Figs. 90 – 93: *Medon subfuscus* Fagel: Aedeagus in lateral and in ventral view (90, 91); apical part of aedeagus of other male in lateral view (92); posterior margin of male sternite VII (93). Scale: 0.2 mm.

M. besucheti: Holotype ♂: Turquie Adana, Karatepe, 3-5-67, Cl. Besuchet / HOLOTYPUS / *Medon besucheti* n. sp. Det. A. Bordoni 1975 / *Medon subfuscus* Fagel det. V. Assing 2001 (MHNG).

Additional material examined (total: 33 exs.):

Turkey: Antalya: 4 exs., Antalya-Kemer, 4.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 5 exs., 18 km SE Gazipaşa, 27.IV.1978, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 1 ex., 5 km S Altinyaka, 36°29'N, 30°20'E, 550 m, bank of stream, sifted leaf litter near tree trunk, 30.III.2001, leg. Rose (cRos); 6 exs., N Sagirin, Köprülü canyon, 37°04'37"N, 31°13'56"E, 30 m, sifted leaf litter, 22.III.2002, leg. Rose (cRos, cAss); 1 ex. [collected together with *M. fuscus*], E Kumluca, 36°21'50"N, 30°22'27"E, 385 m, litter of *Laurus* and *Platanus*, 3.IV.2002, leg. Wunderle (cWun); 3 exs., 60 km SSW Antalya, Çıralı, 36°25'54"N, 30°25'59"E, 220 m, litter of deciduous trees and shrubs, 25.III.2002, leg. Assing (cAss). **Mersin:** 1 ex., Çamlıyayla, 11.-26.V.1960, leg. Schubert (NHMW); 1 ex., forest NW Çamlıyayla, 1000-1600 m, 3.VIII.1971, leg. Heinz (cKor). **Adana:** 11 exs. [partly teneral], Feke, 21.-24.VII.2000, leg. Smatana (cAss, cSch).

Diagnosis: External morphology as in *M. fuscus*.

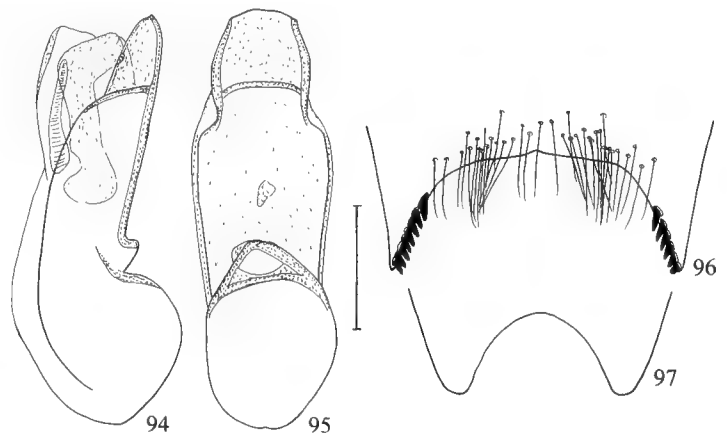
♂: posterior margin of sternite VII with broader and less distinctly trapezoid excavation, otherwise as in *M. fuscus* (Fig. 93); sternite VIII not distinctive. Apex of ventral process of aedeagus of somewhat variable shape (even in specimens of the same population), in ventral view broadly concave and in lateral view slightly to distinctly bent dorsad (Figs. 90 – 92).

Comparative notes: *M. subfuscus* is distinguished from other species of the *fuscus* group only by the morphology of the aedeagus, especially the shape of the ventral process.

Comments: An examination of the types revealed that *M. besucheti* Bordoni is conspecific with and consequently a junior synonym of *M. subfuscus* Fagel. *M. karatepense* is evidently an in-litteris name BORDONI (1975: 441) originally intended to apply to a species he

later described as *M. besucheti*, which can be inferred from the observations that the locality indicated for both names is the same and that *M. karatepense* is not listed by BORDONI (1980a).

Distribution and bionomics: The known distribution is confined to southern Anatolia and ranges from Antalya in the west to Adana in the east (Map 12). The types of *M. subfuscus* were collected in leaf litter and flood debris (FAGEL 1969); one examined specimen was sifted from moist leaf litter near a tree trunk, others from leaf litter of Mediterranean trees and shrubs. The altitudes indicated on the labels range from 30 to 550 m. Several specimens taken in July were teneral. On at least two occasions the species was collected together with the more common and more widespread *M. fuscus*.



Figs. 94 – 97: *Medon umbilicatus* Coiffait: Aedeagus in lateral and in ventral view (94, 95); posterior margin of male sternite VII (96); outline of posterior margin of male sternite VIII (97). Scale: 0.2 mm.

3.24. *Medon umbilicatus* Coiffait, 1970 (Figs. 94 – 97, Map 12)

Medon umbilicatum Coiffait, 1970: 102 ff.

Medon mimulus Fagel, 1970: 157 f.; **syn. n.**

Medon lydicum Bordoni, 1980a: 114 ff.; **syn. n.**

Medon rhodicum Franz, 1987: 76 ff.; **syn. n.**

Types examined: *M. umbilicatus*: Holotype ♂: Bulgarie, 27.VI.68, Maslen Nos Strandja, alt. 50 m, P. Beron / HOLOTYPUS / Museum Paris Coll Coiffait / *Medon bulgaricus* Coiff., H. Coiffait det. 1970 (MNHN).

M. mimulus: Holotype ♂: Anatolia mér., Marmaris, V.1969 G. Fagel / G. Fagel det. fusculoides n. sp. [sic] / TYPE / Holotypus *Medon mimulus* Fagel rev. V. Assing 2001 / *Medon umbilicatus* Coiffait det. V. Assing 2001 (ISNB). Paratypes: 1♂, 3♀♀: same data as holotype (ISNB).

M. lydicus: Holotype ♂: Turquie Izmir, Bergama-Kozak, 18.VII.1969, Cl. Besuchet / HOLOTYPUS / Medon lydicum n. sp. Det. A. Bordoni 1975 / Medon mimulus Fagel det. V. Assing 2001 (MHNG). Paratypes: 7 exs. [1♂ teneral, 1♂ with teratological aedeagus]: same data as holotype (MHNG); 4 exs.: same data, but “Medon semiobscurus (Fauvel) det. V. Assing 2001” (MHNG).

M. rhodicus: Holotype ♂: Insel Rhodos, Schmetterlingstal / Medon rhodicum det. H. Franz / Holotypus / Medon umbilicatus Coiffait det. V. Assing 2002 (NHMW). Paratypes: 16 exs., same data as holotype (NHMW): 1 ♂: Insel Rhodos, leg. H. Franz (NHMW).

Additional material examined (total: 140 exs.):

Bulgaria: 1 ex., Burgas, Vlas p. Emona, 13.VIII.1986, leg. Moravec (cAss); 1 ex., Black Sea Coast, Cinemoreč, 3.VIII.1998, leg. Muilwijk (cWun); 12 exs., Maglizh, VII.-VIII.1912, leg. Hilf (NHMW, cAss); 6 exs., Varna (NHMW, cAss); 5 exs., 5 km W Jasna Poljana, bank of Ropotamo river, 17.IX.1977, leg. Hieke & Uhlig (ZMHB).

Greece: Ródhos: 2 exs., Kolimbia Epta Piges, 100 m, 10.IV.1999, leg. Meybohm (cAss); 32 exs.: M. Kariona, 400 m, 11.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 1 ex., Profitis Ilias, 650 m, 11.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG); 30 exs., Petaloudes, 8.&15.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG); 2 exs., same data, but 25.IV.1973 (MHNG); 12 exs., Epta Pigai, 9.IV.1977, leg. Besuchet (MHNG, cAss); 5 exs., locality not specified, 23.IV.1973, leg. Besuchet (MHNG); 1♂ [with teratological aedeagus], Georgiupollis, Urysses, 30.IV.2001, leg. Bellmann (cRos). **Dhodhekánisos:** 4 exs., Nikariá [36°51', 25°55'], leg. v. Oertzen (ZMHB, cAss).

Turkey: Izmir: 3 exs., Çamlık, 8.V.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss). **Muğla:** 5 exs., Gökova, 30.IV.1975, leg. Besuchet & Löbl (MHNG, cAss); 14 exs. [partly teneral], N Marmaris, 36°58'49N, 28°17'29E, 65 m, floodplain forest, *Platanus* litter, 5.VII.2002, leg. Assing (cAss); 4 exs., Gölgeli Dağları, 20 km NE Köyceğiz, below Ağla, 37°01'20N, 28°44'27E, 600 m, litter of *Platanus* and other deciduous trees, 6.X.2002, leg. Assing (cAss).

Diagnosis: External morphology as in *M. fuscus*.

♂: posterior margin of sternite VII with deeper trapezoid excavation than in *M. subfuscus* (Fig. 96); sternite VIII not distinctive (Fig. 97). Apex of ventral process of aedeagus in ventral view weakly convex and in lateral view relatively broad, not bent dorsad (Figs. 94 – 95).

Comparative notes:

M. umbilicatus is distinguished from other species of the *fuscus* group only by the morphology of the aedeagus, especially the shape of the ventral process.

Comments: According to COIFFAIT (1984: 68), who placed *M. mimulus* in the synonymy of *M. lindbergi*, the types of *M. mimulus* do not exist. BORDONI (1980a), too, states that he had not seen the types of that species, although he had examined the types of all the other *Medon* species described by Fagel. However, the Fagel collection contains a series of specimens with type labels and locality labels matching the data in the original description of *M. mimulus*, and with identification labels

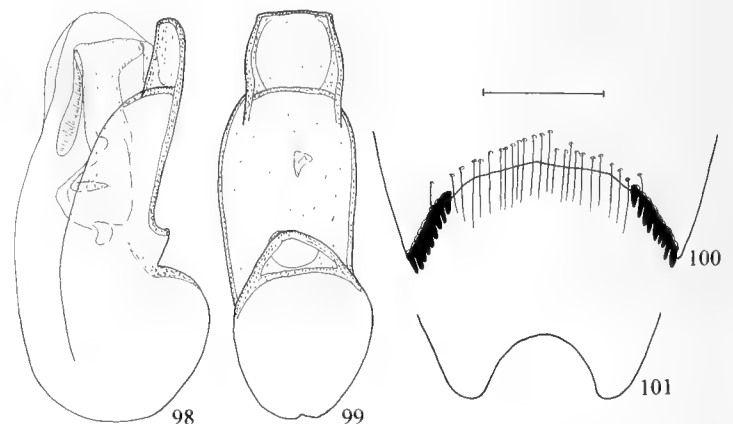
giving “*fuscoides*” as the name. Therefore, it must be concluded that Fagel originally planned to name the species *M. fuscoides*, then became aware of the homonymy with *M. fuscoides* Coiffait, 1969, and renamed the species, but apparently forgot to replace the identification labels.

A comparison of the type material indicated above revealed that *M. umbilicatus* and *M. mimulus* are conspecific. The descriptions of both species were published in 1970. However, that of *M. umbilicatus* was published on June 30 (HERMAN 2001), whereas the date provided on the front cover of the issue containing the description of *M. mimulus* is September 15 (A. SMETANA, Ottawa, pers. comm. 2002). Consequently, *M. umbilicatus* Coiffait takes precedence and *M. mimulus* is here placed in the synonymy of that species.

In the type series of *M. lydicus*, two species are represented. Since the holotype is conspecific with *M. umbilicatus*, *M. lydicus* Bordoni is a junior synonym; some paratypes of *M. lydicus* belong to *M. semiobscurus* (Fauvel).

An examination of the types of *M. rhodicus* Franz revealed that they are not specifically distinct from *M. umbilicatus*, so that *M. rhodicus* is here synonymized with the senior name *M. umbilicatus*.

Distribution and bionomics: The known distribution ranges from Bulgaria to Muğla in southwestern Anatolia and includes Rhodos, where the species is apparently the sole representative of the *M. fuscus* group; in addition, it was once found in the Southern Sporades (Dhodhekánisos) (Map 12). The types of *M. mimulus* were collected in moist leaf litter (FAGEL 1970). The altitudes specified on the labels attached to the specimens examined are relatively low (100 – 650 m). Teneral beetles were collected in July. In a floodplain forest near Marmaris, the species was found together with *M. caricus*, *M. fuscus*, and *M. semiobscurus*.



Figs. 98 – 101: *Medon lanugo* sp. n.: Aedeagus in lateral and in ventral view (98, 99); posterior margin of male sternite VII (100); outline of posterior margin of male sternite VIII (101). Scale: 0.2 mm.

3.25. *Medon lanugo* sp. n. (Figs. 98 – 101, Map 15)

Holotype ♂: TR – Mersin, road Silifke -> Gülnar, 1015 m, No. 9, 36°20'38N, 33°35'06E, *Quercus* litter, 27.12.2000, V. Assing / Holotypus ♂ *Medon lanugo* sp. n. det. V. Assing 2001 (cAss). Paratypes (total: 138 exs.): **Muğla:** 5♂♂, 3♀♀: TR – Muğla, No. 21, SE Fethiye, Baba Dağ, above Ovacik, 680 m, 36°33'23N, 29°09'49E, 30.III.2002, leg. Wunderle (cWun, cAss); 2♀♀, same data, but leg. V. Assing (cAss). **Antalya:** 1♂, 1♀: N36°57' E030°29', Türkei Umg. Antalya, Tal sö Termessos, 300 m, Meybohm 22.4.2001 (cAss); 1♂, 1♀: N36°26' E030°25', Türkei südl. Antalya, Kumluca, 20 km nö, 330 m, Meybohm 24.4.2001 (cAss); 1♂: Türkei Umg. Antalya, Straße nach Saklikent, 1000 m, Kiefernwald, Meybohm, 11.5.2000 (cAss); 1♂: same data, but "Eichenstreu" (cAss); 1♂: ♂ / Kl.-As. / Pamphylich. / Taurus / Owadjik-Gr. / Weirather, / Innsbruck. / 33a / ex coll. Scheerpeltz / TYPUS *Medon Weiratheri* O. Scheerpeltz (NHMW); 1♂, 1♀: TR – Antalya, 2000 m, Umg. Manavgat, 9, 1.I.1991 ASSING (cAss); 2♂♂: S-Türkei: Region Akseki, 4 km NW Akseki, N-Hang, 1250 m, 16b, Stech-Eichen-Streu und Moos gesiebt, 16.III.2000, leg. Rose (cRos); 1♂, 2♀♀: TR – Antalya, No. 8, 20 km N Kas, S Karaovabeli Pass, *Quercus*, 830 m, 36°23'12N, 29°42'34E, 26.III.2002, V. Assing (cAss); 1♀: same data, but leg. P. Wunderle (cWun); 3♂♂, 3♀♀, TR – Antalya, 1120 m, W Kemer, S Hisar, No. 24, *Quercus*, *Carpinus*, 36°44'02N, 30°26'23E, 2.IV.2002, V. Assing (cAss); 3♂♂, 3♀♀: same data, but leg. P. Wunderle (cWun). **Isparta:** 1♂: TURQUIE ISPARTA, Eğredir – Çandır, 900 m, 6.V.75, BESUCHET LÖBL (cAss). **Tunceli:** 2♂♂, 5♀♀: TURQUIE: Tunceli, Tunceli-Ovacik, 1100 m, 5.VI. 1986 / Besuchet-Löbl Burckhardt (MHNG, cAss). **Mersin:** 1♂: same data as holotype (cAss); 4♂♂, 4♀♀, same data, but leg. Wunderle (cWun, cAss); 1♂: TR – Mersin, ca. 25 km NW Erdemli, 1085 m, 36°42'19N, 34°09'52E, *Quercus* litter, No. 19, 29.12.2000, V. Assing (cAss); 1♂, 1♀, same data, but leg. Wunderle (cWun); 2♂♂, 3♀♀: TR – Mersin, ca. 30 km NNW Tarsus, 580 m, No. 8, 37°10'00N, 34°45'40E, fallow with decid. trees, 26.12.2000, V. Assing (cAss); 2♂♂, 3♀♀, TR. – Mersin, ca. 30 km NNW Tarsus, 430 m, No. 7, 37°08'43N, 34°44'29E, *Pinus*, *Q. ilex*, *Juglans*, 26.12.2000, P. Wunderle (cWun); 10♂♂, 8♀♀, Namrun, Anat. m., 11.-26.5.60, leg. F. Schubert (NHMW, cAss); 2♂♂, 1♀, Namrun, Anat. mer., 4/76, leg. F. Schubert (NHMW). **Adana:** 1♂, 1♀: TR – Adana, 1, Karatepe, Laurisilva, 200 m, 24.IV.-1.V.2002, 37°17'12N, 36°14'22E, Meybohm & Brachat (cAss); 1♀: TR – Adana, 1a, N Osmaniye, Karatepe, Laurisilva, 37°17'03N, 36°14'04E, 1.V.2002, leg. Meybohm (cAss). **Antakya:** 1♂, 4♀♀: TR. – Antakya, Nur Dagl., WSW Yeşilkent, 990 m, 36°54'59N, 36°18'54E, mixed decid. forest, N. 14, 28.12.2000, V. Assing (cAss); 1♂,

same data, but leg. Wunderle (cWun); 1♂: TR. – Antakya, Nur Dagl., WSW Yeşilkent, 990 m, 36°54'50N, 36°18'33E, mixed decid. forest, N. 15, 28.12.2000, P. Wunderle (cWun); 11♂♂, 14♀♀: Turquie Atakya, 7 km E Yeşilkent, 350-400 m, 4.V.78, Besuchet Löbl (MHNG, cAss); 1♂: Yayladagi, 450 m, Antakya, 17.5.73, leg. F. Schubert (cAss). Samsun: 1♂, 2♀♀: TÜRKEI – 1989, leg. Schönmann et Schillhammer / Prov. SAMSUN, Karadag Pass, ne Hafsa, 27.5. (NHMW, cAss).

Diagnosis: External morphology as in *M. fuscus*.

♂: posterior margin of sternite VII of similar shape as in *M. subfuscus*, long marginal setae between the combs of palisade setae sparser than in *M. subfuscus* and allied species and not distinctly grouped in two clusters (Fig. 100); sternite VIII not distinctive (Fig. 101). Apex of ventral process of aedeagus in ventral view truncate and in lateral view relatively broad, not bent dorsad (Figs. 98 – 99).

Etymology: The name (Lat.: fluff, first beard) is a noun in apposition (gender: feminine) and refers to the fringe of relatively sparse long setae at the posterior margin of the male sternite VII.

Comparative notes: *M. lanugo* is distinguished from other species of the *fuscus* group by the morphology of the aedeagus, especially the shape of the ventral process, from most species also by the chaetotaxy of the male sternite VII.

Distribution and bionomics: *M. lanugo* is widespread in southern Anatolia, its known distribution ranging from Muğla in the west to Antakya in the southeast and Tunceli in the east. On one occasion it was also found in northern Anatolia (Samsun) (Map 15). The species has been collected in various types of woodland, but apparently most often in deciduous forests, at altitudes between 200 and 2000 m.

3.26. *Medon sparsiventris* Eppelsheim, 1889 (Figs. 102 – 108, Map 16)

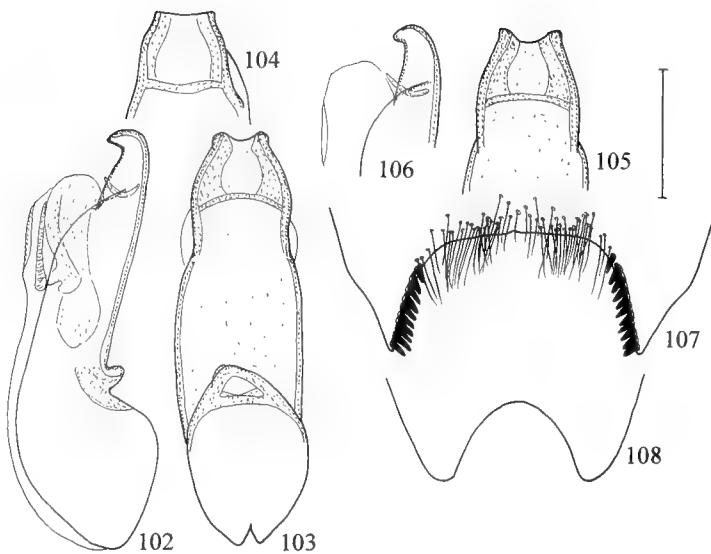
Medon sparsiventris Eppelsheim, 1889: 176 f.

Medon frater Bernhauer, 1922: 123 f.; **syn. n.**

Medon wittmeri Coiffait, 1976c: 63 f.; **syn. n.**

? *Medon kopetdaghi* Gusarov 1995: 49 ff.

Types examined: *M. sparsiventris*: Syntypes: 1♀: Lenkoran, Leder Reitter / 8 / sparsiventris Fvl. / c. Epplsh. Steind. d. / sparsiventris Epp. Deutsch. ent. Zeit. 1889, S. 176 / TYPUS / Syntypus *Medon sparsiventris* Eppelsheim rev. V. Assing 2002 (NHMW); 1♀: Lenkoran, Leder Reitter / c. Epplsh. Steind. d. / Syntypus *Medon sparsiventris* Eppelsheim rev. V. Assing 2002 (NHMW).



Figs. 102 – 108: *Medon sparsiventris* eppelsheim: Aedeagus in lateral and in ventral view (102, 103); apical part of aedeagus of lectotype of *M. frater* Bernhauer in ventral view (104); apical part of aedeagus of holotype of *M. wittmeri* Coiffait in ventral and in lateral view (105, 106); posterior margin of male sternite VII (107); outline of posterior margin of male sternite VIII (108). Scale: 0.2 mm.

M. frater: Lectotype ♂, present designation: Elburs-Gebirge, Iran, Nord-Persien, B. v. Bodemeyer / frater Brnh. Typus / Chicago NHMus. M. Bernhauer Collection / *Medon frater* ♂ V. I. Gusarov det. 2000 / Lectotypus ♂ *Medon frater* Bernhauer desig. V. Assing 2002 / *Medon sparsiventris* Eppelsheim det. V. Assing 2002 (FMNH).

M. wittmeri: Holotype ♂: Gole Lovae, 750/1400 m / Iran 1970, 3.5., Wittmer, v. Bothmer / HOLOTYPUS / *Medon wittmeri* H. Coiffait det. 1975 / *Medon wittmeri* Coiff. V. I. Gusarov rev. 1992 / *Medon frater* det. V. Assing 2002 (NHMB). Paratype: 1♀: same data as holotype (NHMB).

Additional material examined (total: 6 exs.):

Iran: 1♂, 1♀, Elburs, Masandaran, E Alasht, 1400 m, 27.&28.VI.1978, leg. Martens & Pieper (cSch, cAss); 2♂♂, Elburs, Masandaran, Talar valley, 12 km NW Zierab, 300 m, 28.VI.1978, leg. Martens & Pieper (cRou, cAss).

Azerbaijan: 2♂♂, "Lenkoran, Leder, Reitter" (NHMW, cAss).

Diagnosis: Coloration very variable, reddish brown to dark brown; sometimes bicoloured, with the head distinctly darker than the remaining body. In external morphology somewhat intermediate between *M. brunneus* and *M. fuscus*, distinguished from the latter as follows:

Eyes weakly prominent and much smaller, their diameter approximately 1/3 the length of temples in dorsal view. Elytra of somewhat variable length, but shorter and narrower than in *M. fuscus*, only 1.02 – 1.07 times as wide and at suture 0.88 – 1.0 times as long as pronotum. Abdomen usually with sparser and finer puncturation.

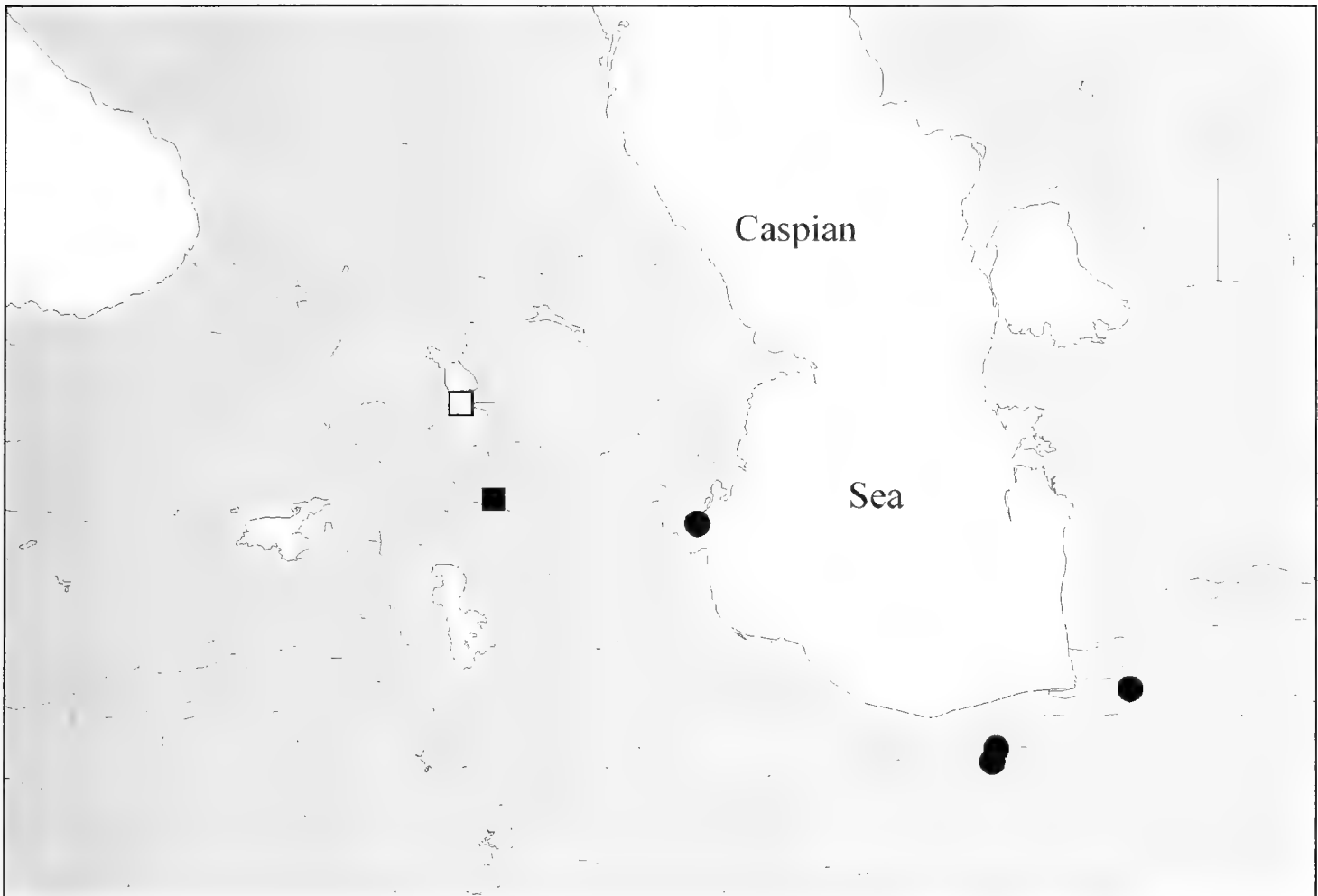
♂: posterior margin of sternite VII of similar shape and chaetotaxy as in *M. fuscus*, but long setae on either side of the middle yellowish (Fig. 107); sternite VIII not distinctive (Fig. 108); aedeagus with ventral process apically bent dorsad in lateral view and weakly to distinctly excavate in ventral view (Figs. 102 – 106).

Comparative notes: *M. sparsiventris* is distinguished from Eastern Mediterranean and Caucasian species of the *fuscus* group by the morphology of the aedeagus, from most species also by the shorter and narrower elytra, the smaller eyes, and the yellowish setae at the posterior margin of the male sternite VII.

Comments: The original description of *M. sparsiventris* is based on two female syntypes, both of which were examined. Since its description the species has been placed near *M. brunneus*. Fortunately, male non-type specimens from the type locality and probably collected together with the types were discovered among unidentified material in the collections of the NHMW. An examination of the male sexual characters revealed that *M. sparsiventris* belongs to the *M. fuscus* group.

In the original description of *M. frater*, neither the number of types nor a holotype is specified, so that the male type specimen in the Bernhauer collection must be regarded as a syntype. In order to fix a single name-bearing type and thus to secure the interpretation of the name, this syntype is here designated as the lectotype. It is conspecific with the types of *M. sparsiventris*, so that *M. frater* Bernhauer is here synonymized with *M. sparsiventris* Eppelsheim.

COIFFAIT (1976c) compared *M. wittmeri* neither with *M. frater* (apparently because he believed the latter to belong to the *M. brunneus* group, which can be concluded from a footnote in COIFFAIT (1984: 35)), nor with *M. sparsiventris*, which he treated as a species incertae sedis. A comparison of the types of these species, however, revealed that they are conspecific, so that *M. wittmeri* is here placed in the synonymy of the senior name *M. sparsiventris*. The original description of *M. kopetdaghi*, whose types are temporarily inaccessible (V. GUSAROV, Lawrence, pers. comm. 2002), suggests that that species, too, may be a synonym. The distinguishing external characters indicated by GUSAROV (1995) are within the range of intraspecific variation of *M. sparsiventris* and also the shape of the aedeagus does not provide convincing evidence that *M. kopetdaghi* is specifically distinct. However, there seems to be a difference in the size of the aedeagus. Therefore, a decision regarding the status of this name can only be made when the type material becomes available for examination. Since *M. kopetdaghi* is very closely related to – if not conspecific with – *M. sparsiventris*, it belongs to the *M. fuscus* group, not the *M. exquisitus* group as stated by GUSAROV (1995).



Map 16: Distributions of *Medon sparsiventris* Eppelsheim (filled circles, based on revised records), *M. paradisiacus* sp. n. (black square), and *M. sequax* sp. n. (white square).

Distribution and bionomics: The species is known only from the Elburz mountain range in Iran and from Azerbaijan (Map 16); the labels attached to some of the non-type specimens indicate altitudes of 300 and 1400 m.

3.27. *Medon paradisiacus* sp. n. (Figs. 109 – 111, Map 16)

Medon araxis Reitter i. l.

Medon araxidis Reitter i. l.

Types: Holotype ♂: ♂ / Caucasus, Araxesthal, Leder. Reitter / araxidis Reitt / sparsiventris Epp. / ex coll. Skalitzy / Holotypus ♂ *Medon paradisiacus* sp. n. det. V. Assing 2002 (NHMW). Paratypes (total: 6 exs.): 1♀: same data as holotype (NHMW); 1♂: Caucasus, Araxesthal, Leder. Reitter (cAss); 1♀: Caucasus, Araxesthal, Leder. Reitter / *Medon araxidis* m. / cc. Eppsh. Steind. d. (NHMW); 1♀: ♀ / Caucasus, Araxesthal, Leder. Reitter / Bernh. det. / araxidis / *Medon araxidis* i. l. = brunneus var. / sparsiventris Epp. / coll. Schuster (cAss); 1♀: ♀ / Caucasus, Araxesthal, Leder. Reitter / sparsiventris Eppelsh. / ex coll. Scheerpeltz (NHMW); 1♂: Caucasus, Araxesthal, Leder. Reitter / 118 / D.E.I.

coll. von Heyden / *Medon sparsiventris* Eppsh. araxidis Rtt. (DEIC).

Diagnosis: In external morphology similar to *M. fuscus*, but distinguished as follows:

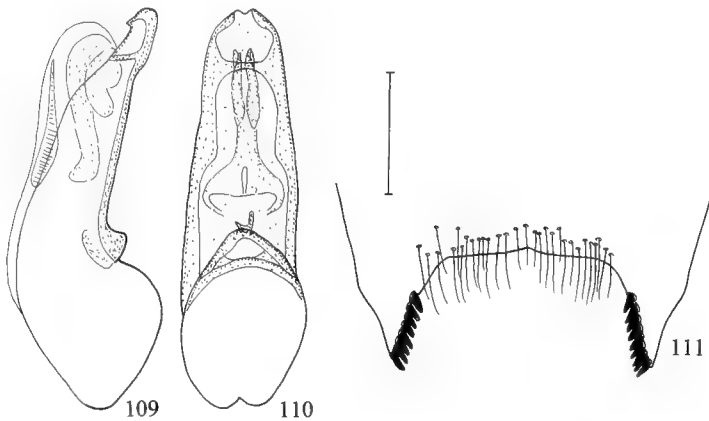
Light-coloured species, light brown to reddish brown, with the abdominal apex and the appendages slightly lighter.

Head (measured from anterior margin of clypeus) at least slightly longer than wide and only slightly (1.05 – 1.08 times) wider than pronotum; eyes of reduced size, temples 2.5 – 3.0 times as long as eyes; puncturation slightly less coarse and less dense than in *M. fuscus*; antennae relatively long and slender. Pronotum with slightly less coarse and less dense puncturation than in average *M. fuscus*, interstices more or less shining and at most with very indistinct microsculpture.

Elytra 1.05 – 1.15 times as wide as pronotum, at suture as long as pronotum or slightly shorter. Posterior margin of abdominal tergite VII with very fine palisade fringe.

♂: posterior margin of sternite VII of similar shape and chaetotaxy as in *M. fuscus*, long setae in the middle brownish and moderately dense (Fig. 111); sternite VIII

as in the other species of the *M. fuscus* group; aedeagus distinctive, especially apex ventral aspect: apicad with convexly converging lateral margins and apex in the middle briefly concave (Figs. 109 – 110).



Figs. 109 – 111: *Medon paradisiacus* sp. n.: Aedeagus in lateral and in ventral view (109, 110); posterior margin of male sternite VII (111). Scale: 0.2 mm.

Etymology: The name (Lat.: adj.) refers to the fact that the Aras river valley is occasionally believed to have once been the legendary Garden of Eden.

Comparative notes: *M. paradisiacus* is distinguished from other species of the *fuscus* group especially by the morphology of the aedeagus, from most other species also by the light coloration, the oblong head, and the small eyes.

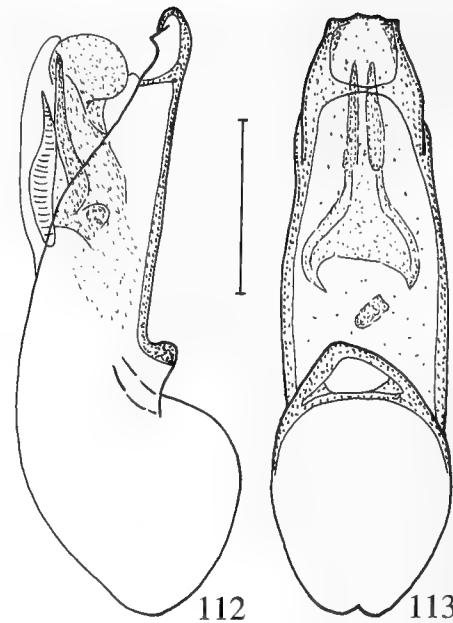
Comments: *Medon araxis* Reitter and *M. araxidis* Reitter are in-litteris names. Though never described, they were erroneously synonymized with *M. sparsiventris* Eppelsheim (EPPELSHEIM 1894, FAUVEL 1895).

The types of *Medon fusculoides* Coiffait, which was described from Armenia, were not examined, but judging from the details indicated in the original description (e. g. “la tête plus foncée”, “Tête ... plus large que longue”, “les tempes une fois e demie plus longues que les yeux”, etc.) and especially the illustration of the aedeagus (COIFFAIT 1969, 1984), it is most unlikely to be conspecific with *M. paradisiacus*.

Distribution and bionomics: The type locality “Araxesthal” is apparently identical with the surroundings of Ordubad in Azerbaijan, near the Iranian border (L. ZERSCHE, Eberswalde, pers. comm. 2002) (Map 16). Ecological data are unknown.

3.28. *Medon sequax* sp. n. (Figs. 112 – 113, Map 16)

Types: Holotype ♂: ARMENIA: SE Yerevan (40), SE Yeghegnadzor, 13.5.2001, 3–4 km E Gyullidus, ca. 1850 m, 39°53.29'N 45°28.97'E, leg. Shaverdo & Schillhammer / Holotypus ♂ *Medon sequax* sp. n. det. V. Assing 2002 (NHMW). Paratypes: 1♂, 1♀: same data as holotype (NHMW, cAss).



Figs. 112 – 113: *Medon sequax* sp. n.: Aedeagus in lateral and in ventral view (112, 113). Scale: 0.2 mm.

Diagnosis: Highly similar and evidently closely related to *M. paradisiacus*. Coloration brown to dark brown, with the head usually somewhat darker. Other external and male secondary sexual characters as in *M. paradisiacus* with long elytra; elytra approximately 1.15 times as wide as pronotum and at suture as long as or indistinctly longer pronotum. Distinguished from *M. paradisiacus* only by the morphology of the aedeagus:

♂: aedeagus apically almost truncate and apico-laterally angled (Figs. 112 – 113).

Etymology: The name (Lat.: adj. quickly following, pursuing) refers to the fact that the species was discovered only after the manuscript had been submitted.

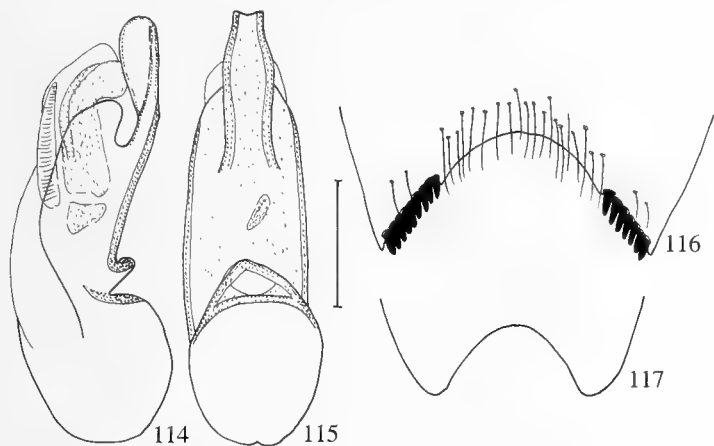
Comparative notes: *Medon sequax* is distinguished from the similar *M. paradisiacus* only by the morphology of the aedeagus. For separation from other congeners of the *M. fuscus* group see comparative notes below *M. paradisiacus* and the key in section 4.

Distribution and bionomics: The type locality is situated some 150 km NNW of that of *M. paradisiacus*, in the mountains south of Lake Sevan (Map 16). The types were collected at an altitude of 1850 m.

3.29. *Medon lamellatus* sp. n. (Figs. 114 – 117, Map 15)

Types: Holotype ♂: TURQUIE: Tunceli, Tunceli-Ovacik, 1100 m, 5.VI.1986 / Besuchet-Löbl, Burckhardt / Holotypus ♂ *Medon lamellatus* sp. n. det. V. Assing 2001 (MHNG). Paratypes (total: 20 exs.): 1♂, 9♀♀: same data as holotype (MHNG, cAss); 1♂, 1♀: Turquie Antakya, Soğukoluk, 700 m, 3.V.1978, Besuchet Löbl (MHNG, cAss); 2♂♂, 1♀: Osmaniye, Asm., 1200 m, 6.67, leg. F. Schubert (NHMW, cAss); 1♂: Osmaniye,

Asm., 1100 m, V-VI/67, leg. F. Schubert (NHMW); 4♂♂: ostw. Osmaniye/A, 12-1700 m, Asm., leg. F. Schubert (NHMW, cAss).



Figs. 114 – 117: *Medon lamellatus* sp. n.: Aedeagus in lateral and in ventral view (114, 115); posterior margin of male sternite VII (116); outline of posterior margin of male sternite VIII (117). Scale: 0.2 mm.

Diagnosis: In external morphology similar to *M. fuscus*, but on average of lighter coloration.

♂: posterior margin of sternite VII of distinctive shape, excavation deep and concave, in comparison to other species of the *M. fuscus* group less broad and not trapezoid, in the middle with relative sparse setae (Fig. 116); sternite VIII as in the other species of the *M. fuscus* group (Fig. 1157); aedeagus highly distinctive: ventral process in ventral view with narrow and long, in lateral view elongate, lamellate, and distinctly separated from remainder of aedeagus (Figs. 114 – 115).

Etymology: The name (Lat.: adj.) refers to the distinctive shape of the ventral process of the aedeagus.

Comparative notes and systematics: *Medon lamellatus* is distinguished from other species of the *fuscus* group by the morphology of the aedeagus, especially the shape of the ventral process, and also by the chaetotaxy of the male sternite VII. The general morphology of the aedeagus somewhat resembles that of *M. cyprensis*, which is endemic to Cyprus and has a non-umbilicate puncturation of the pronotum, a distinctly wider posterior excavation of the male sternite VII, as well as a broader ventral process of the aedeagus (ventral view).

Distribution and bionomics: *Medon lamellatus* was found in several localities in eastern central and in central southern Anatolia (Map 15), at altitudes of 700 and 1700 m. In the locality in Tunceli, it was apparently collected together with *M. lanugo* and *M. ferrugineus*, in one locality near Osmaniye with *M. fuscus*.

3.30. *Medon dobrogicus* Decu & Georgescu, 1994 (Map 11)

Medon dobrogicus Decu & Georgescu, 1994:47 ff.

Diagnosis: Coloration rufous, weakly pigmented. Of similar size as *M. fuscus*.

Head oblong; eyes reduced to minute rudiments and composed of only few unpigmented ommatidia. Antennae long and slender, all antennomeres oblong.

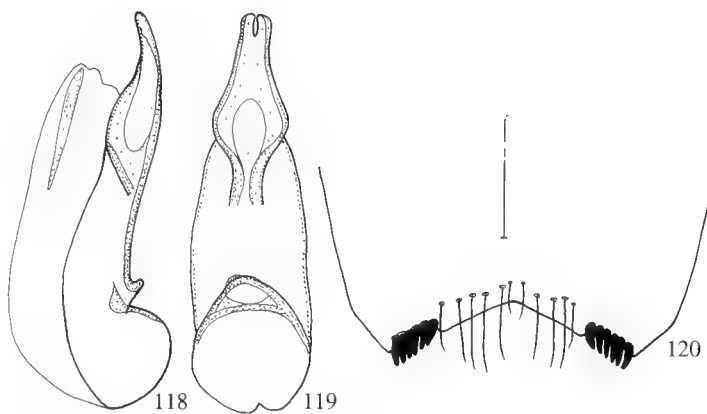
Elytra shorter than in *M. fuscus*; hind wings of reduced length, only slightly longer than elytra. Legs longer and more slender than in *M. fuscus*.

♂: posterior margin of sternite VII similar shape and chaetotaxy as in *M. fuscus*, but excavation less distinctly trapezoid. Aedeagus in lateral view indistinguishable from that of *M. fuscus*, in ventral view with longer and more slender apical part (see figure 11 in DECU & GEORGESCU 1994).

Comparative notes: *M. dobrogicus* is readily distinguished from all other species of the *M. fuscus* group by the weak pigmentation of the body, the reduced eyes, the short wings, and the longer legs. The highly similar morphology of the aedeagus suggests that it is most closely related to *M. fuscus*.

Comments: As the types of this species were not examined, the diagnosis relies on the description and illustrations in DECU & GEORGESCU (1994).

Distribution and bionomics: The species is known only from its type locality, the cave “Pestera de la Movile” in southern Dobrukscha, Romania, where it was collected in the deeper and older parts. *M. fuscus* (types of the synonym *M. paradobrogicus*) was found in the same cave, but nearer to the surface.



Figs. 118 – 120: *Medon ripicola* (Kraatz): Aedeagus in lateral and in ventral view (118, 119); posterior margin of male sternite VII (120). Scale: 0.2 mm.

3.31. *Medon ripicola* (Kraatz, 1854) (Figs. 118 – 120, Map 17)

Lithocharis ripicola Kraatz, 1854: 127.

Lithocharis kellneri Kraatz, 1875: 123; synonymy confirmed.



Map 17: Distribution of *Medon ripicola* (Kraatz) in the Eastern Mediterranean, based on revised records.

Types examined: *M. ripicola*: Holotype ♂: Ahrweil. / Syntypus / Coll. Kraatz / coll. DEICEberswalde / *Medon ripicola* Kr. ♂ V. I. Gusarov det. 1996 / Holotypus ♂ *Lithocharis ripicola* Kraatz rev. V. Assing 2002 (DEIC).

M. kellneri: Syntype ♀: Thuring. / Kellner / Syntypus / *Kellneri* Kraatz 2.7.75 / Coll. Kraatz / coll. DEICEberswalde / *Medon ripicola* (Kr.) ♀ V. I. Gusarov det. 1996 (DEIC).

Additional material examined (total from the studied region: 22 exs.): In addition to the material listed below, specimens from Morocco, Portugal (mainland and Madeira), Spain, Italy, France, Switzerland, and Germany were seen.

Poland: 2 exs., SW Kraków, Wadowice, leg. Natterer (NHMW).

Czech Republic: 1 ex., Bohemia, Doudleby n. Orl, leg. Roubal (NHMW).

Austria: Vorarlberg: 5 exs., locality not specified, leg. Müller (NHMW). **Niederösterreich:** 2 exs., Wien (NHMW); 1 ex., Sto-

ckerau (NHMW); 1 ex., Klosterschau (?), leg. Scheerpeltz (NHMW); 1 ex., Lobau, leg. Mandl (NHMW). **Burgenland:** 1 ex., Zurndorf, leg. Franz (NHMW). **Steiermark:** 1 ex., Graz, leg. Strupi (NHMW); 1 ex., Tüffer, leg. Franz (NHMW).

Romania: 1 ex., Băile Herculane (NHMW).

Croatia: 1 ex., Josipdol-Karlovac, car-net, 9.V.1990, leg. Wunderle (cWun); 1 ex., Ludbreg, leg. Apfelbeck (HNHM); 1 ex., Zagreb, leg. Stiller (cAss); 1 ex., Istria, leg. Reitter (HNHM).

Yugoslavia: Montenegro: 1 ex., Pojane (NHMW).

Bulgaria: 1 ex., Struma, Kresana-Defilé, 13.VI.1937, leg. Breit (NHMW);

Diagnosis: General appearance (size, coloration, punctuation) similar to that of *M. apicalis*.

3.5 – 5.0 mm. Head dark brown to blackish brown; pronotum distinctly lighter, ferruginous; elytra ferruginous to brown; abdomen reddish brown to dark brown; appendages testaceous to ferruginous.

Head with very dense, relatively shallow, and moderately coarse puncturation, punctures more clearly defined than in *M. apicalis*; surface almost completely mat.

Pronotum shining, with relatively fine, shallow, and dense puncturation. Elytra of similar length and with similar puncturation as in *M. apicalis*.

♂: posterior margin of sternite VII with triangular excavation, two combs of usually 5 – 7 palisade setae, and in the middle with sparse, long and dark setae (fig. 120); sternite VIII not distinctive; aedeagus with ventral process of highly distinctive morphology, both in ventral and in lateral view (Figs. 118 – 119).

Comparative notes: The only Eastern Mediterranean species with a finely and shallowly punctate ferruginous pronotum are *M. apicalis* and *M. maronitus*. They are distinguished from *M. ripicola* by a more strongly microsculptured head with ill-defined puncturation and especially by the completely different male primary and secondary sexual characters. The only species with an aedeagus showing at least some resemblance to that of *M. ripicola* is *M. lamellata*, which, however, has a much more coarsely punctured head and pronotum.

Comments: In the species list accompanying the original description of *Lithocharis ripicola*, KRAATZ (1854) states that he collected one specimen on the bank of the Ahr river. Since only the type locality "Ufer der Ahr" is mentioned in the description, the said specimen must be regarded as the holotype. A second specimen with a syntype label and the locality label "Germ." was found in the Kraatz collection, but it cannot be attributed type status.

The original description of *Lithocharis kellneri* is based on a male and two females; a holotype is not specified. The male syntype, which according to KRAATZ (1875) is deposited in the Kellner collection, was not examined, so that a lectotype is not designated.

Distribution and bionomics: *Medon ripicola* is widespread in Europe (including Madeira and the Azores) and Northwest Africa (COIFFAIT 1984; HORION 1965; and material examined). In the Eastern Mediterranean, however, it is confined to the northwest (Romania, Croatia, Montenegro, Bulgaria). According to HORION (1965) it usually occurs in moist situations, such as river banks, lakeshores, flood-plain forests, etc.

4. KEY TO THE MALES OF THE *MEDON* SPECIES OCCURRING IN THE EASTERN MEDITERRANEAN AND ADJACENT REGIONS

Since only few species can be identified based on external characters alone, the following key mainly relies on the male primary and secondary sexual characters, thus

allowing an arrangement reflecting the phylogenetic relationships among the species. In order to facilitate identification, biogeographic data are incorporated in the key.

M. exquisitus Kirschenblat is not included in the key below, since neither the types nor additional material was available for examination. Similarly, the names presumed to be synonyms, but not formally synonymized, and *M. bucharicus* Bernhauer, whose generic affiliations are doubtful and whose distribution is outside the geographic scope of the present paper, are omitted (see species sections, and section 5).

For a full evaluation of the aedeagal characters, the aedeagus should be mounted on transparent slides and examined under a compound microscope.

1. Posterior margin of sternite VII deeply excavate, laterally with combs of numerous (approximately 7-12) short and stout palisade setae, and centrally with numerous dark long setae; sternite VIII posteriorly deeply and broadly concave. The *M. fuscus* group..... 18
 - Posterior margin of sternite VII shallowly concave, bisinuate, or with moderately deep excavation of triangular shape, laterally without or with usually fewer and more slender palisade setae, and centrally either with sparse setae or with numerous shorter setae; sternite VIII posteriorly with smaller excavation..... 2
2. Posterior margin of sternite VII with distinctly modified (i. e. stout and relatively short) setae arranged in distinct patterns..... 3
 - Posterior margin of sternite VII without distinctly modified setae, only with a variable number of long darker setae not arranged in distinct patterns. Small species of light coloration, with the head darker than the remainder of the body. The *M. apicalis* group..... 6
3. Posterior margin of sternite VII laterally with distinct combs of (usually >4) apically obtuse palisade setae, in the middle weakly concave to weakly convex, but without modified setae..... 4
 - Posterior margin of sternite VII laterally at most with short combs of (usually <7) apically acute palisade setae, in the middle distinctly convex and with clusters of modified setae. The *M. coriaceus* group..... 8
4. Posterior margin of sternite VII with excavation of triangular shape (Fig. 120); ventral process of aedeagus long and slender, apically bilobed, and distinctly separated from remainder of aedeagus (Figs. 118 – 119). Head very densely, but not coarsely punctured, almost mat, and distinctly

- darker than pronotum; pronotum with fine and shallow puncturation. The *M. ripicola* group. Widespread in the Western Palaearctic, in the Eastern Mediterranean restricted to the northern and northwestern Balkans, southwards to Bulgaria and Montenegro (Map 17).*M. ripicola* (Kraatz)
- Posterior margin of sternite VII more or less concavely and less deeply excavate; aedeagus of completely different morphology. Head either much more coarsely or more sparsely punctate, mostly of similar colour as pronotum or only slightly darker; pronotum more coarsely punctured..... 5
5. Ventral process of aedeagus in ventral view apically simply convex, not bilobed. The *M. brunneus* group..... 14
- Ventral process of aedeagus in ventral view apically more or less truncate and bilobed. The *M. ferrugineus* group 15
6. Slightly larger and darker species. Sternite VII posteriorly weakly bisinuate and with numerous long, dark, and stout setae (Fig. 3); aedeagus of characteristic morphology (Figs. 1 – 2). Widespread in the Western Palaearctic region (Map.1).....*M. apicalis* (Kraatz)
- Slightly smaller and usually more light-coloured species; aedeagus of different morphology; absent from the Western Mediterranean. 7
7. Head more shining; head and pronotum with coarser and distinctly sparser puncturation; pronotum with more pronounced microreticulation; elytra shorter, at suture 1.05 – 1.10 times as long as pronotum and with coarser puncturation. Posterior margin of sternite VII shallowly concave, not bisinuate, only with few (3-7) stouter setae in the middle (Fig. 10). Aedeagus of distinctive shape, small and with slender ventral process (Figs. 8 – 9). Southwestern Anatolia (Map 2).*M. beydaghensis* Fagel
- Head almost mat; head and pronotum with finer and denser puncturation; pronotum with less pronounced microreticulation; elytra usually longer and with finer puncturation. Posterior margin bisinuate and with numerous long dark setae (Fig. 6). Aedeagus with stouter ventral process of different shape (Figs. 4 – 5). Widespread in the Eastern Mediterranean, from Greece to Anatolia, the Caucasus region, and Israel, also recorded from Turkmenistan (Map 1).*M. maronitus* Fagel
8. Aedeagus elongate and with slender ventral process. Species from the Balkans, Crete, and Rhodos.9
- Aedeagus shorter and stouter, ventral process broader, in two species distinctly dilated. Species from southern and western Anatolia, one of them also occurring in the Southern Sporades (Dhodeskánisos)..... 12
9. Pronotum with very coarse, confluent, coriaceous puncturation. Posterior margin of sternite VII in the middle somewhat more distinctly pointed, in the middle with relatively long setae, and laterally with combs of about 6 palisade setae (Fig. 22); ventral process of aedeagus relatively broad in lateral view and with distinctive apical structures in internal sac (lateral view) (Figs. 20 – 21). Southwestern Bulgaria, southern Macedonia, and northeastern Greece (Map 4).....*M. coriaceus* Coiffait
- Pronotum with less coarse puncturation. Posterior margin of sternite VII usually with less numerous palisade setae. Aedeagus of different morphology. Distribution different..... 10
10. Posterior margin of sternite VII in the middle with longer and more slender setae (Fig. 14); apex of ventral process of aedeagus in lateral view distinctly rounded (Figs. 12 – 13). Crete (Map 3).*M. cerrutii* Coiffait
- Posterior margin of sternite VII in the middle with shorter and stouter setae; apex of ventral process of aedeagus in lateral view not distinctly rounded. Absent from Crete. 11
11. Posterior margin of sternite VII on either side of middle with more numerous and longer modified setae (Fig. 26); apex of ventral process of aedeagus shaped as in Figs. 24 – 25. Rhodos (Map 3).*M. impar* sp. n.
- Posterior margin of sternite VII on either side of middle with fewer and shorter modified setae (Fig. 18); apex of ventral process of aedeagus shaped as in Figs. 16 – 17. Balkans, from Croatia to southern Greece (Map 4)..... *M. petrochilosi* Coiffait
12. Posterior margin of sternite VII laterally with combs of approximately 5 palisade setae (Fig. 30); ventral process of aedeagus in ventral view not distinctly dilated (Figs. 28 – 29). Southwestern Anatolia and Southern Sporades (Greece) (Map 3).....*M. caricus* Fagel
- Posterior margin of sternite VII laterally with combs of usually 2 – 4 palisade setae; ventral process of aedeagus in ventral view distinctly dilated. Central southern Anatolia..... 13
13. Ventral process in ventral view apically of subtriangular shape (Figs. 32 – 33). Antakya (Map 5). ...*M. seleucus* Bordoni
- Ventral process in ventral view apically of subquadrate shape (Figs. 36 – 37). Mersin (Map 5).*M. subquadratus* sp. n.

14. Posterior margin of sternite VIII laterally on average with more numerous palisade setae (Fig. 42); aedeagus larger, broader (ventral view), and ventral process in lateral view apically more slender (Figs. 40 – 41). Widespread in the Western Palaearctic region, very common in the Balkans, but absent from Karpathos, Rhodos, and Cyprus; in Turkey only recorded from Istanbul province (Map 6).
..... *M. brunneus* (Erichson)
- Externally extremely variable species (Fig. 44). Posterior margin of sternite VIII laterally on average with few palisade setae (Fig. 47); aedeagus smaller, more slender (ventral view), and ventral process in lateral view apically stouter (Figs. 45 – 46). Widespread and common from northwestern Anatolia to Rhodos and the Middle East (Map 7). ..
..... *M. semiobscurus* (Fauvel)
15. Head with coarse, dense, and umbilicate puncturation; interstices usually distinctly narrower than diameter of punctures; shape and chaetotaxy of posterior margin of sternite VII variable (Figs. 63 – 65); aedeagus as in Figs. 61 – 62. Widespread from the south of Central Europe to eastern Anatolia, but rare (Map 10). *M. ferrugineus* (Erichson)
- Puncturation of head much finer, less dense, and not umbilicate; interstices usually (not always!) at least as wide as diameter of punctures; aedeagus of different morphology. 16
16. Larger species, 4.5 – 5.5 mm. Posterior margin of sternite VII with lateral combs of palisade setae separated by greater distance; aedeagus larger and ventral process in lateral view apically less acute. 17
- Smaller species, 3.5 – 4.5 mm. Posterior margin of sternite VII with lateral combs of palisade setae closer together (Fig. 59); aedeagus smaller and ventral process in lateral view apically acute (Figs. 57 – 58). Widespread, but rare, from southern Central Europe to Anatolia (Map 9) and to Northwest Africa. *M. rufiventris* (Nordmann)
17. Head (length measured from anterior margin of clypeus) approximately as wide as long; interstices without microsculpture. Antennomere I usually darker than antennomeres II – XI. Sternite VII less deeply excavate (Fig. 51); aedeagus as in Figs. 49 – 50. Widespread and common in the Eastern Mediterranean, from Macedonia, Greece to Crimea, the Caucasus region, and the Middle East, including Crete, Karpathos, Rhodos, and Cyprus (Map 8).
..... *M. pythonissa* (Saulcy)
- Head transverse, 1.10 – 1.15 times as wide as long; interstices, at least in posterior median area, with microreticulation. Antennomere usually as light as antennomeres II – XI. Sternite VII more deeply excavate (Fig. 55); aedeagus as in Figs. 53 – 54. Widespread in the Western Mediterranean; in the Eastern Mediterranean recorded only from Montenegro (Map 8). Littoral species.
..... *M. pocofer* (Peyron)
18. Cavernicolous species. Body weakly pigmented, rufous. Eyes reduced to minute rudiments composed of few unpigmented ommatidia; hind wings reduced. Antennae and legs long and slender. Sexual characters similar to those of *M. fuscus*. Southeastern Romania (Dobrukscha).
..... *M. dobrogicus* Decu & Georgescu
- Body with normal pigmentation. Eyes not reduced, composed of numerous ommatidia and fully pigmented. Hind wings in most species fully developed. Antennae and legs shorter and less slender. 19
19. Ventral process long and slender, in ventral view with subparallel lateral margins and in lateral view clearly separated from dorsal parts of aedeagus... 20
- Ventral process of different morphology. 21
20. Puncturation of pronotum fine, not umbilicate, and often ill-defined due to the pronounced microsculpture; posterior margin of sternite VII with much broader excavation; ventral process in ventral view broader and apically at most weakly concave (figures in ASSING & WUNDERLE (2001a)). Cyprus (Map 13). *M. cyprensis* Assing & Wunderle
- Puncturation of pronotum coarse, umbilicate, and usually more clear-cut; posterior margin of sternite VII with with regularly concave and distinctly narrower excavation (Fig. 116); ventral process in ventral view narrower and apically concave (Figs. 114 – 115). Eastern central and central southern Anatolia (Map 15). *M. lamellatus* sp. n.
21. Ventral process of aedeagus in ventral view of subtriangular shape (Figs. 72 – 73). Crete (Map 12).
..... *M. beroni* Coiffait
- Ventral process of aedeagus not subtriangular. Absent from Crete. 22
22. Apex of ventral process of aedeagus in lateral view bent dorsad or with small tooth-like process. 23
- Apex of ventral process of aedeagus in lateral view not distinctly bent dorsad. 29
23. Apex of aedeagus in lateral view dorsally with small tooth-like process. Head at least slightly oblong; eyes less than half the length of temples. Armenia and Azerbaijan. 24

- Apex of aedeagus in lateral view without tooth-like process. Head as wide as long or transverse. Eyes larger..... 25
- 24. Apex of aedeagus in ventral view with smoothly converging sides, centrally with narrow concavity (Figs. 109 – 110). Known only from the type locality in Azerbaijan, near the Iranian border (Map 16). *M. paradisiacus* sp. n.
- Apex of aedeagus almost truncate and apico-laterally clearly angled (Figs. 112 – 113). Known only from the mountains south of Lake Sevan, Armenia (Map 16). *M. sequax* sp. n.
- 25. Posterior excavation of sternite VII deep and distinctly trapezoid (Fig. 80). Apex of ventral process of aedeagus in lateral view acute, in ventral view only indistinctly concave and without apico-lateral angles, and in antero-dorsal view with narrow central concavity (Figs. 76 – 79). Southern central Anatolia (Antakya) to Israel (Map 13). *M. lindbergi* Scheerpeltz
- Posterior excavation of sternite VII in most species shallower and less distinctly trapezoid. Apex of ventral process of aedeagus in lateral view stouter, in ventral view weakly to distinctly concave and with distinct apico-lateral angles, and in antero-dorsal view broadly concave. Distribution different. 26
- 26. Aedeagus in ventral view with lateral margins of apex distinctly converging and with apical margin more or less strongly concave (Figs. 102 – 106). Azerbaijan, Iran (Map 16). *M. sparsiventris* Eppelsheim
- Aedeagus in ventral view with lateral margins of apex not or only weakly converging. 27
- 27. Ventral process of aedeagus apically distinctly concave in ventral view and less strongly bent dorsad in lateral view (Figs. 90 – 92). Southern Anatolia (Map 12). *M. subfuscus* Fagel
- Ventral process of aedeagus apically at most indistinctly concave in ventral view and more strongly bent dorsad in lateral view. Species known only from eastern and northern Anatolia. 28
- 28. Apical part of ventral process of aedeagus in ventral view longer than wide, with converging lateral margins (Figs. 86 – 88). Northern Anatolia (Map 15). *M. abantensis* Bordoni
- Apical part of ventral process of aedeagus in ventral view wider than long and with subparallel lateral margins (Figs. 82 – 83). Eastern Anatolia, Armenia, Iran (Map 14). *M. fusculoides* Coiffait
- 29. Posterior excavation of sternite VII more distinctly trapezoid (Fig. 70); apex of ventral process of aedeagus in ventral view truncate, with broad dark margin, and in lateral view acute (Figs. 66 – 69). Widespread, from Western Europe to the Caucasus region and the Middle East (Map 11). *M. fuscus* (Mannerheim)
- Posterior excavation of sternite VII less distinctly trapezoid; apex of ventral process of aedeagus of different shape. Less widespread species. 30
- 30. Posterior margin of sternite VII with two distinct clusters of denser long setae (Fig. 96); ventral process of aedeagus in ventral view slightly more slender, apically weakly convex, with more convex lateral margins, and in lateral view apically indistinctly acute (Figs. 94 – 95). Bulgaria to southwestern Anatolia (Muğla), Rhodos, Southern Sporades (Map 12). *M. umbilicatus* Coiffait
- Posterior margin of sternite VII with sparser long setae not arranged in two distinct clusters (Fig. 100); ventral process of aedeagus in ventral view slightly broader, apically truncate, with less convex lateral margins, and in lateral view apically truncate to rounded (Figs. 98 – 99). Southern Anatolia from Muğla to Antakya and Tunceli; also recorded from Samsun (northern Anatolia) (Map 15). *M. lanugo* sp. n.

5. SPECIES EXCLUDED FROM *MEDON*

According to the original description of *Medon kaboulensis* Coiffait, 1981, which is based on a single female from the surroundings of Kabul (Afghanistan), this species is characterized by two long and acute processes at the anterior margin of the labrum. The same is true of *M. splendidulus* Boháč, 1988 from Turkmenistan, whose male sexual characters are also completely different from those encountered in *Medon* (“Fifth abdominal sternite shallowly emarginate, without black pectinations”; see also figures 20 and 21 in BOHÁČ (1988)). Two further species described from Middle Asia, *Medon nidicola* Kasheev, 1982 and *M. wrasei* Schülke, 1989, are evidently closely related to *M. splendidulus*, as can be inferred from the description, illustrations, and additional observations given by SCHÜLKE (1989), who already considered the generic placement of these species doubtful and emphasized affinities to *Hypomedon* auctt. (now *Sunius*). The morphology of the labrum and of the male sexual characters are typical of a species group of *Sunius* Curtis distributed in the east of the Western Palaearctic and in the Eastern Palaearctic region (see also ASSING 2002). The original descriptions of *Medon meuseli* Bernhauer, 1905 (type locality: “Transkaspien”) and of *M. lebedevi* Roubal, 1926 (type locality: “Rossia or.: Kazan”) do not

specify any details regarding the labrum or the male sexual characters, but the characters indicated (black coloration, absence of microsculpture, sparse puncturation, proportions of forebody) suggest that they belong to the same species group. Based on the evidence outlined above, the following binomina are proposed: *Sunius meuseli* (Bernhauer, 1905), comb. n.; *Sunius lebedevi* (Roubal, 1926), comb. n.; *Sunius kaboulensis* (Coiffait, 1981), comb. n.; *Sunius nidicola* (Kasheev, 1982), comb. n.; *Sunius splendidulus* (Boháč, 1988), comb. n.; *Sunius wrasei* (Schülke, 1989), comb. n.

Medon bucharicus Bernhauer, 1901 (type locality: "Buchar, Centralasien") was transferred to *Hypomedon* by COIFFAIT (1969), but the generic placement of this species requires confirmation, since COIFFAIT (1969) does not state whether he saw the type(s) and BERNHAUER (1901) places the species near *Medon apicalis* (Kraatz). Judging from the original description, it may be either *M. maronitus* or a closely related species. Remarkably, COIFFAIT (1984) attributes the species to both *Medon* (p. 15, footnote) and *Hypomedon* (pp. 81, 113).

Acknowledgements. I am most grateful to all the colleagues indicated in the material section for the loan and/or gift of material under their care. In addition, my sincere thanks are due to the following colleagues: Aleš Smetana (Ottawa) contributed his knowledge of the Greek language, Michael Schülke and Johannes Frisch provided me with some hard-to-get literature, Michael Schülke also reviewed the manuscript, and Thomas Forcke (Hannover) prepared the photographs of *Medon semiobscurus*.

REFERENCES

- ASSING, V. (1998): Zur Kenntnis der Staphylinidenfauna der Atlantischen Inseln: neue Arten, Synonyme und Fundaten (Col., Staphylinidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* **42**: 139-146.
- ASSING, V. (2002): New species of *Sunius* CURTIS from China and Iran (Coleoptera: Staphylinidae, Paederinae). *Linzer biologische Beiträge* **34**: 289-296.
- ASSING, V. & WUNDERLE, P. (2001a): On the Staphylinidae of Cyprus (Coleoptera). *Entomologische Zeitschrift* **111**(2): 34-41.
- ASSING, V. & WUNDERLE, P. (2001b): On the Staphylinidae of Greece. II. New species and new records from central and northern Greece (Insecta: Coleoptera). *Linzer biologische Beiträge* **33**: 103-136.
- BERNHAEUER, M. (1902): Neue Staphyliniden der paläarktischen Fauna. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 1901: 241-251.
- BERNHAEUER, M. (1905): 13. Folge neuer Staphyliniden der paläarktischen Fauna, nebst Bemerkungen. *Verhandlungen der Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* **55**: 580-596.
- BERNHAEUER, M. (1922): Neue Staphyliniden der paläarktischen Fauna. *Koleopterologische Rundschau* **10**: 122-128.
- BOHÁČ, J. (1988): Descriptions of new species of the subfamily Paederinae (Coleoptera, Staphylinidae) from the Palaearctic region. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* **85**: 434-443.
- BORDONI, A. (1975): Morfologia cefalica e addominale della sottotribù Medina nov. e del genere *Medon* STEPHENS in particolare e suoi rapporti con la sistematica (Col. Staphylinidae). *Redia* **56**: 417-445.
- BORDONI, A. (1978): Staphylinidae dell'Asia Minore quinta nota: Entità raccolte in grotta e descrizione di nuove specie (Coleoptera). *Fauna Ipogea di Turchia. Quaderni di Speleologia, Circolo Speleologico Romano* **3**: 55-67.
- BORDONI, A. (1980a): Studi sui Paederinae – III – I *Medon* Steph. paleartici con descrizione di nuove specie mediterranee (Col. Staphylinidae). *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria "Filippo Silvestri" di Portici* **37**: 73-125.
- BORDONI, A. (1980b): Studi sui Paederinae – VIII – Intorno ad alcune specie raccolte in Galilea (Palestina) (Col. Staphylinidae). *Redia* **63**: 197-202.
- BORDONI, A. (1980c): Studi sui Paederinae. VI. Nuove specie del mediterraneo orientale. *Atti della Società italiana di Scienze naturali, Museo civico di Storia naturale Milano* **121**: 75-82.
- COIFFAIT, H. (1969): Formes nouvelles ou mal connues des genres *Medon* et *Hypomedon*. *Annales de Spéléologie* **24**: 701-727.
- COIFFAIT, H. (1970a): Un nouveau *Medon* cavernicole du Péloponnèse. *Annales de Spéléologie* **25**: 231-233.
- COIFFAIT, H. (1970b): Staphylinides nouveaux ou mal connus de la région paléarctique occidentale. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* **106**: 99-111.
- COIFFAIT, H. (1973): Staphylinides nouveaux ou mal connus d'Europe, d'Afrique du nord et du Moyen-Orient. Les sous-genres du genre *Bledius*. *Nouvelle Revue d'Entomologie* **3**: 107-123.
- COIFFAIT, H. (1976a): Clef de détermination des *Medon* de la région paléarctique occidentale avec description d'une espèce cavernicole nouvelle. *Annales de Spéléologie* **31**: 229-243.
- COIFFAIT, H. (1976b): Staphylinidae récoltés par M. Cerruti dans la région méditerranéenne orientale. *Fragmenta Entomologica* **12**: 81-101.
- COIFFAIT, H. (1976c): Nouveaux Staphylinidae (Coléoptères) d'Iran et de Turquie. *Nouvelle Revue d'Entomologie* **6**: 61-69.
- COIFFAIT, H. (1981): Sur quelques staphylinides nouveaux ou mal connus. *Nouvelle Revue d'Entomologie* **11**: 51-57.
- COIFFAIT, H. (1984): Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale. V. Sous famille Paederinae Tribu Paederini 2, Sous famille Euaesthetinae. *Nouvelle Revue d'Entomologie Supplément* **13** (4): 1-424.
- DECU, V. & GEORGESCU, M. (1994): Deux especes nouvelles de *Medon* (*M. dobrogicus* et *M. paradobrogicus*) (Coleoptera, Staphylinidae) de la grotte "Pestera de La Movile", Dobrogea meridionale, Roumanie. *Mémoires de Biospéologie (sic)* **21**: 47-51.
- EPPELSHEIM, E. (1880): Neue Staphylinen. *Entomologische Zeitung, Stettin* **41**: 282-289.
- EPPELSHEIM, E. (1889): Neue Staphylinen Europa's und der angrenzenden Länder. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* **1889**: 161-183.
- EPPELSHEIM, E. (1894): Synonymische Bemerkungen über Staphylinen. *Wiener Entomologische Zeitung* **13**: 12.

- ERICHSON, G. F. (1839): Die Käfer der Mark Brandenburg. 1. Bd., 2. Abt., Berlin: 385-740.
- ERICHSON, W. F. (1840): Genera et species staphylinorum insectorum coleopterorum familiae. Berlin: 401-954.
- FAGEL, G. (1966): Contribution à la connaissance des Staphylinidae (Coleoptera). XCII. Espèces nouvelles ou meconnues de la mediterranee orientale. Bulletin et Annales de la Société Royale d'Entomologie de Belgique **102**: 21-55.
- FAGEL, G. (1969): Contribution à la connaissance des Staphylinidae. CVII. Sur quelques espèces inédites provenant du bassin méditerranéen. Bulletin et Annales de la Société Royale d'Entomologie de Belgique **105**: 104-125.
- FAGEL, G. (1970): Contribution à la connaissance des Staphylinidae. CX. Sur quelques espèces de la Méditerranée orientale. Bulletin et Annales de la Société Royale d'Entomologie de Belgique **106**: 145-164.
- FAUVEL, A. (1873): Faune Gallo-Rhénane ou species des insectes qui habitent la France, la Belgique, la Hollande, le Luxembourg, la prusse Rhénane, la Nassau e la Valais avec tableaux synoptiques et planches gravées. Vol. 3 (4), Caen: 215-390.
- FAUVEL, A. (1875): Catalogue systématique des staphylinides de la Faune Gallo-Rhénane avec l'addition synonymique des espèces européennes, sibériennes, caucasiques et méditerranéennes et descriptions nouvelles. Vol. 3 (6), Caen: i-xxxviii.
- FAUVEL, A. (1895): Notes synonymiques. Revue d'Entomologie **14**: 92-127.
- FRANZ, H. (1987): Beitrag zur Coleopterenfauna Cyperns. Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I **196**: 67-87.
- GUSAROV, V. (1992): New and little known Palaearctic Staphylinidae (Coleoptera, Staphylinidae) [title translated from Russian]. Vestnik Leningradskogo Universiteta, Biologija **1**(3): 11-25.
- GUSAROV, V. I. (1995): Two new species of *Medon* STEPHENS, 1832, from Turkmenistan – Staphylinidae, Coleoptera [sic]. Entomologische Blätter **91**: 47-52.
- HERMAN, L. H. (2001): Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium. Volumes I-VII. Bulletin of the American Museum of Natural History **265**: 1-4218.
- HORION, A. (1965): Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer, Bd. X: Staphylinidae, 2. Teil, Paederinae bis Staphylininae. Überlingen, Bodensee: 335 pp.
- HORN, W., KAHLE, I., FRIESE, G. & R. GAEDICKE (1990): Collectiones entomologicae. Ein Kompendium über den Verbleib entomologischer Sammlungen der Welt bis 1960. Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der Deutschen Demokratischen Republik, Berlin: 573 pp.
- ICZN (1999): International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. London: XXIX + 306 pp.
- KRAATZ, G. (1854): Mittheilungen über die Coleopteren-Fauna des Ahrthales. Entomologische Zeitung. Stettin **15**: 120-127.
- KRAATZ, G. (1857): Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Abt. 1. Coleoptera. Zweiter Band. Lief. 3-4. Berlin: 377-768.
- KRAATZ, G. (1875): *Lithocharis Kellneri* nov. spec. Deutsche Entomologische Zeitschrift **1875**: 123.
- MANNERHEIM, C. G. de (1830): Précis d'un nouvel arrangement de la famille des Brachélytres, de l'ordre des insectes coléoptères. St. Petersburg: 87 pp.
- NORDMANN, A. (1837): Symbolae ad Monographiam Staphylinorum. Petropoli: 167 pp.
- PETRI, K. (1891): Über den Stand der Coleopterenfauna der Umgebung Schässburgs. Verhandlungen und Mittheilungen des Siebenbürgischen Vereins für Naturwissenschaften in Hermannstadt **41**: 1-26.
- PEYRON, E. (1857): Description de quelques coléoptères nouveaux et observations diverses. Annales de la Société Entomologique de France **5**: 715-723.
- ROUBAL, J. (1926): Sieben neue Coleopteren aus der paläarktischen Region. Coleopterologisches Centralblatt **1**: 244-249.
- SAULCY, F. de (1864): Descriptions des espèces nouvelles de coléoptères recueillies en Syrie, en Égypte et en Palestine, pendant les mois d'Octobre 1863 a Janvier 1864. Annales de la Société Entomologique de France **4**: 629-660.
- SCHEERPELTZ, O. (1956): Die von Herrn Dr. E. Haaf vom Museum Frey-Tutzing gelegentlich seiner Studienreise 1955 in Griechenland und auf der Insel Cypern aufgesammelten Staphylinidae (Col.). Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey **7**: 1092-1117.
- SCHEERPELTZ, O. (1958): Wissenschaftliche Ergebnisse der von Herrn Dr. K. Lindberg, Lund, im Jahre 1956 nach der Türkei und Armenien unternommenen Reise. Coleoptera – Staphylinidae. Entomologisk Tidskrift **78**, Suppl. (1957): 3-37.
- SCHEERPELTZ, O. (1963a): Wissenschaftliche Ergebnisse eines Sammelaufenthaltes Prof. Dr. K. Mandl's auf der Insel Rhodos (Col. Staph.). Koleopterologische Rundschau **40/41** (1962/63): 67-76.
- SCHEERPELTZ, O. (1963b): Ergebnisse der von Wilhelm Kühnelt nach Griechenland unternommenen zoologischen Studienreisen. I. (Coleoptera – Staphylinidae). Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I, **172**: 413-452.
- SCHÜLKE, M. (1989): Eine neue mittelasiatische Art der Gattung *Medon* STEPHENS (Coleoptera, Staphylinidae, Paederinae). Entomologische Nachrichten und Berichte **33**: 83-87.
- SERRANO, A. R. M. (1993): *Medon vicentensis* n. sp., a new species of eyeless rovebeetle (Coleoptera: Staphylinidae: Paederinae) from a cave in the island of Madeira. Bocagiana No. **165**: 1-7.
- TÓTH, L. (1980): *Medon croaticus* sp. n. (Coleoptera, Staphylinidae) from Yugoslavia. Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Budapest **72**: 163-164.

Author's address: Dr. Volker ASSING, Gabelsbergerstraße 2, D-30163 Hannover, Germany. E-mail: vassing.hann@t-online.de

Received: 21.01.2003

Accepted: 30.04.2003

Corresponding editor: M. SCHMITT

Some Corrections to the Scientific Names of Amphibians and Reptiles

J. Pieter MICHELS¹ & Aaron M. BAUER²

¹ Sectie Vertebraten, Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica, Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam, The Netherlands

² Department of Biology, Villanova University, Villanova, Pennsylvania, USA

Abstract. We identify and emend 22 incorrectly formed scientific names in the herpetological literature, all of which represent inappropriate original constructions of patronyms or matronyms. We disagree with certain previous interpretations of the correct latinization of modern feminine personal names and discuss this issue as it relates to matronyms honoring Alice M. Boring and Helen T. Gaige. We also discuss differing interpretations related to epithets honoring members of a single family.

Key words. Zoological nomenclature, etymology, justified emendation, latinization.

Article 31.1.2 of the International Code of Zoological Nomenclature (1999) states that “A species-group name, if a noun in the genitive case ... formed directly from a modern personal name, is to be formed by adding to the stem of that name *-i* if the personal name is that of a man, *-orum* if of men or of man (men) and woman (women) together, *-ae* if of a woman, and *-arum* if of women; the stem of such a name is determined by the action of the original author when forming the genitive.” The Code also provides for the change of incorrectly formed names (Art. 31.1.3) through “justified emendations” (Art. 33.2.2). Although this might seem to provide rather explicit guidelines for the formation of names, problems still routinely arise. The literature of herpetology (as well as other disciplines) is rife with incorrectly formed names, chiefly those applying the masculine singular form to names honoring a woman or groups of men and/or women.

Surprisingly, such incorrectly formed names can be difficult to identify. If, as in the case of the gecko *Calodactylodes illingworthi* Deraniyagala, 1953 or the chameleon *Rhampholeon chapmani* Tilbury, 1992, the original author explicitly states that the name is meant to honor a man and a woman (in these instances Percy & Margaret ILLINGWORTH and Jim & Betty CHAPMAN, respectively), there is a clear case for the justifiable emendation of the name. Thus, BAUER & DAS (2000) emended the former name, which is now correctly rendered *Calodactylodes illingworthorum* Deraniyagala, 1953 and KLAVER & BÖHME (1997) corrected the latter name to *Rhampholeon chapmanorum* Tilbury, 1992. However, if an original author is not explicit regarding etymology, and a specific epithet is therefore not demonstrably incorrect, the case for a justified emendation cannot be made. For example, DUNN (1925) stated “119 specimens of a small and very distinct new *Hyla* were

collected by Dr. and Mrs. H.H. WILDER [...]. It may be very appropriately called *Hyla wilderi*, sp. nov.” The context suggests that DUNN was perhaps attempting to honor both of the WILDERS, but as the statement is not explicit on this point, one must assume that the name honors Dr. WILDER only. An alternative interpretation is that such a construction was intended to honor the WILDER family, a singular unit, rather than the two individuals specifically mentioned. Such a case has been made by HIGHTON et al. (2000) in arguing for the retention of the name *Batrachoseps* (originally *Plethopsis*) *wrighti* for a species “named in honor of Dr. A. H. WRIGHT of Ithaca, N. Y., and Miss Margaret R. WRIGHT of Rochester, N. Y” (BISHOP 1937: 94) and subsequently emended to *B. wrightorum* by APPLE-GARTH (1994) and used by other authors (e.g., COLLINS 1997; COLLINS & TAGGART 2002). However, as noted below (see account for *Plethopsis wrighti*), such an interpretation is tenable neither on general nor specific grounds.

Another category of problems applies to matronyms rendered in apparently masculine form. A case in point is the megophryid frog *Vibrissaphora boringii* Liu, 1945, named in honor of Alice M. BORING (see below), which was reviewed by DUBOIS & OHLER (1998) in their revision of *Vibrissaphora* (as a subgenus of *Leptobranchium*). According to these authors the epithet *boringii* does not fall under Article 31.1.2 of the Code, as it was not formed directly from the modern personal name BORING (which would have resulted in the epithet *boringi*). Rather, its construction indicates that LIU (1945) first latinized the name (*Boringius*; but see below), then following the rules of Latin grammar, used the genitive form *boringii* (Art. 31.1.1 of the Code – “A species-group name, if a noun in the genitive case formed from a personal name that is Latin, or from a modern per-

sonal name that is or has been latinized, is to be formed in accordance of the rules of Latin grammar.”). Likewise, DUBOIS (1987) used similar logic to argue that the emendation of *Lithodytes gaigei* Dunn, 1931 (now *Eleutherodactylus gaigeae*), named in honor of Helen Thompson GAIGE, to *L. gaigeae* by TAYLOR (1952) was unjustified. In this instance he argued that DUNN (1931) had latinized the modern name Gaige to *Gaigeus*, yielding the genitive *gaigei*. Using such argumentation, one could also make the case that a variety of other emended herpetological names have been unjustifiably changed (e.g., the scincid lizard name *Eumeces gaigei* Taylor, 1935, now *Eumeces multivirgatus epipleurotus*, which was corrected to *E. m. gaigeae* by MASLIN 1957). LYNCH (1996) also argued that *Eleutherodactylus gaigei* was correct, citing articles 31 and 32 of the Code, but without detailed explanation. SAVAGE (2002) subsequently advocated the use of *E. gaigeae*, citing articles 31.1.2 and 32.5.1 as evidence that DUNN’s original formulation of the name was incorrect and supporting the change proposed by TAYLOR (1952). Although the terminal *-ii* in names such as *boringii*, is clear evidence of Latinization of the matro- or patronymic modern name prior to the addition of the genitive ending, it does not resolve the issue of what constitutes an appropriate or correct Latinization of a modern name, an issue for which the Code provides no explicit guidelines. For example, in the case of H. T. GAIGE, if *Gaigeius* were taken to be the correct latinized form, then *gaigeii* would be the resulting genitive and the name *gaigei* as used in the combinations *Lithodytes gaigei* and *Eumeces gaigei* would be interpreted as having been formed directly from a modern personal name and thus subject to justified emendation in accordance with Art. 31.1.2 (contra DUBOIS 1987 and LYNCH 1996).

We have identified 18 names in current use for amphibians and reptiles and four names regarded as junior subjective synonyms that appear to have been incorrectly formed under the articles of the Code and which have not previously been emended (or which are characterized by contentious emendations). Museum acronyms in the type data follow LEVITON et al. (1985), except EBD for Estación Biológica de Doñana. Using as our justification, Art. 31.1.2 and other provisions of the Code, we here make the case for the justified emendation of the following names:

Amphibia: Caudata: Plethodontidae

***Plethopsis wrighti* Bishop, 1937: 93, plate IX.**

Type data. Holotype: USNM 102445, adult male; “Woods bordering Mt. Hood highway 8.7 miles southeast of Sandy, Clackamas County, Oregon”; collected June 15, 1936.

Etymology: “The species is named in honor of Dr. A. H. WRIGHT of Ithaca, N. Y., and Miss Margaret R. WRIGHT of Rochester, N. Y” (Bishop 1937: 94).

Current status: *Batrachoseps wrighti* fide JOCKUSCH & WAKE (2002); *Batrachoseps wrightorum* fide COLLINS & TAGGART (2002).

Corrected name: *Batrachoseps wrightorum* (Bishop, 1937).

Remarks: This name was first emended to *B. wrightorum* by Applegarth (1994). This usage has subsequently been followed by COLLINS (1997), COLLINS & TAGGART (2002), and FROST (2002). However, HIGHTON et al. (2000) argued that BISHOP had correctly formed the specific epithet, honoring the WRIGHT family as a single unit rather than two separate individuals. However, there is no provision in the Code that calls for special treatment for units of multiple persons, so this and all similar arguments would appear to be unfounded. Further, HIGHTON et al. (2000) based their specific argument on the incorrect assumption (ADLER 1989) that Albert Hazen WRIGHT and Margaret Ruth WRIGHT were father and daughter. We consider APPLGARTH’S (1994) emendation to be justified and recommend the usage of *B. wrightorum*.

Salamandridae

***Triturus sinensis boringi* Herre, 1939: 85, Abb. 3.**

Type data. Holotype: No explicit reference to a type or holotype, and no museum catalogue numbers presented, but demonstrably the skull of a female specimen from “Linghai” [= Linhai County, Zhejiang Province, Peoples Republic of China] in the Museum für Naturkunde und Vorgeschichte in Magdeburg, a holotype through monotypy. The specimen was destroyed along with the WOLTERSTORFF-collection in the Magdeburg Museum during World War II (BISCHOFF & BÖHME 1980; BISCHOFF 1989).

Etymology: “[...] daher wird für die Form von Linghai, die wir Frl. Prof. BORING verdanken, die Bezeichnung *Triturus sinensis boringi* nov. subspec. vorgeschlagen” (HERRE 1939: 85).

Current status: A junior subjective synonym of *Paramesotriton chinensis* (Gray, 1859) fide MYERS & LEVITON (1962) and FREYTAG (1962).

Corrected name: *Triturus sinensis boringae* Herre, 1939.

Remarks: HERRE (1939) assigned a new subspecific name to the specimen from Linghai, distinguishing it from the nominate subspecies from Hong Kong,

after concluding that two taxonomically different populations of *Triturus sinensis* existed. POPE & BORING (1940) did not mention the name explicitly, but noted that HERRE (1939) recognized two subspecies in what they regarded as *T. chinensis*. MYERS & LEVITON (1962) demonstrated that it was in fact the Hong Kong population that required a new name and that *Cynops chinensis* Gray, 1859 applied to the northern subspecies, rendering the northern *Triturus sinensis boringi* Herre, 1939 a junior synonym of *Paramesotriton chinensis* (Gray, 1859). FREYTAG (1962) confirmed this synonymy, but later suggested that *boringi* might have to be resurrected if and when additional material suggested subspecific variation in the northern part of the range (FREYTAG 1965; BISCHOFF & BÖHME 1980).

Anura: Bufonidae

***Atelopus mono-hernandezii* Ardila-Robayo, Osorno-Muñoz & Ruiz-Carranza, 2002: 134, figs. 1-3.**

Type data. Holotype: ICN 05527, adult female; "COLOMBIA, Departamento de Santander, Municipio de Virolín, Hacienda La Argentina, Sitio Buena Vista, flanco occidental Cordillera Oriental, ca. 6°31' latitud N, 73°10' W de Greenwich, 2200 m."; collected by Pedro M. RUIZ-CARRANZA and María Cristina ARDILA-ROBAYO, 4 February 1979.

Etymology: "El epíteto específico constituye un homenaje póstumo al eminente biólogo Jorge I. HERNÁNDEZ-C., nuestro amigo y maestro por muchos años, quien contribuyó grandemente al conocimiento de la biota colombiana. El "monito" nos abandonó para siempre del 15 de septiembre de 2001". (ARDILA-ROBAYO et al. 2002: 134).

Current status: *Atelopus mono-hernandezii* fide ARDILA-ROBAYO et al. (2002).

Corrected name: *Atelopus monohernandezii* Ardila-Robayo, Osorno-Muñoz & Ruiz-Carranza, 2002.

Remarks: The hyphen in the specific epithet of *Atelopus mono-hernandezii* does not conform to the requirement stated in Article 32.5.2.4.4. and is, therefore, deleted. From the etymology it is clear that *mono* (which arguably could be interpreted as denoting the number one) was not intended to describe a feature of this toad, and probably is a derivative of "monito."

***Metaphryniscus sosai* Señaris, Ayarzagüena & Gorzula, 1994: 23, figs. 9-13.**

Type data. Holotype: MHNLS 12347, adult female; "Tepuy Marahuaca-Sur, Estado Amazonas, Venezuela (3° 40'N-65°27'W). 2.600 m s.n.m."; collected by José AYARZAGÜENA, 27 March 1992.

Etymology: "*sosai*, en honor a Lic. Maricela SOSA, joven bióloga fallecida trágicamente durante las expediciones del Proyecto: Plan de Manejo del Parque Nacional Duida-Marahuaca". (SEÑARIS et al. 1994: 23).

Current status: *Metaphryniscus sosai* fide PÉFAUR & RIVERO (2000); *Metaphryniscus sosae* fide FROST (2002).

Corrected name: *Metaphryniscus sosae* Señaris, Ayarzagüena & Gorzula, 1994.

Remarks: The necessity for an emendation was perhaps realized by GORZULA & SEÑARIS (1998) who used *sosae* as specific epithet. However, no explicit statement of intent was made which was required for a justified emendation under the International Code of Zoological Nomenclature (1985) in force at that time, and therefore the action was not "demonstrably intentional" (Art. 33 (b)). FROST (2002) subsequently recognized the need for a justified emendation. We nonetheless include this correction in our list as the on-line work of FROST (2002) may have been overlooked by those relying chiefly on print literature.

FROST (2002) also corrected the name of the ranid *Platymantis naomii* Alcalá, Brown & Diesmos, 1998 to *P. naomiae*, noting "Mandatory emendation to feminine genitive", but in fact, this name had earlier been corrected by ISKANDAR & COLIJN (2000), who referred to the original spelling *naomii* and therefore emended it with explicit statement of intent.

For problems relating to the publication date of at least one issue number of "Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana" see MYERS & DONNELLY (2001: 78-79).

Mantellidae

***Mantidactylus massi* Glaw & Vences, 1994: 143, color plate 83.**

Type data. Holotype: ZFMK 57442, adult female; "Benavony (near Ambanja, NW-Madagascar)".

Etymology: "Dedicated to Robert MASS, as well as to Andrea GLAW (now Andrea MASS), with all the best wishes to their marriage" (GLAW & VENCES 1994: 144).

Current status: *Mantidactylus massi* fide FROST (2002).

Corrected name: *Mantidactylus massorum* Glaw & Vences, 1994.

Remarks: The phylogenetic affinities of this species of the subgenus *Spinomantis* have been discussed by GLAW & VENCES (1997 "1996"), without being corrected.

Megophryidae

***Vibrissaphora boringii* Liu, 1945: 28, figs. 1-5.**

Type data. Holotype: CIB 237, female; "on ground back of Ta-nge-sze [= Da-e Si], Mont-Omei [= Mt. Emei, Sichuan Province, Peoples Republic of China], 3,590 feet altitude"; collected by P. L. LUH, August 21 1938. Note that ORLOV et al. (2000) pictured CIB 237 as one of three paratypes (the others being CIB 532 and an unnumbered metamorph), and regarded CIB 0055, a male, as the holotype.

Etymology: "Named for Professor Alice M. BORING at Yenching University, whom I hold in affectionate regard." (LIU 1945: 31).

Current status: *Leptobrachium (Vibrissaphora) boringii* fide DUBOIS & OHLER (1998); *Vibrissaphora boringii* fide ORLOV et al. (2000).

Corrected name: *Leptobrachium boringiae* (Liu, 1945).

Remarks: The name *L. boringii* has been cited by numerous recent workers (e.g., ZHAO & ADLER 1993; FROST, 1985, 2002) without being corrected. DUBOIS (1987) and DUBOIS & OHLER (1998) cited this example, however, and stated that the name was correctly formed as the genitive of the latinized form *Boringius* under Art. 31.1.1. (see above). With the genitive ending *-ii*, we agree that the personal name must be considered as having been latinized at first, and there is no statement in LIU (1945) to suggest otherwise. However, the fact that the specific name was derived from the latinized personal name of a woman, leads us to assume that it should have been latinized in the following fashion: *Boringia*, rather than *Boringius*. Consequently, the formed genitive singular should be *boringiae*.

Examples of this kind of latinization of personal names of females in herpetological literature are: *Sceloporus gadoviae* Boulenger, 1905 (etymology: "I take the liberty of naming after Mrs. GADOW"; BOULENGER 1905: 247), *Norops sladeniae* Boulenger, 1903 (no explicit etymology but likely named after "Mrs. Percy SLADEN", based on the context), and *Ixalus kempiae* Boulenger, 1919 (no explicit etymology but likely named after "Mrs. KEMP", based on the context).

Ranidae

***Rana burnsi* Weed, 1922: 108.**

Type data. Holotype: FMNH 3065, sex not indicated; "New London, Kandiyohi County, Minnesota" [United States of America]; with regards to the type locality the following remark was made: "we were able to be fairly sure of the name of the place from which the shipment was made and it seems likely that the frogs were actually caught within a few miles of the shipping point"; presented by "F.J. BURNS & Co".

Etymology: "*Rana burnsi* is named in honor of Messrs. F. J. BURNS and J. J. BURNS, whose courtesy and cooperation made it possible to get the specimens on which this paper is based". (WEED 1922: 109).

Current status: A junior subjective synonym of *Rana pipiens* Schreber, 1782 fide SCHMIDT (1953) and DUNLAP & PLATZ (1981).

Corrected name: *Rana burnsorum* Weed, 1922.

Remarks: According to Art. 54.3. of the Code, this emendation eliminates the supposed (primary) homonymy of *Rana arvalis burnsi* Pikulik, 1985 with *R. burnsi* Weed, 1922 identified by FROST (2002), as under Art. 58.14. *burnsi* and *burnsorum* are not deemed to be variant spellings of identical species-group names. However, FROST (2002) provided only an incomplete citation for the latter taxon: "Zapov Beloruss., 9: 108". We have been unable to locate this reference. However, in the same year, PIKULIK (1985) published a major work on the amphibians of Belarus, in which the name "burnsi" is clearly used in reference to a morph, rather than a subspecies. If indeed this is the same *burnsi* referred to by FROST (2002) then there is no issue of homonymy as the name used in connection with *R. arvalis* is infrasub-specific and therefore excluded from provisions of the Code (Art. 1.3.4).

Rana burnsi Weed, 1922 was placed in the synonymy of *R. pipiens* Schreber, 1782 by KELLOGG (1932). Subsequently the subspecific status was rejected by SCHMIDT (1953) and this interpretation was confirmed implicitly by DUNLAP & PLATZ (1981) who concluded, on the basis of electrophoretic and bio-acoustic studies, that there were no populations of *R. pipiens* (samples from Minnesota were included, but no mention was made of the nominal taxon *R. burnsi*) worthy of subspecific ranking.

Reptilia: Testudines: Bothremydidae

***Azabbaremys moragjonesi* Gaffney, Moody & Walker, 2001: 4, figs. 1-3.**

Type data. Holotype: BMNH R 16370, a complete skull without lower jaws; "north of In Fargas near Samit, eastern Mali"; Paleocene horizon of the Teberemt Formation.

Etymology: "Species appellation, *moragjonesi*, in memory of Ms. Morag JONES, a research student who participated in the discovery of this specimen; tragically, she died on the first Mali expedition" (GAFFNEY et al. 2001: 4).

Current status: *Azabbaremys moragjonesi* fide GAFFNEY et al. (2001).

Corrected name: *Azabbaremys moragjonesae* Gaffney, Moody & Walker, 2001.

Remarks: This recently described Paleogene turtle does not seem to have been cited since its original description.

Squamata: Gekkonidae

***Gonatodes dickersoni* Schmidt, 1919: 436, text fig. 6.**

Type data. Syntypes: AMNH 10101; "Medje" [Democratic Republic of Congo]; collected April 1914; AMNH 10102; "Medje"; collected May-June 1914. PERRET (1986) regarded AMNH 10101 as the holotype and AMNH 10102 as a paratype.

Etymology: "Named in honor of Miss Mary Cynthia DICKERSON, Associate Curator of Herpetology in The American Museum of Natural History" (SCHMIDT 1919: 436, footnote).

Current status: *Cnemaspis dickersoni* fide KLUGE (2001).

Corrected name: *Cnemaspis dickersonae* (Schmidt, 1919).

Remarks: This small, diurnal gecko is a member of the African radiation of *Cnemaspis*, sometimes recognized as generically or subgenerically distinct as *Ancylodactylus*. This group has been the focus of revisionary studies (PERRET 1986) and the name has appeared in numerous recent checklists (e.g., BROADLEY 1998; RÖSLER 2000; KLUGE 2001). The error in gender has gone unnoticed for more than 80 years.

***Nactus serpensinsula durrelli* Arnold & Jones, 1994: 120, figs. 2-4.**

Type data. Holotype: BMNH 1992.771, female; "Round Island, Mauritius"; collected by C. G. JONES, August 1993.

Etymology: "The subspecies is named after Gerald and Lee DURRELL of the Jersey Wildlife Preservation Trust, who have done so much to preserve the endangered endemic fauna of Mauritius and surrounding islands ..." (ARNOLD & JONES 1994: 120).

Current status: *Nactus serpensinsula durrelli* fide KLUGE (2001); *Nactus (Maskarenogecko) serpensinsula durrelli* fide RÖSLER (2000).

Corrected name: *Nactus serpensinsula durrellorum* Arnold & Jones, 1994.

Remarks: This species has been included in the subgenus *Mascarenogecko* within *Nactus* by ULBER & GERICKE (1988). *Maskarenogecko* as cited by RÖSLER (2000) is an incorrect subsequent spelling, in the sense of Article 33.3 of the Code.

***Pachydactylus serval sansteyni* Steyn & Mitchell, 1967:11, fig 2.**

Type data. Holotype: SMW CR 4478/4, adult male; "near Kuidas water-hole" [Khorixas District, Kunene Region, Namibia]; collected by C. BRITS, 3 April 1966.

Etymology: "We have much pleasure in naming one of them [one of two species described in the paper] after Mrs. STEYN, in acknowledgement of her collecting and voluntary curatorial activities on behalf of the State Museum" (STEYN & MITCHELL 1967:11).

Current status: *Pachydactylus sansteyni* fide BRANCH (1998).

Corrected name: *Pachydactylus sansteynae* Steyn & Mitchell, 1967.

Remarks: The correct gender of the specific epithet has probably escaped subsequent reviewers because the species is uncommon and restricted and therefore seldom cited in the literature, and because the etymology of the name appears in the general introduction to the paper, rather than within the species description proper. Further, the name "San" is not obviously a feminine forename.

***Paroedura guibae* Dixon & Kroll, 1974: 27, fig. 3.**

Type data. Holotype: FMNH 73049, adult female; "10 km S Betroka 23°18' S 46°06' E, Madagascar"; collected by Mr. KOCH, 14 June 1953.

Etymology: “Named for Dr. Jean GUIBÉ, who has contributed much to our knowledge of the saurian fauna inhabiting Madagascar” (DIXON & KROLL 1974: 27).

Current status: A junior subjective synonym of *Paroedura bastardi* (MOCQUARD, 1900) fide NUSSBAUM & RAXWORTHY (2000).

Corrected name: *Paroedura guibei* Dixon & Kroll, 1974.

Remarks: This is a rare case in which a feminine construction has been applied to a masculine name. Although a terminal *-ae* may justifiably occur in patronyms derived from certain masculine names, such as those whose root terminates in an “a” (Article 31.1.1), this does not apply in this instance. The error in gender of the name has not been noted by any subsequent workers, and the incorrect original form has been included in numerous species accounts and checklists (e.g., GLAW & VENCES 1994; RÖSLER 2000; KLUGE 2001). NUSSBAUM & RAXWORTHY (2000), in reevaluating the validity of the taxon, did not comment on the construction of the specific epithet.

Lacertidae

***Lacerta lepida oteroi* Castroviejo & Mateo, 1998: 7, figs. 2-3.**

Type data. Holotype: EBD 16729, adult male; “isla de Sálvora (término municipal de Santa Eugenia de Ribeira, provincia de La Coruña, España)”; collected by J. CASTROVIEJO, 23 August 1983.

Etymology: “La nueva subespecie está dedicada a D. Joaquín OTERO, q.e.p.d., y Señora, Marqueses de Revilla y propietarios de la isla de Sálvora, gracias a cuya ayuda y hospitalidad ha sido posible realizar este estudio” (CASTROVIEJO & MATEO 1998: 12).

Current status: *Timon lepidus oteroi* fide UETZ et al. (2002).

Corrected name: *Timon lepidus oterorum* (Castroviejo & Mateo, 1998).

Remarks: The epithet *oteroorum* is here used in preference to the more euphonious *oterorum* as the latter name could be construed as having been derived from the proper name OTER. This recently described subspecies does not appear to have been cited yet, except in the on-line database by UETZ et al. (2002). Here it is listed, with the subspecies name unchanged, as *Timon lepidus oteroi*, following the generic arrangement proposed by MAYER & BISCHOFF (1996). A number of authors (e.g. CASTROVIEJO & MATEO, 1998; PÉREZ-MELLADO in SALVADOR, 1998; SALVADOR & PLEGUEZUELOS, 2002) seem to

have ignored the resurrection of *Timon* TSCHUDI, 1836, and retain the species *lepida* in *Lacerta*.

For problems relating to the publication date of at least one issue number of “Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana” see Myers & Donnelly (2001: 78-79).

***Lacerta sicula raffonei* Mertens, 1952: 313, fig 3.**

Type data. Holotype: SMF 43 919, adult male; “Eiland Strombolicchio bei Stromboli, Liparische Inseln” [Italy]; collected by Antonino TRISCHITTA, 31 May 1951.

Etymology: “Benannt ist die Rasse, dem Wunsche des Sammlers entsprechend, nach Raffone, dem Familiennamen seiner verstorbenen Frau” (MERTENS 1952: 313).

Current status: *Podarcis raffonei* fide GASC et al. (1997), CORTI & LO CASCIO (1999, 2002).

Corrected names: *Lacerta sicula raffoneae* Mertens, 1952; current combination and status *Podarcis raffoneae* (Mertens, 1952). Three non-nominate subspecies have been placed in *P. raffonei*, and now become: *Podarcis raffoneae alvearioi* (Mertens, 1955), *Podarcis raffoneae antoninoi* (Mertens, 1955), and *Podarcis raffoneae cucchiarai* Di Palma, 1980.

Remarks: This taxon, originally described as one of the many subspecies of the Italian Wall Lizard, has an interesting citation history. ARNOLD (1973) transferred *Lacerta sicula* to the resurrected *Podarcis* Wagler, 1830, and implicitly the new combination *Podarcis sicula raffonei* was created. It remained in the variable *P. sicula* (e.g., HENLE & KLAVER 1986), until CAPULA et al. (1987) reassigned *P. s. raffonei* as a subspecies in *P. wagleriana* Gistel, 1868. However, based on further allozyme electrophoretic analyses, CAPULA (1994a; 1994b) considered *P. w. raffonei* to be a polytypic species with four subspecies (see above), distinct from *P. wagleriana*, *P. raffonei* (Mertens, 1952), new status.

Liolaemidae sensu Frost et al. (2001)

***Liolaemus zullyi* Cei & Scolaro, 1996: 393.**

Type data. Holotype: MRSN R-1141-1, male; “Rio Zeballos valley, in the Jeinement River basin, at 850 m a.s.l., in the neighbourhood of the ford of the river, lying on the track to Paso Roballos, some 80 km south of Los Antiguos, west of Perito Moreno, Santa Cruz Province, Argentina”; collected by J.M. CEI and J.A. SCOLARO, 24 February 1995.

Etymology: "The species was dedicated to Mrs. Zully ORTEGA DE SCOLARO, for her constant and careful assistance during repeated heavy field works of the authors in the poorly studied and depopulated southern Patagonian regions" (CEI & SCOLARO 1996: 393).

Current status: *Liolaemus zullyi* fide ETHERIDGE & ESPINOZA (2000).

Corrected name: *Liolaemus zullyae* Cei & Scolaro, 1996.

Polychrotidae

***Anolis forbesi* Smith & Van Gelder, 1955: 147.**

Type data. Holotype: UINMH 35553, young male; "5 miles east of Izúcar de Matamoros, Puebla" [Mexico]; collected by Leora T. FORBES, 30 December 1953.

Etymology: "The species is named for our mutual friends and hosts, Mr. and Mrs. Dyfrig McH. FORBES of Izúcar de Matamoros, Puebla, who years ago provided a base of operation for field work by the senior author, and more recently enacted a similar role for the junior author". (SMITH & VAN GELDER 1955: 148).

Current status: *Anolis forbesi* fide LIEB (2001) and NICHOLSON (2002).

Corrected name: *Anolis forbesorum* Smith & Van Gelder, 1955.

Remarks: In recent times, *Norops* Wagler, 1830 was recognized as a genus and split from *Anolis* Daudin, 1802 by GUYER & SAVAGE (1986) to accommodate the beta section anoles, but the proposed classification has not been followed universally. Subsequently, many studies have addressed the phylogeny of *Anolis* sensu lato and the cladistic tenability of the generic subdivision of GUYER & SAVAGE (1986). NICHOLSON (2002) explained that the recognition of *Norops* for the beta section of *Anolis* sensu lato is problematic as the remaining *Anolis* are left as a non-monophyletic unit. She explicitly used *Norops* to refer to a relatively well-defined monophyletic clade within *Anolis* rather than to a genus in the classical sense.

***Anolis oculatus winstoni* Lazell in LAZELL & WILLIAMS, 1962: 472, pl. 2.**

Type data. Holotype: MCZ 60467; "Woodford Hill" [Dominica]; collected by J. Lazell, 29 June 1959.

Etymology: "This subspecies is named for Charles A. WINSTON, Manager of Woodford Hill Estate, and his

family" (LAZELL in LAZELL & WILLIAMS 1962: 473).

Current status: A junior subjective synonym of *Anolis oculatus winstoni* (Cope, 1879) fide MALHOTRA & THORPE (1992).

Corrected name: *Anolis oculatus winstonorum* Lazell in LAZELL & WILLIAMS, 1962.

Remarks: This subspecies has been placed in the synonymy of a monotypic *Anolis oculatus* (Cope, 1879) by MALHOTRA & THORPE (1991), who found extensive microgeographic variation in this anole on Dominica and rejected the subspecific divisions proposed by LAZELL (1962). MALHOTRA & THORPE (1991, 1992) consistently used the original *winstoni* without emending it. The argument applied by HIGHTON et al. (2000) for the use of a collective singular genitive to honor a family (the WINSTONS) could be applied here, however, as noted above we believe that the Code provides no justification for such an interpretation.

Scincidae

***Typhlosaurus lomii* Haacke, 1986: 228, figs. 1-2.**

Type data. Holotype: TM 56116; "Farm Schulpfontein, 472 Namaqualand District, Cape Province [now Northern Cape], South Africa, 30°05'S, 17°14'E, altitude just below 100 m, about 5 km inland from the coast"; collected by W. D. HAACKE & H. L. WESSELS, 10 October 1982.

Etymology: "Named after Ms Lomi WESSELS, Collection Manager of Lower Vertebrates and Invertebrates at the Transvaal Museum since 1976, in recognition of her contributions to this Department". (HAACKE 1986: 228).

Current status: *Typhlosaurus lomii* fide BAUER et al. (1999).

Corrected name: *Typhlosaurus lomiae* Haacke, 1986.

Remarks: This little known South African limbless skink was recently reviewed by BATES et al. (1999 "1998") and BAUER et al. (1999), but no emendation of the name was made.

Boidae

***Epicrates cenchria gagei* Stull, 1938: 298.**

Type data. Holotype: UMMZ 77236; "Dept. Santa Cruz, Bolivia"; collected by Jose STEINBACH.

Etymology: "I name it in honor of Mrs. Helen T. GAIGE" (Stull 1938: 298).

Current status: *Epicrates cenchria gaigei* fide MCDIARMID et al. (1999).

Corrected name *Epicrates cenchria gaigeae* Stull, 1938.

Remarks: This snake has been included in the checklists and synonymies of STIMSON (1969) and MCDIARMID et al. (1999), but neither commented on the gender of the name. Another name honoring Gaige, *Lithodytes gaigei* Dunn, 1931 (now *Eleutherodactylus gaigeae*) was emended by TAYLOR (1952) whereas *Eumeces gaigei* Taylor, 1935 (now *Eumeces multivirgatus epipleurotus*) was emended and used in the subspecific combination *E. m. gaigeae* by MASLIN (1957). DUBOIS (1987), however, regarded *Eleutherodactylus gaigei* as correct, believing it to be the correct genitive form of the latinized name *Gaigeus*, under Article 31.1.1 of the Code (see above).

Colubridae

***Apostolepis phillipsi* Harvey, 1999: 402, fig. 11.**

Type data. Holotype: UTA 43940, adult female; “the grounds of Estancia El Refugio, Provincia Velasco, Santa Cruz, Bolivia, 14°45’S; 61°00’W”; collected by Barbara PHILLIPS, 17 September 1993.

Etymology: “The specific epithet is a matronym for Barbara PHILLIPS who discovered *A. phillipsi*. Although long interested in natural history and active in conservation efforts in Bolivia, PHILLIPS has recently become interested in herpetology and has greatly assisted in my research on Bolivian reptiles and amphibians”. (HARVEY 1999: 404).

Current status: *Apostolepis phillipsi* fide HARVEY (1999).

Corrected name: *Apostolepis phillipsae* Harvey, 1999.

Remarks: It is clear from the etymology that HARVEY (1999) realized that the formation of a matronym was necessary in this instance, but the masculine *i*-suffix was used nonetheless.

***Calamaria lowi ingermarxi* Darevsky & Orlov, 1992: 14, figs. 1-4.**

Type data. Holotype: ZIL 20006, male; “Buoenloy, Gi-lai-Contum Province, Vietnam; 750 m”; collected by I. S. DAREVSKY, 18 June 1982.

Etymology: “This subspecies is named for Robert F. INGER and Hymen MARX who have made a great contribution to the study of the herpetofauna of Southeast Asia. Among other works, they are the authors of an important summary on the taxonomy and

evolution of the snake genus *Calamaria*”. (DAREVSKY & ORLOV 1992: 16).

Current status: *Calamaria lowi ingermarxi* fide ISKANDAR & COLIJN (2002).

Corrected name: *Calamaria lovii ingermarxorum* Darevsky & Orlov, 1992.

Remarks: Although the species was originally named *Calamaria lovii* by BOULENGER (1887), the unjustified emendation *Calamaria lowi* has gained wide usage (e.g., DE ROOIJ 1917; INGER & MARX 1965; DAREVSKY & ORLOV 1992; ISKANDAR & COLIJN 2002). The correct, original spelling, however, has been retained by MANTHEY & GROSSMANN (1997) and CHAN-ARD et al. (1999) amongst others, so that Articles 33.2.3.1 and 33.3.1 (unjustified emendations and other incorrect subsequent spellings in prevailing use and attributed to the original author are deemed to be justified or correct) do not apply.

The subspecific epithet honors two men and following Article 31.1.3 the name should take the ending –*orum*. Unfortunately *ingermarxorum* could be construed to honor two persons named INGERMARX. A less ambiguous emendation would be *ingerimarxi*, however, this would violate Article 31.1.3 by modifying the stem of the name as determined by the action of the original authors.

***Dryocalamus mccroryi* Taylor, 1922: 197, plate 6.**

Type data. Holotype: CAS 60346 (fide LEVITON 1965); “Abung-abung, Basilan (on the southern coast)” [Philippines]; collected by E. H. TAYLOR, October 23 1920.

Etymology: “The species is named for Mrs. Ida M. MCCRORY, of Manila, who has assisted me greatly in making collections” (TAYLOR 1922: 199).

Current status: A junior subjective synonym of *Lycodon dumerilii* (Boulenger, 1893) fide LEVITON (1965).

Corrected name: *Dryocalamus mccroryae* Taylor, 1922.

Remarks: This nominal species was placed in the synonymy of *Lycodon dumerilii* (Boulenger, 1893) by LEVITON (1965), who did not remark on the error in gender. This synonymy has been accepted by subsequent authors (e.g., LANZA 1999; ISKANDAR & COLIJN 2002).

Acknowledgements. We thank Jay Savage, Wolfgang Böhme, and an anonymous reviewer for their helpful comments on the manuscript.

REFERENCES

- ADLER, K. (1989): Herpetologists of the past. Pp. 5-141 in: ADLER, K. (ed.), Contributions to the History of Herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York.
- ALCALA, A. C., BROWN, W. C. & DIESMOS, A. C. (1998): Two new species of the genus *Platymantis* (Amphibia: Ranidae) from Luzon Island, Philippines. Proceedings of the California Academy of Sciences **50**: 381-388.
- APPLEGARTH, J. S. (1994): Wildlife Surveying and Monitoring Methods: Amphibians and reptiles of the Eugene District. United States Department of the Interior, Bureau of Land Management, Eugene, Oregon.
- ARDILA-ROBAYO, M. C., OSORNO-MUÑOZ, M. & RUIZ-CARRANZA, P. M. (2002): Una nueva especie del género *Atelopus* A.M.C. Dumeril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de la Cordillera Oriental Colombiana. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales **26**: 133-139.
- ARNOLD, E. N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammotromus* (Reptilia: Lacertidae). Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology **25**: 291-366.
- ARNOLD, E. N. & JONES, C. G. (1994): The night geckos of the genus *Nactus* in the Mascarene Islands with a description of the distinctive population on Round Island. Dodo, Journal of the Jersey Wildlife Preservation Trust **30**: 119-131.
- BATES, M. F., HEIDEMAN, N. J. L., WILSON, B. A., HENDRICKS, M. G. J., DON, N. & MOSES, C. (1999 "1998"): Morphological variation and geographical distribution in the South African lizards *Typhlosaurus caecus* (Cuvier 1817) and *Typhlosaurus vermis* Boulenger 1887 (Scincidae: Acontinae). African Journal of Herpetology **47**: 35-41.
- BAUER, A. M. & DAS, I. (2000): A review of the gekkonid genus *Calodactylodes* (Reptilia: Squamata) from India and Sri Lanka. Journal of South Asian Natural History **5**: 25-35.
- BISCHOFF, W. (1989): Willy Wolterstorff und der „Salamander". Salamandra **25**: 131-142.
- BISCHOFF, W. & BÖHME, W. (1980): Zur Kenntnis von *Paramesotriton caudopunctatus* (Hu, Djao & Liu, 1973) n. comb. Salamandra **16**: 137-148.
- BISHOP, S. C. (1937): A remarkable new salamander from Oregon. Herpetologica **1**: 92-95.
- BOULENGER, G. A. (1887): Description of a new snake, of the genus *Calamaria*, from Borneo. Annals and Magazine of Natural History (5) **19**: 169-170.
- BOULENGER, G. A. (1903): List of the batrachians and reptiles collected by M.A. ROBERT at Chapadá, Mato Grosso, and presented by Mrs. Percy SLADEN to the British Museum. Proceedings of the Zoological Society of London **1903**: 69-70.
- BOULENGER, G. A. (1905): Descriptions of new reptiles discovered in Mexico by Dr. H. GADOW, F.R.S. Proceedings of the Zoological Society of London **1905**: 245-247.
- BOULENGER, G. A. (1919): Descriptions of three new batrachians from the Garo Hills, Assam. Records of the Indian Museum **16**: 207-208.
- BRANCH, W. R. (1998): Field Guide to the Snakes and Other Reptiles of Southern Africa, 2nd ed. Struik, Cape Town.
- BROADLEY, D. G. (1998): Introduction to Reptilia. Pp. ix-xxxiii in: SCHMIDT, K. P. & NOBLE, G. K. (EDS.) Contributions to the Herpetology of the Belgian Congo. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York.
- CAPULA, M. (1994a): Genetic variation and differentiation in the lizard, *Podarcis wagleriana* (Reptilia: Lacertidae). Biological Journal of the Linnean Society **52**: 177-196.
- CAPULA, M. (1994b): Evolutionary relationship of *Podarcis* lizards from Sicily and the Maltese islands. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **32**: 180-192.
- CAPULA, M., NASCETTI, G., LANZA, B. & BULLINI, L. (1987): *Podarcis sicula* and *P. wagleriana* in the Aeolian archipelago (Sicily): preliminary data (Reptilia: Lacertidae). Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali Torino **5**: 35-43.
- CASTROVIEJO, J. & MATEO, J. A. (1998): Una nueva subespecie de *Lacerta lepida* DAUDIN 1802 (Sauria, Lacertidae) para la isla de Sálvora (España). Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana **12**: 1-21.
- CEI, J. M. & SCOLARO, J. A. (1996): A new species of *Liolaemus* of the *archeforus* group from the precordilleran valley of the Zeballos river, Santa Cruz Province, Argentina (Reptilia, Tropicuridae). Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali Torino **14**: 389-399.
- CHAN-ARD, T., GROSSMANN, W., GUMPRECHT, A. & SCHULZ, K.-D. (1999): Amphibians and Reptiles of Peninsular Malaysia and Thailand. An Illustrated Checklist. Bushmaster Publications, Wuerselen, Germany.
- COLLINS, J. T. (1997): Standard Common and Current Scientific Names for North American Amphibians and Reptiles, Fourth Edition. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Herpetological Circular 25.
- COLLINS, J. T. & TAGGART, T. W. (2002): Standard Common and Current Scientific Names for North American Amphibians and Reptiles, Fifth Edition. The Center for North American Herpetology, Lawrence, Kansas.
- CORTI, C. & LO CASCIO, P. (1999): I Lacertidi Italiani. L'Epos, Palermo.
- CORTI, C. & LO CASCIO, P. (2002): The Lizards of Italy and Adjacent Areas. Edition Chimaira, Frankfurt am Main.
- DAREVSKY, I. S. & ORLOV, N. L. (1992): A new subspecies of the dwarf snake *Calamaria lowi ingermarxi* ssp. nov. (Serpentes, Colubridae) from southern Vietnam. Asiatic Herpetological Research **4**: 13-17.
- DE ROOIJ, N. (1917): The Reptiles of the Indo-Australian Archipelago. II. Ophidia. E. J. Brill, Leiden.
- DI PALMA, M. G. (1980): La lucertola del faraglione "La Canna", nelle isole Eolie: *Podarcis sicula cucchiari* subsp. nova (Reptilia, Lacertidae). Il Naturalista Siciliano **4**: 3-12.
- DIXON, J. R. & KROLL, J. C. (1974): Resurrection of the generic name *Paroedura* for the phyllodactyline geckos of Madagascar, and description of a new species. Copeia **1974**: 24-30.
- DUBOIS, A. (1987): Living amphibians of the world: a first step towards a comprehensive checklist. Alytes **5**: 99-149.

- DUBOIS, A. & OHLER, A. (1998): A new species of *Leptobrachium* (*Vibrissaphora*) from northern Vietnam, with a review of the taxonomy of the genus *Leptobrachium* (Pelobatidae, Megophryinae). *Dumerilia* **4**: 1-32.
- DUNLAP, D. G. & PLATZ, J. E. (1981): Geographic variation of proteins and call in *Rana pipiens* from the northcentral United States. *Copeia* **1981**: 876-879.
- DUNN, E. R. 1925. A new tree-toad from Jamaica. Occasional Papers of the Boston Society of Natural History **5**: 161-162.
- ETHERIDGE, R. & ESPINOZA, R. E. (2000): Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropiduridae) and a semi-annotated bibliography. Smithsonian Herpetological Information Service **126**: 1-64.
- FREYTAG, G. E. (1962): Über die Wassermolchengattungen *Paramesotriton* Chang 1935, *Pingia* Chang 1935 und *Hypselotriton* Wolterstorff 1934 (Salamandridae). Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin **38**: 451-459, pl. 1.
- FREYTAG, G. E. (1965): Röntgenanatomische Befunde an Schädeln von *Paramesotriton chinensis* und *Paramesotriton hongkongensis* (Salamandridae). Abhandlungen und Berichte aus dem Museum für Naturkunde und Vorgeschichte und dem Naturwissenschaftlichen Verein zu Magdeburg **11**: 97-103.
- FROST, D. R. (ed.). (1985): Amphibian Species of the World, a Taxonomic and Geographical Reference. Allen Press, Inc. & The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas.
- FROST, D. R. (ed.). (2002): Amphibian Species of the World: an online reference. V2.21 (15 July 2002). <http://research.amnh.org/herpetology/amphibian/index.html>.
- FROST, D. R., ETHERIDGE, R., JANIES, D. & TITUS, T. A. (2001): Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *American Museum Novitates* **3343**: 1-38.
- GAFFNEY, E. S., MOODY, R. T. J. & WALKER, C. A. (2001): *Azabbaremys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Paleocene of Mali. *American Museum Novitates* **3320**: 1-16.
- GASC, J.-P., CABELA, A., CRNOBRNJIA-ISAIOVIC, J., DOLMEN, D., GROSSENBACHER, K., HAFFNER, P., LESCURE, J., MARTENS, H., MARTÍNEZ RICA, J. P., MAURIN, H., OLIVEIRA, M. E., SOFIANIDOU, T. S., VEITH, M. & ZUIDERWIJK, A. (eds.) (1997): Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Societas Europaea Herpetologica & Museum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN), Paris.
- GLAW, F. & VENCES, M. (1994): A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar, 2nd ed. M. Vences & F. Glaw Verlags GbR, Köln.
- GLAW, F. & VENCES, M. (1997 "1996"): Neue Daten über die *Mantidactylus*-Untergattung *Spinomantis* (Anura: Ranidae: Mantellinae) aus Madagaskar, mit Beschreibung einer neuen Art. *Salamandra* **32**: 243-258.
- GORZULA, S. & SEÑARIS, J. C. (1998): Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana. I. A data base. *Scientia Guianae* **8**: i-xviii, 1-269.
- GUYER, C. & SAVAGE, J. M. (1986): Cladistic relationships among anoles (Sauria: Iguanidae). *Systematic Zoology* **35**: 509-531.
- HAACKE, W. D. (1986): Description of a new species of *Typhlosaurus* Wiegmann, 1834 (Reptilia: Scincidae) from the west coast of southern Africa, with new records of related species. *Annals of the Transvaal Museum* **34**: 227-235.
- HARVEY, M. B. (1999): Revision of Bolivian *Apostolepis* (Squamata: Colubridae). *Copeia* **1999**: 388-409.
- HENLE, K. & KLAVER, C. J. J. (1986): *Podarcis sicula* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) – Ruineidechse. Pp. 254-342 in: BÖHME, W. (ed.) *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Vol 2/II, Echsen (Sauria) III (Lacertidae III: *Podarcis*). AULA-Verlag, Wiesbaden.
- HERRE, W. (1939): Studien an asiatischen und nordamerikanischen Salamandriden. Abhandlungen und Berichte aus dem Museum für Naturkunde und Vorgeschichte und dem Naturwissenschaftlichen Verein zu Magdeburg **9**: 79-97.
- HIGHTON, R., TILLEY, S. G. & WAKE, D. B. (2000): Caudata – Salamanders. Pp. 18-30 in: CROTHER, B. I. (Committee Chair) *Scientific and Standard English Names of Amphibians and Reptiles of North America North of Mexico, with Comments Regarding Confidence in Our Understanding*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Herpetological Circular 29.
- INGER, R. F. & MARX, H. (1965): The systematics and evolution of the oriental colubrid snakes of the genus *Calamaria*. *Fieldiana: Zoology* **49**: 1-304.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. (1985): *International Code of Zoological Nomenclature*, Third edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. (1999): *International Code of Zoological Nomenclature*, Fourth edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- ISKANDAR, D. T. & COLIJN, E. (2000): Preliminary checklist of southeast Asian and New Guinean herpetofauna. I. Amphibians. *Treubia* **31** (suppl.): 1-133.
- ISKANDAR, D. T. & COLIJN, E. (2002): Checklist of Southeast Asian and New Guinean Reptiles. Part. 1: Serpentes. Biodiversity Conservation Project (Indonesian Institute of Sciences – Japan International Cooperation Agency – Ministry of Forestry), The Gibbon Foundation, Institute of Technology Bandung, Bandung, Indonesia.
- JOCKUSCH, E. L. & WAKE, D. B. (2002): Falling apart and merging: diversification of slender salamanders (Plethodontidae: *Batrachoseps*) in the American West. *Biological Journal of the Linnean Society* **76**: 361-391.
- KELLOGG, R. (1932): Mexican tailless amphibians in the United States National Museum. *United States National Museum Bulletin* **160**: I-V + 1-224.
- KLAVER, C. J. J. & BÖHME, W. (1997): *Das Tierreich* **112**: Chamaeleonidae. Walter de Gruyter, Berlin.
- KLUGE, A. G. (2001): Gekkotan lizard taxonomy. *Hamadryad* **26**: 1-209.
- LANZA, B. (1999): A new species of *Lycodon* from the Philippines, with a key to the genus (Reptilia Serpentes Colubridae). *Tropical Zoology* **12**: 89-104.
- LAZELL, J. D., Jr. (1962): The anoles of the eastern Caribbean (Sauria: Iguanidae). V. Geographic differentiation in *Anolis oculatus* on Dominica. Pp. 466-475 + pls. 1-3 in: LAZELL, J. D., Jr. & WILLIAMS, E. E., *The anoles of the eastern Caribbean* (Sauria: Iguanidae). Parts. IV-VI.

- Bulletin of the Museum of Comparative Zoology **127**: 451-478 + pls. 1-3.
- LEVITON, A. E. (1965): Contribution to a review of Philippine snakes, VIII. The snakes of the genus *Lycodon* H. BOIE. Philippine Journal of Science **94**: 117-140.
- LEVITON, A. E., GIBBS, R. H., Jr., HEAL, E. & DAWSON, C. E. (1985): Standards in herpetology and ichthyology: Part 1, Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. Copeia **1985**: 802-832.
- LIEB, C. S. (2001): Anole lizards of México: a taxonomic overview. Pp. 53-64 in: JOHNSON, J. D., WEBB, R. G. & FLORES-VILLELA, O. A. (eds.) Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation. University of Texas at El Paso, El Paso, Texas.
- LIU, C.-C. (1945): New frogs from west China. Journal of the West China Border Research Society **15**(B): 28-43, pls. 1-3.
- LYNCH, J. D. (1996): Replacement names for three homonyms in the genus *Eleutherodactylus*. Journal of Herpetology **30**: 278-280.
- MALHOTRA, A. & THORPE, R. S. (1991): Microgeographic variation in *Anolis oculatus* on the island of Dominica, West Indies. Journal of Evolutionary Biology **4**: 321-335.
- MALHOTRA, A. & THORPE, R. S. (1992): *Anolis oculatus* (COPE); Dominican Anole. Catalogue of American Amphibians and Reptiles **540**: 1-4.
- MANTHEY, U. & GROSSMANN, W. (1997): Amphibien & Reptilien Südostasiens. Natur und Tier-Verlag, Münster.
- MASLIN, T. P. (1957): Notes on the lizard *Eumeces multi-virgatus gaigeae* from Colorado and Utah. Herpetologica **13**: 87-90.
- MAYER, W. & BISCHOFF, W. (1996): Beiträge zur taxonomischen Revision der Gattung *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae) Teil 1. *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon* und *Tetra* als eigenständige Gattungen. Salamandra **32**: 163-170.
- MCDIARMID, R. W., CAMPBELL, J. A. & TOURÉ, T. A. (1999): Snake Species of the World, a Taxonomic and Geographic Reference, Volume 1. The Herpetologists' League, Washington, DC.
- MERTENS, R. (1952): Neue Eidechsenrassen von den Liparischen Inseln. Senckenbergiana **32**: 309-314, pls. 1-2.
- MERTENS, R. (1955): Die Mauereidechsen der Liparischen Inseln, gesammelt von Dr. Antonino TRISCHITTA. Senckenbergiana biologica **36**: 25-40.
- MYERS, C. W. & DONNELLY, M. A. (2001): Herpetofauna of the Yutajé-Corocoro Massif, Venezuela: Second report from the Robert G. GOELET American Museum-Terramar Expedition to the northwestern tepuis. Bulletin of the American Museum of Natural History **261**: 1-85.
- MYERS, G. S. & LEVITON, A. E. (1962): The Hong Kong newt described as a new species. Occasional Papers of the Division of Systematic Biology of Stanford University **10**: 1-4.
- NICHOLSON, K. E. (2002): Phylogenetic analysis and a test of the current infrageneric classification of *Norops* (Beta *Anolis*). Herpetological Monographs **16**: 93-120.
- NUSSBAUM, R. A. & RAXWORTHY, C. J. (2000): Systematic revision of the genus *Paroedura* GÜNTHER (Reptilia: Squamata: Gekkonidae), with the description of five new species. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan (189): i-iv, 1-26.
- ORLOV, N. L., KHALIKOV, R. G., MURPHY, R. W. & LATHROP, A. (2000): Atlas of megophryids (Megophryidae: Anura: Amphibia) of Vietnam [CD-ROM]. Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia.
- PÉFAUR, J. E. & RIVERO, J. A. 2000. Distribution, species-richness, endemism, and conservation of Venezuelan amphibians and reptiles. Amphibian and Reptile Conservation **2**: 42-70.
- PERRET, J.-L. (1986): Révision des espèces africaines du genre *Cnemaspis* STRAUCH, sous-genre *Ancyloactylus* MÜLLER (Lacertilia, Gekkonidae), avec la description de quatre espèces nouvelles. Revue Suisse de Zoologie **93**: 457-505.
- PIKULIK, M. M. (1985): Zemnovodnye Belorussii [in Russian]. Nauka i Tekhnika, Minsk.
- POPE, C. H. & BORING, A. M. (1940): A survey of Chinese Amphibia. Peking Natural History Bulletin **15**: 13-86.
- RÖSLER, H. (2000): Kommentierte Liste der rezent, subrezent und fossil bekannten Geckotaxa (Reptilia: Gekkonomorpha). Gekkota **2**: 28-153.
- SALVADOR, A. (coord.). (1998): Fauna Iberica. Vol. 10. Reptiles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- SALVADOR, A. & PLEGUEZUELOS, J. M. (2002): Reptiles Españoles. Identificación, Historia Natural y Distribución. Canseco Editores, Talvera de la Reina, Spain.
- SAVAGE, J. M. (2002): The Amphibians and Reptiles of Costa Rica, a Herpetofauna Between Two Continents, Between Two Seas. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHMIDT, K. P. (1919): Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Congo Expedition, 1909-1915. Part I. Turtles, crocodiles, lizards, and chameleons. Bulletin of the American Museum of Natural History **39**: 385-624, 26 pls.
- SCHMIDT, K. P. (1953): A check list of North American amphibians and reptiles. Sixth Edition. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Chicago.
- SEÑARIS, J. C., AYARZAGÜENA, J. & GORZULA, S. (1994): Los sapos de la familia Bufonidae (Amphibia: Anura) de las tierras altas de la Guayana venezolana: descripción de un nuevo género y tres especies. Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana **3**: 1-37.
- SMITH, H. M. & VAN GELDER, R. G. (1955): New and noteworthy amphibians and reptiles from Sinaloa and Puebla, Mexico. Herpetologica **11**: 145-149.
- STEYN, W. & MITCHELL, J. L. (1967): Two new geckos, *Pachydactylus serval sansteyni* ssp. nov., *Pachydactylus oreophilus gaisensis* ssp. nov., from South West Africa. Cimbebasia **21**: 9-21.
- STIMSON, A. F. (1969): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Boidae (Boinae + Bolyeriinae + Loxoceminae + Pythoninae). Das Tierreich **89**: I-XI, 1-49. Walter de Gruyter, Berlin.
- STULL, O. G. (1938): Three new subspecies of the family Boidae. Occasional Papers of the Boston Society of Natural History **8**: 297-300.
- TAYLOR, E. H. (1922): Additions to the herpetological fauna of the Philippine Islands, I. Philippine Journal of Science **21**: 161-206, pls. 1-7.

- TAYLOR, E. H. (1952): A review of the frogs and toads of Costa Rica. University of Kansas Science Bulletin **35**: 577-942.
- UETZ, P., CHENNA, R., ETZOLD, T. & HALLERMANN, J. (2002): The EMBL Reptile Database. <http://www.embl-heidelberg.de/~uetz/LivingReptiles.html>.
- ULBER, T. & GERICKE, F. (1988): Zur Problematik der Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Cyrtodactylus* Gray 1827 und Bemerkungen zur Gattung *Nactus* Kluge 1983 (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). – Der Versuch einer – auch philosophischen – Analyse. Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen **3**: 67-74.
- WEED, A. C. (1922): New frogs from Minnesota. Proceedings of the Biological Society of Washington, **35**: 107-110.
- ZHAO, E. & ADLER, K. (1993): Herpetology of China. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio.

Authors' addresses: J. Pieter MICHELS: Sectie Vertebraten, Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica, Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam, Mauritskade 57, 1092 AD Amsterdam, The Netherlands, e-mail: jpmichels@hotmail.com; Aaron M. BAUER: Department of Biology, Villanova University, 800 Lancaster Avenue, Villanova, Pennsylvania 19085, USA, e-mail: aaron.bauer@villanova.edu

Received: 30.08.2002

Revised: 01.02.2003

Accepted: 07.05.2003

Corresponding editor: M. SCHMITT

Verbreitung und Status der ostafrikanischen Papageien *Agapornis personatus* Reichenow, 1887 und *Agapornis fischeri* Reichenow, 1887 (Aves, Psittaciformes)

Werner LANTERMANN, Oberhausen

Abstract: Historical and current distribution ranges, degree of hybridisation and the present status of two species of lovebirds (Masked Lovebird *Agapornis personatus* and Fischer's Lovebird *A. fischeri*) in Tanzania are given. Hybridisation between both species occurs in the vicinity of large cities, especially Arusha, most probably based on escaped specimens.

Key words: Distribution range, conservation, Love Birds, East Africa, Tanzania.

1. EINLEITUNG

Neben den Langflügelpapageien (*Poicephalus*) bilden die Unzertrennlichen der Gattung *Agapornis* die größte systematische Gruppe innerhalb der relativ artenarmen Papageienfauna der Palaeotropis. Die Gattung umfasst nach heutiger systematischer Auffassung 9 Formen, die mit Ausnahme des madegassischen Grauköpfchens (*A. canus*) alle auf dem afrikanischen Festland beheimatet sind (WOLTERS 1975-1982; FORSHAW 1989). Zu den bekanntesten und besterforschten Arten zählen Schwarzköpfchen (*A. personatus*) und Pfirsichköpfchen (*A. fischeri*), allerdings weniger hinsichtlich ihres Freilebens als im Hinblick auf ihr Verhalten in Menschenobhut, dessen Details in der Vergangenheit durch diverse wissenschaftliche Arbeiten geklärt wurden (vgl. DILGER 1960; STAMM 1960, 1962). Beide Formen sind inzwischen auch durch eine jahrzehntelange züchterische Tätigkeit der Vogelliebhaber in aller Welt umfassend bekannt (vgl. HAMPE 1957; BROCKMANN & LANTERMANN 1985; GAISER & OCHS 1995 und viele andere mehr).

Das Freileben beider Arten ist dagegen nur fragmentarisch dokumentiert. Ebenso stellt sich die Frage nach ihrer genauen Verbreitung, des Hybridisierungsgrades beider Formen sowie die Frage nach dem Ausmaß der Bedrohung ihrer Freilandbestände. Die vorliegende Arbeit versucht aufgrund der inzwischen vorliegenden neueren Literatur den momentanen Erkenntnisstand zusammenzufassen und bezieht dabei auch aktuellere Beobachtungen des Verfassers mit ein, die auf eine Studienreise nach Tanzania im September/Oktober 1996 zurückgehen.

2. BISHERIGER KENNTNISSTAND ZUR VERBREITUNG

In der seinerzeit ausführlichsten Zusammenfassung des Kenntnisstandes über die Gattung *Agapornis* bestimmte

MOREAU (1948a) der Verbreitungsgebiete von *A. personatus* und *A. fischeri* nach den damals bekannten Fundorten und gelangte damit zu der Feststellung, dass die Verbreitungsgebiete beider Formen fast unmittelbar aneinander anschließen (Abb. 1), es aber keine Berührungspunkte und keine Hybridzone mit nachweislichen Mischlingen aus beiden Formen gebe. MOREAU führte weiter aus, dass bei beiden Formen keine nennenswerten ökologischen Unterschiede bezüglich des Verhaltens, der Brutzeit, des bevorzugten Lebensraumes, der vertikalen Verbreitung oder der Nahrung festzustellen seien, so dass andere Faktoren dafür verantwortlich seien, die eine Vermischung beider Formen im Freiland verhinderten. Er fand als Erklärung zum einen eine natürliche Barriere in Form von bewaldeten Höhenzügen (über 6000 m über NN) am Rift Valley, zum anderen vermutete er Vegetationshindernisse durch sogenanntes „Miyombo-Woodland“ (*Brachystegia*) und durch „Itigi“-Dickicht – Vegetationsbereiche, die von beiden Arten gemieden wurden. Mit Hilfe dieser Hypothese ließ sich damals eine natürliche Verbreitungsbarriere zwischen den Verbreitungsgebieten beider Formen konstruieren. Allerdings wies schon die damalige Literatur Hinweise auf Hybriden zwischen beiden Arten auf (z.B. SETH-SMITH 1926), die MOREAU jedoch noch in jedem einzelnen Fall als Gefangenschafts-„produkt“ oder zulässige Farbvariante aus dem Freiland erklären konnte. Nach der Veröffentlichung seines Hauptartikels bekam MOREAU aber offenbar einige Zuschriften seiner Leser und zudem weiteres Material in die Hand, so dass er in einem späteren Nachtrag wiederum ausführlich auf die Frage der Hybridisation zwischen *A. personatus* und *A. fischeri* einzugehen gezwungen war. In diesem Nachtrag erklärt er alle Freilandsichtungen als Fehler der Berichterstatter und lässt nur nachprüfbares Museumsmaterial als Beweise gelten. Und eben dort findet sich zu diesem Zeitpunkt kein einziger Mischlingsbalg aus dem

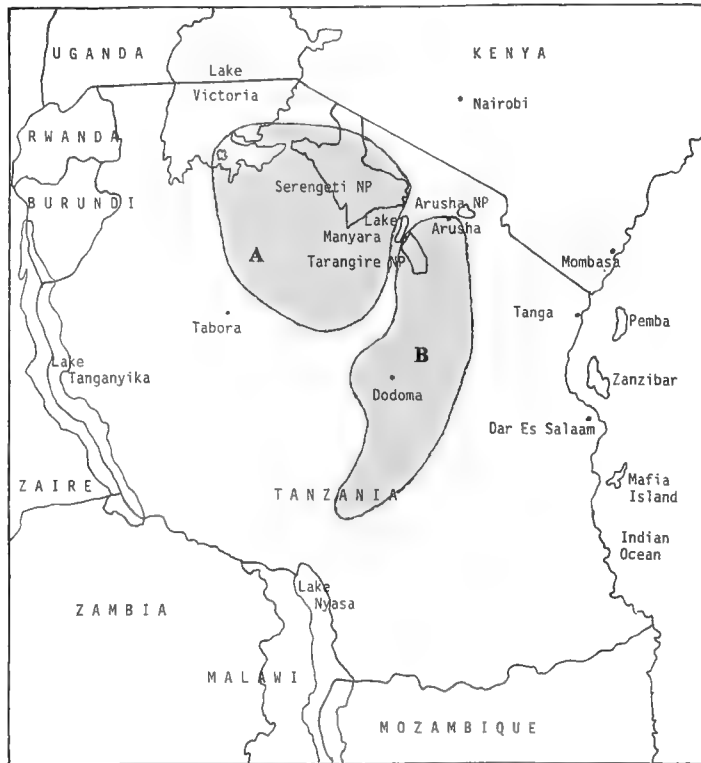


Abb. 1: Verbreitungsgebiete von A = *Agapornis fischeri* und B = *Agapornis personatus* nach der Datenaufnahme von MOREAU (1948). Die Verbreitungsgebiete beider Arten näherten sich im Bereich des Lake Manyara und des heutigen Tarangire-Nationalparks auf etwa 60 km an (Zeichnung: LANTERMANN)



Abb. 2: Heute angenommenes Verbreitungsgebiet von A = *Agapornis fischeri* und B = *Agapornis personatus* nach der Feldstudie von M. MOYER (1995) mit einer breiten Kontaktzone beider Formen, die den Arusha-Nationalpark und das Gebiet um den Lake Manyara mit einschließt (Zeichnung: LANTERMANN).

Freiland (MOREAU 1948b), wohl aber Belege aus Zuchten, die die leichte Kreuzbarkeit der Formen untereinander belegen (z.B. PRESTWICH 1928; BLANCHARD 1929; HILL 1942). Allerdings räumte MOREAU bereits in seiner ersten Arbeit ein, dass durch intensive landwirtschaftliche Nutzung die von ihm angenommenen Vegetationsbarrieren zunehmend fielen und zudem hier und dort entflozene oder freigelassene Käfigvögel in naher Zukunft für eine Vermischung der beiden Arten sorgen könnten.

3. GEGENWÄRTIGE VERBREITUNG

Dass diese Vermutung damals keineswegs unbegründet war, zeigt sich heute deutlich. Derzeit existiert eine breite Kontaktzone zwischen *A. fischeri* und *A. personatus* an der östlichen Verbreitungsgrenze des Pfirsichköpfchens in Tanzania (Abb. 2). Die Zone der sympatrischen Verbreitung beider Formen erstreckt sich nach heutigem Kenntnisstand von Mnyoni im Süden über Kondoa und Babati im Osten vorbei an der Nordwest-Grenze des Tarangire-Nationalparks östlich bis zum Arusha-Nationalpark und im Norden zu den nördlichen Ausläufern des Mount Meru (GERHART 1977, MOYER 1995). Dennoch fand auch MOYER, der 1993 eine größere Feldstudie zum Status des Pfirsichköpfchens in Tanzania durchführte, bei seiner Untersuchung keine Mischlinge in dieser Zone und gibt als Begründung an, dass beide

Formen hauptsächlich außerhalb der Brutzeit in der Trockenzeit sympatrisch vorkommen.

Nun finden sich zudem aber weitere freilebende Populationen in Tanzania, die sich vor allem in der Nähe der größeren Städte etabliert haben. Es gibt Nachweise von tanzanischen Populationen in Dar-es-Salaam, Tanga, Dodoma und Arusha (s.u.), darüber hinaus auch in Kenya wiederum in der Nähe der Städte Nairobi und Mombasa und zudem am Lake Naivasha (THOMPSON 1987; MOYER 1995; JUNIPER & PARR 1998). Auch aus Burundi und Rwanda sind Sichtungen von Pfirsichköpfchen bekannt (FRY et al. 1988). Die Existenz aller dieser Populationen wird gewöhnlich dadurch erklärt, dass sie sich durch freigelassene oder entflozene Vögel der Tierhändler und Vogelfänger etabliert hätten, die in den großen Städten ansässig seien. Und überall dort, wo Pfirsich- und Schwarzköpfchen in solchen Regionen während der Brutzeit aufeinander treffen, bilden sich offensichtlich auch freilebende Hybriden. Es scheint also keinerlei wirksame (ökologische oder ethologische) Mechanismen zu geben, die solchen Hybridisierungen entgegenwirken.

Für die Populationen in Burundi und Rwanda (offenbar nur „reine“ Pfirsichköpfchen), in Nairobi, Mombasa, am Lake Naivashi (Kenya) sowie in Tanga und Dar-es-Salaam (Tanzania) scheint diese Erklärung hinreichend,

denn alle genannten Lokalitäten liegen großenteils weit entfernt vom natürlichen Verbreitungsgebiet beider Arten. Die Besiedlung lässt sich also kaum oder allenfalls durch ausgedehnte Wanderungen der Vögel erklären.

Anders liegen die Verhältnisse für die tanzanischen Populationen in Dodoma und Arusha. Dodoma wies bereits in den 1950er Jahren so hohe Individuenzahlen von *A. fischeri* auf, dass sie als „Schädlinge“ eingestuft und verfolgt wurden. Mit Hilfe von Lockvögeln wurden um 1959 die meisten Individuen gefangen und an Vogelhalter und -händler am Lake Naivasha in Kenya geschickt. Seither scheinen dort nur noch vereinzelt Vögel und Kleingruppen vorzukommen, die man wiederum auf freigekommene Käfigvögel der dortigen Vogelhändler zurückführt. Nach den Recherchen von MOYER (1995) soll sich nur noch ein einzelner Schwarm von Pffirsichköpfchen im nördlichen Teil der Stadt Dodoma aufhalten. Hier scheint nicht ganz klar zu sein, ob es sich um entflozene Käfigvögel oder um eine natürliche Population handelt. Die südlichsten Nachweise für *A. fischeri* erbrachte MOYER für die Region östlich der Stadt Kilimantinde, derweil er von einheimischen Vogelhändlern erfuhr, dass die Vögel noch weiter südlich, und zwar in etwa 35 km von Dodoma entfernten Orten Kigwe und Kigongwe gesichtet wurden. – Wenn die Dodoma-Region natürliche Populationen von Pffirsichköpfchen aufweisen sollte, ergäbe sich eine längere Überschneidungszone mit dem Verbreitungsgebiet des Schwarzköpfchens als bisher angenommen.

Bemerkenswert ist die Arusha-Population, weil sie die einzige Hybridpopulation ist, die möglicherweise im überlappenden Verbreitungsgebiet von *Agapornis fischeri* und *A. personatus* liegt. ZIMMERMAN et al. (1996) erwähnen diese Hybridpopulation jedoch nicht. Nach Auffassung dieser Autoren reicht das natürliche Verbreitungsgebiet des Schwarzköpfchens nördlich nur bis Babati und zum Tarangire-Nationalpark, das des Pffirsichköpfchens östlich bis zum Serengeti-Nationalpark, wobei gelegentliche „Wanderer“ auch östlich von Babati und im Arusha-Distrikt angetroffen werden können. Auch JUNIPER & PARR (1998) nennen die Mischlingspopulation in Arusha nicht. Nach ihren Recherchen endet das Verbreitungsgebiet des Pffirsichköpfchens östlich am Lake Manyara, derweil das Schwarzköpfchen bis zu den nördlichen Regionen des Mount Meru vorkommt, also demnach auch die Arusha-Region mit einschließt. Nach MOYERS (1995) Freilandstudien besteht dagegen im Arusha-Distrikt eine breite Kontaktzone, in der Pffirsichköpfchen und Schwarzköpfchen sympatrisch vorkommen. Darüber hinaus existiert – wie der Verfasser selbst feststellen konnte – derzeit auch eine Mischpopulation in der Umgebung der Stadt Arusha, die lediglich MOYER (1995) erwähnt. Für die Entstehung dieser Population ergeben sich somit vier Hypothesen:

1. Die Population hat sich aus freigelassenen oder entflozenen Käfigvögeln beider Formen etabliert. Damit wäre die Entstehungsgeschichte ähnlich wie die in anderen Großstädten Tanzanias und Kenyas und hätte eine gewisse Wahrscheinlichkeit.
2. Die gelegentlichen Pffirsichköpfchen-„Wanderer“ im Arusha-Distrikt haben sich mit entflozenen Schwarzköpfchen vermischt. Damit wären die von ZIMMERMAN et al. (1996) angegebenen Verbreitungsgrenzen wahrscheinlich richtig.
3. Die im Arusha-Distrikt natürlicherweise vorkommenden Schwarzköpfchen haben sich mit entflozenen (oder auch „wandernden“) Pffirsichköpfchen vermischt. Damit wären JUNIPER & PARRS (1998) Verbreitungsgrenzen wahrscheinlich zutreffend bzw. damit würde zudem die „Wanderer“-Theorie von ZIMMERMAN et al. (1996) mit einbezogen.
4. Der Arusha-Distrikt gehört tatsächlich mit zur überlappenden Verbreitungszone, in der beide Arten sympatrisch vorkommen (MOYER 1995). Dann müsste allerdings geklärt werden, warum die Pffirsich- und Schwarzköpfchen sich hier (zumindest in der Umgebung der Stadt Arusha) vermischen und anderswo (angeblich?) nicht.

Dass diese Mischpopulation besteht, steht außer Zweifel, ihr Ursprung kann aufgrund der bisherigen Datenlage aber nicht eindeutig geklärt werden. MOYER (1995) geht davon aus, dass sich diese Population aus entflozenen Käfigvögeln etabliert hat. Nach seinen Informationen handelt es sich um eine große und sich offenbar ausbreitende Population, die sich überwiegend aus Mischlingen beider Formen zusammensetzt und zudem einen kleineren Teil an „reinen“ Pffirsichköpfchen aufweist. – Die eigenen Beobachtungen des Verfassers im September 1996 ergaben folgendes Bild dieser Mischpopulation: Am nördlichen Stadtrand von Arusha hat sich ein kleiner Fluss tief in die Landschaft eingegraben („Mount-Meru-Tal“). An dessen Ufern bauten die Bewohner vor allem Mais an, hier und dort waren auch kleine Reiskulturen zu finden. Bei der Durchquerung dieses Tals fielen fast unmittelbar die Stimmäußerungen von Agaporniden auf, die sich bei genauerer Nachsuche zunächst als Pffirsichköpfchen erwiesen, die in kleinen Gruppen von 3 bis 5 Vögeln einen Teil ihres Nahrungsbedarfs aus den im Tal gelegenen Maisplantagen deckten. Immer wieder war zu beobachten, dass die Tiere sich von einem „Aussichtsbaum“ zu den Maisanpflanzungen herab begaben und dort – teils kopfunter hängend – Nahrung aufnahmen. Sobald sich ein Mensch näherte und den Weg durchquerte, der beide Seiten des Tales miteinander verband, flogen die Vögel sofort kurzzeitig auf, warteten in besagtem Baum ab, bis die „Gefahr“ vorüber war und begaben sich dann wieder in die Maispflanzungen hinab. Bei genauerer Beobachtung

der Tiere zeigte sich, dass diese Population vorwiegend aus Pffirsichköpfchen bestand, es waren aber auch einige offensichtliche Mischlinge aus Pffirsich- und Schwarzköpfchen zu sehen. Es dauerte eine Weile, bis ein adultes Mischpaar, wahrscheinlich die Eltern der Hybriden, ausgemacht werden konnte (LANTERMANN 1999).

4. POPULATIONSGRÖSSEN BEIDER AGAPORNIS-FORMEN

MOYER (1995) kommt in seiner Freilanduntersuchung zu dem Schluss, dass die Gesamtpopulation des Pffirsichköpfchens heute zwischen 290 205 und 1 002 210 Vögeln liegt (geschätzter Wert nach Datenanalyse mit dem Programm Distance). Der größte Teil davon lebt in Nationalparks und anderen geschützten Gebieten (etwa 7 400 km²), derweil die Art in den ungeschützten Zonen, wo die Tierfänger hauptsächlich tätig sind, inzwischen äußerst selten anzutreffen ist (hochgerechnet 187 000 Exemplare auf knapp 44 000 km²). MOYER schätzt, dass der Aderlass durch den Fang und Handel in dem Zehn-Jahres-Zeitraum zwischen 1982 und 1992 genau so hoch war (um 1 Million Tiere) wie der gesamte heutige (optimistisch geschätzte) Weltbestand – wenn man die Prä-Export-Sterblichkeit, den illegalen Handel und die Exporte an die Nicht-CITES-Parteien mit einrechnet. In geringerem Maße wird auch der Lebensraumverlust für den Rückgang der Art mitverantwortlich gemacht (FRY et al. 1988). Das Gesamtverbreitungsgebiet der Art hat sich nach den Studien von MOYER (1995) gegenüber der „historischen“ Verbreitung kaum geändert, vermutlich an der südlichen und westlichen Grenze sogar leicht ausgedehnt, derweil an der östlichen Grenze inzwischen eine Kontaktzone mit *A. personatus* entstanden ist. Der Status des Schwarzköpfchens ist nur ungenau bekannt. Flächendeckende Feldstudien wurden nach Kenntnis des Verfassers bisher nicht durchgeführt, so dass man auf Einzelhinweise und gelegentliche Sichtungen von Nationalpark-Besuchern und sonstigen Afrika-Reisenden und -forschern angewiesen ist. Demnach sind die Vögel regelmäßig innerhalb ihres Verbreitungsgebietes anzutreffen, mancherorts sogar häufig und in größerer Zahl (FRY et al. 1988). Hier und dort wurden in der Vergangenheit Rückgänge aufgrund größerer Fangaktivitäten durch den Tierhandel beobachtet (JUNIPER & PARR 1998). Über eventuelle Veränderungen des Gesamtverbreitungsgebietes liegen keine Hinweise vor.

5. DISKUSSION

Die derzeitigen Kenntnisse über die Freilandbestände des Pffirsichköpfchens sind hinreichend. Demnach leben die meisten Vögel relativ geschützt in den Nationalparks und anderen Schutzgebieten des Landes. Ihre Zahl hat zwar vor allem durch den Tierfang in den letzten 10-15 Jahren deutlich abgenommen, wenn aber weitere Landkultivationen in den Schutzgebieten ausbleiben

und der Fang in diesen Zonen weiterhin untersagt bleibt, haben die Pffirsichköpfchen die Chance, die nächsten Jahr(zehnt)e zu überleben. Von der IUCN wurden sie dennoch – vor allem mit Blick auf die horrenden Exportzahlen – vorsorglich als *Near-Threatened* eingestuft. Anders liegt der Fall bei den Schwarzköpfchen. Hier liegen keine aussagekräftigen Freilandstudien der letzten Jahre vor, allerdings nennen alle neueren Autoren keine wesentlichen bestandsmindernden Faktoren, einige bezeichnen die Art gar als häufig, relativ häufig oder regelmäßig anzutreffen (FRY et al. 1988; FORSHAW 1989; ZIMMERMAN et al. 1996). Zumindest für die Bundesrepublik Deutschland sind in den vergangenen Jahren zudem keinen nennenswerten Importe zu verzeichnen (WA-Jahresstatistiken des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit, Bonn), so dass dieser Bedrohungsfaktor mittlerweile (s.o.) weitestgehend entfallen dürfte. Insgesamt scheint die Form derzeit nicht bedroht zu sein.

Sorge bereiten hingegen die diversen etablierten Mischpopulationen in der Umgebung der großen Städte. Allein am Lake Naivasha in Kenya wurde die Population um 1986 mit rund 6000 Vögeln angegeben (THOMPSON 1987; ZIMMERMAN et al. 1996). Auch die Arusha-Mischpopulation ist nach Angaben von MOYER (1995) eine gesunde, schnell wachsende Population. Es ist wahrscheinlich – gerade mit Blick auf die Arusha-Population – nur noch eine Frage der Zeit, wann diese Mischlinge mit den freilebenden Tieren des natürlichen Verbreitungsgebietes im Arusha-Distrikt in Berührung kommen und sich mit ihnen vermischen. Zudem besteht bereits heute in der kenyanischen Naivasha-Population Nisthöhlenkonkurrenz mit anderen dort ursprünglich beheimateten Höhlenbrütern (THOMPSON 1987) – eine Tendenz, die sich auch in Arusha abzeichnet (MOYER 1995). Auf Dauer besteht zumindest die Gefahr, dass es lokal zu Verschiebungen in der Häufigkeit bestimmter Vogelarten durch diese ausgesetzten oder entflohenen Vögel kommen kann.

Ein anderer Aspekt ist der Status beider Formen als „Schädlinge“. Werden hier und dort schon die natürlich vorkommenden Bestände als Schädlinge verfolgt, spielt dieser Aspekt in der Umgebung der größeren Städte, wo viele Anbaugelände liegen, eine besondere Rolle. Durch die vorsätzliche Freisetzung von nachgezüchteten Agaporniden in Kenya und der folgenden unkontrollierten Ausbreitung der Population, vor allem am Lake Naivasha, kam es dort zu einem deutlichen Rückgang der Ernte (THOMPSON 1987). Auch in Arusha erwiesen sich die dort beobachteten Tiere als Ernteschädlinge, die die Maisanpflanzungen plünderten (LANTERMANN 1999). Zweifellos können größere Gruppen von Agaporniden, wenn sie permanent in bestimmte Felder einfallen, den jeweiligen Landbesitzern schwere Ernteschäden zufügen.

Schließlich bleibt noch ein Blick auf die Populationen von Pfirsich- und Schwarzköpfchen in Menschenobhut. Hier fehlt dem Verfasser der internationale Überblick, allerdings seien im folgenden einige Bemerkungen zu den bundesdeutschen Beständen gestattet. Zahlenmäßig liegen beide Formen mit mehr als 1200-1600 gemeldeten Nachkommen pro Jahr an der Spitze der züchterischen Bemühungen (Jahresstatistiken der Vereinigung für Artenschutz, Vogelhaltung und Vogelzucht (AZ) e.V., Backnang). Der Status dieser Vögel ist jedoch in höchstem Maße bedenklich. Viele Jahre standen die Farbmutationen beider Formen im Vordergrund der Zuchtbemühungen. Und vor allem die „blaue“ und „weiße“ Mutante des Schwarzköpfchens wurden bedenkenlos in die Bestände des Pfirsichköpfchens (und anderer Formen der *Agapornis-personatus*-Gruppe) eingekreuzt. Dadurch entstand ein heilloser Mischmasch von farbmutierten oder wildfarbigen Hybriden, deren Folgen heute kaum mehr zu beheben sind. Sicherlich lassen sich durch Verdrängungszucht bestimmte Hybridmerkmale herauszuchten, dadurch wird ein Hybride aber keineswegs wieder zum reinerbigen Pfirsich- oder Schwarzköpfchen, wie es in der Natur vorkommt. Es ist das Verdienst einiger weniger Züchter, die schon frühzeitig die Zeichen der Zeit erkannt und den damals zeitgemäßen „Mutationszuchten“ insoweit entgegengewirkt haben, dass es heute noch „reine“ Tiere beider Formen gibt. Hier hätten die großen Züchterverbände, die jahrzehntlang vor allem das Ausstellungswesen, die Mutationszuchten und willkürliche Zuchtstandards propagiert haben, eindeutige Aufklärungsarbeit leisten müssen. Über ihre Verbandszeitschriften hätte bereits frühzeitig das „Know-How“ der artgemäßen und artreinen Agapornidenzucht verbreitet werden müssen, statt Goldmedaillen für den besten „blauen“ *Agapornis fischeri* zu vergeben, der in Wirklichkeit nichts anderes war als ein schmutzig-grauer *Agapornis personatus x fischeri*-Hybride (BROCKMANN 1993; GAISER & OCHS 1995). Erfreulicherweise haben sich die Verhältnisse heute mit neuer Kompetenz in den Leitungsgremien teilweise geändert, wenngleich in den Köpfen mancher Verbandsmitglieder leider immer noch das anachronistische Denken aus vergangenen Tagen herrscht. Manche Züchter haben sich allerdings mittlerweile ausschließlich auf die Bewahrung reiner Naturbestände spezialisiert, so dass heute von beiden Formen wieder größere Anzahlen in Menschenobhut zu finden sind. Offenbar sind die „reinen“ Schwarzköpfchen aber gegenüber den „reinen“ Pfirsichköpfchen in der Minderzahl. Man sollte sich allerdings nicht stets von den gelegentlich auftretenden roten Federchen an der oberen gelben Halspartie des Schwarzköpfchens irritieren lassen. Das kann, muss aber nicht zwangsläufig ein *Agapornis-fischeri*-Erbe sein, sondern kommt so auch bei Wildvögeln aus Tanzania vor – zumindest aus dem Arusha-Distrikt (20 und 100 Meilen südlich von Arusha) – die der Verfasser als

Museumsexemplare (Nr. 58.385, 60.130, 60.131, ZFMK, Bonn) besichtigen konnte (LANTERMANN 2001). OCHS (1999) bestätigt, dass bei vielen von ihm besichtigten Importtieren ebenfalls ein orangefarbener Anflug im Bereich der oberen gelben Kehlfärbung zu verzeichnen war.

Nach mehreren Generationen der Verdrängungszucht, wie sie merkwürdigerweise von GAISER & OCHS (1995: 3) ausführlich und offenbar kritiklos beschrieben wird, lassen sich reinerbige Vögel kaum mehr von farbmutierten Hybriden unterscheiden, allerdings muss hier nochmals deutlich gemacht werden, dass es sich hier nur um phänotypisch um scheinbar „reinerbige“ Tiere handelt, genotypisch bleiben solche Vögel Mischlinge (BROCKMANN 1993). Diese Gefahr besteht grundsätzlich auch bei dem Versuch der Etablierung artreiner Bestände von wildfarbigen Vögeln in Menschenobhut, die aus langjährigen Zuchten stammen. Für Ausbürgerungen in den ursprünglichen Lebensraum, wie sie aus Gründen des Artenschutzes für Pfirsich- und Schwarzköpfchen hoffentlich nie notwendig werden, sind solche „Zuchtprodukte“ nicht geeignet. Denn weitere Mischlingspopulationen – neben den bereits bestehenden in den großen ostafrikanischen Städten – sind nicht wünschenswert und im Sinne des Artenschutzes wertlos.

Danksagung. Für die Unterstützung während meiner Tanzania-Reise bin ich meiner damaligen Lebensgefährtin Melanie Behr zu Dank verpflichtet. Herr Peter Beyl (Rheinberg) hat mir dankenswerterweise die benötigten Nachzuchtzahlen von Schwarz- und Pfirsichköpfchen innerhalb der AZ übermittelt. Herrn Dr. Goetz Rheinwald danke ich für die Möglichkeit, in der Balgsammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig (ZFMK) in Bonn zu arbeiten.

LITERATURVERZEICHNIS

- BLANCHARD, M. A. (1929): *A. personata x A. fischeri* hybrids, L'Oiseau et Revue française d'ornithologie **10**: 108.
- BROCKMANN, J. (1993): Agaporniden. Ulmer, Stuttgart.
- BROCKMANN, J. & LANTERMANN, W. (1985): Agaporniden. Ulmer, Stuttgart.
- DILGER W. C. (1960): The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis*, Zeitschrift für Tierpsychologie **17**: 649-685.
- FORSYTH, J. M. (1989): Parrots of the World, 3rd ed., Blandford, London.
- FRY, C. H., KEITH, S. & URBAN, E. K. (1988): The Birds of Africa, Vol. III, Parrots to Woodpeckers. Academic Press, London.
- GAISER, G. & OCHS, B. (1995): Die *Agapornis*-Arten und ihre Mutationen. Hannelore Reutin-Gaiser Verlag, Meitingen.
- GERHART, J. D. (1977): Distribution of *Agapornis* species in Tanzania, Scopus **1**: 51.
- HAMPE, H. (1957): Die Unzertrennlichen. Dritte Auflage, Héliane, Pfungstadt.

- HILL, W. C. O. (1947): On a hybrid lovebird (*A. personata* x *A. roseicollis*). Avicultural Magazine **5**: 158.
- JUNIPER, T. & PARR, M. (1998): Parrots. A guide to the parrots of the world. Yale University Press, New Haven, Sussex.
- LANTERMANN, W. (1999): Vogelleben in den Savannen Ostafrikas – Tanzania. Die Voliere **22**: 307-311.
- LANTERMANN, W. (2001): Import, Handel und Haltung von Pfirsichköpfchen (*Agapornis fischeri*) in der Bundesrepublik Deutschland. Berichte zum Vogelschutz **37**: 93-98.
- MOREAU, R. E. (1948a): Aspects of evolution in the parrot genus *Agapornis*. The Ibis **90**: 206-239.
- MOREAU, R. E. (1948b): Aspects of evolution in the parrot genus *Agapornis*, appendices and references. The Ibis **90**: 449-460.
- MOYER, D. C. (1995): The status of Fischer's Lovebird *Agapornis fischeri* in the United Republic of Tanzania. IUCN Species Survival Commission, Cambridge, U.K.
- OCHS, B. (1999): Schwarzköpfchen. Papageien **12**: 120-123.
- PRESTWICH, A. A. (1928): Love-bird hybrids. Avicultural Magazine **4**: 78-79.
- SETH-SMITH, D. (1926): Avicultural notes. Avicultural Magazine **4**: 224-225.
- STAMM, R. A. (1960): Paarintimität und schwarminterne Streitigkeiten bei *Agapornis personata fischeri* Reichenow – Gefangenschaftsbeobachtungen. Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel **71**: 1-14.
- STAMM, R. A. (1962): Aspekte des Paarverhaltens von *Agapornis personata* Reichenow – Gefangenschaftsbeobachtungen. Behaviour **19**: 1-56.
- THOMPSON, J. J. (1987): Lovebirds at Lake Naivasha. SWARA, East African Wildlife Society **10**: 11-12.
- THOMPSON, J. J. (1989): A comparison of some avian census techniques in a population of lovebirds at Lake Naivasha, Kenya. African Journal of Ecology **27**(2): 157-166.
- WOLTERS, H. E. (1975-1982): Die Vogelarten der Erde. Paul Parey, Hamburg – Berlin.
- ZIMMERMANN, D. A., TURNER, D. A. & PEARSON, D. J. (1996): Birds of Kenya and northern Tanzania. Helm, London.

Anschrift des Verfassers: Werner LANTERMANN,
Drostenkampstr. 15, D-46147 Oberhausen

Eingegangen: 26.08.2002

Angenommen: 23.06.2003

Zuständige Herausgeberin: R. VAN DEN ELZEN

Fossil Calidridinae (Aves: Charadriiformes) from the Middle Miocene of the Nördlinger Ries

Peter BALLMANN
Köln, Germany

Abstract: A new genus of sandpiper, *Mirolia*, is described from middle Miocene lake deposits in southern Germany. It comprises four new species, one of them placed tentatively in the genus. The close relationship to recent genera *Philomachus* and *Tryngites* on one side and the occurrence of the fossil Calidridinae together with tropical birds, like Capitonidae, on the other side make it likely that the fossil sandpipers were migrating birds. A contribution to the osteology of the Scolopacidae, especially the Calidridinae, is given.

Key words: *Mirolia*, gen. nov.; *Mirolia brevirostrata* spec. nov., *Mirolia dubia* spec. nov., *Mirolia parvula* spec. nov., *Mirolia? mascalidris* spec. nov., Nördlinger Ries, Miocene, Germany.

1. THE NÖRDLINGER RIES

The Ries is a remarkable basin situated in southern Germany to the north of the Danube, roughly at the centre of a triangle formed by the cities of Stuttgart, Nürnberg and Munich. It is an ancient crater formed by the impact of a meteorite. The event has been dated at 14.8 ± 0.7 Ma.

During the middle Miocene period subsequent to the impact, the Ries was a lake without an outlet. The sediments deposited in the deeper parts of the lake are layered clays and marls, whereas in the shoal facies a massive calcareous sinter was formed by algal bioherms, especially in freshwater environments at the mouth of creeks or brooks.

At present, the Ries is a roughly circular depression of over 20 km in diameter and a depth of 100 – 150 m. The calcareous sinter sticks out in the form of travertine hills over the clays and marls. Several of these hills have yielded a rich and well preserved fossil vertebrate fauna consisting in the first place of birds and mammals.

Fossil birds from the Ries are known since the late 19th century, when more than ten species, mainly large and medium-sized waterbirds such as Pelecanidae, Phalacrocoracidae, Anatidae and Palaelodidae were described (LAMBRECHT 1933: 677).

New finds include inland water birds of small size such as Rallidae, Charadriidae, Scolopacidae and Glareolidae, as well as landbirds such as Strigiformes, small Phasianidae, Psittacidae, Coliidae, Apodidae, Capitonidae and a great number of Passeriformes.

Of this new material only the Glareolidae and the Capitonidae (BALLMANN 1979, 1983) have yet been de-

scribed. Breeding of the pratincole *Mioglareola gregaria* at the Ries lake was proven by the find of an os medullare. Together with the occurrence of the barbet *Capitonides protractus*, closely related to recent *Trachyphonus*, this breeding record allowed conclusions regarding the environment. The climate of the Nördlinger Ries in the middle Miocene was characterized by warm, dry summers and mild winters, similar to the recent Csa-Climate in the classification by KÖPPEN (1936). The development of the supraorbital gland in *Mioglareola* indicates that the lake had a tendency to salinity. This conclusion is supported by sedimentological data (WOLFF & FÜCHTBAUER 1976).

The remains of mammals represent almost exclusively small rodents, lagomorpha, insectivora and bats. Most of the bones were probably regurgitated by birds of prey, mainly owls, into fissures and holes. A preliminary list of 22 species of mammals is given by HEIZMANN & FAHLBUSCH (1983). They determined the age of this fauna as lower Astaracian, which corresponds to the Neogene Mammal Unit MN 6.

A more recent list of the fossil birds described from the Nördlinger Ries was published by HEIZMANN & HESSE (1995).

2. MATERIAL AND METHODS

The fossil material on which the present paper is based, consists of 127 single skeleton elements, most of them postcranial, but also including skull and mandibula. The state of preservation is excellent, many of the postcranial elements are entire.

Most of the fossils were found at the locality of Steinberg near Deiningen, a few at the locality of Goldberg near Nördlingen.

Skeletons of all the recent species mentioned in this paper have been available for comparison purposes.

The methods are the same as in the previous papers of the author. For details, especially definitions of linear measurements between osteometric points, see BALLMANN (1979). Anatomical terminology has been adopted from the *Nomina Anatomica Avium* (BAUMEL et al. 1993).

The holotypes and most of the material are kept in the Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich under the numbers 1970 XVIII STEINBERG and 1966 XXXIV GOLDBERG. Some specimens are from the Naturhistorisches Museum Basel and a few from the private collection of Dr. E. HEIZMANN.

3. TAXONOMIC SETTING

The Charadriiformes are suited more than most other groups for systematics based on osteological characters. On one side they show a great morphological variety, comprising well differentiated families such as Alcidae, Glareolidae, Pedionomidae, Scolopacidae etc. On the other side the bulk of the order definitely is a natural assemblage characterized by unique osteological features, like the canalis n. coracobrachialis cranialis or the diagnostic shape of the processus supracondylaris dorsalis, both on the humerus.

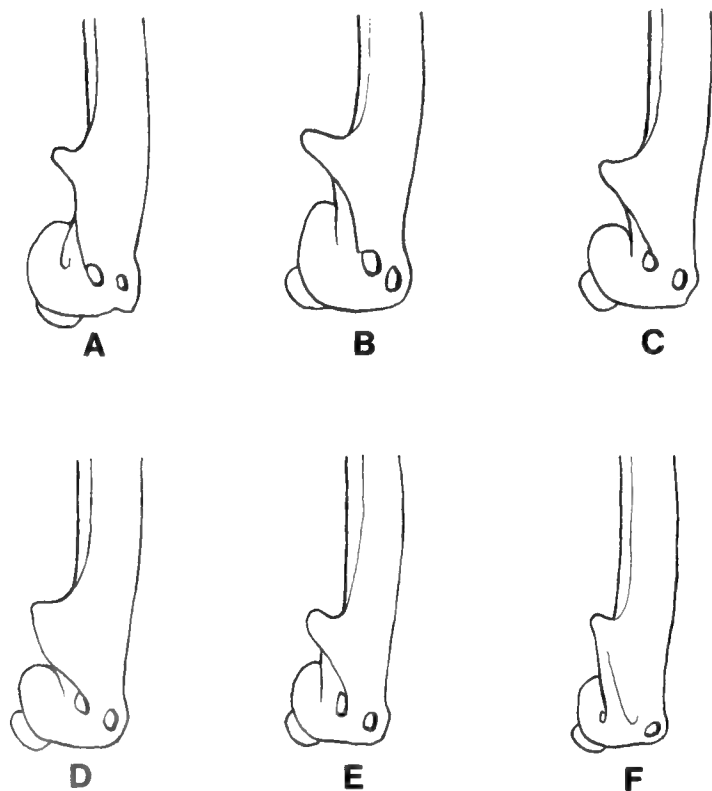


Fig 1: Humeri of Charadriiformes with processus supracondylaris dorsalis in dorsal view, not to scale. A= *Gallinago*, B= *Glareola*, C= *Philomachus*, D= *Limicola*, E= *Tringa*, F= *Charadrius*.

As an example of one of these characteristic features, the processus supracondylaris dorsalis on the humerus is shown on Fig. 1. Its shape can also help to further subdivide the Charadriiformes.

There are, of course, a few marginal or even controversial forms such as *Burhinus* or *Pluvianus*, where this character is feebly expressed or even missing, but they are a small minority compared to the great number of species, which are unquestionably charadriiform.

Accordingly, an attempt has been made to derive a classification of Charadriiformes from osteology (STRAUCH 1978). His paper was based on 227 species, 70 different osteological characters and applied modern techniques like data processing and character compatibility analysis. STRAUCH has not only the merit of presenting a wealth of data in a systematic and transparent way, but also of arriving at some conclusions which were convincing and had not been stressed sufficiently before, like the clear separation of the Charadriidae from the Scolopacidae.

However, a few shortcomings should be noted as well:

- Some important characters have been overlooked, such as the canalis n. coracobrachialis cranialis on the humerus, a unique feature found only in Charadriiformes.

- STRAUCH's osteological terminology is rather vague, which leads to confusions in some of the complex parts of the postcranial skeleton, like the proximal humerus. Also, in the hypotarsus some tendons have not correctly been attributed to their tendinal canals. Of the six assumed homologies two appear to be wrong.

Again, on tab. I, p. 286, the whole *Charadrius-Vanellus* group has been coded as B for character 64, which would mean that the tendon of m. flexor digitorum longus is located in an osseus canal. It runs in a groove instead and should therefore be coded as A.

This list of minor imperfections should not be continued here, because they might not invalidate any of STRAUCH's conclusions. But there remains one major problem: his coding of the osteological characters is sometimes based on the criterium whether a character is derived or primitive. This decision, however, cannot always be made beforehand and it is because of this, his conclusions might not always be correct. In the case of *Burhinus*, which has vexed whole generations of morphologists, STRAUCH assumes that the aberrant features are derived. The fossil record would rather support the opposite view (OLSON 1985).

In spite of this, the general aspect of STRAUCH's phylogenetic tree of the Charadriiformes compares favourably with the attempts by other authors. The left branch of STRAUCH's final estimate of the phylogeny of the

order is therefore taken as a reference system for the systematics in the present paper. The calidridine and tringine taxa (see Tables 1 and 2) to which the fossils from the Ries under consideration show close resemblance are, with one exception, located in node 9 of his phylogenetic tree (STRAUCH 1978, fig. 36).

BJÖRKLUND (1994) reanalyzed the data presented by STRAUCH applying cladistic methods. His conclusions are mainly limited to the higher taxonomic levels. Another, more detailed reanalysis, also applying cladistics, was carried out by CHU (1997). He discussed

Charadriidae

Proximal humerus, caudal view:

1. crista pectoralis projecting dorsally, concave insertion area of m. deltoideus maior
2. caput humeri fusing into incisura capituli
3. no marked ligament attachment
4. attachment of m. supracoracoideus situated more proximally

Proximal view of tarsometatarsus:

5. groove for tendon of m. flexor digitorum longus not completely closed
6. groove for tendon of m. flexor hallucis longus situated laterally
7. crista medialis hypotarsi laterally indented by groove for m. flexor p. et pt. dig.2

Some of these differences have already been pointed out by ZUSI & JEHL (1970).

and recoded several of STRAUCH's characters. As far as his conclusions concern the present study, he agrees with STRAUCH in making a clear distinction between plover-like and sandpiper-like birds.

Between Charadriidae and Scolopacidae consistent differences can be found in all important skeletal elements. The most prominent features on the caudal side of the proximal humerus and the proximal side of the tarsometatarsus should be enough to illustrate this fact (see Fig. 2).

Scolopacidae

1. crista directed cranially
2. caput bulging ventrally over well marked incisura
3. noticeable ligament attachment
4. attachment situated more distally
5. groove closed to canal
6. groove situated more medially
7. crista more straight, not notched laterally

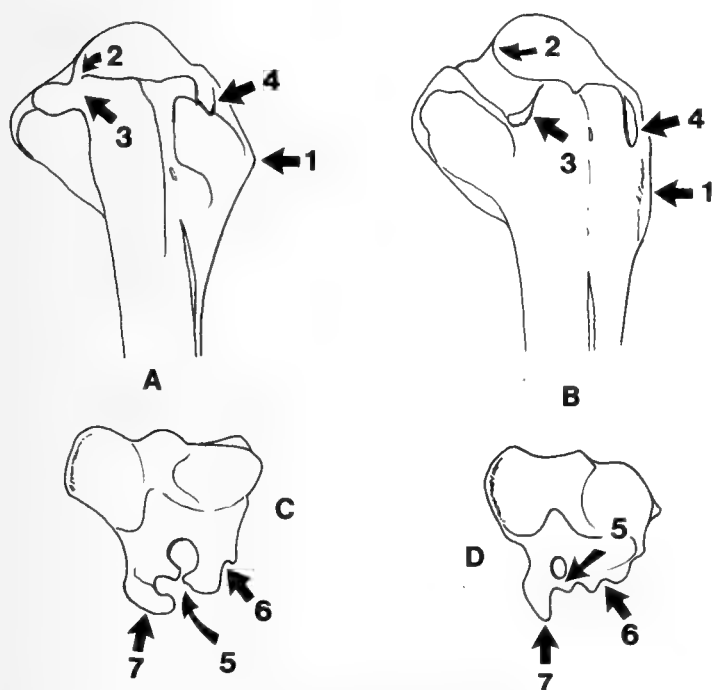


Fig 2: Caudal view of humerus of *Charadrius leschenaultii* (A) and *Scolopax rusticola* (B); proximal view of tarsometatarsus of *Charadrius dubius* (C) and *Mirovia brevirostrata* nov. gen. nov. spec. (D). Not to scale.

For differences between the two families see also BOLZE (1968), who analyzed the histological aspect of the tip of the bill in a number of Charadriiformes. The pits in the tip house Herbst's corpuscles, sensory organs which make the bill a highly sensitive instrument for tactile feeding. His findings support the view that the Scolopacidae are clearly different from the Charadriidae.

Within the Scolopacidae ZUSI (1984) arranges several species on the basis of the morphology of their bills into a morphocline stretching from double rhynchokinesis to strongly developed distal rhynchokinesis: from *Actitis* over *Philomachus* and *Calidris* to *Limnodromus*. The Calidridinae occupy in this cline the middle positions, *Philomachus* being less specialized than *Calidris*.

4. SYSTEMATICS OF THE SUBFAMILY CALIDRIDINAE

Most of the classifications of the Charadriiformes (e.g. KOZLOVA 1961-62; JEHL 1968) recognize a subfamily Calidridinae, the arctic sandpipers. The genera usually placed into this group are *Calidris*, *Eurynorhynchus*, *Limicola*, *Micropalama*, *Philomachus* and *Tryngites*.

Whereas the other genera of Calidridinae are monotypic, *Calidris* itself numbers 18 species, some of which are very closely related.

Some of the older classifications distinguished a greater number of genera (PETERS 1934) and the relationships within the genus *Calidris* seem to be fairly well expressed by the obsolete generic subdivisions. Some recent authors do not concede generic status to *Micropalama* and *Eurynorhynchus*.

Generally, the features used for the many generic subdivisions in older times have become later regarded as adaptive (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1975 : 476).

5. GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

The most striking fact about the distribution of the Calidridinae is that their breeding grounds are only found in the Northern Hemisphere and limited there to the high northern latitudes. Most species of *Calidris* breed in the arctic zone, only a few of them reach southwards into temperate regions, so that their main breeding range lies in cold areas north of the 15°C July isotherm (VAN RHIJN 1991). The breeding area of *Calidris alpina* which extends as far south as Britain and the southern Baltic can be considered as uncommon for the genus.

Within the subfamily the breeding range of *Philomachus pugnax* is an outstanding exception, because it reaches as far south as the 23°C July isotherm (VOOUS 1962). In Hungary this breeding area overlaps with that of typical southern species, such as *Glareola pratincola*.

Most of the Calidridinae are long-distance migrants, having their winter quarters in areas far from their breeding grounds. Only a few species, like *C. maritima*, are less migratory. Though some of the species fly as far as to the southern ends of South America, Africa or Australia, the wintering areas tend to be concentrated in the tropics and subtropics of the Northern Hemisphere (USPENSKI 1969).

In terms of classical zoogeography, most Calidridinae inhabit the Palearctic zone or have a circumpolar range. Three species of *Calidris* as well as *Tryngites* and *Micropalama* are limited to the Nearctic.

6. HABITS

The Calidridinae are a group of ground-dwelling wading birds. All of them are strong flyers. During the breeding season most of them occupy various habitats in the Arctic tundra: dry areas in the vicinity of inland water rather than swamps or arctic mountain ranges. They need soft soils and large areas of shallow water. The breeding area of *Philomachus pugnax*, the southernmost species, reaches from the lowlands of the Arctic

through the boreal zone into open habitats of the temperate zone near the ocean and into the steppe of the continental interior.

Outside the breeding season, most sandpipers visit open sandy seashores and estuarine mudflats of temperate to tropical regions, where they are gregarious, often building mixed flocks. Some of them, however, such as *Philomachus* or *Tryngites*, frequent as winter visitors ponds and lakes in the interior and even dry open ground rather than seacoasts. The African winter quarters of *Philomachus* include brackish, saline and alkaline waters. Similar habitats have been mentioned as winter quarters of *Tryngites* in South America.

The food of the Calidridinae consists mainly of invertebrates. By preference they feed during the breeding season on insects and their larvae. They catch molluscs, small crustaceans and worms, and most species also take seeds and other plant material.

They partly locate their food by sight, small animals being picked up from the ground or caught in shallow water. A more typical way of feeding is foraging by touch in somewhat deeper water or extracting prey from superficial layers of soft substrate. Pecking at the surface, as well as jabbing and stitching in shallow mud has been reported. Probing into deeper soft ground is the highest adaptation to tactile feeding reached by Calidridinae.

According to HOERSCHELMANN (1970), who analyzed the functional anatomy of the feeding apparatus of the more common European species, short-billed *Philomachus* is more optically oriented, while longer-billed *Calidris alpina* and *ferruginea* tend to be more tactile. Other species are intermediate in this respect.

7. OSTEOLOGICAL CHARACTERISTICS

As mentioned above it is possible to distinguish Charadriidae and Scolopacidae even on the single skeleton element. Within the Scolopacidae the skeleton is rather uniform, but the shape of the processus supracondylaris on the humerus in the Calidridinae is clearly distinct from other Scolopacidae, the different species of *Calidris* being intermediate between *Philomachus* and *Limicola* (see Fig. 1).

Some further osteological features, which together are typical for the Calidridinae, are shown on Figs. 3 and 4. It is, however, not claimed that they add up to a diagnosis of the subfamily.

The Calidridinae are very close to the Tringinae and to give a differential diagnosis based on postcranial osteological features is not easy. Discussion of the postcranial osteology of the Calidridinae has therefore also to consider closely related taxa like the small-sized and short-legged tringine waders *Actitis* and *Xenus*.

Osteological characters of the head of the Calidridinae are much more conspicuous and were noticed as far back as LOWE (1915), e.g. the short slightly spatulate tip of the bill covered by a great number of small pits.

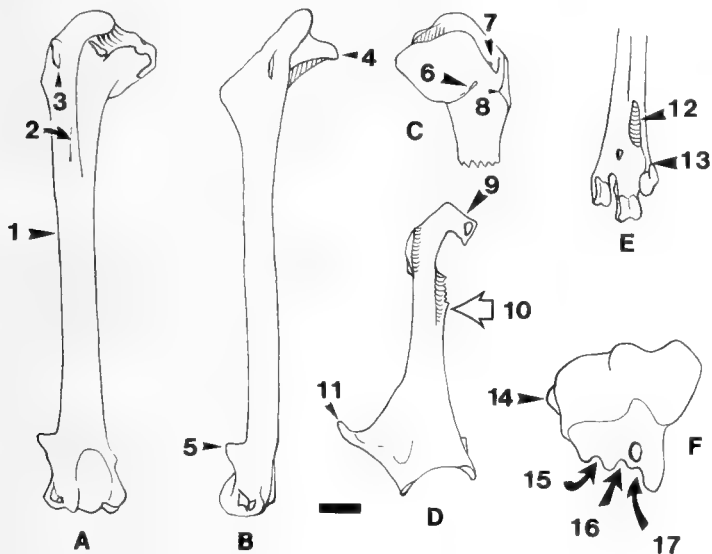


Fig. 3: Several osteological features of the Calidridinae shown on skeleton elements of *Mirolia brevirostrata* nov. gen. nov. spec. Scale 2 mm, F not to scale.

Humerus

A, caudal view: 1) shaft straight, 2) linea m. latissimi dorsi well expressed, 3) impressio m. supracoracoidei situated distally

B, dorsal view: 4) prominent tuberculum ventrale, 5) shape of processus supracondylaris dorsalis

C, cranial view: 6) sulcus n. coracobrachialis cranialis, 7) v-shaped impression for muscle, 8) angulus cristae pectoralis directed cranially

Coracoid

D, cranial view: 9) acrocoracoideum slender, 10) foramen n. supracoracoidei missing, 11) processus lateralis pointed

Tarsometatarsus

E, caudal view: 12) fossa metatarsalis 1 well impressed, 13) trochlea 2 elongated proximally

F, proximal view: 14) attachment of ligamentum collaterale laterale convex, hypotarsus with three grooves (from left to right) for tendons of, 15) m. flexor hallucis longus, 16) m. perforatus dig. 2 and 17) m. perforans et perforatus dig. 2.

Additional characters have been pointed out by KOZLOVA (1961 – 62) and YUDIN (1965):

– the origin of m. depressor mandibulae leaves an impression on the skull of Calidridinae as opposed to Tringinae.

– in the dorsal bar of the upper jaw of Calidridinae the processus premaxillaria of os nasale are reinforced by the mesethmoid.

These features are explained by the feeding habits of the Calidridinae: ‘The structure of the bill and the whole skull of the sandpipers is determined by adaptations to the essential function of the bill: probing, locating and catching of prey in the ground.’ KOZLOVA (1961- 62: 5).

The same adaptation seems to shape the caudal end of the mandibula (see Fig 4), which also allows distinguishing the Calidridinae from the Tringinae:

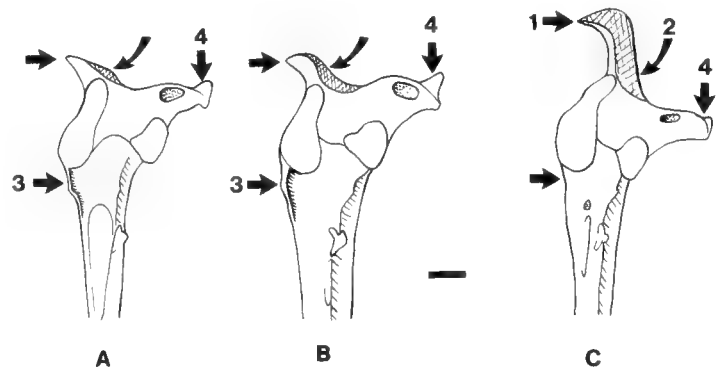


Fig 4: Caudal part of right branch of mandibulae in dorsal view. *Actitis hypoleucos* (A), *Tringa ochropus* (B) and *Calidris alpina* (C). Scale 1 mm.

- 1) processus retroarticularis longer in Calidridinae than in Tringinae
- 2) insertion area of m. depressor mandibulae much bigger in Calidridinae
- 3) insertion of m. adductor mandibulae externus appears as well marked edge in Tringinae.
- 4) processus medialis slender in Calidridinae, broader in Tringinae

These characters are on the tringine side less pronounced in *Actitis* than in *Tringa*. On the calidridine side *Philomachus* is not as extreme as *Calidris*. Differences between the Calidridinae and *Actitis* are also found on the skull. In *Actitis* it is less compact and its processes are less prominent. The bill is weaker and less spatulate, with a smaller number of pits in the tip.

The fact that *Philomachus* and *Tryngites* are less adapted to tactile feeding is shown by the smaller size and lower number of pits in the tip of their jaws.

Table 1: Number of foveae corpusculorum nervosorum in some Calidridinae and Tringinae (* after BOLZE 1968).

Species	number of pits	
	upper jaw	lower jaw
<i>Actitis hypoleucos</i> *	40	50
<i>Xenus cinereus</i>	60	n.d.
<i>Tryngites subruficollis</i>	100	130
<i>Philomachus pugnax</i> *	160	180
<i>Calidris canutus</i> *	155	160
<i>C. minuta</i> *	140	155
<i>C. maritima</i>	180	190
<i>C. alpina</i> *	200	200
<i>C. ferruginea</i>	220	220

The bill of *Eurhynorhynchus* seems to be an adaptation into a different direction of tactile feeding: it shows a large area covered with pits, but is not likely to be used for probing.

Within the genus *Calidris*, number and size of the pits are not only related to body size, but reflect different levels of adaptation to tactile feeding.

8. SIZE AND PROPORTIONS

The smallest members of the genus *Calidris* (*C. minutilla*, *C. temminckii*, *C. minuta* and *C. pusilla*) are about the size of a sparrow and therefore among the smallest Charadriiformes. The biggest species (*C. canutus* and *C. tenuirostris*) reach 25 cm and thus the size of a dove. The size range of *Calidris* overlaps the related genera with the exception of *Philomachus pugnax*, which is noticeably larger (Tab. 2).

The data of Tab. 2 are based on few or even single individuals of each species and can only give a rough idea of size and proportions. Actually there is much overlap

between several species of *Calidris* and some of them, like *C. minuta* and *C. ruficollis* can hardly be separated (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1975: 607).

The proportions within the postcranial skeleton are rather uniform throughout the subfamily. A remarkable exception are the long tibiotarsus and tarsometatarsus of *Micropalama*. In *Tryngites* and *Philomachus*, the tarsometatarsus is also relatively long but not as extreme. It reaches in both species almost the size of the humerus, whereas it is clearly shorter in *Calidris*.

Among the little specialized Tringinae, *Actitis* shows a relatively long femur as compared to the average of the Calidridinae. Otherwise the proportions of the postcranial skeleton of *Actitis* and *Xenus* do not differ from the Calidridinae.

Table 2: Measurements on postcranial skeleton elements of Calidridinae and small Tringinae (Length measurements, mm)

Species	Tmt	Tt	Fem	Cor	Hum	Uln	Cmc
Calidridinae							
<i>C. minutilla</i>	19	31.5	16	11.5	23.5	25.5	14.5
<i>C. temminckii</i>	19	32.5	17	12	23.5	25.5	15
<i>C. minuta</i>	20.5	33	16.5	12	23	25.5	14.5
<i>C. pusilla</i>	22	34.5	17.5	12.5	25	26.5	15.5
<i>C. ruficollis</i>	21	34.5	18	13	26	27	15.5
<i>C. mauri</i>	22.5	35.5	18	12.5	25	26	15
<i>Limicola falcinellus</i>	22	37	18.5	14.5	26	27	16
<i>Calidris subminuta</i>	23	36	19.5	12.5	26	28	16
<i>Eurynorhynchus pygmeus</i>	22	35.5	18	14	27	28	17
<i>Calidris alpina</i>	23.5	38	20	14.5	28	29.5	18.5
<i>C. bairdii</i>	23	37	19.5	14	29	31.5	18.5
<i>C. fuscicollis</i>	24.5	41.5	20	14	30	32.5	19
<i>C. alba</i>	26.5	42	22.5	16	30	32	20
<i>Tryngites subruficollis</i>	31	45	25	15.5	32	35	20.5
<i>Calidris melanotos</i>	27	43	24	16.5	32	35	21
<i>C. maritima</i>	25	45.5	24	18	33	35	22
<i>C. ferruginea</i>	30	46	23	16.5	33	35.5	21.5
<i>Micropalama himantopus</i>	42.5	54.5	23	16	34	36.5	22
<i>Calidris ptilocnemis</i>	25	45.5	28.5	19	35	36.5	22.5
<i>C. canutus</i>	32	51	28.5	20	40.5	43.5	26.5
<i>Philomachus pugnax</i> , fem.	42				44		
<i>Ph. pugnax</i> , male	52	77	39.5	24	54	60	35
Tringinae							
<i>Actitis hypoleucos</i>	25	41	23.5	15.5	28.5	30.5	18.5
<i>Xenus cinereus</i>	31	48	26	18	35	38	22.5

A much greater diversity is found in the relative length of the bill as compared to the humerus. In the very short-billed species like *Tryngites*, the bill is only about two-thirds of the humerus. The bill of *Philomachus* is also relatively short and does not reach more than about

three-fourths of the length of the humerus. The genus *Calidris* ranges from moderately short-billed species like *C. canutus* and *C. minuta* to long-billed *C. alpina* and *C. ferruginea*, where the bill is 1.5 times the length of the humerus (cf. HOERSCHELMANN 1970).

9. INTRASPECIFIC VARIATION AND SEXUAL DIMORPHISM

The variation of the skeleton within the species of Calidridinae is mainly restricted to differences in size. Greater series of osteological measurements are scarce, but many measurements of wing, bill and tarsus, both on skins and living birds are available (GLUTZ VON

BLOTZHEIM et al. 1975; CRAMP 1983). Measurements of the humerus and wing length of two small species of *Calidris* are shown on Tab 3 and wing measurements of several species of different size have been put together in Tab 4. In addition to the standard deviation, the coefficient of variation has been calculated. It allows comparison of the variation of objects of different size.

Table 3: Variation of length of humerus and wing in two species of *Calidris* (wing measurements from CRAMP 1983).

		length in mm				
		n	range	average	s	v
<i>C. mauri</i>	fem.	17	24.4 – 25.8	25.1	0.44	0.02
		13	23.2 – 25.5	24.4	0.54	0.02
		30	23.2 – 25.8	24.8	0.62	0.03
	male	Humerus				
		15	99 – 103	101.0	1.38	0.01
		9	94 – 101	97.1	2.38	0.02
<i>C. minutilla</i>	fem.	Wing				
		12	23.1 – 24.5	23.8	0.45	0.02
		12	21.9 – 23.7	23.0	0.56	0.02
	male	Humerus				
		24	21.9 – 24.5	23.4	0.65	0.03
		15	88 – 96	91.6	2.52	0.03
11	86 – 93	89.8	2.10	0.02		

Table 4: Measurements of wing, tarsus and bill of several Calidridinae (from GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1975; CRAMP 1983)

		length in mm				
		n	range	average	s	v
<i>Philomachus pugnax</i>						
Wing	female	855	139 – 175	156.7	3.8	0.02
	male	851	174 – 198	187.6	4.5	0.02
Tarsus	female	31	40 – 46	42.9	1.5	0.04
	male	77	47 – 54	50.2	1.6	0.03
Bill	female	851	26 – 36	30.5	1.2	0.04
	male	535	30 – 39	34.8	1.5	0.04
<i>Tryngites subruficollis</i>						
Wing	female	19	125 – 132	129	2.8	0.01
	male	21	132 – 142	136	2.4	0.02
Tarsus	female	16	28 – 31	29.8	0.9	0.03
	male	14	31 – 34	32.1	1.1	0.03
Bill	female	21	17 – 20	18.5	0.7	0.04
	male	17	19 – 22	20.1	0.8	0.04
<i>Calidris alpina schinzii</i>						
Wing	female	171	109 – 124	117	3.1	0.03
	male	226	105 – 123	112	2.9	0.03
Tarsus	female	169	23 – 28	25.6	0.9	0.04
	male	220	22 – 27	24.1	0.8	0.03
Bill	female	161	27 – 36	31.7	2.1	0.06
	male	218	23 – 36	28.7	1.7	0.06
<i>C. melanotos</i>						
Wing	female	11	126 – 136	131	2.9	0.02
	male	10	139 – 148	144	2.7	0.02
Tarsus	female	23	24 – 28	26.8	1.2	0.05
	male	24	27 – 31	28.9	1.0	0.03
Bill	female	23	26 – 30	27.7	1.3	0.05
	male	24	28 – 32	29.6	1.1	0.04

A coefficient of variation of $v = 0.02$ has been found for the humerus length of males or females of both *Calidris mauri* and *C. minutilla*. Surprisingly enough, the variation of the length of the wing is about the same as that of the humerus. It appears that variation in wing measurements of normally distributed samples, i.e. the males or the females of a given species, is about the same throughout the Calidridinae, regardless of body size. This is the case for the species listed in Tabs 3 and 4. Only the variation of *Calidris alpina schinzii* is slightly greater, possibly because the sample covers a wide geographical range.

For the length of the tarsus the coefficient of variation was found to be between 0.03 and 0.05, thus greater than for the wing. Variation in the length of the bill also exceeds that of the wing. For the species listed in Tab. 4, the coefficient of variation of the bill is about twice that of wing or humerus. These data seem to confirm the observation that differences in the skeleton within the Calidridinae are mainly found in foot and bill.

In the case of fossil material, males and females can usually not be separated and must be considered together. This means that sexual dimorphism must be taken into account and, as can be seen on Tab 5, the sexual size dimorphism can be quite an important factor.

Table 5: Sexual size dimorphism of several Calidridinae (wing measurements from GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1975; CRAMP 1983). Diff. % = $200 \text{ (male - fem) / (male + fem)}$

		n	length of wing in mm		Diff. %
			range	average	
<i>Philomachus pugnax</i>	fem.	855	139 -175	156.7	17.9
	male	518	174 -198	187.6	
<i>Tryngites subruficollis</i>	fem.	19	125 -132	129.0	5.3
	male	18	132 -142	136.0	
<i>Calidris melanotos</i>	fem.	11	126 -136	131.0	9.5
	male	10	139 -148	144.0	
<i>C. alpina schinzii</i>	fem.	171	109 -124	117.0	- 4.4
	male	226	105 -123	112.0	
<i>C. mauri</i>	fem.	15	99 - 103	101.0	- 3.9
	male	9	94 -101	97.1	
<i>C. minutilla</i>	fem.	15	88 - 96	91.6	- 1.9
	male	11	86 - 93	89.8	
Length of humerus					
mm					
<i>C. mauri</i>	fem.	17	24.4- 25.8	25.1	- 2.8
	male	13	23.2- 25.5	24.4	
<i>C. minutilla</i>	fem.	12	23.1- 24.5	23.8	- 3.4
	male	12	21.9- 23.7	23.0	

In most species of *Calidris* the females are somewhat larger than the males (reversed sexual size dimorphism). In these species the difference in size between males and females is slight. For the humerus length a difference of about 3 – 5 % can be expected.

On the other side in some species, such as *Calidris melanotos* or *Tryngites subruficollis*, the male is noticeably larger. These species show a marked bimodal distribution with differences of up to 10%.

Philomachus shows by far the greatest sexual size dimorphism among the Calidridinae. Judging by the wing measurements of Tab. 5 the humerus of males would almost be 20% longer than in females. This is a quite unusually marked sexual dimorphism within the Calidridinae and has been attributed to the highly derived and maybe terminally evolved mating pattern, the lekking, where fighting between males plays an important role (VAN RHIJN 1991).

10. EVOLUTION AND FOSSIL RECORD

The evolution of the Calidridinae during the Pleistocene has been investigated by zoogeographers (e.g. LARSON 1957), but nothing certain is known about the origin and early evolution of *Calidris* and its close relatives. KOZLOVA (1961–62:14) assumed that the Calidridinae might have originated in the middle Neogene.

A relatively recent origin of the subfamily is suggested by its large number of species and the close relationship between most of them. Generally, origin and evolution of the Calidridinae are thought to be closely tied to the tundra, which geologically speaking is a young land-

scape. It is characterised by extreme seasonal changes in temperature and availability of food. In fact, the success in reproduction for the arctic sandpipers seems to depend on exact timing, because adult Diptera and their larvae necessary to feed the young are abundant in the tundra only during a few weeks each summer.

From the Neogene of Europe several fossil species of small scolopacids have been described. Traditionally most of them were placed in the genera "*Totanus*" and *Tringa*. BRODKORB (1967) placed the smaller-sized species into the genus *Erolia* without discussing morphological reasons. Well documented smaller-sized Miocene species are arranged in descending order of size in Tab 6.

Table 6: Fossil species of calidridine size from the Miocene of Europe

Species	Geological age	Neogene Mammal Unit	length of humerus (mm)
<i>Totanus lartetianus</i> M.-E.	Aquitanian	2	47
<i>Totanus majori</i> Lydekker	Tortonian	7–8	36–37
<i>Erolia gracilis</i> (M.-E.)	Aquitanian	2	32–34
<i>Erolia ennouchii</i> Brodkorb	Tortonian	7–8	26

The Aquitanian species were found in Langy (France) and described by MILNE-EDWARDS (1867–1871). The Tortonian species were found in La Grive-St.Alban (France) and described by LYDEKKER (1893), ENNOUCHI (1930) and GAILLARD (1939).

Though these species are documented by several entire skeleton elements each, their generic affinities remain unclear. At least for the Aquitanian species it is not likely at all that they belong to the recent genera they have been assigned to. Not even the question whether they belong to the tringine or the calidridine branch can yet be answered with confidence.

A discussion of the relationship of fossil tringine and calidridine birds can only be expected to be more than superficial, if the material includes at least different entire bones of the postcranial skeleton and preferably cranial elements as well. Otherwise any reevaluation and revision of previously described material can only lead to further confusion, as shown by recent publications (e.g. MLÍKOVSKÝ 2002).

Scolopacidae of Pliocene age have been described from North America and Asia. The fossils from North America have been assigned to the extant genera *Tringa*, *Erolia*, *Ereunetes*, *Calidris* and *Micropalama* (BRODKORB 1967). More recently a sandpiper, *Calidris aff. melanotos*, from the early Pliocene of Lee Creek, North Carolina, has been described by OLSON & RASMUSSEN (2001).

The Asian fossils are of Pliocene age and have been found in Mongolia and the Baikal region (KUROCHKIN

1985). The small ones have been placed in the extant genera *Tringa* and *Calidris*. Though the assignation of these Pliocene fossils to recent genera is likely to be justified, it should be kept in mind that most of them are poorly documented.

11. SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Order Charadriiformes

Family Scolopacidae

Subfamily Calidridinae

Mirolia gen. nov.

Diagnosis: Calidridine sandpipers of middle Miocene age, ranging in size from smallest recent members of *Calidris* up to *C. alpina*. Bill relatively broad at base and short; dorsal nasal bar only moderately reinforced by mesethmoid; cross-section in middle of dorsal bar broad and flat, against elliptic in *Calidris*; number of foveae corpusculorum nervosorum on tip of upper jaw 80–120; upper jaw tip less spatulate than in *Calidris*. Crista tomialis of premaxillare not flattened and without pits. Processus premaxillares of nasalia broad, almost reaching symphysis of bill. Frontal margin of orbita straight, not convex as in *Tryngites*. Processus retroarticularis of mandible shorter than in *Calidris*.

Insertion of m.supracoracoideus on humerus situated less distally than in *Calidris*. Processus supracondylaris dorsalis on humerus more slender than in *Calidris*, *Limicola* or *Eurynorhynchus*. Tarsometatarsus of about the same length as humerus.

Etymology: Contraction of Miocene and *Erolia*.

***Mirolia brevirostrata* spec. nov.** (Figs. 3 and 5)

Holotype: Cranium, 1970 XVIII Steinberg

Type Locality: Steinberg, Nördlinger Ries.

Diagnosis: Type species of genus *Mirolia*, the size of *Calidris mauri*. Impression of m. depressor mandibulae on skull shallow and narrow as in *Philomachus*. Bill short (reconstructed length about 22 mm). Length of humerus: 23.5 – 25.5 mm.

Etymology: From Latin *brevis* meaning “short” and *rostrum* “bill” in allusion to its short bill.

Additional material: Praemaxillare, mandibula, coracoid, humerus, ulna, carpometacarpus, femur, tibiotarsus, tarsometatarsus.

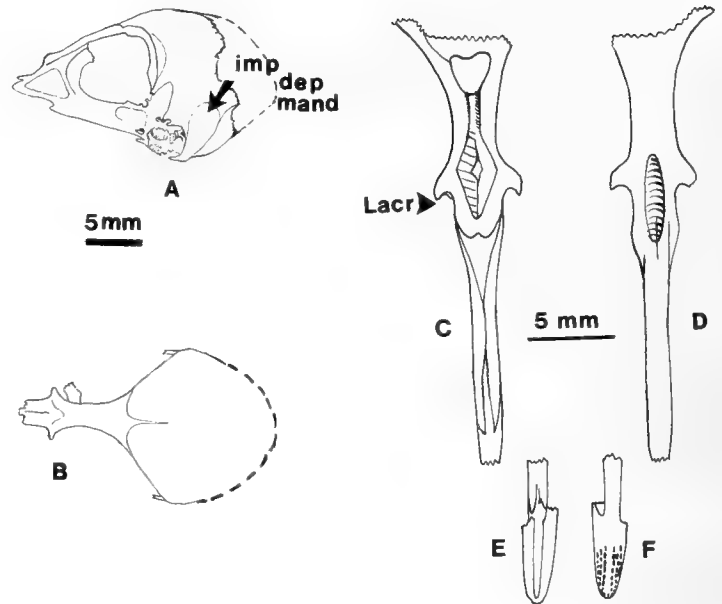


Fig. 5: Cranium (A and B) and bill (C – F) of *Mirolia brevirostrata* nov. spec.

Table 7: Length measurements of *Mirolia brevirostrata* spec. nov. (in mm)

Skeletal element	n	range	average	s	v
Bill (lacrimale to apex)	1	22 (r)			
Coracoid	2	14 - 15			
Humerus	9	23.5 - 25.5	24.7	0.6	0.02
Ulna	2	26.5 - 28			
Carpometacarpus	10	15.5 - 17	16.1	0.5	0.03
Femur	4	18 - 20			
Tibiotarsus		34.5			
Tarsometatarsus	2	23.5 - 25 (r)			

***Mirolia dubia* spec. nov.** (Fig. 6)

Holotype: Left humerus, 1970 XVIII Steinberg

Type Locality: Steinberg, Nördlinger Ries.

Diagnosis: Species of *Mirolia*, the size of *Calidris alpina*. Length of humerus 27 – 28.5 mm, reconstructed length of bill about 26 mm.

Etymology: From Latin *dubius* = doubtful

Additional material: Praemaxillare, mandibula, coracoid, humerus, ulna, carpometacarpus, femur, tibiotarsus, tarsometatarsus.

***Mirolia parvula* spec. nov.** (Fig. 7)

Holotype: Left humerus, 1970 XVIII Steinberg

Type Locality: Steinberg, Nördlinger Ries.

Diagnosis: In size similar to *C. minutilla*, smallest recent species of *Calidris*. Humerus very slender, crista bicipitalis reaching distally almost as far as crista pectoralis, sulcus nervi coracobrachialis straight.

Etymology: From Latin *parvulus* = “very small” in allusion to its size.

Additional Material: Coracoid, humerus, carpometacarpus, femur, tarsometatarsus.

***Mirolia ? mascalidris* spec. nov.** (Fig. 8)

Holotype: Mandibula, caudal part of right branch, 1970 XVIII Steinberg mand # 8

Type locality: Steinberg, Nördlinger Ries

Diagnosis: Uncertain species of *Mirolia*, the size of *C. alpina*. Processus retroarticularis less prolonged than in *Calidris* but more than in *Mirolia dubia*.

Etymology: *Mascalidris* from Spanish *más* = “more”, meaning more like *Calidris*.

Tentatively referred material: Humerus, tarsometatarsus.

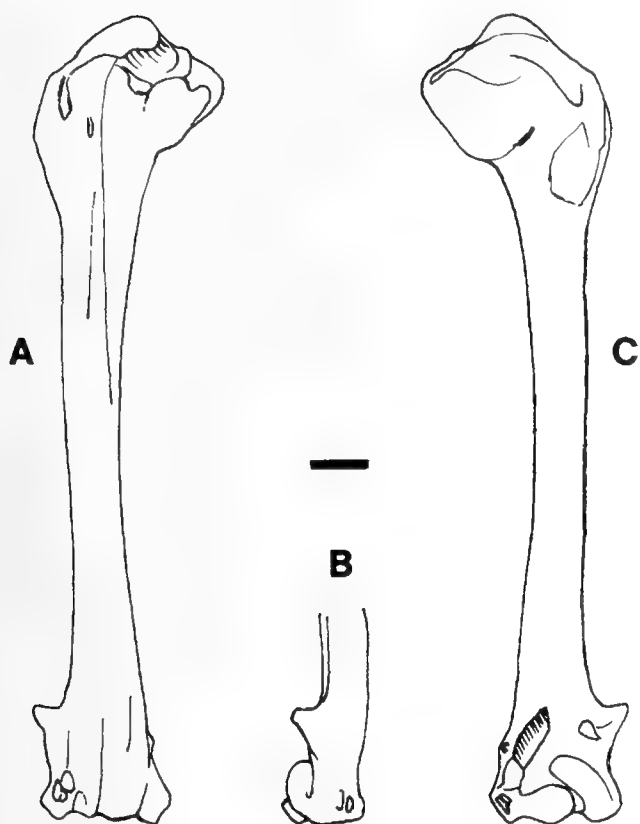


Fig. 6: Left humerus of *Mirolia dubia* nov. spec., caudal (A), dorsal (B) and cranial (C) views. Scale 2 mm.

Feature no. 3 on Fig. 8 distinguishes the mandibula from the Tringinae (*Actitis*, *Tringa*, *Cataprophorus*), while the first and the second feature are similar to *Tryngites*. The process is longer than in *Philomachus* and shorter than in *Calidris* and *Limicola*.

The question whether *M.?* *mascalidris* is congeneric with *Tryngites subruficollis*, can not be decided on the basis of the available fossil material. The fossil is therefore tentatively referred to the genus *Mirolia*.

12. DISCUSSION OF THE RELATIONSHIPS OF *MIROLIA*

The morphological characters of skull and bill of *Mirolia* show that their closest living relatives are the short-billed, more optically oriented Calidridinae *Philomachus* and *Tryngites*.

The more important features shared with these two genera include:

- the shallow and narrow origin of m. depressor mandibulae on the cranium and the corresponding short processus retroarticularis;
- the relatively short bill, with a moderately reinforced dorsal bar.

Table 8: Length measurements of *Mirolia dubia* nov. spec., (in mm)

Skeletal element	n	range	average	s	v
Bill (lacrimale to apex)		26(r)			
Coracoid	2	15.5			
Humerus	5	27 - 28.5	27.7	0.6	0.02
Ulna	4	28.5 - 31			
Carpometacarpus	10	17 - 19	18.4	0.5	0.03
Femur	4	20 - 22			
Tibiotarsus	1	37			
Tarsometatarsus	6	27 - 30	28.2	1.2	0.04

This relationship is further supported by the postcranial features, i.e. the shape of the processus supracondylaris dorsalis on the humerus. In the number of pits in the tip of the upper jaw, *Mirolia brevirostrata* is close to *Tryngites*. *Philomachus*, being of much bigger size, has a greater number of pits. *Calidris* comprises species of gradually differing feeding habits. The relatively short-billed forms, such as *C. canutus* and *C. alba*, are less adapted to tactile feeding than longer-billed *C. alpina* or *C. ferruginea*.

From the close resemblance between the species of *Mirolia* in their osteological features as well as in their proportions it can be deduced that they were more closely related to each other than to any recent species. One of their features in common is the humerus being of

about the same length as the tarsometatarsus. Again, similar proportions are found among recent Calidridinae in *Tryngites* and *Philomachus*, while in the other species the humerus is longer than the tarsometatarsus (see Tab 2), an exception, of course, being *Micropalama himantopus*.

The possibility that *Mirolia brevirostrata* and *M. dubia* are female and male of the same species was discarded. The difference in size is too big. Difference in % such as defined in Tab 5 would be 11.5 for the length of the humerus and 13.3 for the carpometacarpus. This kind of sexual size dimorphism - exceeding that found in *Tryngites* and *Calidris melanotos* - seems unlikely for calidridine birds the size of *Mirolia*.

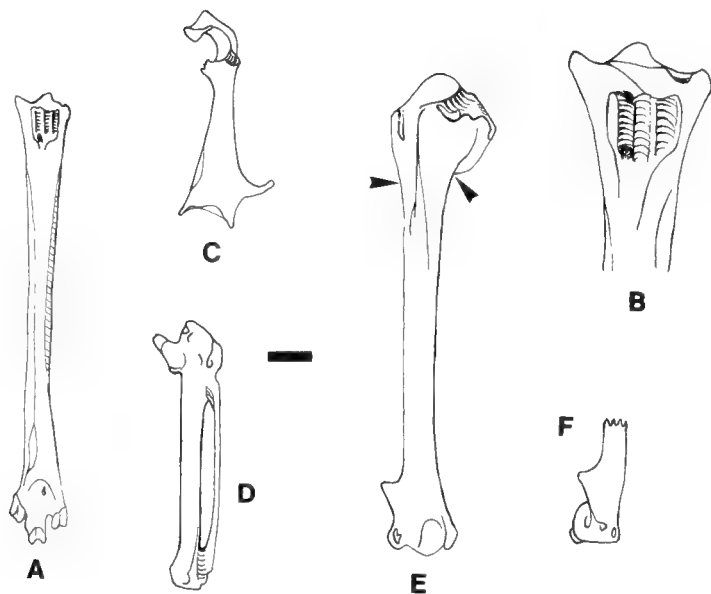


Fig. 7: *Mirolia parvula* spec. nov., right tarsometatarsus caudal view (A), hypotarsus not to scale (B), right coracoid caudal view (C), right carpometacarpus dorsal view (D), left humerus (E) caudal, (F) dorsal view. Scale 2 mm.

Table 9: Measurements of *Mirolia parvula* spec. nov.

Skeletal element	n	length in mm
Coracoid	1	10
Humerus	5	20(r) – 22
Carpometacarpus	4	12 – 14
Femur	2	15 – 17
Tarsometatarsus	2	19 – 20.5

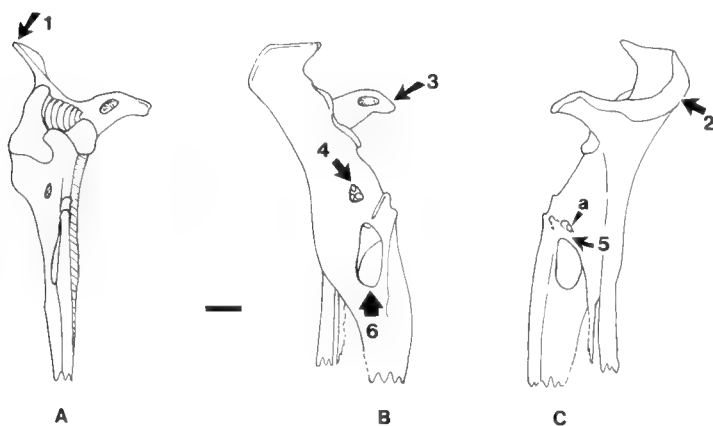


Fig. 8: Caudal part of right branch of mandibula of *Mirolia? mascalidris* spec. nov. in frontal (A), lateral (B) and medial (C) view. Scale 1 mm.

- 1) long processus retroarticularis
- 2) big insertion area for m. depressor mandibulae
- 3) slender processus interior
- 4) foramen pneumaticum
- 5) os complementare joins os suprangulare, thus separating the fontanella from the channel for the n. mandibulare (a)
- 6) open fontanella

13. RESULTS AND CONCLUSIONS

Comparative studies had to be carried out on skeleton material of recent Charadriiformes for the determination of the systematic position of the fossils here described

from the Miocene of the Nördlinger Ries. The osteological data support a separation of the Scolopacidae from the Charadriidae at the family level. This view has already been expressed elsewhere, e.g. in the phylogenetic tree by STRAUCH (1978: fig. 36).

Within the Scolopacidae, osteological differences between Calidridinae and Tringinae are in the first place found on the cranium and the bill. In addition, some complex postcranial structures such as the processus supracondylaris dorsalis of the humerus can help to distinguish the two groups.

The bulk of the fossil remains of small Scolopacidae described here from the middle Miocene of the Nördlinger Ries belongs to several species of *Mirolia*, a new fossil genus within the Calidridinae. Thus the decision of BRODKORB (1967), who assigned a number of fossils from the Miocene to this subfamily is justified.

It appeared that generic determination of Calidridinae of Miocene age can only be based on rather complete fossil material: the diagnosis of *Mirolia* and the more detailed discussion of its systematic position rely in first place on cranial features.

The nearest relatives of the fossil genus *Mirolia* might be the small Scolopacidae of La Grive-St.Alban, especially '*Erolia*' *ennouchii*, whose affinities are poorly known.

Though, generally spoken, *Mirolia* seems to have been less adapted to tactile feeding than *Calidris*, it included – as *Calidris* does – species of different degrees of adaptation. The existence of *M.? mascalidris* shows that the morphological level of *Calidris* was almost reached by the middle Miocene, before the spreading of the tundra permitted the expansion and radiation of the arctic sandpipers.

The two monotypic genera *Tryngites* and *Philomachus* still represent in our time the evolutionary level of *Mirolia*. Both may be regarded as relicts of a group, richer in species in the Miocene.

The fossil Calidridinae of the Nördlinger Ries occurred together with birds that are restricted in the present time to the tropics, especially the Ethiopian zone. It could be proven by the presence of an os medullare that the fossil Glareolidae, which definitely are of tropical affinities, did breed at the Ries lake (BALLMANN 1979). Since the recent sandpipers do not breed in the tropics, there is the question whether the fossil Calidridinae did breed at the lake or were migratory birds breeding further north and visiting the Ries in the non-breeding season. Though the material includes several subadult individuals, there is no conclusive evidence that *Mirolia* actually was nesting near the lake. The possibility of migration is made likely by the close morphological relationship to

recent Calidridinae, which are all migratory. If so, nothing much can be said about the breeding areas of the species of *Mirolia*. Climate in the middle Miocene of Europe was still very mild. Glaciation does not seem to have appeared in the Arctic before the Pliocene and therefore the tundra landscape would not have existed yet in big scale. However, an environment suitable for the breeding of calidridine birds may already have existed in the highlands of northern Europe.

If the fossil Calidridinae were migrants, they cannot add much to our knowledge of the paleoclimate of the Nördlinger Ries. The habitat required by *Mirolia* in the non-breeding season would likely be open ground and shallow water with muddy shores. This kind of habitat has already been postulated by BOLTEN (1977) for the molluscs described by him from the Ries lake. A moderate salinity of the lake is quite compatible with the occurrence of the Calidridinae described.

Acknowledgements. For help and long-term encouragement I feel indebted to my friends Evgenin Kurotchkin and Storrs Olson. I thank Prof. Dr. V. Fahlbusch for entrusting the fossil material to me for study. I acknowledge the improvements and suggestions by two anonymous reviewers.

REFERENCES

- BALLMANN, P. (1979): Fossile Glareolidae aus dem Miozän des Nördlinger Ries (Aves: Charadriiformes). *Bonner Zoologische Beiträge* **30**: 51-101.
- BALLMANN, P. (1983): A new species of fossil barbet (Aves: Piciformes) from the middle Miocene of the Nördlinger Ries (southern Germany). *Journal of Vertebrate Paleontology* **3**: 43-48.
- BAUMEL, J. J. (ed.) (1993): *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Publications of the Nuttall Ornithological Club No. 23. Cambridge, Massachusetts.
- BJÖRKLUND, M. (1994): Phylogenetic relationships among Charadriiformes: reanalysis of previous data. *The Auk* **111**: 825-832.
- BOLTEN, R. (1977): Die karbonatischen Ablagerungen des obermiozänen Kratersees im Nördlinger Ries. Dissertation, München.
- BOLZE, G. (1968): Anordnung und Bau der Herbstschen Körperchen in Limicolenschnäbeln im Zusammenhang mit der Nahrungsfindung. *Zoologischer Anzeiger* **181**: 313-355.
- BRODKORB, P. (1967): Catalogue of fossil birds. Part 3 (Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* **11**: 99-220.
- CHU, P. C. (1995): Phylogenetic reanalysis of Strauch's osteological data set for the Charadriiformes. *The Condor* **97**: 174-196.
- CRAMP, S. (ed.) (1983): *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*, vol. 3. Oxford University Press, Oxford.
- ENNOUCHI, E. (1930): Contribution à l'étude de la faune du tortonien de La Grive-St. Alban (Isère), Révision générale: étude ornithologique. Thèse Faculté de Sciences, Paris Nr. 2135 Series B, No. 1226, Paris.
- GAILLARD, C. (1939): Contribution à l'étude des oiseaux fossiles. *Archives du Musée d'Histoire Naturelle de Lyon* **15**: 1-100.
- GLUTZVON BLOTZHEIM, U. N., BAUER, K.M. & BEZZEL, E. (1975): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, vol. 6,1. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- HEIZMANN, E. & FAHLBUSCH, V. (1983): Die mittelmiozäne Wirbeltierfauna vom Steinberg (Nördlinger Ries). Eine Übersicht. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* **23**.
- HEIZMANN, E. & HESSE, A. (1995): Die mittelmiozänen Vogel- und Säugetierreste des Nördlinger Ries (MN6) und des Steinheimer Beckens (MN7) – ein Vergleich. Pp. 171-185 in PETERS, D. S. (ed.): *Acta palaeornithologica*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg **181**.
- HOERSCHELMANN, H. (1970): Schnabelform und Nahrungserwerb bei Schnepfenvögeln (Charadriidae und Scolopacidae). *Zoologischer Anzeiger* **184**: 302-327.
- JEHL, J. R. (1968): Relationships in the Charadrii (Shorebirds): A Taxonomic Study based on the Color Patterns of the Downy Young. *San Diego Society of Natural History Memoirs* **3**: 1-54.
- KÖPPEN, W. (1936): *Das geographische System der Klimate*. Handbuch der Klimatologie Bd 1. Gebrüder Bornträger, Berlin.
- KOZLOVA, E. V. (1961/62): Charadriiformes. In *Fauna USSR, Birds*, Vol 2,1, pt 2 and 3. – Izdatel'stvo Nauka, Moscow. (in Russian).
- KUROCHKIN, E. N. (1985): Birds of the Pliocene of Central Asia. *Transactions of the Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition*, vol. 26. Izdatel'stvo Nauka, Moscow. (In Russian).
- LAMBRECHT, K. (1933): *Handbuch der Palaeornithologie*. Gebrüder Bornträger, Berlin.
- LARSON, S. (1957): The Suborder Charadrii in Arctic and Boreal Areas during the Tertiary and Pleistocene. *Acta Vertebratica* **1**: 1-84.
- LOWE, P. R. (1915): Studies on the Charadriiformes I. On the systematic position of the Ruff (*Machetes pugnax*) and the Semipalmated sandpiper (*Ereunetes pusillus*), together with a review of some osteological characters which differentiate the Erolinae (Dunlin group) from the Tringinae (Redshank group). *The Ibis* 1915: 122-155.
- LYDEKKER, R. (1981): *Catalogue of the fossil birds in the British Museum (Natural History)*. -British Museum (Natural History). London.
- MILNE-EDWARDS, A. (1867-1871): *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à la histoire des oiseaux fossiles de la France*. 4 vols. Victor Masson et Fils, Paris.
- MLÍKOVSKÝ, J. (2002): *Cenozoic birds of the world (Part 1: Europe)*. Ninox Press, Praha.
- OLSON, S. L. (1985): The fossil record of birds. In: FARNER D. S., KING, J. R. & PARKES, K. C. (eds.) *Avian Biology* **8**: 79-238.
- OLSON, S. L. & RASMUSSEN, P. C. (2001): Miocene and pliocene birds from the Lee Creek mine, North Carolina. In: RAY, C. E. & BOHASKA, D. J., (eds.): *Geology and paleontology of the Lee Creek mine, N.C., III.-Smithsonian contributions to paleobiology* **90**: 233-365.

- PETERS, J. L. (1934): Check-list of birds of the world. Vol. 2. Cambridge, Massachusetts.
- STRAUCH, J. G. Jr. (1978): The phylogeny of the Charadriiformes (Aves): a new estimate using the method of character compatibility analysis. Transactions of the zoological Society of London **34**: 263-345.
- USPENSKI, S. M. (1969) : Die Strandläufer Eurasiens. Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt.
- VAN RHIJN, J. G. (1991): The Ruff. Poyser, London.
- VOOUS, K. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Paul Parey, Hamburg.
- WOLFF, M. & FÜCHTBAUER, H. (1976): Die karbonatische Randfazies der tertiären Süßwasserseen des Nördlinger Ries und des Steinheimer Beckens. Geologisches Jahrbuch Reihe D **14**: 5-53.
- YUDIN, K. A. (1965) : The phylogeny and classification of the Charadriiformes. Fauna USSR, Vol 2, 1 pt 1. Izdatyestvo Nauka, Moscow. (In Russian).
- ZUSI, R. L. (1984): A functional and evolutionary analysis of rynchokinesis in birds. Smithsonian contributions to zoology **395**..
- ZUSI, R. L. & JEHL, J. R. (1970) : The systematic relationship of *Aechmorhynchus*, *Prosobonia* and *Phegornis* (Charadriiformes, Charadrii). The Auk **87**: 760-780.

Author's address: Peter BALLMANN, Am Nordpark 1b, 50733 Köln, Germany, e-mail: peterballmann@web.de

Received: 29.07.2002

Revised: 29.04.2003

Accepted: 23.06.2003

Corresponding editor: R. VAN DEN ELZEN

The Advertisement Call of *Hyla intermedia* Boulenger, 1882 in Comparison to that of *Hyla arborea arborea* (Linnaeus, 1758) (Anura: Hylidae)

Hans SCHNEIDER

Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Institut für Zoologie, Bonn, Germany

Abstract. Advertisement calls recorded within the range of distribution of *Hyla intermedia* at temperatures between 8.7°C and 20.1°C were analysed. The calls consist of pulse groups comprising 8.55 pulses on average. The durations of the pulse groups and of the intervals between them are negatively correlated with air temperature. Comparison with the advertisement calls of *H. a. arborea* reveals only slight differences. The pulse-group duration is the same in both species, but in *H. intermedia* the intervals are somewhat shorter and the number of pulses per group is slightly lower than in *H. a. arborea*.

Key words. Advertisement calls, comparative call analysis, *Hyla intermedia*, *H. arborea*.

1. INTRODUCTION

On the basis of electrophoretic data regarding genetic variability, NASCETTI et al. (1995) established the tree-frog species *Hyla intermedia*, the range of which encompasses continental Italy and Sicily. The tree frogs inhabiting this region differ in nine out of 28 protein loci from *H. a. arborea*, collected in Switzerland and Germany. Their morphological differences are limited to a single characteristic: in *H. intermedia* the tympanic membrane is larger than in *H. a. arborea*.

No analysis of the advertisement call seems to have yet been published, although this call is a reliable distinguishing feature of tree frogs. Many studies have demonstrated the species specificity of the advertisement calls, and in more than a few cases bioacoustic results have revealed kinship relations that were otherwise unclear, giving rise to new systematic classifications or even resulting in the discovery of new species.

MERTENS & WERMUTH (1960) regarded all the tree frogs in Europe as belonging to the six subspecies of *H. arborea*. Comparative analyses of the advertisement calls of all subspecies then showed that the one in the western Mediterranean region differs considerably from *H. arborea* and placed beyond doubt the species status of *H. meridionalis* (SCHNEIDER 1966, 1967, 1968, 1974, 1977, 1978). The tree frog in the Middle East that had previously also been regarded as a subspecies of *H. arborea* was likewise shown by bioacoustic results to be a distinct species, *H. savignyi* (SCHNEIDER & NEVO 1972). Subsequent discrimination experiments confirmed the independence of *H. meridionalis* and *H. savignyi*, because the females of these two species can reliably distinguish the advertisement calls of their conspecific males from those of *H. a. arborea* (SCHNEI-

DER 1982; SCHNEIDER et al. 1984; SCHNEIDER & Institut für den Wissenschaftlichen Film 1985). According to the results of behavioural experiments with male *H. savignyi*, they are also capable of such discrimination, inasmuch as they are incited to begin calling more rapidly by conspecific advertisement calls than by those of *H. a. arborea* (BRZOSKA et al. 1982).

Hybrids appear to be rare among tree frogs. OLIVEIRA et al. (1991) discovered a natural hybrid of *H. arborea* and *H. meridionalis*, identified by its intermediate advertisement call.

Once *H. intermedia* had been established, it seemed desirable to investigate the advertisement call of this species as well, so that information would be available about the structure of this important characteristic. A comparison with the call of *H. a. arborea* was also of interest, in view of the fact that Italy and Sicily had previously been considered part of the range of *H. a. arborea*.

2. MATERIALS AND METHODS

Tape recordings of tree-frog advertisement calls were obtained at two localities in Italy: (1) in swampy terrain ca. 1 km west of Colfiorito, Umbria (43°01'46" N, 12°52'42" E, 764 m altitude) on April 30, 2002 at 8.7–10.5°C air temperature (2 males), and (2) at drainage ditches in Padule di Fuccéchio ca. 800 m southeast of Anchione, Tuscany (43°48'52" N, 10°45'53" E, 17 m alt.) from May 1 to 3, 2002 at 14.9–15.5°C air temperature (8 males) and from May 5 to 6, 2003 at 16.0–20.1°C air temperature (16 males). The location data were obtained with a Magellan GPS 2000 XL. The calls were recorded with a Stellavox SP 8 tape recorder and the condenser microphone Sennheiser MKH 816 T (tape speed 9.5 cm/s). The recordings were analyzed in the form of oscillograms (Tektronix 502 A os-

cilloscope, Toennies Recordine camera; recording speed 250 mm/s). The spectrograms were prepared with the program BatSounds. For the mathematical treatment of the data GraphPad Prism, Version 2.0, and Statgraphics, Version 4.0 were used.

Until recently a call in the case of tree frogs was considered to be a single pulse group. This was appropriate to the situation in *H. meridionalis*, because in this species both the calls and the intervals between them are very long, so that each call represents an individual sound event. However, in tree-frog species with short pulse groups and intervals a call consists of a series of pulse groups. This terminology is used here, as was already the case in the first studies of the advertisement call of *H. a. arborea* (SCHNEIDER 1966, 1967). To obtain the values for the pulse groups, intervals and pulses per group, in about the middle of a call three pulse groups and the associated intervals were measured, the number of pulses per pulse group determined and the means of these were used for the calculations.

3. RESULTS

3.1. Calling behaviour

At the two sites Colfiorito and Anchione, the tree frogs began producing their advertisement calls (Fig. 1) at



Fig. 1. Oscillograms showing sections of two advertisement calls, recorded at the air temperatures 8.7°C (above) and 19.8°C (below). During the same period of time three pulse groups are produced at the lower temperature and five at the higher one.

about 19:30 CET, when twilight was well advanced. Initially the pauses between calls were relatively long, 5–40 s. As it grew darker the calling was more persistent, with inter-call intervals shorter than 5 s. At Colfiorito the air temperature when calling began was only slightly above the lower threshold for calling. One male, uninfluenced by the other males' calling, separated its calls by pauses of very different lengths, ranging from 1.3 to 35.5 s. Because the air temperature here fell rapidly, the local tree frogs stopped calling at about 21:30. In Anchione at the beginning of May, 2002 rainy weather prevailed, with air temperature that was unusu-

ally low for the time of year and showed little change during the evening. Despite this favourable temperature, the tree frogs fell silent towards midnight. In contrast, the beginning of May in 2003 was characterized by a stable high-pressure zone in Tuscany, with daytime temperature maxima between 32 and 34.5°C. The tree frogs were strongly stimulated, so that males spending the day in bushes or on trees near the water were already giving a few calls before noon. Sustained calling, however, did not begin until the evening. The actively calling frogs were small; for example, two males had an SVL of 33 and 36 mm.

For calling the males approached the water. Occasionally the first calls came from the shrubbery fringing the body of water, as the frogs were on the way to their calling sites. Many males chose sites near the water's edge, sitting on the land or in the shallow part of the water, whereas others settled on mats of algae so that they made little contact with the water. By choosing such sites, the tree frogs avoided the high temperatures of the main water mass exposed to strong insulation; during the daytime the water temperature in the channels rose to just above 25°C, and in the evening it was still between 23.9 and 25.1°C. Not uncommonly two males would call in alternation (Fig. 2). The two males were usually neighbours, but could be as much as 5 m apart. Each positioned its pulse groups precisely in the intervals between those of the other male. During this antiphony the intervals inserted by the two partners were very regular but somewhat longer than those of males calling singly. When the calling activity declined in late evening, even males considerably further (up to 20 m) apart called in alternation.

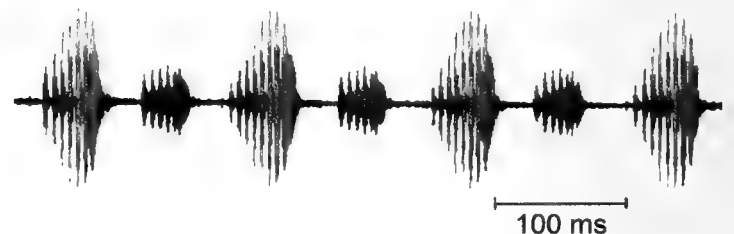


Fig. 2. Antiphonal calling of two tree frogs. The pulse groups with lower amplitude belong to the call of the partner further away from the microphone.

Towards midnight the number of calling frogs decreased as they began wandering away, until finally calling ended.

3.2. The Advertisement call

The advertisement calls consist of pulse groups (Figs. 1, 2), of which the number per call varied widely. In the recordings examined here a call comprises on average 28.79 pulse groups, with a range from 12 to 49 (Table

1). Depending on the number of pulse groups, the duration of the calls also varies considerably. The pulse groups are composed of an average of 8.55 pulses. Each

group begins with a very quiet pulse (Figs. 1, 2), after which the pulse amplitude rises continually, reaching a maximum with the penultimate or final pulse.

Table 1: Results of the statistical calculations. Significance level: *, $P < 0.1$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$. n.s. not significant.

Variable	<i>N</i>	r^2	Regression equation or $\bar{x} \pm \text{Std. Deviation}$
<i>H. intermedia</i> :			
Duration of pulse groups	28	0.75***	$y = 132.40 - 3.83x$
Interval between pulse groups	28	0.60***	$y = 182.30 - 5.87x$
Pulses / pulse group	28	0.06 n.s.	$\bar{x} = 8.55 \pm 0.97$
Pulse groups / call	28	0.01 n.s.	$\bar{x} = 28.79 \pm 11.72$
Call duration	28	0.09 n.s.	$\bar{x} = 4707.00 \pm 2157.00$
<i>H. a. arborea</i> :			
Duration of pulse groups	91	0.75***	$y = 125.10 - 3.02x$
Interval between pulse groups	92	0.57***	$y = 237.20 - 7.90x$
Pulses / pulse group	82	0.02 n.s.	$\bar{x} = 9.10 \pm 0.41$

The three parameters call duration, number of pulse groups per call and number of pulses per group were all unaffected by air temperature (Table 1). However, two others – pulse-group duration and inter-group interval – were negatively correlated with air temperature (Figs. 4, 5). These changes conform to linear regressions. The shortening of the pulse groups is brought about by an increase in the pulse repetition rate, associated with a truncation of the damped phase of the preceding pulse. When the air temperature rises from 9°C to 20°C, the pulse groups and intervals are shortened by 43% and 50%, respectively.

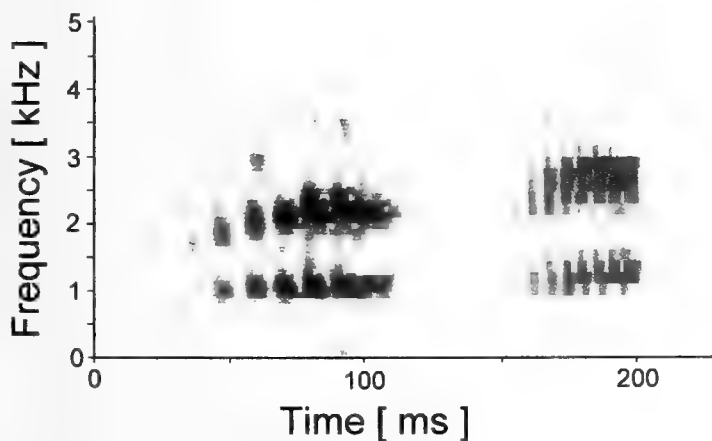
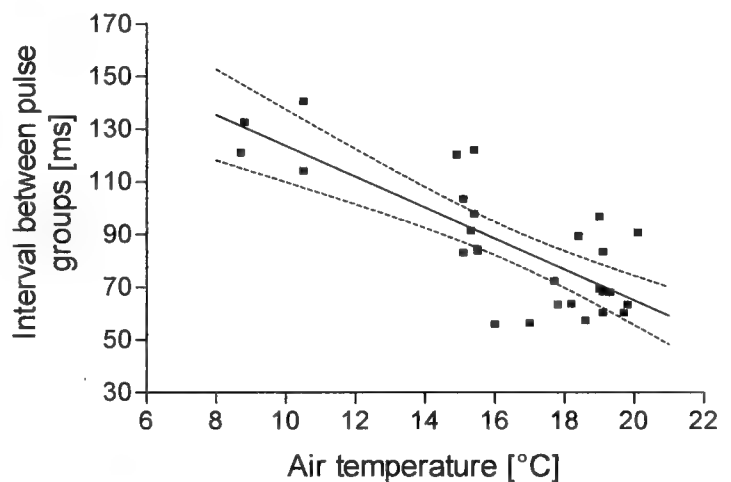
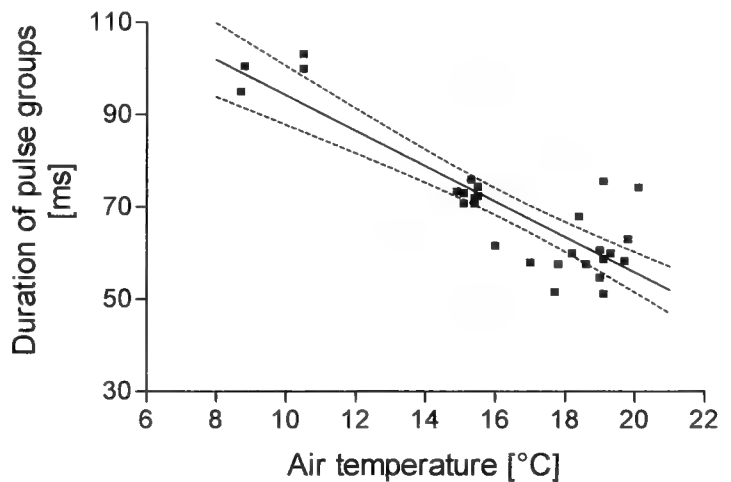


Fig. 3. Frequency spectrogram of two pulse groups, at the air temperatures 8.7°C (left) and 19.8°C (right).

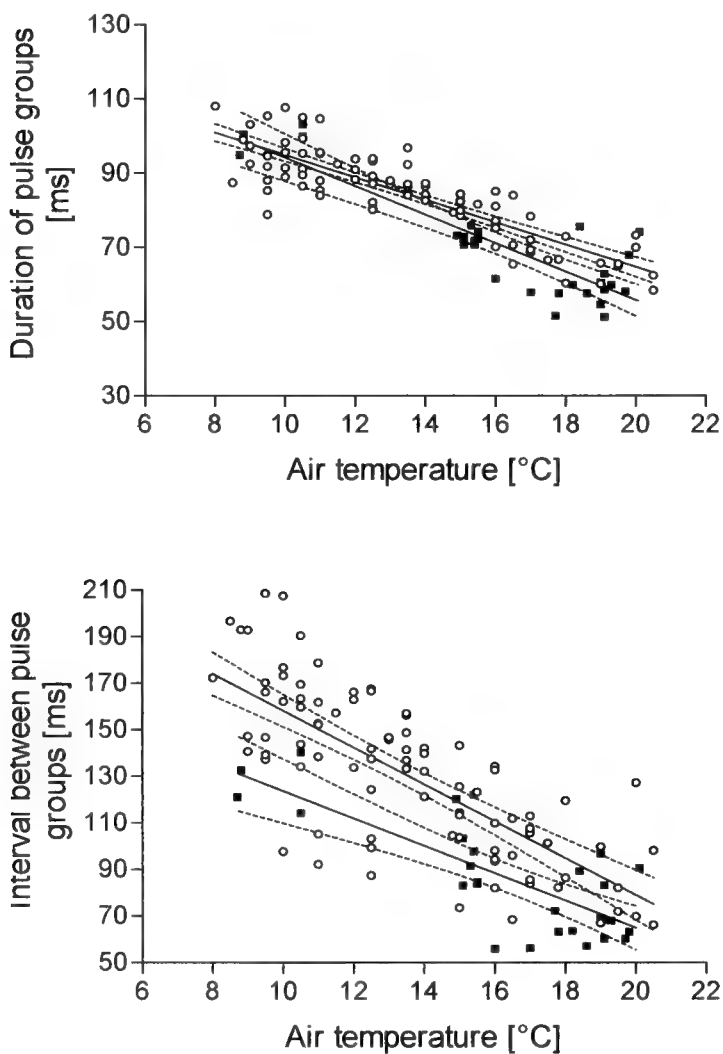
The frequency spectrum exhibits two temperature-dependent dominant frequency bands (Fig. 3). At 9°C air temperature the first lies between 900 and 1100 Hz, while the second is between 1600 and 2500 Hz. When the air temperature rises to 19.8°C, both bands shift upward by 50-100 Hz.



Figs. 4-5. Duration of the pulse groups (Fig. 4) and the intervals between the pulse groups (Fig. 5) as a function of air temperature. Regression line with 95% confidence interval.

3.3. Comparison between *H. intermedia* and *H. arborea*

Until the species *H. intermedia* was established, Italy was counted as part of the range of *H. a. arborea*. Hence a comparison of the advertisement calls of the two taxa seemed to be indicated. For comparison the data from tree frogs in southwestern Germany were used (SCHNEIDER 1967). Regarding the duration of the pulse groups, there are only minor differences between these species (Fig. 6). At 9°C air temperature the pulse-group durations calculated from the regression equations are 97.93 ms for *H. intermedia*, and 97.92 ms for *H. a. arborea* – the two values agree. At 20.0°C air temperature the corresponding values are 55.80 ms for *H. intermedia* and 64.70 ms for *H. a. arborea*. The difference is 8.90 ms. The statistical comparison of the linear regression models revealed that the slopes did not differ significantly (*H. intermedia* -3.80 ± 0.40 versus *H. a. arborea* -3.00 ± 0.20 ; ANOVA, $P > 0.05$), whereas the differences among the intercepts were significant (*H. intermedia* 132.40 ± 7.20 versus *H. a. arborea* 125.10 ± 2.60 ; ANOVA $P = 0.0002$).



Figs. 6-7. Duration of the pulse groups (Fig. 6) and intervals (Fig. 7) in *H. intermedia* (■) and *H. a. arborea* (○) as a function of air temperature. Regression lines with 95% confidence intervals.

In the case of the intervals between pulse groups the differences are somewhat greater. The results are as follows: for *H. intermedia*, 129.47 ms at 9°C air temperature and 64.90 ms at 20.0°C air temperature; for *H. a. arborea*, 166.10 ms and 79.20 ms at the same temperatures. The differences are thus 36.63 ms at 9°C and 14.30 ms at 20.0°C air temperature (Fig. 7; Table 1). Again the slopes did not differ between the two taxa (*H. intermedia* -5.70 ± 0.90 versus *H. a. arborea* -7.70 ± 0.70 ; ANOVA, $P > 0.05$), but the intercepts did (*H. intermedia* 182.30 ± 15.70 versus *H. a. arborea* 235.20 ± 10.00 ; ANOVA, $P < 0.0001$).

The comparison of means for pulses per pulse group revealed a statistically significant difference between the means of the two samples (*H. intermedia* 8.50 ± 0.18 versus *H. a. arborea* 9.10 ± 0.05 ; (mean \pm std. error) (ANOVA, $P = 0.0001$).

In the previous study on the calls of *H. a. arborea* (Schneider 1967) the statistics for the number of pulse groups per call and the call duration were not calculated, because these were not correlated with air temperature. Most of the calls were composed of 15-30 pulse groups. During the main spawning season the calls became much longer, comprising 100-180 pulse groups or occasionally as many as 244-362.

4. DISCUSSION

The advertisement call of *H. intermedia* has a structure typical of the *H. arborea* group. The duration of the pulse groups and the intervals between pulse groups are short, and both parameters are negatively correlated with air temperature. There are few pulses per group, and their number is uninfluenced by temperature (Table 2). In *H. intermedia* calls were recorded over a temperature span of 11.1°C. This broad range allows inferences

Table 2: Parameters of the advertisement calls of various tree frogs at 15°C air temperature. The values for *H. savignyi* and *H. meridionalis* (a Tenerife, b Camargue) are based on equations published by Schneider (1977).

Taxon	Duration of pulse groups [ms]	Interval [ms]	Pulses/pulse group [N]
<i>H. intermedia</i>	74.95	94.25	8.55
<i>H. a. arborea</i>	79.80	118.70	9.10
<i>H. savignyi</i>	147.95	194.19	19.92
<i>H. meridionalis</i>	431.82 ^a	2062.60 ^a	39.04 ^b

to be drawn about the changes in call features that are correlated with air temperature. There is some scatter in the values recorded between 16 and 20.1°C, which is probably ascribable to the temperature conditions. On the days when the calls were recorded, the air tempera-

ture was above the water temperature during the daytime, but became lower than that of the water at night. The decisive influence on amphibians is exerted by the temperature of the air, because it is the temperature on the head that determines calling behaviour, as found in *Bombina bombina* (SCHNEIDER 1976). However, when individual tree frogs were in close contact with the water while calling, the higher water temperature may have affected the calls to some extent.

Although some differences between the advertisement calls of *H. intermedia* and *H. a. arborea* are significant they are slight. The duration of the pulse groups is almost the same in both species, with no difference in the lower part of the temperature range and only a small one in the higher part. The confidence intervals overlap over a large proportion of the measurement region (Fig. 6). *H. intermedia* has 8.55 pulses per pulse group; although this is lower than the 9.10 pulses/group found for *H. a. arborea*, this difference does not noticeably affect the duration of the pulse groups. The main detectable difference is that of the intervals separating the pulse groups (Fig. 7). The intervals are somewhat shorter in *H. intermedia* than in *H. a. arborea*. The bioacoustic studies of the advertisement calls appear not to support convincingly the new species, *H. intermedia*.

That the differences between the advertisement calls of *H. intermedia* and *H. a. arborea* are quite small is best shown by comparison with the tree frogs *H. savignyi* and *H. meridionalis* (Table. 2). These two species have very specific advertisement calls, which distinguish them unequivocally from *H. a. arborea*. The original assignment of species status to these two tree frogs was based on the striking differences in their mating calls (SCHNEIDER 1967, 1968, SCHNEIDER & NEVO 1972). The specificity of the advertisement calls enables the females of *H. meridionalis* and *H. savignyi* to distinguish a conspecific male reliably from a male *H. a. arborea* (SCHNEIDER, 1982, SCHNEIDER et al. 1984). Conversely, the fact that the differences between the advertisement calls of *H. intermedia* and *H. a. arborea* are so slight raises the crucial question whether the females of the two species are able to distinguish between the advertisement calls of their own species and that of the other one.

According to NASCETTI et al. (1995), *H. intermedia* and *H. a. arborea* are parapatric in the east – the boundaries of their ranges coincide quite closely with the borders between Italy and Slovenia. Hence it is unlikely that the advertisement calls of the two species there would be more different from one another than they are in the populations studied here.

Acknowledgment. I thank Prof. Dr. Ulrich Sinsch, Universität Koblenz-Landau, for providing valuable assistance with statistical calculations.

REFERENCES

- BRZOSKA, J., SCHNEIDER, H. & NEVO, E. (1982): Territorial behavior and vocal response in male *Hyla arborea savignyi* (Amphibia: Anura). *Israel Journal of Zoology* **31**: 27-37.
- MERTENS, R. & WERMUTH, H. (1960). *Die Amphibien und Reptilien Europas*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.
- NASCETTI, G., LANZA, B. & BULLINI, L. (1995): Genetic data support the specific status of the Italian treefrog (Amphibia: Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia* **16**: 215-227.
- OLIVEIRA, M. E., PAILLETTE, M., ROSA, H. D. & CRESPO, E. G. (1991): A natural hybrid between *Hyla arborea* and *Hyla meridionalis* detected by mating calls. *Amphibia-Reptilia* **12**: 15-20.
- SCHNEIDER, H. (1966): Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* **57**: 119-136.
- SCHNEIDER, H. (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **57**: 174-189.
- SCHNEIDER, H. (1968): Bio-akustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **61**: 369-385.
- SCHNEIDER, H. (1974): Structure of the mating calls and relationships of the european tree frogs (Hylidae, Anura). *Oecologia* (Berlin) **14**: 99-110.
- SCHNEIDER, H. (1976): The effect of local heating on the calls of the fire-bellied toad, *Bombina bombina* (L.). *Behavioural Processes* **1**: 135-144.
- SCHNEIDER, H. (1977): Acoustic behavior and physiology of vocalization in the european tree frog, *Hyla arborea* (L.). Pp. 295-335 in: TAYLOR, D. H. & GUTTMAN, S. I. (eds.) *The reproductive biology of Amphibians*. Plenum Press Corp., New York, 295-335.
- SCHNEIDER, H. (1978): Der Paarungsruf des Teneriffa-Laubfrosches: Struktur, Variabilität und Beziehung zum Paarungsruf des Laubfrosches der Camargue (*Hyla meridionalis* Boettger, 1874, Anura, Amphibia). *Zoologischer Anzeiger, Jena* **201**: 273-288.
- SCHNEIDER, H. (1982): Phonotaxis bei Weibchen des Kanarischen Laubfrosches, *Hyla meridionalis*. *Zoologischer Anzeiger, Jena* **208**: 161-174.
- SCHNEIDER, H. & Inst. Wiss. Film (1985): Akustische Orientierung beim Weibchen des Mittelmeer-Laubfrosches. Film C 1500 des IWF, Göttingen 1983. Publikation von H. Schneider, Publikationen zu wissenschaftlichen Filmen, Sektion Biologie, Serie 17, Nr. 21/C 1500 (1985), 13 S.
- SCHNEIDER, H. & NEVO, E. (1972): Bio-acoustic study of the yellow-lemon treefrog, *Hyla arborea savignyi* Audouin. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung Physiologie* **76**: 497-506.
- SCHNEIDER, H., NEVO, E., HETH, G., SAMSON, S. & BRZOSKA, J. (1984): Auditory discrimination tests of female near eastern tree frogs and reevaluation of the systematic position (Amphibia, Hylidae). *Zoologischer Anzeiger, Jena* **213**: 306-312.

Author's address: Hans SCHNEIDER, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Institut für Zoologie, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloss, D-53115 Bonn, Germany
e-mail: drhschneider@vr-web.de

Received: 05.06.2003
Returned for Revision: 23.07.2003
Accepted: 20.08.2003
Corresponding editor: G. PETERS

Notes on Neotropical Alticinae (Coleoptera, Chrysomelidae)

Lev N. MEDVEDEV

Severtsov Inst. Ecol. & Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

Abstract: A list of Alticinae from Hispaniola is given with descriptions of one new genus and six new species, as well as one new species from Brasilia.

Key words: South America, flea beetles, taxonomy, biogeography, new taxa.

1. INTRODUCTION

The article proposed is based mostly on material collected by J. & S. Klapperich on the island of Hispaniola and deposited in the Basel Museum of Natural History; as well as one new species from Brasilia was found in the Stuttgart Natural History Museum.

The following abbreviations for depository locations are used:

NHMB – Naturhistorisches Museum, Basel

SMNS – Staatliches Museum fuer Naturkunde, Stuttgart

LM – author's collection.

2. TAXONOMY

2.1. Island of Hispaniola

Hirtasphaera Medvedev, gen. n.- (Fig. 1)

Description. Body elongate, distinctly flattened above. Head impunctate, frontal tubercles subquadrate, interantennal ridge high, frons narrow, as wide as eye, clypeus elevated posteriorly, vertex with longitudinal impressed line, eyes round. Antennae filiform, reaching middle of elytra. Prothorax transverse quadrangular, much narrower than elytra at base, all angles distinct, with setiferous pore, but not produced (Fig. 1), surface without transverse basal groove. Elytra elongate, impunctate, without basal convexity, with dense erect hairs. Epipleurae broad, horizontal, in lateral view seem only in anterior third. Prosternum flat, narrowed in middle. Mesosternum with hind margin arcuately emarginate. Metasternum neither marginate nor elevate anteriorly. Last abdominal sternite of male with dark longitudinal line. Hind femora twice as long as wide, hind tibia 1.5 times as long as width of femur, with small preapical tooth

followed with shallow excavation on outer margin. Spur short and thick. Hind tarsus: segment 1 about 2.5 times shorter than tibia, last segment globular on apex.

Diagnosis. This new genus is similar to *Asphaera* Chevrolat, 1842, but it differs well in pubescent elytra, not produced anterior angles of rather narrow prothorax and globular apex of last segment on hind tarsi. In any case, I don't know any species or genus in Oedionychini with pubescence on the elytra.

Type species: *Hirtasphaera hirsuta*, sp. n.

Hirtasphaera hirsuta L. Medvedev, sp. n. (Figs 2, 3)

Holotype (male): Dominican Republic, Constanza, 1250 m, 10. V. 1972, leg. J. & S. Klapperich (NHMB).

Paratypes: same locality, 1 male (LM), 1 female (NHMB).

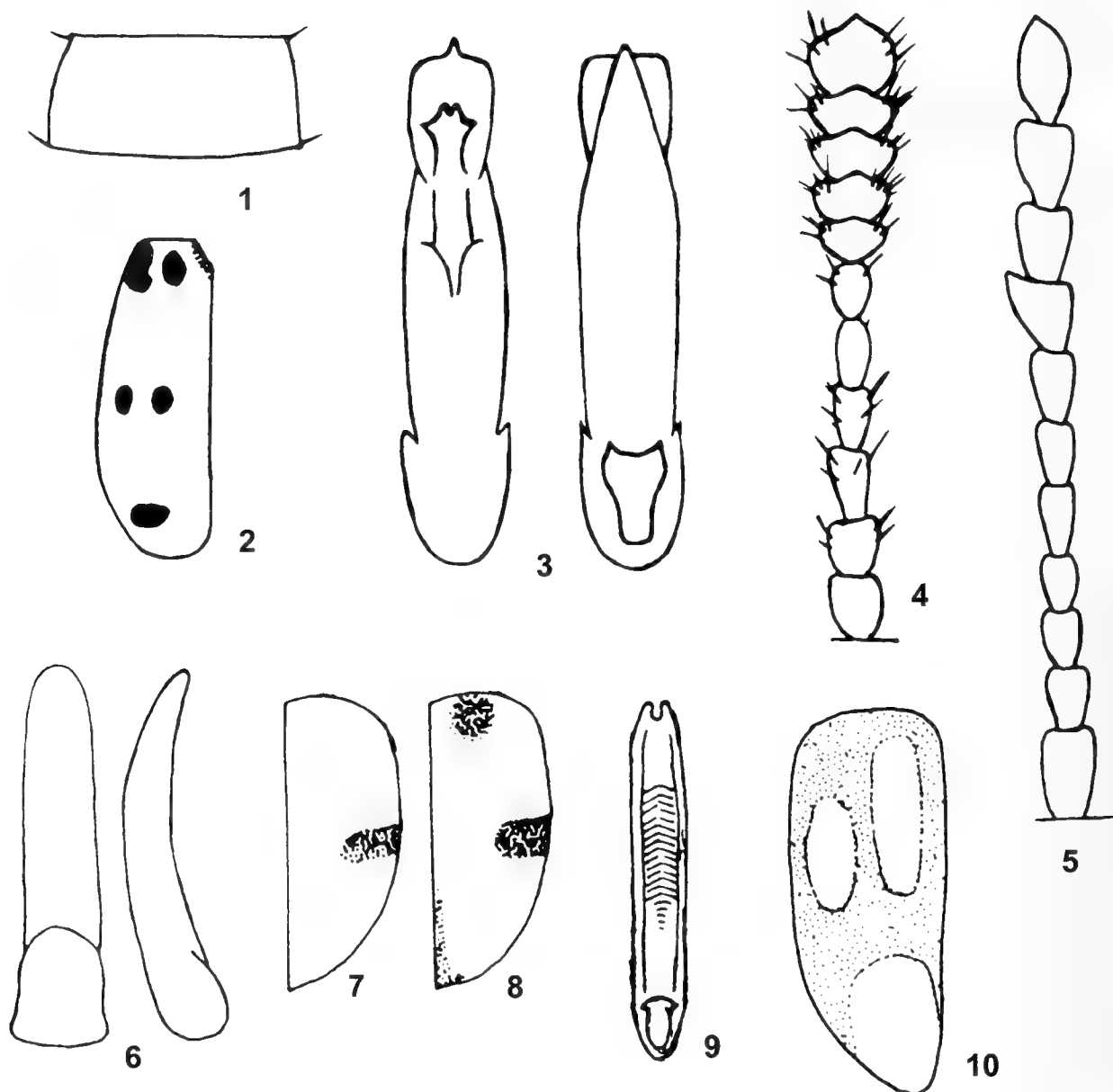
Description: Pale flavous; antennal segments 7-9, apical part of segment 6 and scutellum black, elytra with 5 dark metallic spots (2, 2, 1; Fig. 2) and narrow dark emargination around scutellum.

Head feebly shining, frontal tubercles with dense microsculpture. Proportions of antennal segments: 11-4-7-8-10-10-10-8-8-8-11. Prothorax 2.1 times as wide as long, anterior margin practically straight, lateral margins straight, subparallel, broadly explanate; surface impunctate, shining. Elytra 1.5 times as long as wide. Aedeagus – fig. 3. Length 6.4 mm, width 3.3 mm.

Homophaeta albicollis (Fabricius, 1787)

Material: Dominican Republic, Colonia, 1000 m, 18. III. 1972; leg. J. & S. Klapperich, 1 ex.; – Constanza, 7.VII. 1972, leg. J. & S. Klapperich, 1 ex. (NHMB).

General distribution: South America and West Indies, including Haiti and Dominican Republic (BLAKE 1931).



Figs. 1-3 *Hirtasphaera hirsuta*: 1 prothorax, 2 elytral pattern, 3 aedeagus dorsal and ventral.

Fig. 4 *Distigmoptera antennata*, antenna

Fig. 5 *Centralaphthona dominicana*, antenna

Fig. 6 *Apraea oculata*, aedeagus ventral and lateral

Figs. 7-9 *Leptophysa ornata*: 7 & 8 elytral pattern, 9 aedeagus ventral

Fig. 10 *Megistops sexmaculata*, elytral pattern

***Kuschelina cincta* (Olivier, 1789)**

Material: Dominican Republic, Colonia, 1000 m, 10.III.-21.IV.1972, leg. J. & S. Klapperich, 10 ex. (NHMB).

Remarks: This series includes both colour forms: with fulvous stripe in middle of elytra and fulvous type with blue apex of elytra.

General distribution: West Indies.

***Kuschelina purpurella* (Blake, 1940)**

Material: Dominican Republic, Colonia, 1000 m, 10-18.III.1972, leg. J. & S. Klapperich, 1 ex. (NHMB).

General distribution – Endemic to Hispaniola.

***Distigmoptera antennata* Medvedev, sp. n. (Fig. 4)**

Holotype: Dominican Republic, Cazabita, 1250 m, 17. X. 1971, leg. J. & S. Klapperich (NHMB).

Description: Dark brown to pitch brown with lighter coloured legs, antennal segment 5 white, prothorax almost black with dark brown hind margin. Pubescence dark on head and prothorax, white or fulvous on elytra.

Body robust. Head coarsely and rugosely punctate, frontal tubercles indistinct. Antennae short, reaching only humeral tubercles, covered with rather long erect hairs,

segments 1 and 2 thick, 3 as long as 2, but much thicker, 4 and 5 equal, shorter than 3, 6 the shortest and globular, 7-11 strongly widened, 7-10 transverse, 11 as long as wide (Fig. 4). Prothorax 1.3 times as wide as long, lateral margins almost straight, anterior angles acute and produced, hind margin arcuate, surface uneven, with two blunt tubercles in middle, divided with longitudinal impression; a few impressions also near hind angles and along base; disc very densely and coarsely punctate. Elytra 1.3 times as long as wide, slightly broadened to behind, with high basal convexity delimited behind with oblique impression, humerus strong, elytral rows of punctures deep, strong and regular, interspaces smooth, rather shining, flat or feebly convex. Length 2.3 mm.

Diagnosis. As in the genus, but with unusual colour of the antennae.

***Disonycha glabrata* (Fabricius, 1775)**

Material: Dominican Republic, Santo Domingo, 30 m, 6. XII. 1970, leg. J. & S. Klapperich, 1 ex. (NHMB).

General distribution: Widespread in North and South America, including West Indies.

***Disonycha texana* Schaeffer, 1919**

Material: Dominican Republic, Boca Chica, 10 m, 3. VI. 1972, leg. J. & S. Klapperich, 2 ex. (NHMB).

General distribution: Widespread in south-east USA and Mexico; according to BLAKE (1933) it might be a variation of *D. leptolineata* Blatchley, 1917. First record for Hispaniola.

***Systema basalis* Jackelin du Val, 1856**

Material: Dominican Republic, Santo Domingo, 30 m, 6.XII.1970, leg. J. & S. Klapperich, 7 ex. (NHMB).

General distribution: Widespread in West Indies, Central America.

***Centralaphthona elachia* (Blake, 1948)**

Material: Dominican Republic, Colonia, 1000 m, 18. III. 1972, leg. J. & S. Klapperich, 3 ex. (NHMB).

General distribution: Haiti (only 2 females were known); first record for Dominican Republic.

***Centralaphthona dominicana* Medvedev, sp. n. (Fig. 5)**

Holotype (male): Dominican Republic, Boca Chica, 10 m, 21.X. 1971, leg. J. & S. Klapperich (NHMB).

Paratypes: same locality, 6-21. X. 1971, leg. J. & S. Klapperich, 20 ex. (NHMB, 3 ex. - LM).

Description: Dark fulvous with antennal segments 5-11 pitch black.

Head impunctate, clypeus convex, interantennal ridge rather broad, flattened. Frontal tubercles sharply delimited, rounded-triangular, feebly convex. Antennae short, reaching a little behind humerus, segments 2-10 more or less subequal in length, 2-6 about 1.5 times as long as wide, next segments thickened and almost subquadrate; in male segment 8 triangularly widened (Fig. 5). Prothorax 1.5 times as wide as long, lateral margins almost straight; divergent to front and angulate in anterior fifth; surface shining, finely and sparsely punctate. Elytra 1.3 times as long as wide, slightly rounded on sides and broadly rounded on apex, with regular rows of fine punctures, very feeble in apical part and on sides; interspaces flat. Length 1.2-1.3 mm.

Diagnosis: This species belongs to the *C. insolita* group (*C. insolita* Melshemer 1847, *C. fulvipennis* Jacoby 1892 from continental North America and seven species from West Indies, described by BLAKE). They might be divided as follows:

Key

- 1(2) Upperside fulvous with dark pattern. Puerto Rico.
C. crucifera (Blake, 1964)
- 2(1) Upperside entirely fulvous.
- 3(4) Antennae fulvous with a few intermediate segments (6-9, 8-9 or 8-10) black.
C. fraterna (Blake, 1948), Haiti
C. elachia (Blake, 1948), Haiti
C. schwarzi (Blake, 1949) Cuba
- 4(3) Antennae without black intermediate segments.
- 5(6) Antennae pitch black with 4 basal segments fulvous; segment 8 triangularly widened in male. Length 1.2-1.3 mm. Dominican Republic.
C. dominicana, sp. n.
- 6(5) Antennae fulvous with slightly darkened apical segments;
segment 8 simple.
- 7(8) Body larger, about 1.8 mm. Puerto Rico.
C. inornata (Blake, 1949)
C. lepta (Blake, 1964)
- 8(7) Body small, about 0.3 mm. Cuba.
C. nana (Blake, 1949)

All these species were originally assigned to *Aphthona* Chevrolat, 1837 and later transferred to the genus *Centralaphthona* Bechyne, 1960. This Neotropical genus, being rather distinct, is very alike the Oriental genus *Manobidia* Chen, 1934.

***Homoschema buscki* Blake, 1950**

Material: Dominican Republic, Colonia, 1000 m, 18.III. – 21.IV.1972, leg. J. & S. Klapperich, 2 ex.; – Boca Chica, 10 m, 15.V.1971, leg. J. & S. Klapperich, 1 ex. (NHMB).

General distribution: This species was described from the Dominican Republic (Mt. St. Francisco) and was known only from the type series.

***Homoschema leucurum* Blake, 1950**

Material: Haiti, Kenskoff Pass, 800-2000 m, 13. XII. 1972, leg. J. & S. Klapperich, 3 ex. (NHMB).

General distribution: This species was described from Haiti (La Vanneau) and was known only from the type series.

***Leptophysa hispaniolae* (Blake, 1941)**

Material: Dominican Republic, Cazabita, 1250 m, 17. X. 1971, leg. J. & S. Klapperich, 15 ex. (NHMB).

General distribution – Endemic to Hispaniola.

***Apraea oculata* Medvedev, sp. n. (Fig. 6)**

Holotype (male): Dominican Republic, Bani, 65 m, 10. IX. 1972, leg. J. & S. Klapperich (NHMB).

Paratype: same locality, 30.IX.1972, leg. J. & S. Klapperich, 1 female (NHMB).

Description: Head behind antennae and upperside bronze, anterior part of head, antennae, underside and legs fulvous.

Body elongate ovate with elytra almost parallel-sided. Clypeus triangular, convex, impunctate. Eyes very large, frons narrow, about half of transverse diameter of eye, frontal tubercles indistinct, vertex finely and sparsely punctate. Antennae reaching anterior third of elytra, proportions of segments: 10-4-6-5-5-6-6-6-6-9. Prothorax twice as broad as long, narrowed anteriorly, with lateral margins feebly rounded, surface rather densely rounded-triangular, impunctate. Elytra 1.5 times as long as wide, with very feeble humeral tubercle, basal convexity absent, elytra rows quite regular, interstices moderately broad, finely punctate, flat on dorsum and feebly convex on sides. Segment 1 of anterior tarsi slightly widened in male. Aedeagus (Fig. 6) parallel-sided, rounded at apex, uniformly convex on underside. Length 2.9 mm.

Diagnosis: Resembles *A. fulgens* Blake 1963, but has very large eyes and extremely narrow frons.

***Apraea metallica* Medvedev, sp. n.**

Holotype (female): Dominican Republic, Bani, 65 m, 10. IX. 1972, leg. J. & S. Klapperich (NHMB).

Description: Head and upperside greenish blue, mouth parts, antennae (except darkened apical segments), underside and legs fulvous.

Body elongate ovate, moderately convex. Head shining, with large punctures, frontal tubercles poorly delimited, frons as broad as transverse diameter of eye. Antennae reaching middle of elytra, proportions of segments: 9-3-3-5-5-6-5-7-10-10-12. Prothorax twice as broad as long, narrowed anteriorly, with lateral margins feebly rounded, surface with large, but rather sparse punctures. Scutellum rounded-triangular, impunctate. Elytra 1.3 times as long as wide, feebly arcuate at sides, with feeble humeral tubercle and basal convexity; rows of punctures not quite regular, especially near suture, interstices broad and flat, inner interstices with more or less distinct fine punctures. Abdominal sternites punctate, microsculptured and pubescent. Length 2.7 mm.

Diagnosis: This species belongs to the group with metallic upperside and is near *A. fulgens* Blake 1963 from Haiti, but differs in not quite regular elytral rows of punctures and blue coloration of upperside.

***Leptophysa ornata* Medvedev, sp. n. (Figs 7-9)**

Holotype (male) and 6 paratypes (females): Dominican Republic, Cazabita, 1250 m, 17. X. 1971, leg. J. & S. Klapperich, (NHMB, 1 ex. – LM).

Description: Red fulvous, elytra with piceous pattern: transverse spot in middle of lateral margin and often with rounded spot at base near scutellum, hind part of suture and extreme apex (Figs. 7, 8); prothorax more or less darkened in middle.

Head long and narrow, clypeus long, triangular, flat, not punctate; frontal tubercles subquadrate, flat, and poorly delimited, vertex with a few fine punctures. Antennae reaching almost middle of elytra, proportions of segments: 15-9-10-13-14-14-13-12-12-11-13. Prothorax 1.35 times as wide as long, lateral margins straight, restricted before base, basal groove distinct, but not sharp, surface shining, rather densely punctate, interspaces very finely microsculptured. Elytra 1.4-1.45 times as long as wide, widened posteriorly, with distinct basal convexity and shallow impression behind base, rows of punctures quite regular, feeble on apical slope, interspaces smooth, feebly convex anteriorly, flat behind middle. Aedeagus (Fig. 9) thin and long, split at apex, underside with longitudinal impressed stripe covered with transverse wrinkles in middle part. Anterior coxal cavities open. Length of male 2.4 mm, of female 2.5-2.8 mm.

Diagnosis: This is the fourth species of the genus from Hispaniola, which differs well in maculate elytra, entirely fulvous antennae and unusual structure of the aedeagus. Other species from this island have entirely fulvous (*L. hispaniolae* Blake, 1941, *L. hottensis* Blake, 1948) or piceous (*L. punctatissima* Blake, 1964) upperside. A new species resembles *L. rugosa* Blake from Jamaica, which however has irregular rows of punctures and larger size.

***Strabala ferruginea* (Olivier, 1808)**

Material: Dominican Republic, Colonia, 1000 m, 18.III.1972, leg. J. & S. Klapperich, 2 ex.; – Constanza, 1250 m, 10.V.1972, leg. J. & S. Klapperich, 1 ex. (NHMB).

General distribution: Endemic to Hispaniola.

***Macrohaltica jamaicensis* (Fabricius, 1792)**

Material: Constanza, 1250 m, 16.VI.1972, leg. J. & S. Klapperich, 1 ex. (NHMB).

General distribution: Widespread in West Indies and Central America.

***Chaetocnema obesula* Leconte, 1878**

Material: Dominican Republic, Colonia, 1000 m, 18.III.1972, leg. J. & S. Klapperich, 3 ex. (NHMB).

General distribution: Widespread in West Indies, Central America and south-eastern USA.

2.2. Brasilia

***Megistops sexmaculata* Medvedev, sp. n. (Fig. 10)**

Holotype: Brasilia, Corumba, Matt. Grosso (SMNS).

Description: Body fulvous, elytra dark brown with 3 large fulvous spots (2, 1): anterior internal spot elongate ovate and reaching middle of elytra, anterior external spot is placed between humeral tubercle and middle, posterior spot occupies practically all apical third (Fig. 10).

Body elongate ovate, 1.7 times as long as wide; upperside dull. Eyes only slightly separated on vertex, frons

in form of equidistant triangle, finely and densely punctate behind frontal tubercles, feebly convex, well separated from each other and behind, impunctate, microsculptured. Antennae reaching a little behind humeral tubercles, proportions of segments: 15-6-8-11-12-10-10-10-10-10-10. Prothorax 2.5 times as wide at base as long, narrowed anteriorly, slightly rounded on sides, with thickened and more or less oblique anterior angles, surface alutaceous, thickly and finely, partly rugosely punctate. Scutellum triangular, microsculptured, impunctate. Elytra 1.4 times as long as wide, dull, finely punctate, with very dense microsculpture. Hind tibia curved, widened to apex, spur broad, with feebly developed teeth, almost truncate. Length 4 mm.

Diagnosis: This species belongs to a group with dark elytra with pale spots, but all known species have 10 or 4 spots. This species is mostly near to *M. quadrinotata* Boheman, 1859, but differs, except number of spots, with short and broad spur on hind tibia.

Acknowledgements. I am grateful to Dr. M. Brancucci and Dr. W. Schawaller for the opportunity to study this interesting material.

REFERENCES

- BLAKE D. (1931): Notes on West Indian and Central American flea-beetles (*Halticinae*). Bulletin Brooklyn Entomological Society **26**(2): 76-83.
BLAKE D. (1933): Revision of the beetles of the genus *Disonycha* occurring in America north of Mexico. Proceeding U. S. Natural Museum **82**(28): 1-66.

Author's address: Lev N. MEDVEDEV: Severtsov Inst.Ecol.& Evolution, Russian Academy of Sciences, 33 Leninskiy Prospect, RUS-117071 Moskwa, Russia, e-mail: vladmed@online.ru

Received: 03.05.2002

Accepted: 03.01.2003

Revised: 14.12.2003

Corresponding editor: M. SCHMITT

Notes on the Bats (Chiroptera) Collected by the Joint Ethiopian-Russian Biological Expedition, with Remarks on Their Systematics, Distribution, and Ecology

Leonid A. LAVRENCHENKO¹⁾, Sergei V. KRUSKOP²⁾ & Petr N. MOROZOV¹⁾

¹⁾ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

²⁾ Zoological Museum of Moscow State University, Moscow, Russia

Abstract. New records are reported for 30 species of Ethiopian bats collected by the Joint Ethiopian-Russian Biological Expedition. *Myonycteris torquata* and *Pipistrellus aero* are recorded for the first time from Ethiopia. Principal new localities are reported for ten species, including *Stenonycteris lanosus*, *Lissonycteris angolensis*, *Hypsignathus monstrosus*, *Micropteropus pusillus*, *Nycteris thebaica*, *Triaenops persicus*, *Myotis scotti*, *M. welwitschii*, *Pipistrellus rusticus* and *Laephotis wintoni*. Selected external and cranial measurements, information on habitat associations and reproduction are given for most species. Generally, the local faunas of Microchiroptera of Ethiopian montane forests are impoverished. Nevertheless, both of the only known endemic species, *Myotis scotti* and *Plecotus balensis*, being putative derivatives of Palaearctic lineages, inhabit this environment. A checklist of 77 bat species known to date from the territory of Ethiopia is provided in the Appendix.

Key words. Systematics, biogeography, biodiversity, Ethiopia.

1. INTRODUCTION

The bat fauna of the African continent has been investigated for many decades. However, despite the huge collection material deposited in various museums, our knowledge about African bats still is very fragmentary. Most of the recent expeditions have yielded new faunistic records (BAETEN et al. 1984; RAUTENBACH et al. 1985; CLAESSEN & DE VREE 1991; HELLER et al. 1994), and sometimes even species new to science (e.g. KOCK et al. 2000; EGER & SCHLITZER 2001; FAHR et al. 2002).

Ethiopia reflects the situation of bat investigations in the Afrotropics in general. A full checklist of Ethiopian bats was first compiled in the 1970-s (LARGEN et al. 1974), and subsequently supplemented by new findings (YALDEN et al. 1996). Although this list of species seems to be fairly complete, the possibility of discovering species new to the country, and/or new to science, persists. The territory of the country is not entirely surveyed, especially taking into account its geographical heterogeneity. Ethiopia occupies a unique geographical position between East and North Africa, thus its fauna demonstrates a combination of Afrotropical and southern Palaearctic elements. Most of the territory of the country is covered with mountain massifs, separated from each other by lowlands, including the Rift Valley, which is the main zoogeographical barrier within the country. In accordance with this geomorphological diversity, the Ethiopian fauna is characterised by a high level of endemism. At present, 34 mammalian species are considered to be

endemic to Ethiopia (YALDEN et al. 1996; KRUSKOP & LAVRENCHENKO 2000; LAVRENCHENKO 2003) and this list probably is not final. Thus, further investigations of the bat fauna seem to be necessary, as well as the publication of the data already collected.

During the past several years, series of bats were collected by the Joint Ethiopian-Russian Biological Expedition; some of them were subsequently transferred to the Zoological Museum of the Moscow State University. This collection contains, amongst others, some new faunistic findings at localities considerably distant from previously known sites, and also some interesting species which are rare in scientific collections. One specimen from this material was used as the holotype for the description of a new species (KRUSKOP & LAVRENCHENKO 2000). The taxonomic position of some bats is doubtful and needs further revision.

2. MATERIAL AND METHODS

The codens used for institutions in which the voucher specimens are deposited are as follows: BMNP - Bale Mountains National Park Museum, Dinshu, Ethiopia; HZMS - Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, Kent, UK; MRAC - Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, Tervuren, Belgium; LIVM - Liverpool Museum, UK; HSUE - Natural History Museum, Addis Ababa, Ethiopia; ZMAS - Zoological Museum of St. Petersburg Zoological Institute, Russia; ZMUM - Zoological Museum of Moscow State University, Russia.

The material came from the following 14 localities (mapped in Fig. 1):

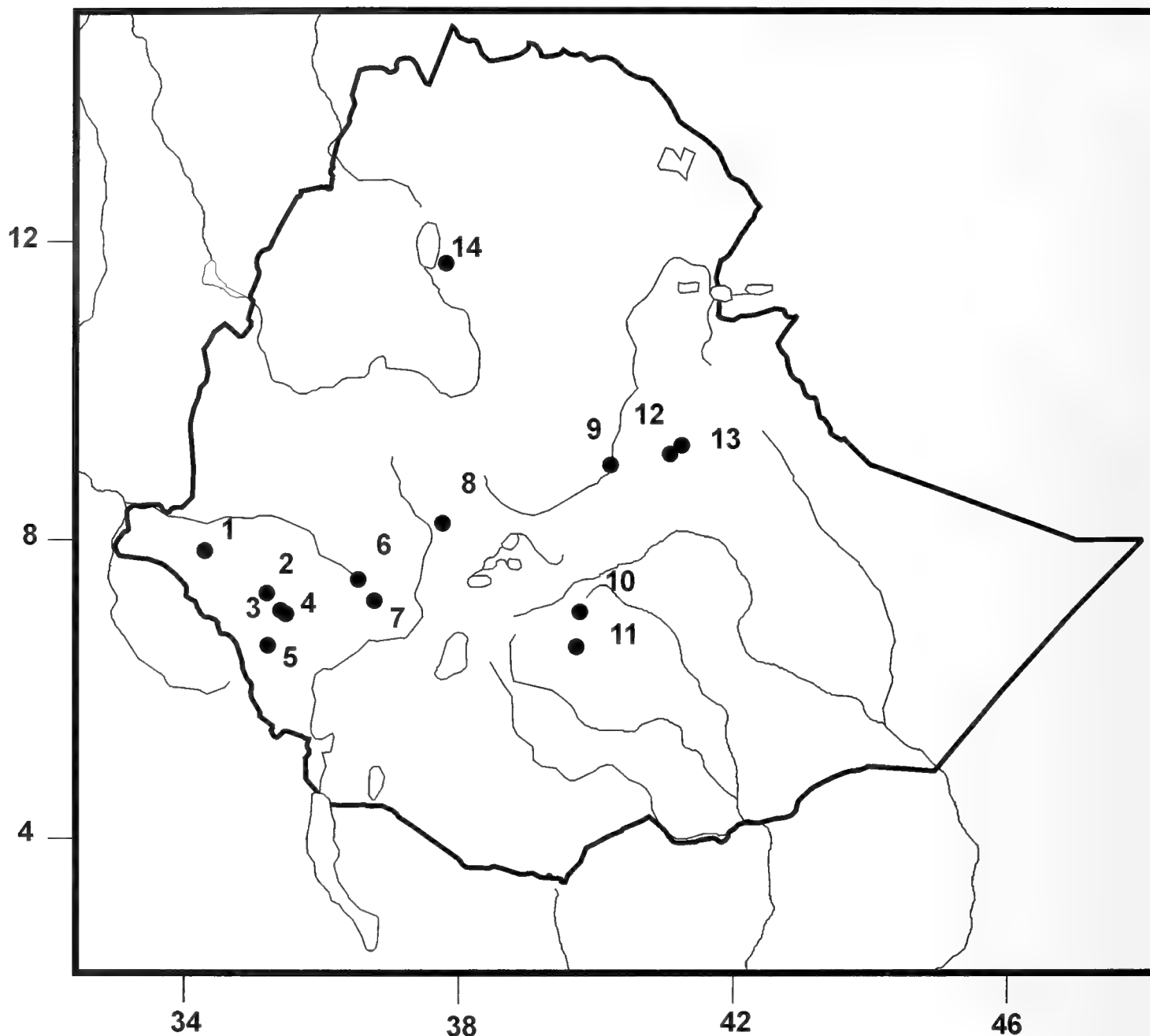


Fig. 1: Map of Ethiopia showing localities from which bats were collected during this study. The names, co-ordinates and altitudes of these localities are given in the text.

1. Gambela, Middle Alvero Valley, 30 km W of Abobo, and Tata Lake — 07°55'N 34°19'E, 440 m ASL

2. Godare Forest, Dushi Area, Yamboshi River — 07°21'N 35°13'E, 1200 m ASL

3. Beko River, between Mizan-Teferi and Tepi, and 3a. Beko River's tributary — 07°07'N 35°25'E, 1300 m ASL

4. Sheko Forest — 07°04'N 35°30'E, 1930 m ASL

5. Koi River, 37 km SW of the Bebekka Coffee Farm — 06°39'N 35°14'E, 1130 m ASL

6. Beletta Forest, 38 km SW of Jimma — 07°32'N 36°33'E, 2050 m ASL

7. Middle Godjeb Valley — 07°15'N 36°47'E, 1220 m ASL

8. Welkite — 08°17'N 37°47'E, 2070 m ASL

9. 15 km NE of Awash settlement — 09°04'N 40°14'E, 1000 m ASL

10. Bale Mountains National Park, Dinshu Hill — 07°06'N 39°47'E, 3170 m ASL

11. Bale Mountains National Park, Harenna Forest: Shawe River — 06°38'N 39°44'E, 1935 m ASL and 11a. Shisha River — 06°27'N 39°44'E, 1680 m ASL

12. Hirna — 09°13'N 41°06'E, 1940 m ASL

13. Chercher Mountains, between Hirna and Deder — 09°20'N 41°16'E, 2700 m ASL

14. Vanzaye, shore of the Gumara River, 43 km NE of Bahr-Dar — 11°47'N 37°43'E, 1750 m ASL

Geographic co-ordinates were taken using maps of the Ethiopian Mapping Agency (1979) published by the Topographic Centre, Washington.

At all trapping sites, we used mainly fine thread mist-nets set across presumed bat flyways: forest paths, small streams and cave entrances. We used four-shelved mist nets, 7×2 metres, with mesh size 1.6 mm. Visual observations were conducted at dusk and at night with the aid of electric torches and a QMC mini narrow-band heterodyne ultrasound detector (the latter was used only during the work in Bale Mountains National Park). Data of field observations of selected species were provided only in cases when observed individuals originated from aggregations (e.g., roosting colonies) from which reference material was available. Because bats were not the main study object in some of the expeditions and, eventually, were collected as a "by-product" of surveys of other mammal groups, the recorded data on the habitat and circumstances of their capture is not always uniformly detailed. Hence, in the following text such information is represented mainly for poorly known species or in cases when it differs from previously published data. The following external measurements were taken by digital callipers to the nearest 0.1 mm: B – body length (from tip of muzzle to anus); T – tail length (from anus to last vertebra); FA – forearm length; EAR – ear length from the lower border of the external auditory meatus (posterior to the tragus) to the tip of the pinna; HF – hind foot length (excluding claws). Most of the external measurements were taken post-mortem from freshly sacrificed specimens, with the exception of Megadermatidae and Nycteridae species, which were measured in museum collections. Cranial and dental measurements were measured with electronic callipers to the nearest 0.01 mm and included: TLS – total length of skull (distance between front of canine and occiput in species belonging to Rhinolophidae *s. l.* and distance between the anterior alveolus margin of I1 and the occiput in the case of other families); CCL – condylocanine length (distance between front of canine and ipsilateral condylus occipitalis); POC – postorbital constriction; MW – mastoid width (between the outermost extremities of the base of the skull at the level of the auditory bulla); CC – canine width (between outer margins of upper canines); MM – molar width (between outer margins of posterior upper molars); CM3 – length of maxillary toothrow (at outer crowns); ML – length of mandible (distance between I₁ alveolus margin and articular process). Two additional measurements: C – length of upper canine cingulum, and OH – height of the occiput, were used for determination of *Pipistrellus* species. Selected specimens were weighed to the nearest 0.1 g (W). In selected cases, principal component analyses (PCA) were performed on standardised cranial measurements using the Factor Analysis Module of the statistical package STATISTICA 5.11 (StatSoft, Inc.) for confirmation of identification.

We also considered useful to provide lists of specimens used as comparative material in some problematic cases, in addition to the lists of Ethiopian specimens themselves. Unfortunately, some species are represented by specimens fixed in formalin (e.g. specimens of *Neoromicia capensis*)

or which spent a long time in fixative (e.g. *Nycteris* and Megadermatid species), and their conditions do not allow to extract skulls without serious risk to damage them. Because of these circumstances we do not provide cranial measurements for several species.

3. SPECIES RECORDS, DISTRIBUTION, TAXONOMIC AND ECOLOGICAL NOTES

Rousettus aegyptiacus (E. Geoffroy, 1810)

Material: Bale Mountains National Park, Hareenna Forest, Shawe River, 11-14 January 1996, 2 adult females, 1 embryo; Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 3 May 1997, 1 subadult female; Beko River, between Mizan-Teferi and Tepi, 25 March 1999, 1 adult female, 1 adult male; 07 October 2000, 1 adult male; Western Hararge, Hirna, 19 September 2000, 1 adult male (3 in alcohol, 4 skins with skulls, 1 embryo in alcohol, ZMUM S-165176, 165179, 165372, 165534, 167277-278, 168981-982).

Ecological remarks: In the Hareenna Forest, the animals were captured in primary evergreen forest over a stream. Both adult females were pregnant: one was at the early stage of pregnancy, while the other contained a well developed embryo.

In March 1999, a huge colony of this species was found under the bridge across the Beko River. This bridge is ca. 20 m long and is made of 20 concrete orthogonal sections. The height above the water is about 8 meters. While the lateral sections were inhabited by just 100-200 individuals each, the other sections were filled entirely by hundreds of animals. The whole colony contained about 10,000 individuals of both sexes. Amongst the masses of adults, there were "kindergartens" – conspicuous aggregations of blackish juveniles and pink neonates. Some neonates constantly kept with females and were carried by them from place to place. Young animals from the "kindergartens" relatively frequently fell down from the bridge ceiling. In this case, half-grown animals glided to the wall of the construction and then returned to the colony; younger individuals were carried away by the water current (5 animals per hour on average). About 30 minutes before sunset, activity in the colony began to increase: sounds produced by individual bats merged together; ca. 100 animals were observed flying simultaneously under the bridge. Within 15-20 minutes of sunset, most adults left the roost. Animals flew away along the river canyon, using it as the main path, and only a few bats were observed over the bridge.

Stenonycteris lanosus (Thomas, 1906)

Material: Bale Mountains National Park, Hareenna Forest, Shawe River, 11-14 January 1996, 7 subadult and

adult females, 3 males; Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 8 April 1997, 1 adult female; 2-4 May 1997, 3 adult females, 1 adult male; 8-12 April 1998, 2 adult males (8 in alcohol, 9 skins with skulls, ZMUM S-165172-175, 165177-178, 165180, 165369-371, 165373-374, 165528-530, 165954-955).

Distribution remarks: This rousettine species was considered as relatively rarely captured (KINGDON 1974), and in Ethiopia it was found only in the Beletta Forest, Dorse, Affalo and somewhere in Shoa (LARGEN et al. 1974; YALDEN et al. 1996). However, we found this species to be one of the most common fruit-bats in the Harenna and Beletta Forests, where sometimes it was rather numerous. Amongst these sites, the Harenna Forest is a new locality for this species in Ethiopia and the first in this country situated to the east of the Rift Valley.

Taxonomic remarks: Although the current bat taxonomy usually includes the species *lanosus* in the genus *Rousettus* (e.g. KOOPMAN 1994), molecular data suggest that *Stenonycteris* may be a member of the endemic African clade, also including *Myonycteris*, *Megaloglossus* and *Lissonycteris*, but not *Rousettus* s. str. (ALVAREZ et al. 1999; JUSTE et al. 1999; ROMAGNOLI & SPRINGER 2000).

Ecological remarks: All individuals were collected in various types of Afromontane forest. Pregnant females were caught in the beginning of May and in the middle of January, suggesting at least an extended reproductive chronology (sensu HAPPOLD & HAPPOLD 1990) which may be bimodal.

Lissonycteris angolensis (Bocage, 1898)

Material: Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 13 April - 4 May 1997, 6 adult females, 1 subadult and 7 adult males, 10 March - 8 April 1998, 1 subadult and 4 adult females, 1 subadult and 3 adult males; Bale Mountains National Park, Harenna Forest, Shisha River, 15 January 1996, 1 male; Southern Region, Sheko Forest, 23 March 1999, 1 adult male (19 in alcohol, 7 skins with skulls, ZMUM S-165353-366, 165531, 165949-953, 166093, 166095-097, 167281).

Distribution remarks: This fruit-bat was formerly known in Ethiopia only in Nur Mohammed and near the Didessa, Doki and Shisha Rivers (LARGEN et al. 1974; YALDEN et al. 1996). According to our data this species is more widespread in the south-western part of the country than known before.

Taxonomic remarks: *Lissonycteris* resembles another fruit bat, *Myonycteris*. Both are short-muzzled and their males have «collars» of elongated hairs. All our specimens have longer forearms (69-81 mm vs. 54-68 mm [KOOPMAN 1994]) and larger dental proportions than *M. torquata* which is widely distributed and the only *Myonycteris* species likely to occur in Ethiopia. *Lissonycte-*

ris, treated as a subgenus of *Rousettus* by KOOPMAN (1994) and as a subgenus of *Myonycteris* by PETERSON et al. (1995), is somewhat intermediate between these two taxa. KINGDON (1974) and BAETEN et al. (1984) treated it as a separate genus, and this point of view is strongly supported by DNA analyses (JUSTE et al. 1997; ALVAREZ et al. 1999).

LARGEN et al. (1974) suggested that in Ethiopia *Lissonycteris* is represented by *L. a. ruwenzorii* (Eisentraut, 1965), but BERGMANS (1997) described a distinct subspecies from this region, *L. a. petrea*. All our specimens correspond to *petrea* in all measurements (only FA has a somewhat larger size variability) and on the average are smaller than *ruwenzorii*.

Differences in pelage colour were observed. Most of our specimens are more or less uniformly brown, with brown or reddish-brown collars. However, two adult males from the Sheko Forest and one from the Beletta Forest, are uniformly grey, almost without brown shades, with grey collars. We did not find any published description of such variation; it cannot be connected with geographical variability. Perhaps, the amount of brown in the coloration is correlated with the physiological state of the animals.

Ecological remarks: The specimens were caught in various forested areas - from *Podocarpus* forest to *Eucalyptus* and *Pinus* plantations. Females in the mid stages of pregnancy were captured at the end of April - beginning of May, but less than half of the adult females were pregnant.

Myonycteris torquata (Dobson, 1878)

Material: Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 9 March 1998, 1 subadult male (1 in alcohol with extracted skull, ZMUM S-166094).

Comparative material: Guinea, Kindia, 17 July 1986, 1 male (1 in alcohol, ZMUM S-142370).

Distribution remarks: This is the first record of this otherwise widely distributed Western and Central African species in Ethiopia, ca. 500 km northeast from the previously known range.

Taxonomic remarks: *Myonycteris* seems to be the closest relative of *Lissonycteris* (see comments above), which is particularly corroborated by the fact that the specimen S-166094 was initially identified as a young *Lissonycteris angolensis*. However, a thorough comparison with other available specimens of the latter species confirms significant differences. The mentioned animal has a distinctly shorter forearm (64.8 mm vs. 69-81 in *Lissonycteris*, including subadult individuals). It also has smaller cranio-dental proportions (Fig. 2), except the postorbital breadth which is larger than in most of

the measured *L. angolensis*. The skull of S-166094 looks proportionally shorter than in *L. angolensis*, but with wider frontal part, which is less depressed. It also differs in having more bulbous braincase and narrower postdental palate. The tooth row is distinctly shorter, but the teeth themselves are of comparable size (cusp lengths of P4 and M1 2.49 mm and 2.03 mm vs. 2.09-2.53 mm and 1.87-2.38 mm respectively in *L. angolensis*), thus the whole tooth row looks more compressed than in *Lissonycteris*. Externally S-166094 differs in narrower muzzle and shorter and smoother pelage, which is especially evident on the throat. At the same time this individual looks similar to the *Myonycteris* specimen from Guinea, which differs by slightly more gracile constitution and smaller, but comparable size (forearm 60.4 mm, CM2 13.1 mm).

Specimen S-166094 corresponds to *Myonycteris torquata* as described by BERGMANS (1997) in most measurements, with the exception of molar width and upper tooth row length which are slightly larger, and distinctly smaller than *Lissonycteris angolensis petrea* and even than *M. relicta* Bergmans, 1980. It also possesses such qualitative features of *M. torquata* as almost naked distal third of tibia, unwebbed toes of hind foot and only slightly separated inner and outer ridges on large lower premolars.

Hypsignathus monstrosus H. Allen, 1861

Material: Godare Forest, Dushi Area, Yamboshi River, October 2000, 2 adult females (1 in alcohol, 1 skin with skull, ZMUM S-168899-900).

Distribution remarks: This is the second record of the species in Ethiopia, previously known only from the Manera Forest (LARGEN et al. 1974). However, the latter record was questioned by BERGMANS (1989), who said that he could not find any reference material. Thus our specimens probably represent the first documented record of *Hypsignathus* from Ethiopia.

Ecological remarks: The captured individuals seemed to have come from a sparse aggregation distributed along the Yamboshi River in primary riverine forest. At least ten animals were recorded vocalizing at this locality.

Epomophorus gambianus (Ogilby, 1835)

Material: Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 22 April 1997, 1 adult female; 2-4 May 1997, 1 adult female, 1 subadult male; 9-12 March 1998, 2 adult females; 8 April 1998, 2 females; left slope of the Godjeb River Valley, 18 March 1998, 1 adult female and 1 newborn male; Koi River, 37 km SW of Bebeke, 9-10 March 1999, 2 adult females, 1 juv. male; Godare Forest, Dushi Area, Yamboshi River, 07 October 2000, 1 adult female (10 in alcohol, 3 skins with skulls + 1 carcass in alcohol, ZMUM S-165367-368, 165375, 166089-092, 165945-946, 167227-228, 167276, 168894).

Comparative material: *Epomophorus wahlbergi* (Sundevall, 1846): Kenya, specific locality unknown, 1976, 2 females (2 in alcohol, ZMUM S-135804-805).

Taxonomic remarks: Most of our specimens had forearm lengths in the ranges exemplified by *Epomophorus gambianus* and *E. wahlbergi* (Tab. 1), but all individuals for which it was possible to examine the palatal ridges had two post-dental ridges (which is characteristic of *E. gambianus*) as opposed to one post-dental ridge (which distinguishes *E. wahlbergi* from all other species of *Epomophorus*) (Hayman & Hill 1971; Claessen & De Vree 1991).

Ecological remarks: The species was captured in montane (Beletta), lowland (Godare) and riverine (Godjeb, Koi) forests. Two females with newborns were captured in the middle of March. A single female in the mid stage of pregnancy was caught at the beginning of May.

Micropteropus pusillus (Peters, 1868)

Material: 30 km W of Abobo, Alvero River, 440 m ASL, 29 November 1986, 1 adult male, 17 February 1987, 1 adult male; left slope of the Godjeb River Valley, 16-19 March 1998, 6 adult and 2 subadult males; Koi River, 37 km SW of Bebeke, 9-12 March 1999, 2 subadult females, 1 subadult male; Western Hararge, Hirna, 19 September 2000, 2 adult females; Southern Region, Sheko Forest, 5-23 March 1999, 2 adult females (14 in alcohol, 3 skins with skulls, ZMUM 163596-597, 165959, 166082-088, 167214-216, 167279-280, 168920-921).

Distribution remarks: The specimen from Hirna is the first record from that part of Ethiopia which is east of the Rift Valley. Furthermore, Hirna is now the most easterly locality in the known geographic range of this species.

Ecological remarks: This species was captured in open woodlands, riverine and montane forests. One lactating female was captured in the middle of September.

Cardioderma cor (Peters, 1872)

Material: Awash National Park, 15 km NE of Awash settlement, 17 July 1994, 1 adult female (1 in alcohol, ZMUM S-163600).

Ecological remarks: The single specimen was caught in a rodent snap-trap placed on the ground in *Acacia* savanna. According to VAUGHAN (1976) and CSADA (1996), *Cardioderma cor* takes most of its prey directly off the ground (at least during the dry season) and flightless arthropods probably make up a large part of its diet. The female was pregnant with a single embryo (crown-rump length: 32 mm).

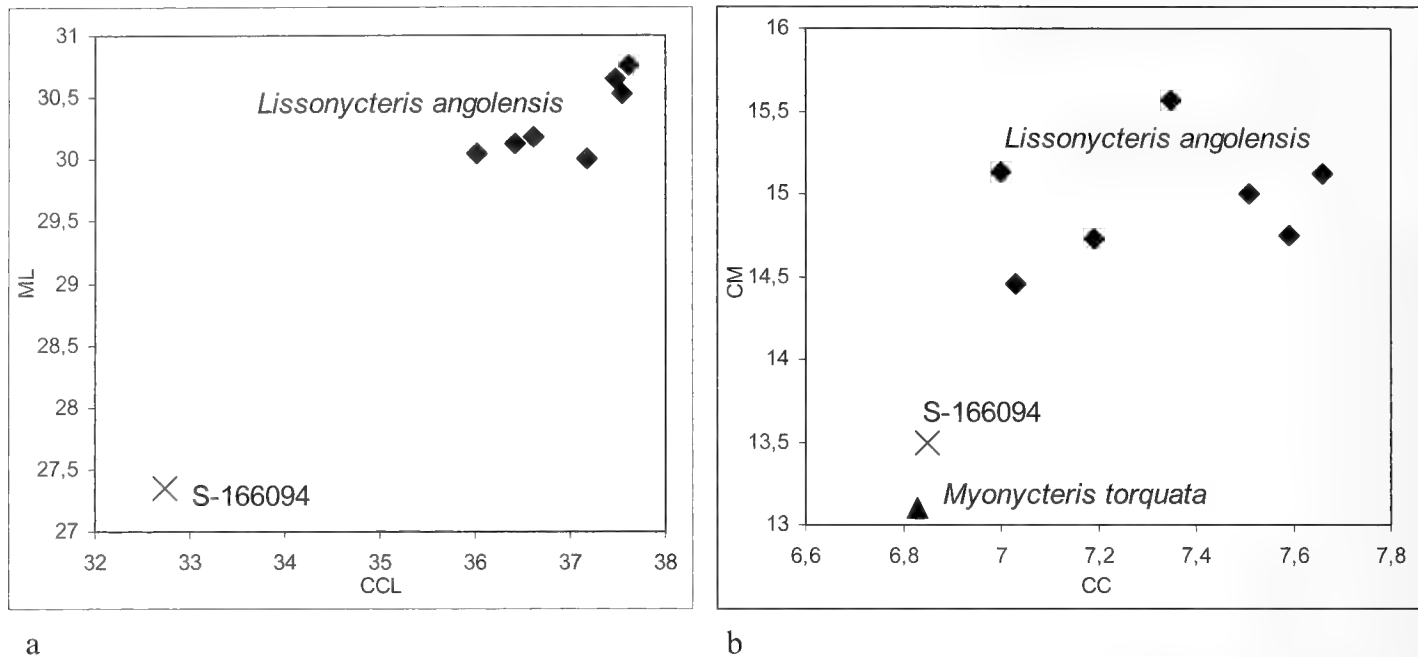


Fig. 2: Correspondence between specimen S-166094, determined as *Myonycteris torquatus*, and Ethiopian *Lissonycteris angolensis* in some skull measurements: a – condylacanthine length of skull (CCL) and length of mandible (ML); b – canine width (CC) and upper tooth row (CM). Additional specimen on diagram (b) is *Myonycteris torquatus* from Guinea.

Lavia frons (E. Geoffroy, 1810)

Material: 30 km W of Abobo, Alvero River, 29 November - 19 December 1986, 2 adult females (2 in alcohol, ZMUM S-163598-599).

Ecological remarks: Both females were netted in riverine forest. One of them had an embryo with a crown-rump length of 3.5 mm.

Nycteris hispida (Schreber, 1774)

Material: Gambela, Alvero Valley, 30 km W of Abobo, 27 December 1986, 1 adult female; Lake Tata, 15 February, 07 March 1987, 1 adult female, 1 adult male (3 in alcohol, ZMUM S-170389-391).

Taxonomic remarks: VAN CAKENBERGHE & DE VREE (1993) demonstrated that there are two similar species in the complex, which are sympatric in some places. All our specimens most probably represent *N. hispida* based on smaller dental measurements (CM3 5.6-5.7 mm vs. 4.6-6.7 mm in *N. hispida* and 5.7-6.2 mm in *N. aurita*; CC 3.8-4.1 mm vs. 3.5-4.8 mm and 4.1-4.8 mm) and also their relatively small size and shorter ears (ca. 19 mm). *N. hispida* is a rather common species in Gambela (from where our specimens originated), while the other species, *N. aurita* (Andersen, 1912), was undoubtedly reported for Ethiopia only once (YALDEN et al. 1996). Despite the postulated partial sympatry, KOOPMAN (1994) treated *N. aurita* as a synonym of *N. hispida*.

Nycteris macrotis Dobson, 1876

Material: Gambela, Alvero valley: 20 km W of Abobo, 27 December 1986, 1 adult male (1 in alcohol, ZMUM S-170392).

Ecological remarks: The specimen was caught in a rodent snap-trap placed on the ground in woodland dominated by deciduous trees. This suggests that the species sometimes captures its prey on the ground.

Nycteris thebaica E. Geoffroy, 1818

Material: Gambela, Alvero valley: 30 km W of Abobo, 25 January 1987, 1 subadult male (1 in alcohol, ZMUM S-170388).

Distribution remarks: This new record is the westernmost locality for this species in Ethiopia.

Rhinolophus clivosus Cretzschmar, 1828

Material: Bale Mountains National Park, Harena Forest, Shawe River, 11 January 1996, 1 adult male (1 in alcohol, ZMUM S-165533).

Comparative material: *Rhinolophus clivosus*: Kenya, Western Province, Trans Nzoia District, 26-30 December 1980, 1 adult female, 2 adult males; Uganda, Kisoro, Kabale, 04 January 1960, 1 adult male (4 in alcohol, 1 extracted skull, ZMUM S-129769-771, 162092).

Taxonomic remarks: Our specimen is relatively small for *R. clivosus* (forearm 49.5 mm) and superficially somewhat resembles *R. darlingi* Andersen, 1905. It also differed in some ways from specimens identified as *R. clivosus* in ZMUM. In comparison with the Ugandan individual (S-162092), it has a higher connecting process and longer and more hastate lancet; in comparison with Kenyan specimens it has a wider anterior noseleaf and a higher and less pandurate sella. From all of them the Ethiopian specimen differs in distinctly more brow-

nish pelage coloration (which, however, may be a result of discoloration in alcohol). However, comparison with the specimens identified as *R. clivosus* in HZMS led the senior author to identify our material as belonging to this species. Our specimen has a distinctly hastate lancet, making it unlikely to represent *R. darlingi* which, although very similar externally and in size, has a subtriangular lancet and has not yet been recorded from Ethiopia. The skull of our specimen possesses well developed upper small premolars, although strongly extruded from tooth rows. Basisphenoid bones extend anteriorly from the glenoid fossae. Both features are characteristic of the members of the “*ferrumequinum*” species group, in opposition to similar-sized *Rh. fumigatus* and its relatives (COTTERILL, 2002). Rostral swellings in S-165533 are relatively small and almost equal in height to the posterior part of rostrum. *Rh. clivosus* on the whole seems to be a very variable and complex species, with a southward cline in size increase along its distribution area (THOMAS 1997, cit. after COTTERILL, 2002), and the features of the Ethiopian specimen more or less correspond with its variation.

Ecological remarks: This individual was captured at dusk in a mist net placed over a stream under a stone bridge. No horseshoe bats were found under this bridge when it was examined during the day.

Hipposideros ruber (Noack, 1893)

Material: Southern Region, tributary of the Beko River, 18-19 March 1999, 3 adult females; Godare Forest, Dushi Area, Yamboshi River, 10 October 2000, 1 adult female, 1 adult male (2 in alcohol, 3 skins with skulls, ZMUM S-167287-289, 168897-898).

Taxonomic remarks: Relationships between *H. ruber* and *H. caffer* (Sundevall, 1846) are uncertain and need further investigation (KOOPMAN 1965; HILL & MORRIS 1971; BAETEN et al. 1984). Some authors (HAYMAN & HILL 1971; FENTON 1975) give size limits of the forearm length at 48 mm (less for *H. caffer*, and more for *H. ruber*). KOOPMAN (1994) documented higher variation resulting in some overlap in size between these two species. KONSTANTINOV et al. (2000) provide a forearm length for adult *H. caffer* from 40 to 56 mm. However, given the diagnostic characters of Guinean *Hipposideros* (FAHR & EBIGBO 2003) the authors very likely possessed a mix of several species, and their results need reassessment. The coloration of adult *H. caffer* is described as grey to black (BAETEN et al. 1984), or greyish to pale orange (FENTON 1975), while the pelage of *H. ruber* is brown to rufous. Differences in morphology of the narial complex do not seem to be reliable as a means of distinguishing these species.

Both species are known from Ethiopia (HILL & MORRIS 1971; YALDEN et al. 1996). Our specimens have fo-

rearm length larger than 50 mm (Tab. 1). Dimensions of measured skulls are on the margin between the two species (Tab. 2), but are slightly larger than those of *H. ruber* from Liberia. All mentioned specimens are brown or reddish-brown.

Ecological remarks: All specimens were captured in evergreen forest. This corresponds with the opinion that *H. ruber* is a species of forested and relatively wet areas (KINGDON 1974). On the tributary of the Beko River a small colony of this species of at least 15 individuals was found under a bridge ceiling.

Hipposideros caffer (Sundevall, 1846)

Material: Left slope of the Godjeb River Valley, 18 March 1998, 1 adult male; Vanzaye, shore of the Gumara River, 6 December 2001, 1 adult female, 4 adult males (3 in alcohol, 3 skins with skulls, ZMUM S-166081, 172695-699).

Taxonomic remarks: These individuals are distinctly smaller than the above mentioned specimens of *H. ruber*. Their forearm length (47.8–50.6 mm) entirely complies with that of *H. cf. caffer* from Guinea as reported by FAHR & EBIGBO (2003). They have distinctly a smaller canines width and somewhat narrower nose leaves than Ethiopian *H. ruber*. Three of these specimens have a greyish pelage, and one individual is pale orange and distinctly paler than specimens of *H. ruber*. However, grey pelage coloration can also be found in subadult *H. ruber* (BAETEN et al. 1984); ROSEVEAR (1965) also notes more greyish coloration in young individuals of all forms comprising the *H. caffer* complex.

Ecological remarks: The individual from the Godjeb Valley was captured under a bridge used as day roost by a small group of these bats. It is noteworthy that the locality was situated in tall-grass savanna with *Acacia*, *Combretum* and *Terminalia*; KINGDON (1974) noted that *H. caffer* is a savanna species while *H. ruber* is more or less restricted to forested areas.

Triaenops persicus Dobson, 1871

Material: Godare Forest, Dushi area, Yamboshi River, 10-12 October 2000, 2 adult females, 2 adult males (3 in alcohol, 1 skin with skull, ZMUM S-168983-986).

Distribution remarks: This new record is the westernmost locality of this species in Ethiopia.

Myotis scotti Thomas, 1927

Material: Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 21 April 1998, 1 adult male; Southern Region, tributary of the Beko River, 18-19 March 1999, 3 adult females, 1 adult male (2 in alcohol, 3 skins with skulls, ZMUM S-165958, 167225-226, 167284-285).

Distribution remarks: The second of these new records represents the westernmost locality of this species which is endemic to Ethiopia.

Ecological remarks: The specimens were collected in humid Afromontane forest. All three females were pregnant, with one embryo each.

***Myotis welwitschii* (Gray, 1866)**

Material: Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 10 March 1998, 1 adult male; 2 April 1998, 1 adult female (2 skins with skulls, 1 carcass in alcohol, ZMUM S-165947-948).

Distribution remarks: Our record of this poorly known species is one of the three already made in Ethiopia but not very distant from previous record in Afallo (FAHR & EBIGBO 2003).

Ecological remarks: These specimens were collected in secondary evergreen montane forest. Animals were knocked down with a long pole while they were slowly hawking over the ground in a forest opening.

***Plecotus balensis* Kruskop & Lavrenchenko, 2000**

Material: Bale Mountains National Park, Harena Forest, 29 December 1995, 1 adult male (1 skin with skull, carcass in alcohol, ZMUM S-164904).

Comparative material: *Plecotus balensis*: locality unknown ("Abyssinia" = Ethiopia; probably vicinity of Addis-Ababa), 2 adult males; Bale Mountains National Park, Harena Forest, 4-19 August 1986, 2 adult males and 3 females (5 in alcohol, 1 skin with skull, 1 skin without skull, ZMAS 8825, 66732, BMNP 244, LIVM 1986.212.61-64).

Taxonomic remarks: Until recently *Plecotus austriacus* was the only known member of the genus in Africa (CORBET 1978; KOOPMAN 1994) and Ethiopian specimens were assigned to this species (YALDEN et al. 1996). Investigation of the long-eared bats collected in Ethiopia, mainly in the Bale Mountains, enabled us to allocate them to a separate species, *Plecotus balensis* (Kruskop & Lavrenchenko 2000). It differs from *P. austriacus* (Fischer, 1829) in having a smaller skull, dark coloration and a differently shaped baculum. Bacular morphology and size are known to be a reliable means of distinguishing species of *Plecotus* (e.g. STRELKOV 1989). Despite the difference of the mentioned species from *P. austriacus* s. l., recent fragmentation of the latter complex into several species, with the description of some new forms (KIEFER & VEITH 2002, SPITZENBERGER et al. 2002, 2003) provides for the necessity of a reassessment of taxonomic relations of *P. balensis*.

Distribution remarks: This newly described species, endemic to Ethiopia, is currently only known from the upper belt of the Harena Forest on the Bale Mountains, from 2500-3000 m ASL.

Ecological remarks: According to sight records, this species seems to be a relatively common bat in humid Afromontane *Schefflera-Hagenia* and *Erica arborea* forest. The preferred foraging places are relatively open parts of the forest, and the edges of clearings, where both slowly hawking and perch-hunting activities were observed. Although the bats emitted audible (communication?) calls, very similar to such calls emitted by European long-eared bats, we failed to detect their echolocation signals with a QMC-mini narrow-band heterodyning detector, suggesting that the signals are of very low intensity.

***Pipistrellus hesperidus* (Temminck, 1840)**

Material: Western Hararge, between Hirna and Deder, 24-25 September 2000, 4 adult females, 6 adult males (10 in alcohol, 9 extracted skulls, ZMUM S-168932-934, 168936-939, 168941-943).

Comparative material: *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817): Sahara (exact locality is unknown), 1903, 2 females, 1 male; Armenia, April 1949, 1 adult male; Azerbaijan, 23 April 1975, 1 adult male; Russia, Krasnodarskii Krai, Tuapse, 13 August 1998, 1 male, 1 female; Krasnodarskii Krai, Adler, 3-10 August 1999 (4 in alcohol with extracted skulls, 5 skins with skulls, ZMUM S-108421-22, 108425, 108431, 149478, 166216-17, 167378-79).

Taxonomic remarks: Two specimens (S-168936, 168942) were kindly investigated by Dr. Victor Van Cakenberghe and identified by him as *Pipistrellus kuhlii fuscatus* (Thomas, 1901). However, *kuhlii*-like pipistrelles from sub-Saharan Africa are now considered as a distinct species, *P. hesperidus* (KOCK 2001); this point of view is supported by karyological data (KEARNEY et al. 2002). All our specimens differed significantly from *P. kuhlii* in having relatively dark fur and skin coloration, lack of any white margin on wing membranes and somewhat smaller skull measurements. Moreover, they are distinguished from *P. kuhlii* by the first two principal components extracted from the PCA analysis conducted on the basis of cranial measurements (Fig. 3). These pipistrelles have unicuspid upper incisors, both inner and outer (while at least part of *P. kuhlii* possess supplementary cusps on inner incisors). The outer incisor is much reduced, less than 1/2 of the inner incisor in crown area and only slightly exceeds its cingulum in height. Small upper premolar also greatly reduced, strongly compressed between large premolar and canine, almost not seen in lateral view.

***Pipistrellus aereo* Heller, 1912**

Material: Southern Region, tributary of the Beko River, 18-19 March 1999, 2 adult females; Godare Forest, Dushi area, Yamboshi River, 10-13 October 2000, 1 su-

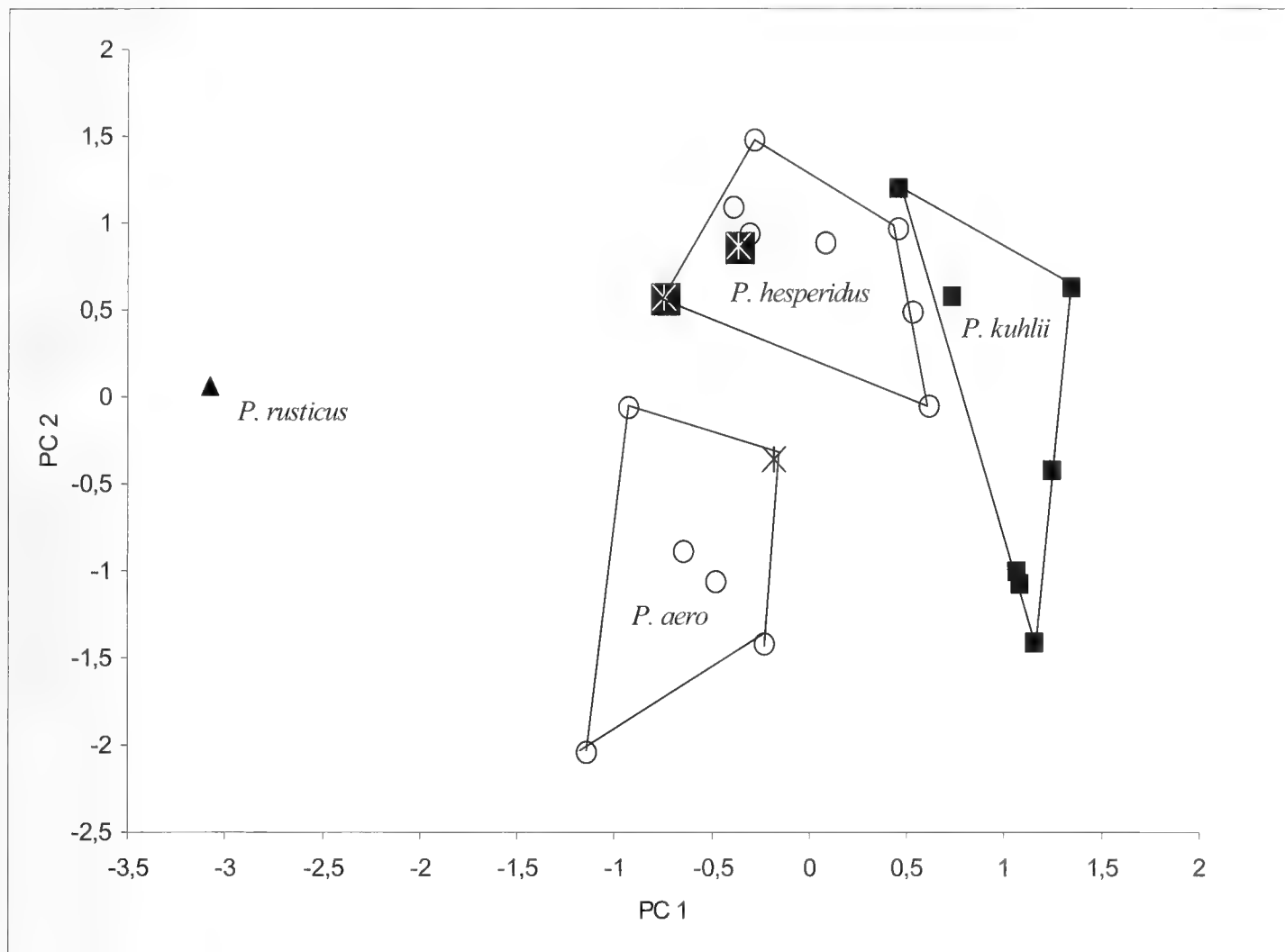


Fig. 3: Bivariate scatter plot of relative positions of specimens of *Pipistrellus* species in the plane of the first two principal components, calculated on the basis of 10 cranial measurements. PC 1 (Eigenvalue 6.904, 69.043% of total Variance) is highly correlated with cranial lengths, C and CM^3 ; PC 2 (Eigenvalue 1.608, 16.075% of total Variance) is correlated with MW and POC. Individuals identified by Dr. V. Van Cakenberghe are marked by asterisks. Variables included and specimens are listed in the text.

badult and 2 adult females, 1 adult male; Western Hararge, between Hirna and Deder, 25 September 2000, 1 adult male, 1 adult female (8 in alcohol, 6 extracted skulls, ZMUM S-167219, 167221, 168926-928, 168930, 168935, 168940).

Taxonomic remarks: One specimen, S-167221, originating from the tributary of Beko River was investigated by Dr. Victor Van Cakenberghe and identified by him as *P. aero*. Additional specimens with similar skull measurements (with CCL usually less than 12.1 mm, MW less than 7.5 mm) were clearly separated from *P. kuhlii* and *P. hesperidus* by the PCA (Fig. 3). In general characters as well as skin and pelage coloration these animals resemble *P. hesperidus*. Skull looks less robust than in *P. hesperidus*, with less robust rostrum and lower occipital part. Upper incisors, as in *P. hesperidus*, are unicuspid, outer incisor is much reduced, less than $\frac{1}{2}$ of inner incisor in crown area and only slightly exceeds its cingulum in height. Small upper premolar very small, strongly compressed between canine and large premo-

lar, but usually partially seen in lateral view. The baculum in general shape is similar to that of *P. kuhlii* (Fig. 4).

Distribution remarks: The species was previously reported only from north-western Kenya (HAYMAN & HILL 1971; KOOPMAN 1993, 1994). Our current records of *P. aero* in western and eastern parts of Ethiopia at distinct altitudes (1200-2700 m ASL) suggest that this species new to the country is probably widely distributed throughout its territory.

Pipistrellus rusticus (Tomes, 1861)

Material: Left slope of the Godjeb River Valley, 16 March 1998, 2 adult males; Southern Region, tributary of Beko River, 18-19 March 1999, 1 adult female; Godare Forest, Dushi Area, Yamboshi River, 10 October 2000, 1 subadult female; Koi River, 37 km SW of Bebeke, 11 March 1999, 2 adult females (6 in alcohol, 1 extracted skull, ZMUM S-166079-080, 167220, 167223-224, 168931).

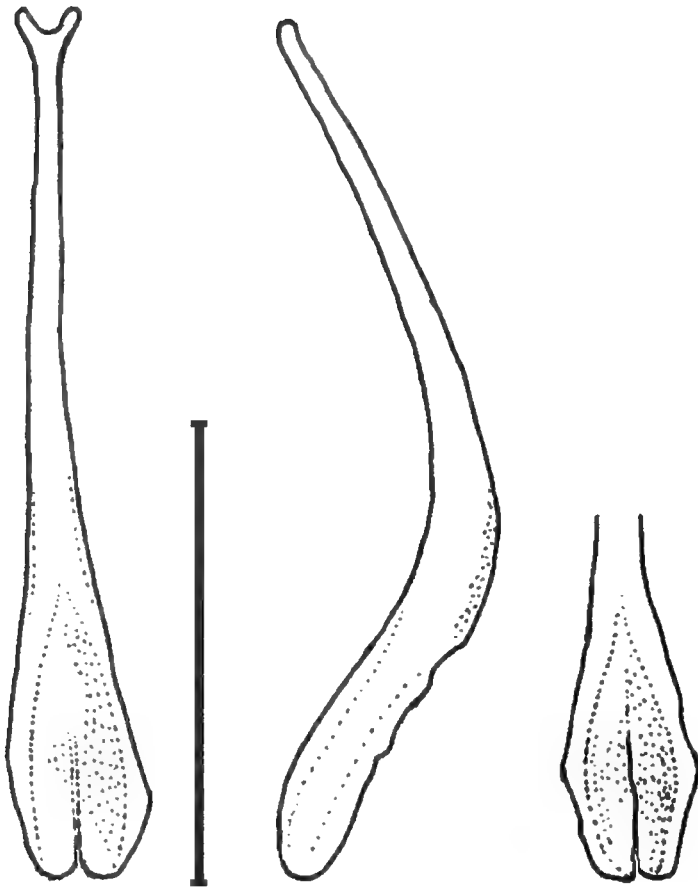


Fig. 4: Baculum of *Pipistrellus aero* S-168926: dorsal and lateral (left side) view and ventral view of the basal part. Scale bar 1 mm.

Distribution remarks: These new records demonstrate that this species is much more widespread in the south-western part of the country than was previously thought.

***Neoromicia capensis* (A. Smith, 1829)**

Material: Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 17-27 April 1997, 3 adult males (3 in alcohol, ZMUM S-164969-971).

Comparative material: *Neoromicia capensis*: Congo (K.), Boende, 1967, 1 adult male, 1 subadult male, 1 adult female, 2 subadult female; Congo (K.), Yetsi, August 1972, 1 subadult male; Kongo (K.), Wafanya, 5 December 1987, 1 adult male; Buta, ?, 1 adult female (8 in alcohol, MRAC 75035M24-25, 75035M57, 38717-18, 38725, 12590, 88005).

Taxonomic remarks: Pipistrelles of the «*capensis*» group have myotodont lower molars, a feature described by MENU (1987) who considered it to be of great taxonomic importance. The combination of “pipistrelloid” and “eptesticoid” morphological traits makes this group one of the “hot spots” in the taxonomy of Vespertilionidae. Many authors placed these bats in *Eptesicus* (e.g. KOOPMAN 1993) from which they differ by chromosome numbers (MCBEE et al. 1987) and facultative presence of upper small premolars (they are present in all three above mentioned individuals). For «*capensis*»

ROBERTS (1926) proposed the name *Neoromicia*, which is now often considered as a subgenus of *Pipistrellus* (e.g. HILL & HARRISON 1987; KOOPMAN 1994). Based on dental characters, MENU (1987) described the genus *Nyctericaupius*, which, amongst others, includes «*P.*» *capensis*. By its myotodont teeth, and, to some extent, by bacular shape (HILL & HARRISON 1987), *Neoromicia* resembles *Hypsugo*, but is closer to *Pipistrellus* according to karyological data (VOLLETH & HELLER 1994). However, *Neoromicia*'s undoubted differences from «typical» *Pipistrellus* as well as new karyological studies induced VOLLETH et al. (2001) to raise *Neoromicia* to generic rank (KEARNEY et al. 2002).

***Neoromicia cf. guineensis* (Bocage, 1889)**

Material: Koi River, 37 km SW of Bebeke, 10 March 1999, 1 adult female; Godare Forest, Dushi Area, 13 October 2000, 1 adult female (2 in alcohol, ZMUM S-167222, 168929).

Taxonomic remarks: The specimen S-167222 was kindly examined by Dr. Paul Bates and considered to be *Pipistrellus guineensis*. We accepted this provisional identification until the investigation of additional material. The two specimens resemble *N. guineensis* in size and also in having myotodont lower molars. However, they differ in having a peculiar tragus shape, its tip somewhat protruded forward and the posterior margin possessing a prominent angle. This “hatchet-like” shape of tragus was treated by HAYMAN & HILL (1971; also FENTON 1975; RAUTENBACH et al. 1985) as characteristic of *Pipistrellus nanus* only, but they did not include in their identification keys «pipistrelles» with uncertain taxonomic position. Our specimens differ well from *P. nanus* at least in the morphology of lower molars (which are nyctalodont in *P. nanus*). Both specimens have more or less bicuspid inner upper incisors; the outer incisors also possess a small secondary cusp and are 2/3 of inner in height and equal in crown area. Anterior upper premolars are present in both specimens (which is rather a trait of *Hypsugo* than *Neoromicia*), small, intruded and not seen in lateral view. Unfortunately, we possess only females and were unable to analyse bacular features, which are quite species-specific in most of African “pipistrelles” (HILL & HARRISON 1987; KEARNEY et al. 2002).

Distribution remarks: Both of our records were made in western part of Ethiopia, not very far from one of the previous records of *N. guineensis* in Gambela (LARGEN et al. 1974).

***Hypsugo* sp.**

Material: Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 01 April 1998, 1 adult female (1 in alcohol with skull extracted, ZMUM S-166078).

Taxonomic remarks: This individual distinctly differs from the two previously mentioned specimens of *N. cf. guineensis* by larger size (FA 34.1 mm) and darker coloration. The dark basal parts of the hairs in this specimen are much longer than the pale distal parts. Wing membranes and naked parts of skin are dark-brown, compared with relatively light-brown in *N. guineensis*. At the same time, the myotodont lower molars and bent anteriorly, somewhat hatchet-shaped tragus allow to refer this individual to *Hypsugo*. Inner upper incisors are weakly bicuspid, with reduced posterior cusp; outer incisors are unicuspid, reaching ca. 2/3 of inner incisors. Anterior upper premolar is well-pronounced, displaced inward from tooth row but well-seen in lateral view through the gap between posterior premolar and canine. In general size and coloration this specimen resembles pipistrelles of the "kuhlii" group (*Pipistrellus hesperidus* and *P. aero*). Anyhow, it demonstrates a combination of features, not yet described for any Ethiopian bat species. Amongst African pipistrelle-like species, possessing two upper premolars and myotodont lower molars, only *H. anchietae* and *H. eisentrauti* have a similar forearm length, but most cranial measurements of the latter species are distinctly larger (HELLER et al. 1994).

Laephotis wintoni Thomas, 1901

Material: Beletta Forest, 38 km SW of Jimma, 9 and 27 March 1998, 2 adult males (2 skins with skulls, ZMUM S-165956-957).

Distribution remarks: *Laephotis* is one of the most poorly known African vespertilionids. *Laephotis wintoni* has a large distribution range, however, it is encountered only sporadically, and represented in museum collections by a very limited number of specimens (PETERSON 1971; HILL 1974; RAUTENBACH et al. 1985). In Ethiopia, this species was previously known only from one locality near the Lake Koka (LARGEN et al. 1974). The record in the Beletta Forest is the second documented locality of *Laephotis wintoni* in the country.

Ecological remarks: According to our observations conducted on specimens, some of which were collected afterwards, this species is a slowly-flying aerial insectivore, hunting low over the undergrowth and bushes. Weak teeth with unworn cusps in our specimens suggest that *Laephotis* possibly consumes soft-bodied prey.

Glauconycteris variegata (Tomes, 1861)

Material: Godare Forest, Dushi Area, Yamboshi River, 10-12 October 2000, 1 adult female and 1 adult male (1 in alcohol, 1 skin with skull, ZMUM S-168895-896).

Distribution remarks: This is the third record of *G. variegata* in Ethiopia, but the new locality is not very far from Gambela, one of the previous records (LARGEN et al. 1974).

Scotophilus dinganii (A. Smith, 1833)

Material: Koi River, 37 km SW of Bebeke, 10-12 March 1999, 7 adult females, 1 adult male; Godare Forest, Dushi Area, Yamboshi River, 7-13 October 2000, 2 adult females, 6 males (14 in alcohol, 2 skins with skulls, ZMUM S-167229-234, 167282-283, 168973-980).

Comparative material: *Scotophilus leucogaster* (Cretzschmar, 1826): North Africa, locality and date unknown, 1 female (1 in alcohol, ZMUM S-108968).

Taxonomical remarks: Yellow-bellied, middle-sized *Scotophilus* from Ethiopia were previously referred to as *S. nigrita* (Schreber, 1774) (e.g. LARGEN et al. 1974; KINGDON, 1974), but ROBBINS (1978) established that *S. nigrita* was the prior synonym of the larger species, *S. gigas* Dobson, 1875, and that the smaller species should be referred to as *S. dinganii*. *Scotophilus nigrita* has not yet been recorded in Ethiopia, but *S. dinganii* is thought to be abundant and also the most common species of *Scotophilus* in this country (YALDEN et al. 1996).

With respect to all of the external and cranial parameters which we measured, our specimens resemble *S. dinganii* (FA 49.0-52.5 mm, CM3 6.4-7.1 mm, MM 8.3-8.8 mm vs. 48.0-59.4 mm, 6.4-7.5 mm and 8.1-9.8 mm, respectively) as described by ROBBINS et al. (1985), with the exception that one individual (S-168978) has an abnormally short forearm (45.3 mm). All of them had yellow ventral pelage, while *S. leucogaster* which is similar in size and also known from Ethiopia (YALDEN et al. 1996), lacks any trace of yellow in its ventral pelage (ROBBINS et al. 1985). Condyllo-basal length of measured skulls is slightly larger than in *S. leucogaster* (17.4-19.0 mm in our specimens vs. 16.6-17.4 mm in *S. leucogaster* and 17.2-20.2 mm in *S. dinganii*, sensu ROBBINS et al. 1985). Our specimens were larger than *S. viridis* (condyllo-basal length 15.5-17.4 mm, CM3 5.6-6.4 mm), which is the only other yellow-bellied *Scotophilus* known from Ethiopia. *Scotophilus nux*, which is known from Kenya and therefore likely to occur in southern Ethiopia, is larger than *S. dinganii* (FA exceed 55 mm) and has dark brownish ventral pelage (ROBBINS et al. 1985).

Miniopterus natalensis (A. Smith, 1834)

Material: Bale Mountains National Park, Haremma Forest, 26 December 1995, 1 adult male; left slope of the Godjeb River Valley, 16 March 1998, 1 adult male (1 in alcohol with extracted skull, 1 skin with skull, ZMUM S-165532, 165960).

Taxonomic remarks: According to LARGEN et al. (1974) the form previously recorded in Ethiopia is *M. schreibersii arenarius* Heller, 1912. Based on multivariate statistics, PETERSON et al. (1995) showed that *M. na-*

talensis is distinct from *M. schreibersii* (thus confirming the opinion of O'SHEA & VAUGHAN [1980] and KOOPMAN [1994]), and *arenarius* is considered to be a subspecies of *M. natalensis*. Therefore, we tentatively treat our specimens as *M. natalensis*.

Ecological remarks: The specimen from the Harena Forest was netted on the edge of a large clearing in the *Schefflera-Hagenia* forest belt. The second individual was captured in riverine *Ficus* forest.

Miniopterus africanus Sanborn, 1936

Material: Bale Mountains National Park, Harena Forest, 29 December 1995, 1 adult female; Bale Mountains National Park, Dinshu Hill, 12 December 1995, 1 adult female (2 skins with carcasses in alcohol, 1 skull, ZMUM S-164905, 165352).

Taxonomic remarks: Our specimens have relatively pale greyish-brown pelage coloration, which corresponds to that of *M. inflatus africanus*. This form previously recorded from Ethiopia (LARGEN et al. 1974) was considered by PETERSON et al. (1995) as a full species distinct from *M. inflatus*.

Ecological remarks: Many animals were observed rapidly flying through the openings on the Dinshu Hill near the headquarters of the Bale Mountains National Park. They appeared every evening around sunset, and flew in the direction of the river valley, ca. 8 to 15 meters above ground. In the Harena Forest *Miniopterus* (probably of both species) were observed hunting over forest openings and near the canopy edges (one individual was captured near the canopy of large *Hagenia*; however, hunting bats kept some distance from trees and other obstacles). Most of our observations were made in relatively high-altitude forest belts. Yet, mummified dead individuals of the species were found under the Shawe bridge (1935 m ASL), showing the possibility of *M. africanus* inhabiting humid evergreen forest.

Mops (Xiphonycteris) nanulus J. A. Allen, 1917

Material: Koi River, 37 km SW of Bebeke, 10-11 March 1999, 2 adult females, 2 adult males (2 in alcohol, 2 skins with skulls, ZMUM S-167217-218, 167286, 167290).

Distribution remarks: This new record is the second documented locality of this species in Ethiopia, however, not very far from the previously known site in Gambela (LARGEN et al. 1974). Outside Ethiopia, *M. nanulus* is widely distributed throughout West and Central Africa in the zone of moist tropical forests (KINGDON 1974; KOOPMAN 1994).

Chaerephon pumila (Cretzschmar, 1826)

Material: Western Oromia, Welkite, 02 March 1999, 1 subadult male; Vanzaye, shore of the Gumara River, 26

November 2001, 13 adult females, 5 adult males (15 in alcohol, 4 skins with skulls, ZMUM S-167291, 172751-768).

Comparative material: *Chaerephon pumila*: Sudan, White Nile, Jebelein, October 1963, 9 females, 11 males (20 in alcohol, 10 skulls extracted, ZMUM S-103182-201).

Taxonomic remarks: About 15 taxa have been described in this size class of *Chaerephon* (VAN CAKENBERGHE et al. 1999), emphasizing the high level of variability which probably is of geographic nature. ROSEVEAR (1965) divided this species into four forms, including *Tadarida pumila* itself with dark wing membranes and body sides, and *T. limbata* Peters, 1852 with white flanks of the body and pale wing membranes. PETERSON et al. (1995) raised *T. (Chaerephon) leucogaster* to specific rank and regarded *T. limbata* as its subspecies. Nevertheless, specimens intermediate between the two coloration types were found in samples from the Democratic Republic of the Congo (VAN CAKENBERGHE et al. 1999). The specimen from Welkite has stripes of white fur on the underwings near the body sides and translucent wing membranes, which is a characteristic of the "limbata" coloration type and also *C. nigeriae* (FENTON 1975). Specimens from Vanzaye possess similar stripes and also relatively light-coloured wings and, in some individuals, a whitish area in the middle of belly. The latter feature is a characteristic of *C. major* (ROSEVEAR 1965) and *C. leucogaster* (PETERSON et al. 1995). The latter authors, though, mentioned that coloration of *C. pumila* is highly variable and Ethiopian specimens may possess light wing membranes. LARGEN et al. (1974) treated Ethiopian *C. pumila* as the nominative subspecies, the same as inhabiting Sudan (KOOPMAN 1994). According to PETERSON et al. (1995) *C. pumila* inhabits the eastern part of Ethiopia while *C. leucogaster* occurs in the western part. All the Ethiopian specimens distinctly differ from available specimens from Sudan in having larger skulls (TLS 17.0-17.5 mm, CM3 6.2-6.6 mm vs. TLS 15.4-16.7 and CM3 5.6-6.0 mm in Sudanese specimens) and smaller and more shallow basisphenoid pits (which is character of *C. major* and *C. leucogaster*). The Ethiopian specimens in our possession are also larger than *C. pumila* from Congo (VAN CAKENBERGHE et al. 1999) and *C. leucogaster* from Madagascar (PETERSON et al. 1995) and look somewhat intermediate between *C. pumila* and *C. major*. However, in external measurements they correspond with *C. pumila* (ROSEVEAR 1965; KINGDON 1974) and are smaller than *C. major* and particularly than *C. nigeriae*. So, due to this confusing mix of features, we suggest to regard our specimens as *C. pumila*, until the investigation of comparative material of other *Chaerephon* species.

Ecological remarks: *C. pumila* is one of the most common African molossids, often abundant in various buildings (KINGDON 1974). The specimen from Welkite was taken in a small colony of at least 15 individuals, which roosted in a loft of the hotel house. Specimens from Vanzaye came from a large colony, also roosting in a hotel building.

4. DISCUSSION

The present collection provides important new information about the chiropteran fauna of Ethiopia. New collection localities significantly extend the previously known distribution ranges of some species (*Stenonycteris lanosus*, *Lissonycteris angolensis*, *Hypsignathus monstrosus*, *Micropteropus pusillus*, *Nycteris thebaica*, *Triaenops persicus*, *Myotis scotti*, *M. welwitschii*, *Pipistrellus rusticus*, and *Laephotis wintoni*) in the country. Furthermore, *Myonycteris torquata* and *Pipistrellus aero* are recorded in Ethiopia for the first time. Our study of the collection leaves a number of problems like the correct identification of *Neoromicia* cf. *guineensis* and *Hypsugo* sp.; the latter indicates the presence of a further species in Ethiopia. The absence of high-flying, aerial-hawking bats (e.g. *Taphozous* and *Otomops*) in the present collection could be a consequence of the limited number of capture methods used. Therefore, the potential for finding species new to the country might be relatively higher for this ecological form compared with others.

In May 1993, Ethiopia's former northern province became the independent nation of Eritrea. Bats which have been recorded from that area, but not from within the present boundaries of Ethiopia, are *Barbastella leucomelas* (Cretzschmar, 1826), *Tadarida aegyptiaca* (E. Geoffroy, 1818), *Mops midas* (Sundevall, 1843), *Rhinopoma macinnesi* Hayman, 1937, and *Taphozous nudiventris* Cretzschmar, 1830. Therefore, these species must be excluded from the faunal list of Ethiopia as it is defined today. However, the last two species have been recorded in Sudan close to the Ethiopian border (KOOPMAN 1975), and they almost certainly occur in Ethiopia. The checklist of bats for Ethiopia, as defined today, comprises 77 species (see Appendix 1).

Among all localities studied, only two (Harennna and Beletta) were intensively examined during our long-term survey. In addition, some records were reported for the former locality as a result of the Harennna Forest Expedition (YALDEN 1988). As these two localities (situated at similar elevations on opposite sides of the Rift Valley) represent Afromontane forest, we can make some notes about the bat community of this environment. These remarks should be regarded as preliminary, however they may be useful for further studies in this field. Both

the Harennna and Beletta Forests have impoverished bat faunas (10 and 9 species, respectively) compared with those of lower Ethiopian localities (e.g. 29 species in Gambela). This is in agreement with the general conclusion about a gradual decline of bat species richness with elevation (PATTERSON et al. 1996). Three Megachiroptera species (*Rousettus aegyptiacus*, *Stenonycteris lanosus* and *Lissonycteris angolensis*) were found in both montane forests. The absence of *Epomophorus gambianus* in the Harennna Forest can be explained zoogeographically by taking into account the more eastern and isolated position of this forest, and the apparent absence of *E. gambianus* from the whole area east of the Ethiopian Rift Valley. In contrast, the assemblages of microbats in the Harennna and Beletta Forests appear to share no common species at all. However, it is very likely that the species lists for these two forests are incomplete. For example, the echolocation calls of some bats, presumably of the genus *Myotis*, were recorded in the Harennna Forest with the bat detector. However, although further investigation might reveal the presence of additional species whose occurrence could reduced the difference between the microbat faunas of these two forests, it is nevertheless obvious that the microbat faunas of these forests are very distinct. This could indicate that these local faunas contain species which have been recruited relatively recently from adjacent altitudinal zones, and therefore represent random rather than structured patterns of species composition. Indeed, the species assemblages of these montane forests show quite incomplete ecological and morphological structuring. Both communities share only two eco-morphological forms: manoeuvrable, moderately fast-flying aerial foragers (*Hypsugo*, *Neoromicia* and *Myotis*) and cluttered-space aerial foragers / perch hunters (*Plecotus* in Harennna and *Laephotis* in Beletta). Slow-flying, manoeuvrable species (such as *Rhinolophus*) which combine aerial foraging with gleaning in cluttered environments, and open-space fast-flying aerial foragers (such as *Miniopterus*), were found only in Harennna. Conversely, *Myotis welwitschii* which is a ground-gleaner, was found only in Beletta. No water-gleaners have been recorded in either of these forests, probably because the forest streams are too small and fast-flowing. Practically all Microchiroptera species from the montane forests do not belong to specialised forest forms. The exceptions are two species, *Myotis scotti* and *Plecotus balensis*, currently considered to be the only bats endemic to Ethiopia. Both these species, being isolated members of essentially Palaearctic taxa (subgenus *Selysius* and *Plecotus*, respectively), are putative derivatives of Palaearctic lineages. It is noteworthy, however, that the result of the recent molecular studies of the genus *Myotis* (RUEDI & MAYER 2001) demonstrated that its subgeneric structure requires complete revision. Therefore, the true position of *Myotis scotti* and its relationships with Palaearc-

tic species needs further review. Among other small mammals (Insectivora and Rodentia), most of the species endemic to Ethiopia have clearly evolved from Afro-tropical ancestors (YALDEN & LARGEN 1992; YALDEN et al. 1996).

In Ethiopia, the most important impact on the bat populations is the destruction of forests and woodlands by fire, tree felling and intensive agricultural activities. The most rich and diverse bat fauna of the country is formally protected by the Gambela National Park. Regrettably, this park exists rather nominally, and harsh climatic conditions, tropical malaria and tsetse-fly are still the main factors providing conservation of this unique area. Afromontane forests are the most endangered environment of the country because of their rapid and massive destruction. Despite its impoverished species composition, the bat fauna of this habitat comprises both bats endemic to Ethiopia (*Myotis scotti* and *Plecotus balensis*) and some rare and sporadically distributed species (*Stenonycteris lanosus*, *Myotis welwitschii* and *Laephotis wintoni*). Among all Ethiopian montane forests, only the Harenna Forest is protected as a part of the Bale Mountains National Park. Fortunately, this protected area encompasses the extremely small currently known distribution range of *Plecotus balensis* which should be tentatively classified as Vulnerable (criterion D-2) according to the categories of the IUCN Red List. A further survey is needed to determine the status and conservation requirements of this recently described endemic species. At the present time, four mammalian species (*Plecotus balensis*, *Crocidura harenna* Hutterer & Yalden, 1990, *Cercopithecus djamdjamensis* Neumann, 1902, and an undescribed species of *Mus* - for details see LAVRENCHENKO 2000) are known to be endemic to the Harenna Forest. This number is remarkable for such a relatively small geographic area, and indicates that the Harenna Forest is one of the most important sites for biological diversity in Ethiopia. Therefore, this forest deserves special protection and conservation.

Acknowledgements. We wish to thank Ato Kidanemariam Jembere at the Ethiopian Science and Technology Commission for support in the field work organisation. Dr. A. A. Darkov coordinated field operations. We are indebted to the Ethiopian Wildlife Conservation Organization (EWCO) for permission to export specimens. The work of L. A. Lavrenchenko in the Harrison Institute (Centre for Biodiversity Research), Sevenoaks (Kent) was supported by a Visiting Grant from the Royal Society (London) in 1999. We especially thank Dr. Victor Van Cakenberghe and Dr. Paul Baetes for examining critical specimens. Vladimir S. Lebedev and Dr. Alexey V. Borissenko rendered their assistance during the preparation of the manuscript. Finally, we acknowledge the manuscript review undertaken by Dr. Meredith Happold (Australian National University); her efforts and

thoughtful comments improved our interpretation of the data.

REFERENCES

- ALVAREZ, I., JUSTE, J. B., TABARES, E., GRRIDO-PERTIERA, A., IBANEZ, C. & BAUTISTA, J. M. (1999): Molecular phylogeny and morphological homoplasy in fruitbats. *Molecular Biology and Evolution* **18**: 1061-1067.
- BAETEN, B., VAN CAKENBERGHE, V. & DE VREE, F. (1984): An annotated inventory of a collection of bats from Rwanda (Chiroptera). *Revue zoologique Africaine* **98**: 183-196.
- BERGMANS, W. (1989): Taxonomy and biogeography of African fruit bats (Mammalia, Megachiroptera). 2. The genera *Micropteropus* Matschie, 1899, *Epomops* Gray, 1870, *Hypsignathus* H. Allen, 1861, *Nannonycteris* Matschie, 1899 and *Plerotes* Andersen, 1910. *Beaufortia* **39**(4): 89-153.
- BERGMANS, W. (1997): Taxonomy and biogeography of African fruit bats (Mammalia, Megachiroptera). 5. The genera *Lissonycteris* Andersen, 1912, *Myonycteris* Matschie, 1899 and *Megaloglossus* Pagenstecher, 1885; General remarks and conclusions; Annex; Key to all species. *Beaufortia* **47**(2): 11-90.
- CLAESSEN, C. J. & DE VREE, F. (1991): Systematic and taxonomic notes on the *Epomophorus anurus-labiatus-minor* complex with the description of a new species (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae). *Senckenbergiana biologica* **71**: 209-238.
- CORBET, G. B. (1978): The Mammals of the Palaearctic Region: A Taxonomic review. British Museum (Natural History), London.
- COTTERILL, F. P. D. (2002): A new species of horseshoe bat (Microchiroptera: Rhinolophidae) from south-central Africa: With comments on its affinities and evolution, and the characterization of rhinolophid species. *Journal of Zoology (Lond.)* **256**: 165-179.
- CSADA, R. (1996): *Cardioderma cor*. *Mammalian Species* **519**: 1-4.
- EGER, J. L. & SCHLITZER, D. A. (2001): A new species of *Glauconycteris* from West Africa (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica* **3**(1): 1-10.
- FAHR, J., VIERHAUS, H., HUTTERER, R. & KOCK, D. (2002): A revision of the *Rhinolophus maclaudi* species group with description of a new species from West Africa (Chiroptera: Rhinolophidae). *Myotis* **40**: 95-126.
- FAHR, J. & EBIGBO, N. M. (2003): A conservation assessment of the bats of the Simandou Range, Guinea, with the first record of *Myotis welwitschii* (Gray, 1866) from West Africa. *Acta Chiropterologica* **5**: 125-141.
- FENTON, M. B. (1975): Observation on the biology of some Rhodesian bats, including a key to the Chiroptera of Rhodesia. Royal Ontario Museum, Life Sciences Contributions **104**: 1-27.
- HAPPOLD, D. C. D. & HAPPOLD, M. (1990): Reproductive strategies of bats in Africa. *Journal of Zoology (Lond.)* **222**: 557-583.
- HAYMAN, R. W. & HILL, J. E. (1971): Order Chiroptera. in: MEESTER, J. & SETZER, H. W. (eds.): The Mammals of Africa. An Identification Manual. Part 2. 1-73. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- HELLER, K.-G., VOLLETH, M. & KOCK, D. (1994): Notes on some vespertilionid bats from the Kivu region, Central

- Africa (Mammalia: Chiroptera). *Senckenbergiana biologica* **74**: 1-8.
- HILL, J. E. (1974): A review of *Laephotis* Thomas, 1901 (Chiroptera: Vespertilionidae). *Bulletin of British Museum (Natural History) Zoology* **27**: 73-82.
- HILL, J. E. & HARRISON, D. L. (1987): The baculum in the Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of *Pipistrellus* and *Eptesicus*, and the description of a new genus and subgenus. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* **52**: 225-305.
- HILL, J. E. & MORRIS, P. (1971): Bats from Ethiopia collected by the Great Abbai Expedition, 1968. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* **21**: 27-49.
- JUSTE, J. B., IBÁÑEZ, C. & MACHORDOM, A. (1997): Evolutionary relationships among the African fruit bats: *Rossettus egyptiacus*, *R. angolensis*, and *Myonycteris*. *Journal of Mammalogy* **78**: 766-774.
- JUSTE, J. B., ALVAREZ, Y., TABARÉS, E., GARRIDO-PERTIERRA, A., IBÁÑEZ, C. & BAUTISTA, J. M. (1999): Phylogeography of African fruitbats (Megachiroptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**: 596-604.
- KEARNEY, T., VOLLETH, M., CONTRAFATTO, G. & TAYLOR, P. J. (2002): Systematic implications of chromosome GTG-band and bacula morphology for Southern African *Eptesicus* and *Pipistrellus* and several other species of Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica* **4**: 55-76.
- KEIFER, A., VEITH, M. (2001): A new species of long-eared bat from Europe (Chiroptera, Vespertilionidae). *Myotis* **39**: 5-16.
- KINGDON, J. (1974): East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. Vol. II, part A (Insectivores and Bats). Academic Press, London & New York.
- KOCK, D. (2001): Identity of the African *Vespertilio hesperida* Temminck 1840 (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae). *Senckenbergiana biologica* **81**: 277-283.
- KOCK, D., CSORBA, G. & HOWELL, K. M. (2000): *Rhinolophus maendeleo* n. sp. from Tanzania, a horseshoe bat noteworthy for its systematic and biogeography (Mammalia, Chiroptera, Rhinolophidae). *Senckenbergiana biologica* **80**: 233-239.
- KONSTANTINOV, O. K., PEMA, A. I., LABZIN, V. V. & FARAFONOVA, G. V. (2000): Records of bats from Middle Guinea, with remarks on their natural history. *Plecotus et al.* **3**: 129-148.
- KOOPMAN, K. F. (1965): Status of forms described or recorded by J. A. Allen in "The American Museum Congo Expedition Collection of Bats". *American Museum Novitates* **2219**: 1-34.
- KOOPMAN, K. F. (1975): Bats of the Sudan. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **154**: 353-444.
- KOOPMAN, K. F. (1993): Order Chiroptera. Pp. 137-241 in: WILSON, D. E. & REEDER, D. M. (eds.): *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- KOOPMAN, K. F. (1994): Chiroptera: Systematics. *Handbuch der Zoologie. Mammalia. Vol. VIII (60)*. Walter de Gruyter, Berlin.
- KRUSKOP, S. V. & LAVRENCHENKO, L. A. (2000): A new species of long-eared bat (*Plecotus*; Vespertilionidae, Mammalia) from Ethiopia. *Myotis* **38**: 5-17.
- LARGEN, M. G., KOCK, D. & YALDEN, D. W. (1974): Catalogue of the mammals of Ethiopia. I. Chiroptera. *Monitore zoologica Italiano (N.S.)*, suppl. **5**: 221-298.
- LAVRENCHENKO, L. A. (2000): The mammals of the isolated Harena Forest (southern Ethiopia): structure and history of the fauna. Pp. 223-231 in: RHEINWALD, G. (ed.): *Isolated Vertebrate Communities in the Tropics*. *Bonner zoologische Monographien* **46**.
- LAVRENCHENKO, L. A. (2003): A contribution to the systematics of *Desmomys* Thomas, 1910 (Rodentia, Muridae) with the description of a new species. *Bonner zoologische Beiträge* **50**: 313-327.
- MENU, H. (1987): Morphotypes dentaires actuels et fossiles des chiroptères vespertilioninés. 2ème partie: implications systématiques et phylogéniques. *Palaeovertebrata* **17**: 77-150.
- MCBEE, K., SCHLITTER, D. A. & ROBBINS, L. R. (1987): Systematics of African bats of the genus *Eptesicus* (Mammalia: Vespertilionidae). 2. Karyotypes of African species and their generic relationships. *Annals of the Carnegie Museum* **56**: 213-222.
- O'SHEA, T. J. & VAUGHAN, T. A. (1980): Ecological observations on an East African bat community. *Mammalia* **44**: 485-496.
- PATTERSON, B. D., PACHECO, V. & SOLARI, S. (1996): Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology (London)* **240**: 637-658.
- PETERSON, R. L. (1971): Notes on the African long-eared bats of the genus *Laephotis* (family Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology* **49**: 885-888.
- PETERSON, R. L., EGER, J. L. & MITCHELL, L. (1995): Chiroptères. Faune de Madagascar **84**: 1-204.
- RAUTENBACH, I. L., FENTON, M. B. & BRAACK, L. E. O. (1985): First records of five species of insectivorous bats from the Kruger National Park, South Africa. *Koedoe* **28**: 73-80.
- ROBBINS, C. B. (1978): Taxonomic identification and history of *Scotophilus nigrita* (Schreber) (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy* **59**: 212-213.
- ROBBINS, C. B., DE VREE, F. & VAN CAKENBERGHE, V. (1985): A systematic revision of the African bat genus *Scotophilus* (Vespertilionidae). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Sciences zoologiques)* **246**: 53-84.
- ROBERTS, A. (1926): Some new South African mammals and some changes in nomenclature. *Annals of the Transvaal Museum* **11**: 245-263.
- ROMAGNOLI, M. L. & SPRINGER, M. S. (2000): Evolutionary relationships among Old World fruitbats (Megachiroptera: Pteropodidae) based on 12S rRNA, tRNA Valine, and 16S rRNA Gene Sequences. *Journal of Mammalian Evolution* **7**: 259-284.
- ROSEVEAR, D. R. (1965): The Bats of West Africa. Trustees British Museum (Natural History), London.
- RUEDI, M. & MAYER, F. (2001): Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **21**: 436-448.
- SPITZENBERGER, F., HARING, E. & TVRICOVIĆ, N. (2002): *Plecotus microdontus* (Mammalia, Vespertilionidae), a new bat species from Austria. *Natura Croatica* **11**: 1-18.
- SPITZENBERGER, F., STRELKOV, P. & HARING, E. (2003): Morphology and mitochondrial DNA sequences show that *Plecotus alpinus* Kiefer & Veith, 2002 and *Plecotus microdontus* Spitzenberger, 2002 are synonyms of *Plecotus macrobullaris* Kuszajkin, 1965. *Natura Croatica* **12**: 39-53.

- STRELKOV, P. P. (1989): New data on the structure of baculum in Palaearctic bats. I. The genera *Myotis*, *Plecotus*, and *Barbastella*. Pp. 87-94 in: HANAK, V., I. HORACEK & GAISLER, J. (eds.): European Bat Research 1987. Charles University Press, Praha.
- TATE, H. H. (1941): Results of the Archbold expeditions. 35. A review of the genus *Hipposideros* with special reference to Indo-Australian species. Bulletin of the American Museum of Natural History **78**: 353-393.
- VAN CAKENBERGHE, V. & DE VREE, F. (1993): Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera). Part II. The *Nycteris hispida* group. Bonner zoologische Beiträge **44**: 299-332.
- VAN CAKENBERGHE, V., DE VREE, F. & LEIRS, H. (1999): On a collection of bats (Chiroptera) from Kikwit, Democratic Republic of the Congo. Mammalia **63**: 291-322.
- VAUGHAN, T. A. (1976): Nocturnal behaviour of the African False Vampire Bat (*Cardioderma cor*). Journal of Mammalogy **57**: 227-248.
- VOLLETH, M., BRONNER, G., GOPPERT, M. C., HELLER, K.-G., VON HELVERSEN, O. & YONG, H.-S. (2001): Karyotype comparison and phylogenetic relationships of *Pipistrellus*-like bats (Vespertilionidae: Chiroptera; Mammalia). Chromosome Research **9**: 25-46.
- VOLLETH, M. & HELLER, K.-G. (1994): Phylogenetic relationships of vespertilionid genera (Mammalia: Chiroptera) as revealed by karyological analysis. Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung **32**: 11-34.
- YALDEN, D. (1988): Small mammals in the Harenna Forest, Bale Mountains National Park. Sinet: Ethiopian Journal of Science **11**: 41-53.
- YALDEN, D. W. & LARGEN, M. J. (1992): The endemic mammals of Ethiopia. Mammal Review **22**: 115-150.
- YALDEN, D. W., LARGEN, M. J., KOCK, D. & HILLMAN, J. C. (1996): Catalogue of the mammals of Ethiopia and Eritrea. 7. Revised checklist, zoogeography and conservation. Tropical Zoology **9**: 73-164.

Authors' addresses: Leonid A. LAVRECHENKO, Petr N. MOROZOV, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky pr. 33, Moscow, 119071 Russia; Sergei V. KRUSKOP, Zoological museum of Moscow state university, Ul. Bolshaya Nikitskaya 6, Moscow, 125009 Russia, e-mail: selysius@mail.ru

Received: 10.11.2003

Returned for Revision: 23.12.2003

Accepted: 24.03.2004

Corresponding editor: G. PETERS

Tab. 1. Selected cranial measurements (mm) of some of the Ethiopian bats collected in this study. See Material and Methods for abbreviations of measurements.

species (n)		TLS	CCL	POC	MW	CC	MM	CM	ML
<i>Epomophorus gambianus</i> (3)	mean	46,50	44,39	10,35	16,78	8,78	12,70	16,89	36,86
	min	44,50	42,3	10,2	16,0	8,55	12,4	16,3	35,5
	max	48,85	46,6	10,5	17,2	9,18	13,1	17,6	38,5
<i>Hypsignathus monstrosus</i> (1)		60,60	56,45	10,22	20,20	12,73	19,71	21,44	50,54
<i>Lissonycteris angolensis</i> (7)	mean	39,44	36,98	8,50	14,29	7,33	11,92	14,96	30,33
	min	38,70	36,0	7,69	13,8	7,00	11,2	14,5	30,0
	max	40,23	37,6	9,01	14,8	7,66	12,3	15,6	30,8
	st.div.	0,59	0,63	0,41	0,29	0,27	0,40	0,36	0,31
<i>Myonycteris torquata</i> (1)		35,39	32,74	8,97	13,46	6,85	10,81	13,49	27,35
<i>Micropteropus pusillus</i> (3)	mean	29,99	28,13	8,71	12,56	6,04	9,95	9,59	23,03
	min	29,25	27,7	8,43	12,2	5,78	9,67	9,22	22,4
	max	30,85	29,1	8,98	12,8	6,31	10,50	10,10	24,1
<i>Rousettus aegyptiacus</i> (4)	mean	40,99	38,02	8,85	15,75	8,36	12,38	16,23	32,43
	min	39,5	36,1	8,11	14,9	7,96	11,9	15,2	30,9
	max	41,9	39,5	9,82	16,6	8,65	12,9	16,7	33,8
	st.div.	1,04	1,45	0,75	0,75	0,30	0,44	0,70	1,18
<i>Stenonycteris lanosus</i> (9)	mean	41,63	37,55	9,17	15,45	8,55	12,41	14,87	31,97
	min	40,50	36,0	8,26	14,8	8,15	11,6	14,3	30,8
	max	42,13	38,6	10,00	15,9	9,20	15,8	16,6	33,0
	st.div.	0,50	0,74	0,56	0,30	0,39	1,30	0,70	0,69
<i>Rhinolophus clivosus</i> (1)		20,87	18,04	2,91	9,83	5,59	7,69	7,65	14,02
<i>Hipposideros ruber</i> (3)	mean	19,79	17,42	3,25	10,40	4,83	7,25	6,99	12,73
	min	19,55	17,1	3,14	10,3	4,76	7,18	6,96	12,7
	max	20,00	17,7	3,41	10,5	4,87	7,33	7,04	12,8
<i>Hipposideros cf. caffer</i> (3)	mean	17,59	15,00	2,79	9,42	3,62	6,15	5,83	10,77
	min	17,35	14,8	2,71	9,37	3,50	6,08	5,65	10,6
	max	17,76	15,2	2,86	9,46	3,75	6,28	5,97	11,0
<i>Triaenops persicus</i> (1)		20,20	17,66	2,73	8,94	5,41	6,80	7,03	12,76
<i>Myotis scotti</i> (3)	mean	14,70	13,23	3,37	7,43	3,49	5,99	5,47	10,52
	min	14,30	12,8	3,35	7,30	3,38	5,86	5,29	10,0
	max	15,07	13,8	3,41	7,62	3,69	6,12	5,69	11,1
<i>Myotis welwitschii</i> (2)	mean	20,03	18,10	4,97	10,08	5,76	8,69	7,79	15,37
<i>Plecotus balensis</i> (1)		16,43	14,64	3,66	8,92	3,54	5,76	5,42	10,15
<i>Hypsugo sp.</i> (1)		11,94	10,63	3,34	6,68	3,71	4,91	4,14	8,39
<i>Pipistrellus hesperidus</i> (9)	mean	13,34	12,43	3,78	7,69	4,30	5,80	4,87	9,74
	min	12,80	12,1	3,71	7,51	4,13	5,60	4,74	9,44
	max	3,62	12,9	3,87	7,79	4,52	6,25	5,12	10,20
	st.div.	0,32	0,27	0,05	0,09	0,12	0,19	0,12	0,23
<i>Pipistrellus cf. aero</i> (6)	mean	12,77	11,78	3,46	7,18	4,02	5,50	4,66	9,26
	min	12,71	11,4	3,29	6,89	3,87	5,33	4,48	9,03
	max	12,82	12,2	3,66	7,46	4,21	5,75	4,73	9,65
	st.div.	0,08	0,25	0,12	0,23	0,13	0,20	0,10	0,22
<i>Pipistrellus rusticus</i> (1)		11,31	10,63	3,53	6,88	3,73	4,92	3,94	8,36
<i>Laephotis wintoni</i> (2)	mean	16,05	15,12	3,63	8,00	4,39	5,44	5,04	10,88
<i>Glauconycteris variegata</i> (1)		13,20	13,20	4,70	9,07	4,45	6,64	4,71	9,99
<i>Scotophilus dinganii</i> (6)	mean	19,38	17,75	4,72	11,23	6,58	8,61	6,68	13,96
	min	18,53	17,2	4,65	10,7	6,33	8,29	6,46	13,6
	max	20,29	18,6	4,82	11,8	6,95	8,82	7,12	14,6
	st.div.	0,72	0,53	0,07	0,41	0,23	0,20	0,24	0,35

species (n)		TLS	CCL	POC	MW	CC	MM	CM	ML
<i>Miniopterus natalensis</i> (2)	mean	14,71	13,42	3,74	8,27	4,19	5,86	5,60	10,39
<i>Miniopterus africanus</i> (1)		16,73	15,31	4,14	9,03	4,95	7,18	6,55	12,01
<i>Mops nanulus</i> (2)	mean	16,23	14,76	3,78	10,09	4,42	7,62	6,35	11,30
<i>Chaerephon pumila</i> (3)	mean	17,22	15,25	4,08	10,12	4,39	7,77	6,41	11,76
	min	16,98	15,0	4,04	9,89	4,10	7,66	6,23	11,6
	max	17,45	15,5	4,16	10,40	4,55	7,95	6,57	11,9

Tab. 2. Selected external measurements (mm) and weight (g) of some of the Ethiopian bats collected in this study. See Material and Methods for abbreviations of measurements.

Species (n)		B	T	FA	EAR	HF	W
<i>Epomophorus gambianus</i> (11)	min-max	123-154	0-12	70,2-88,2	18,3-23,0	19,2-26,1	69-111
	mean	134,0	6,1	81,4	21,2	21,4	86,3
	S. D.	11,3	3,9	5,2	1,2	2,4	13,2
<i>Hypsignathus monstrosus</i> (2)	min-max	180-193		115,6-117,9	30,4-32,2	32,0-38,6	
	mean	186,5	0,0	116,8	31,3	35,3	200,0
<i>Lissonycteris angolensis</i> (24)	min-max	100-126	5-9,4	69,0-81,0	18,2-25,0	15,3-20,0	47-76
	mean	112,9	9,4	73,8	21,6	17,7	60,8
	S. D.	6,1	2,5	3,9	1,6	1,5	8,1
<i>Myonycteris torquata</i> (1)		105	8	64,8	22	20	47
<i>Micropteropus pusillus</i> (16)	min-max	70-99		50,2-60,0	13,9-18,0	12,0-15,1	22-31
	mean	86,0	5,7	52,8	16,2	13,9	26,1
	S. D.	7,4		3,3	1,2	1,1	3,2
<i>Rousettus aegyptiacus</i> (8)	min-max	106-143	6-22	76,0-97,5	19,8-22,1	20,0-23,3	56-94
	mean	129,8	14,4	90,0	21,1	21,3	76,0
	S. D.	13,1	5,2	8,9	0,7	1,3	16,6
<i>Stenonycteris lanosus</i> (17)	min-max	118-180	12-35	77,5-92,0	21,0-23,7	18,5-22,5	78-131
	mean	139,4	22,8	87,5	22,1	21,2	105,6
	S. D.	13,2	5,1	3,5	0,9	1,4	17,2
<i>Cardioderma cor</i> (1)		75,0	0,0	56,0	37,0	15,5	
<i>Lavia frons</i> (2)	min-max	60-70	0,0	56,4-57,4	40,0	13,5-13,9	
<i>Nycteris hispida</i> (3)	min-max	41-50	42-45	40,2-41,6	18,8-19,1	8,5-9,6	5,9-6,5
	mean	45,3	43,7	40,9	18,9	8,9	6,2
<i>Nycteris thebaica</i> (1)		48,0	46,0	41,1	26,3	10,1	
<i>Nycteris macrotis</i> (1)		57,0	45,0	45,6	25,2	11,1	10,5
<i>Hipposideros caffer</i> (6)	min-max	48,5-54	28-32	47,8-50,6	14,9-15,6	7,3-13,5	
	mean	51,4	30,3	49,6	15,3	10,0	8,0
	S. D.	2,3	1,6	1,0	0,2	2,0	
<i>Hipposideros ruber</i> (5)	min-max	52,5-61,5	32-37	54,5-57,0	15,3-15,9	7,9-10,4	13,0-14,0
	mean	57,1	35,1	56,1	15,6	9,3	13,5
	S. D.	4,0	1,9	1,0	0,2	0,9	0,7
<i>Triaenops persicus</i> (4)	min-max	57,5-66	33-35	56,4-58,8	9,1-14,1	9,6-10,3	14-17
	mean	61,9	33,7	57,7	11,3	10,0	15,0
	S. D.	3,5	0,8	1,0	2,2	0,3	1,4
<i>Rhinolophus clivosus</i> (1)		54,0	28,0	49,5	21,0	10,1	10,0
<i>Myotis scotti</i> (5)	min-max	44-46	41-47	38,4-41,0	13,0-15,2	6,3-9,1	4,0
	mean	44,7	43,4	39,8	13,8	7,6	4,0
	S. D.	0,8	3,0	1,2	0,9	1,0	
<i>Myotis welwitschii</i> (2)	min-max	63-68	57-57,3	60,2-68,3	18,0-20,0	10,7-11,0	15,0
<i>Plecotus balensis</i> (1)		45,0	48,0	36,3	37,0	17,4	
<i>Neoromicia capensis</i> (3)	min-max	42-43	27-32	29,7-31,4	10,5-11,7	4,7-5,1	4,0
	mean	42,7	30,2	30,5	11,1	4,9	4,0
<i>Neoromicia guineensis</i> (2)	min-max	41-41,5	20,4-23,1	28,7-28,9	10,0-10,1	5,6-6,1	3,0
<i>Hypsugo</i> sp. (1)		40,4	41,2	34,1	10,2	6,0	3,3

Tab. 2. Continuation.

Species (n)		B	T	FA	EAR	HF	W
<i>Pipistrellus hesperidus</i> (10)	min-max	43-48	30-34	33,4-36,1	10,2-11,2	6,5-7,8	
	mean	44,4	31,5	34,6	10,8	7,1	
	S. D.	1,6	1,6	0,9	0,3	0,4	
<i>Pipistrellus aero</i> (8)	min-max	40-49	24-34	30,5-35,0	11,2-12,2	5,2-9,8	4,0-5,0
	mean	45,0	30,7	32,8	11,5	7,0	4,5
	S. D.	2,8	3,3	1,5	0,4	1,4	0,6
<i>Pipistrellus rusticus</i> (6)	min-max	38-48,5	23-34	26,2-32,9	7,0-12,1	3,9-6,2	3,0-4,0
	mean	42,2	26,8	28,3	8,9	5,0	3,7
	S. D.	3,6	4,0	2,4	1,7	1,0	0,6
<i>Laephotis wintoni</i> (2)	min-max	52-53	40,5-42	38,6-39,0	24,8	8,9	6,0-7,0
<i>Glauconycteris variegata</i> (2)	min-max	55,5-57,5	46-51	43,2-44,1	10,7-11,3	8,9-9,6	11,0-14,0
<i>Scotophilus dinganii</i> (16)	min-max	60-78,5	35,5-54	45,3-52,5	13,8-17,8	7,0-13,1	18,0-20,0
	mean	70,9	47,3	50,5	15,2	10,5	18,7
	S. D.	4,7	5,6	1,7	1,0	1,8	1,0
<i>Miniopterus natalensis</i> (2)	min-max	48-57	52,56,5	44,5	11,0-11,3	8,3	9,0
<i>Miniopterus africanus</i> (2)	min-max	57-65,5		49,0-49,8	12,5-13,4	10,3-10,8	6,5
<i>Mops nanulus</i> (4)	min-max	51-54,5	21-25	29,3-31,5	11,5-12,3	6,4-8,3	
	mean	52,9	23,3	30,8	12,0	7,0	
	S. D.	1,6	2,1	1,0	0,3	0,9	
<i>Chaerephon pumila</i> (19)	min-max	55-63	26,5-34,5	38,8-42,3	10,6-17,2	7,6-9,2	
	mean	59,7	29,7	40,5	15,2	8,4	
	S. D.	2,0	2,2	1,1	1,5	0,5	

Appendix 1: Checklist of bat species recorded from Ethiopia

Pteropodidae		<i>Myotis tricolor</i>	2,4
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	2,4	<i>Myotis morrisi</i>	1,2,4
<i>Stenonycteris lanosus</i>	2,4,8	<i>Myotis scotti</i>	2,4,8
<i>Myonycteris torquata</i>	8	<i>Myotis bocagii</i>	4
<i>Lissonycteris angolensis</i>	2,4,8	<i>Plecotus balensis</i>	8
<i>Eidolon helvum</i>	2,4	<i>Pipistrellus hesperidus</i>	1**,2**,8
<i>Hypsignathus monstrosus</i>	2,4,8	<i>Pipistrellus rusticus</i>	2,4,8
<i>Epomophorus gambianus</i>	2,4,8	<i>Pipistrellus rueppelli</i>	2,4
<i>Epomophorus labiatus</i>	2,4	<i>Pipistrellus aero</i>	8
<i>Epomophorus minimus</i>	4	<i>Neoromicia(?) nanus</i>	1,2,4
<i>Micropteropus pusillus</i>	1,2,4,8	<i>Neoromicia capensis</i>	2,4,8
Rhinopomatidae		<i>Neoromicia somalicus</i>	1,2,4
<i>Rhinopoma hardwickei</i>	1,2,4	<i>Neoromicia guineensis</i>	2,4,8
Emballonuridae		<i>Neoromicia tenuipinnis</i>	4
<i>Taphozous perforatus</i>	1,2,4	<i>Neoromicia zuluensis</i>	5
<i>Taphozous mauritanus</i>	2,4	<i>Mimetillus moloneyi</i>	2,4
<i>Coleura afra</i>	2,4	<i>Laephotis wintoni</i>	2,4,8
Nycteridae		<i>Nycticeinops schlieffeni</i>	2,4
<i>Nycteris thebaica</i>	1,2,4,8	<i>Scotophilus dinganii</i>	4,8
<i>Nycteris hispida</i>	2,4,8	<i>Scotophilus leucogaster</i>	2,4
<i>Nycteris aurita</i>	4	<i>Scotophilus viridis</i>	3
<i>Nycteris macrotis</i>	4,8	<i>Scotoecus hindei</i>	2,4
<i>Nycteris woodi</i>	4	<i>Scotoecus hirundo</i>	2,4
Megadermatidae		<i>Glauconycteris variegata</i>	1,2,4,8
<i>Lavia frons</i>	2,4,8	<i>Miniopterus africanus</i>	1****,2****,8
<i>Cardioderma cor</i>	1,2,4,8	<i>Miniopterus natalensis</i>	2****,8
Rhinolophidae		Molossidae	
<i>Rhinolophus clivosus</i>	1,2,4,8	<i>Otomops martiensseni</i>	1,2,4
<i>Rhinolophus landeri</i>	1,2,4	<i>Platymops setiger</i>	2,4
<i>Rhinolophus eloquens</i>	6	<i>Chaerephon pumila</i>	1,2,4,8(?)
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	1,2,4	<i>Chaerephon leucogaster</i>	5
<i>Rhinolophus simulator</i>	1,2,4	<i>Chaerephon chapini</i>	4
<i>Rhinolophus blasii</i>	2,4	<i>Chaerephon nigeriae</i>	1,2,4
<i>Rhinolophus fumigatus</i>	1,2,4	<i>Chaerephon bivittata</i>	2,4
<i>Rhinolophus hildebrandtii</i>	2,4	<i>Chaerephon ansorgei</i>	4
Hipposideridae		<i>Mops condylurus</i>	2,4
<i>Hipposideros caffer</i>	1,2,4,8	<i>Mops nanulus</i>	2,4,8
<i>Hipposideros ruber</i>	1,2,4,8	<i>Tadarida ventralis</i>	1****,2,4
<i>Hipposideros commersoni</i>	2,4	<i>Mormopterus acetabulosus</i>	1,2,4
<i>Hipposideros fuliginosus</i>	2,4	Source of data: 1 – HILL & MORRIS 1971, 2 - LARGEN et al. 1974; 3 - ROBBINS et al. 1985; 4 - YALDEN et al., 1996; 5 - PETERSON et al. 1995; 6 - COTTERILL 2002; 7 – FAHR & EBIGBO 2003; 8 - this study.	
<i>Hipposideros megalotis</i>	2,4	* — as <i>Kerivoula eriophora</i> ; ** — as <i>Pipistrellus kuhlii fuscatus</i> ; *** — as <i>Miniopterus inflatus africanus</i> ; **** — as <i>Miniopterus schreibersi arenarius</i> ; ***** — as <i>Tadarida africana</i> .	
<i>Triaenops persicus</i>	1,2,4,8		
<i>Asellia tridens</i>	1,2,4		
<i>Asellia patrizii</i>	1,2,4		
Vespertilionidae			
<i>Kerivoula lanosa</i>	2*,4		
<i>Myotis welwitschii</i>	2,4,7,8		

A New Species of Tree Frog (Amphibia; *Hyperolius*) from the Bakossi Mountains, South-West-Cameroon

Stefan LÖTTERS¹⁾ & Andreas SCHMITZ²⁾

¹⁾ Johannes-Gutenberg-Universität, Zoologisches Institut, Mainz, Germany

²⁾ Muséum d'histoire naturelle, Geneva, Switzerland

Abstract. We describe a new species of tree frog (Anura; Hyperoliidae: *Hyperolius*) from the Bakossi Mountains, South West Cameroon. It is currently known only from its type locality. The new species shows sexual dichromatism with adult males usually displaying hour glass pattern on the dorsum and adult females having dorsal spotting. The new species is most similar to *H. guttulatus*, *H. phantasticus*, *H. platyceps*, *H. riggenbachi*, *H. sylvaticus nigeriensis* and the *H. viridiflavus* complex. Characters to distinguish these and the new species include aspects of the dorsal colour pattern, adult size, skin texture as well as presence/absence of a female gular fold and sexual dichromatism, respectively.

Key words. Anura, Hyperoliidae, *Hyperolius dintelmanni* sp.n., Cameroon, taxonomy.

1. INTRODUCTION

Hyperolius is a species-rich genus of tree frogs from sub-Saharan Africa (FROST 2002). According to SCHIÖTZ (1999), the majority of species occurs in humid tropical forests of Central Africa. About 25 taxa have been reported from Cameroon, mainly from its southwestern portion (AMIET 1972, 1973, 1975, 1979a, 1979b, 1980; PERRET 1959, 1966; SCHIÖTZ 1999; FROST 2002). Nevertheless, even this region is far from well studied. One example are the Bakossi Mountains, for which herpetological collections are limited (STUART 1986; SCHMITZ et al. 1999). To the best of our knowledge, the *Hyperolius* species from the Bakossi Mountains have not been studied at all. During fieldwork in 1997 and 1998 in this region, the junior author and colleagues collected several *Hyperolius* specimens in different colour morphs. Two of them vary slightly in size but share other external features including a smooth skin, moderate foot webbing and presence of hand webbing. Of one of these morphs (Fig. 1), several juveniles and males and one female are available. The other morph (Fig. 2) is represented by two females. The single female of the morph first mentioned is somewhat deviant in colour pattern from the remaining specimens of this series (i.e. juveniles and males) and more similar to the second morph. Since both colour forms are almost identical in other morphological characters and because they were collected at the same locality and time, we consider them as variants of one polymorphic species. We interpret their different colour patterns as the so-called juvenile/male (PhJ) and the female (PhF) colour phases, as known in about half of the species of *Hyperolius* (SCHIÖTZ 1999). The single "intermediate" female, is considered as an individual just undergoing mature female colour change.

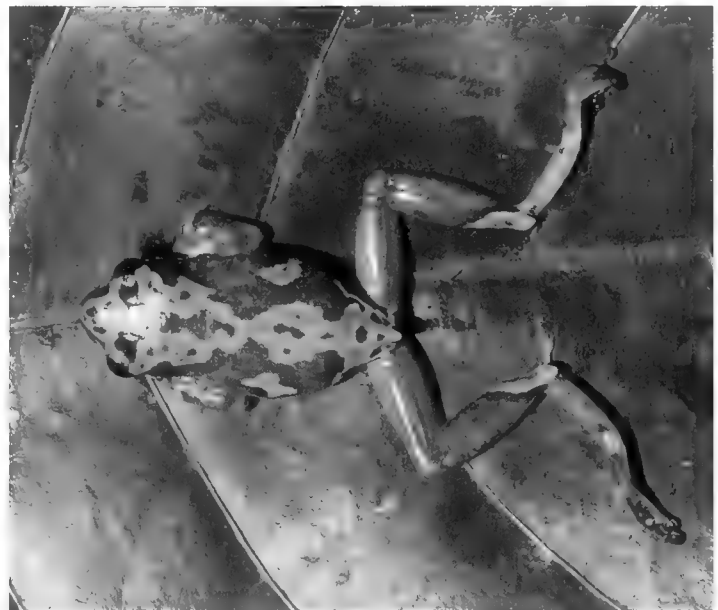


Fig. 1. Dorsal view of male holotype (in PhJ) of *Hyperolius dintelmanni* sp. nov. (ZFMK 67871).



Fig. 2. Lateral view of female paratype (in PhF) of *Hyperolius dintelmanni* sp. nov. (ZFMK 67890).

Because these specimens are not identifiable as any of the species described so far, we conclude that they belong to a species new to science and probably endemic to the Bakossi Mountains. The purpose of this paper is to describe it.

2. MATERIAL AND METHODS

Material examined is deposited in the Natural History Museum, British Museum, London (BMNH), Muséum d'Histoire Naturelle, Genève (MHNG), Museum für Naturkunde, Berlin (ZMHB), Muséum Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren (MRAC), and Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK). Specimens used for comparisons are listed in Appendix 1. Live specimens were photographed in the field for colour descriptions before preserving them in 70 % ethanol. Measurements were taken in mm at the nearest 0.1 mm with dial callipers for adults only. Males were considered adult when their gular flap was recognisable; specimens of about equal size to males without gular flap were regarded as adult females. Specimens smaller than half snout-vent-length (SVL) of the smallest adult, were termed juveniles. The diagnostic scheme follows LÖTTERS et al. (2004): (1) SVL of males and females; (2) tibia length (TIBL)/SVL, head width at angles of jaws (HW)/SVL; (3) dorsal skin texture: smooth or warty; (4) dorsal and lateral snout shape fide HEYER et al. (1990: 409) and if nostrils are visible from above or not; (5) distance from anterior corner of eye to nostril (E-N)/horizontal eye diameter (EYE); (6) tympanum: visible or invisible (i.e. covered by thick skin), horizontal tympanum diameter (TYMP)/EYE; (7) foot length from proximal edge of outer metatarsal tubercle to tip of Toe IV (FOOT)/TIBL; (8) foot and (if present) hand webbing formula, using the system as described by GLAW & VENCES (1994); (9) dorsal and ventral colour pattern (PhJ, PhF) and iris colour in life.

3. TAXONOMY

3.1. *Hyperolius dintelmanni* sp. nov. – (Figs. 1-5)

Holotype: ZFMK 67871, an adult male in PhJ, from the Edib Hills (ca. 1,200 m above sea level), Bakossi Mountains, South-West Cameroon (4°57' N, 9°39' E); leg. A. Schmitz, 1 December 1997.

Paratypes: ZFMK 67441-447, 67872-873, one adult female in transition from PhJ to PhF, three adult males and five juveniles in PhJ, ZFMK 67890, 67453, two adult females in PhF, all from the type locality; leg. O. Euskirchen and A. Schmitz, December 1997 to January 1998.

Description of holotype: Body slender with sacrum width about one sixth of SVL; head short and broad with distance from tip of snout to posterior corner of eye about one fourth of SVL; HW about one third of SVL; snout tip in dorsal and lateral views rounded; nostril dorsolateral, protruding and visible from above; cho-



Fig. 3. Ventral view of female paratype (in PhF) of *Hyperolius dintelmanni* sp. nov. (ZFMK 67890).

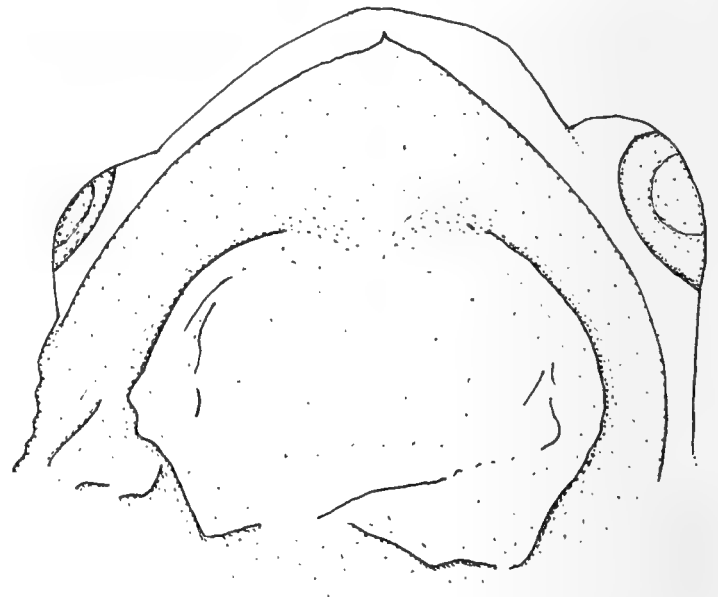


Fig. 4. Gular region of holotype of *Hyperolius dintelmanni* sp. nov. (ZFMK 67871). Bar equals 5.0 mm.

anae rounded; maxillary teeth present, vomerine teeth lacking; tongue about as long as wide, free for half of its length and anteriorly bifurcated; canthus rostralis convex from nostril to tip of snout, concave and longer from nostril to anterior corner of eye; EYE > E-N; loreal area barely concave; tympanic membrane covered by thick skin but tympanic annulus visible in most specimens (visible in holotype), TYMP < EYE. Gular flap relatively small (Fig. 4). Tibia long, about half of SVL, tibiotarsal articulation extending to nostril when hind limb adpressed forward along body; FOOT < TIBL; relative length of toes: I < II < III < V < IV; metatarsal tubercles not well defined, rounded, inner somewhat larger in size; rest of sole smooth with distinct subar-

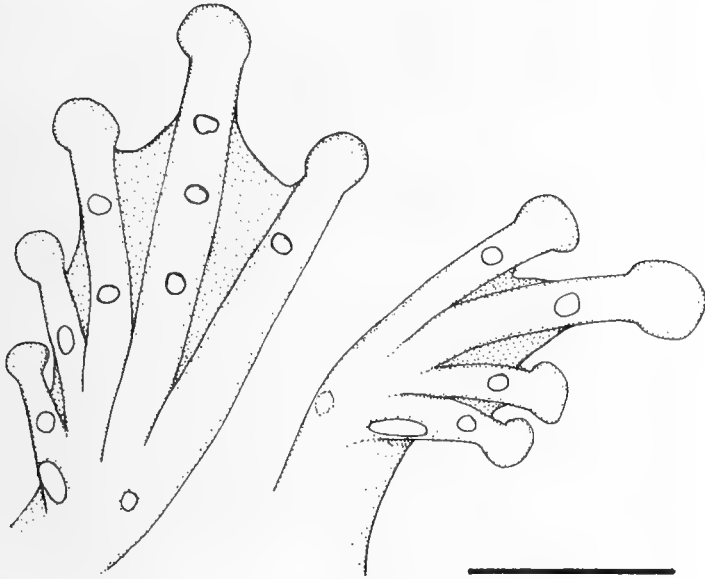


Fig. 5. Sole and palm of paratype of *Hyperolius dintelmanni* sp. nov. (ZFMK 67441). Bar equals 5.0 mm.

ticular tubercles present at joints of phalanges of all toes; tips of toes broadened; foot webbing formula: $1\frac{1}{2}$, 2i(1) 2e(0), 3i(1) 3e(0), 4i/e(1), 5(0). Relative length of fingers: $I < II < IV < III$; palmar tubercle ill-defined, rounded, thenar tubercle well visible, somewhat ovoid; rest of palm wrinkled with well visible subarticular tubercles at joints of phalanges of all fingers; tips of fingers broadened, in Finger III and IV for more than twice the width of finger; hand webbing formula: 1(1), 2i/e(1), 3i/e(1), 4(1). Surface of dorsal skin smooth with few tubercles below tympanic area, ventral skin wrinkled.

Variation. The paratypes generally coincide with the description given above, except that juveniles and adult females lack a gular flap and the tibiotarsal articulation may extend only to the posterior corner of the eye when hind limb adpressed forward along body; foot webbing formula varies as follows: $1\frac{1}{2}$ -1), 2i(1) 2e(0- $\frac{1}{2}$), 3i(1) 3e(0- $\frac{1}{2}$), 4i(1) 4e(1), 5(0- $\frac{1}{2}$).

Coloration: In preservative, in PhJ, dorsal surface dark brown with more or less symmetric hour glass pattern or marbling in tan (with hour glass pattern in holotype), consistently with a dark brown cloacal region, with extremities dark brown, and with a tan spot on distal inner calf and both metatarsus and metacarpus. In PhF, dorsal surfaces are brown, darker laterally, with numerous tan to yellowish spots (smaller in diameter than eye, partly confluent), each with a dark brown centre; spots absent on flanks resulting in a dark brown lateral band which continues on and below lip as a thin line; upper and outer femur as well as inner tibia with large tan blotches. Ventrally, both phases are tan, with the outer sole and palm brown or tan (tan in holotype) and males having a greyish tan to grey gular flap (greyish tan in

holotype); in PhF ventral surfaces of cloacal region, legs (in part) and arms black.

In live specimens, PhJ is dorsally olive to translucent dark green on extremities, with light green and towards the periphery yellowish pattern (Fig. 1); the ventral body of this phase is yellowish to greyish in the gular region. In live specimens, PhF is dorsally dark brown to black with greenish spotting and bright red areas on upper legs, feet and hands (Fig. 2); lower legs and feet and hands are almost entirely bright red, while the ventral body of PhF is yellowish (Fig. 3). In both colour phases, the iris is bronze.

Etymology: The specific name is a patronym for HORST DINTELMANN (Bonn) in recognition of his support of taxonomic research and forthcoming conservation projects in Cameroon.

3.2. Diagnosis

(1) SVL in mm of males 29.5-33.8 (31.5 ± 1.93 ; $n = 4$), of females 27.3-29.8 (28.4 ± 1.27 ; $n = 3$); (2) TIBL/SVL 0.46-0.51 (0.49 ± 0.02 ; $n = 7$), HW/SVL 0.29-0.35 (0.33 ± 0.02 ; $n = 7$); (3) dorsal skin texture smooth; (4) dorsal and lateral snout shape rounded, nostrils visible from above; (5) E-N/ EYE 0.76-0.97 (0.83 ± 0.04 ; $n = 7$) (6) tympanic membrane covered by thick skin but tympanic annulus sometimes visible through skin in both females and males, TYMP/EYE 0.41-0.47 (0.44 ± 0.03 ; $n = 7$); (7) FOOT/TIBL 0.87-0.94 (0.91 ± 0.03 ; $n = 7$); (8) foot webbing formula: $1\frac{1}{2}$ -1), 2i(1) 2e(0- $\frac{1}{2}$), 3i(1) 3e(0- $\frac{1}{2}$), 4i(1) 4e(1), 5(0- $\frac{1}{2}$); hand webbing formula: 1(1), 2i/e(1), 3i/e(1), 4(1); (9) PhJ dorsally olive to translucent dark green on extremities, with light green (more yellowish at periphery) hour glass pattern or marbling, ventrally yellowish; PhF in life dorsally black with greenish spotting and bright red areas on legs, ventrally yellowish with red bright red legs, soles and palms; iris bronze (see Figs. 1-3).

In PhJ, *H. dintelmanni* is most similar to *H. platyceps* (BOULENGER, 1900) and the PhJ of *H. sylvaticus nigeriensis* SCHIÖTZ, 1967, both known from Cameroon (AMIET 1979a; SCHIÖTZ 1967, 1999). The new species can be distinguished from them by having the dorsal pattern non-divided (see Fig. 1, versus in *H. platyceps* falling into an anterior hour glass-shaped pattern and a posterior transversal bar and in PhJ *H. sylvaticus nigeriensis* falling into anterior and posterior dorsal patches; compare with photographs in SCHIÖTZ 1967, 1999). In addition, *H. dintelmanni* differs from *H. platyceps* by larger male adult size (adult SVL ≥ 29.5 mm versus ≤ 27 mm) and from *H. sylvaticus nigeriensis* by lacking a dark area behind the eye (versus present in PhJ of *H. sylvaticus nigeriensis*) and by having skin of dorsal surface smooth (versus tubercular in *H. sylvaticus nigeriensis*). Moreover, males and females of *H. platy-*

ceps do have the same dorsal pattern (versus presence of sexual dichromatism in *H. dintelmanni*). Females of *H. sylvaticus nigeriensis* differ strongly in both dorsal pattern (e.g. *H. dintelmanni* is completely lacking the light yellow dorso-lateral stripe typical for female *H. sylvaticus nigeriensis*; comp. SCHIÖTZ 1967), as well as in ventral coloration of the gular region and the underside of the limbs.

Relatively large adult size and presence of hand webbing also require a comparison with *H. guttulatus* GÜNTHER, 1858, *H. phantasticus* (BOULENGER, 1899), *H. riggenbachi* (NIEDEN, 1910) and the *H. viridiflavus* (DUMÉRIL & BIBRON, 1841) complex, all known from Cameroon (SCHIÖTZ 1999). Most members of the *H. viridiflavus* complex have tubercular skin (versus smooth in *H. dintelmanni*), their females develop a transverse gular fold (absent in *H. dintelmanni*) and an hour glass pattern as present in PhJ of *H. dintelmanni* is not known except in *H. tuberculatus* (MOCQUARD, 1897) (i.e. in both males and females versus in males only in *H. dintelmanni*). Moreover, *H. tuberculatus* males exhibit a relatively large bright yellow gular flap (LÖTTERS et al. 2004), while *H. dintelmanni* males have a relatively small (Fig. 4) greyish gular flap. The female colour phase of some forms within the *H. viridiflavus* complex (e.g. "bayoni", "variabilis" "viridiflavus" from eastern Africa; see SCHIÖTZ 1999) may develop dorsal spotting like PhF of *H. dintelmanni* but, as mentioned, these forms exhibit tubercular dorsal surfaces, while the new species has a smooth skin. *Hyperolius guttulatus*, *H. phantasticus* and *H. riggenbachi* all lack a dorsal hour glass pattern and, except PhF *H. guttulatus*, dorsal spotting. However, spotted *H. guttulatus* have relatively small light spots without black centres as present in the relatively large light spots (Fig. 2) in PhF of *H. dintelmanni*. In all three species, the gular flap is relatively large (see SCHIÖTZ 1999) versus relatively small in *H. dintelmanni* (Fig. 4).

3.3. Distribution and ecology

Hyperolius dintelmanni is known only from the type locality at elevations of 1,100-1,250 m above sea level. There have been several surveys in adjacent areas (Mt. Kupe, Mt. Nlonako etc.) which have failed to record this new species (HERRMANN & HERRMANN 1999; SCHMITZ et al. 1999; HERRMANN et al. 2000). All specimens of the new species were found at the outer margins of disturbed primary forest patches in the Edib Hills. Most specimens were sitting at night on lower grass vegetation (< 1 m above ground) in areas with ferns.

4. DISCUSSION

Western Central Africa is relatively rich in species (e.g. AMIET 1987; WHITE 1993). More than one fifth of all *Hyperolius* species described is known from this region,

mainly from Cameroon (SCHIÖTZ 1999; FROST 2002). Considering that collections of amphibians from this country are known from only 16 % of the squares in a 20 x 20 km² overlaid grid (AMIET 1983), one may expect that many more species of *Hyperolius* (or amphibians in general) will be found to exist in this country in the future. However, besides limited collections, a major problem is that *Hyperolius* taxonomy is difficult (e.g. SCHIÖTZ 1999). LÖTTERS et al. (2004) suggest to focus on standardised diagnosis schemes (as used here), preferably combined with bioacoustic, tadpole and gene sequence data. Unfortunately, at the present time such information is sparse for most Cameroonian *Hyperolius* species including *H. dintelmanni*. Future investigations shall not focus to discover new records and species alone but also to fill these gaps.

Acknowledgements. Fieldwork in Cameroon was conducted with the invaluable help of O. Euskirchen and C. Wild. Permission to collect was given by the WWF Mount Kupe Forest Project. W. Böhme generously promoted the junior author's work on Cameroonian herpetofauna. Material for comparison was made available through B.T. Clarke (BMNH), J. Mariaux (MHNG) and R. Günther (ZMHB). Access to BMNH was kindly made available to the senior author through the SYS-RESOURCE MRI of the Natural History Museum (BMNH) with financial support by the IHP Programme of EC.

Zusammenfassung. Wir beschreiben eine neue Baumfrosch-Art (Anura: Hyperoliidae: *Hyperolius*) aus den Bakossi-Bergen in Süd-West-Kamerun. Sie ist bisher nur von der Typuslokalität bekannt. Die neue Art zeigt einen Sexualdichromatismus, wobei die Männchen ein dorsales Sanduhrmuster aufweisen, während die Weibchen eine Fleckenzeichnung besitzen. Die neue Art ist *H. guttulatus*, *H. phantasticus*, *H. platyceps*, *H. riggenbachi*, *H. sylvaticus nigeriensis* und dem *H. viridiflavus*-Komplex am ähnlichsten. Merkmale, um diese Arten und die neue Art zu unterscheiden schließen Aspekte des dorsalen Zeichnungsmusters, Größe der Adulti, Hauttextur sowie das Vorhandensein/Fehlen einer Kehlfalte bei Weibchen beziehungsweise von Geschlechtsdichromatismus mit ein.

REFERENCES

- AMIET, J.-L. (1972): Notes faunistiques, éthologiques et écologiques sur quelques amphibiens anoures du Cameroun. *Annals Faculté Science Cameroun Université Yaoundé* **9**: 127-153.
- AMIET, J.-L. (1973): Notes faunistiques, éthologiques et écologiques sur quelques amphibiens anoures du Cameroun (2e Série). *Annals Faculté Science Cameroun Université Yaoundé* **13**: 135-161.
- AMIET, J.-L. (1975): Écologie et distribution des amphibiens anoures de la région de Nkongsamba (Cameroun). *Annals Faculté Science Cameroun Université Yaoundé* **20**: 33-107.

- AMIET, J.-L. (1979a): A propos d'*Hyperolius platyceps* Boulenger, *Hyperolius kuligae* Mertens et *Hyperolius admetzi* Ahl (Amphibiens, Anoures). *Annals Faculté Science Cameroun Université Yaoundé* **25**: 221-256.
- AMIET, J.-L. (1979b): Description de l'adulte et de la larve d'*Hyperolius bopeleti* n. sp. (Amphibia Anura, Hyperoliidae). *Annals Faculté Science Cameroun Université Yaoundé* **26**: 113-124.
- AMIET, J.-L. (1980): Un *Hyperolius* nouveau du Cameroun: *Hyperolius endjami* n. sp. *Revue Suisse de Zoologie* **87**: 445-460.
- AMIET, J.-L. (1983): Un essai de cartographie des anoures du Cameroun. *Alytes* **2**: 124-146.
- AMIET, J.-L. (1987): Aires disjointes et taxons vicariantes chez les anoures du Cameroun: implications paléoclimatiques. *Alytes* **6**: 99-115.
- FROST, D. R. (2002): Amphibian species of the world: An online reference. V2.21 American Museum Natural History, New York. [<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>]
- GLAW, F. & VENCES, M. (1994): A fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar. Second edition. Vences u. Glaw Verlags GbR, Köln.
- HERRMANN, P. & HERRMANN, H.-W. (1999): The ALSCO Cameroon Chameleon Expedition: a rainforest survey on Mount Nlonako. *Sonoran Herpetologist* **12**: 94-97.
- HERRMANN, H.-W., BÖHME, W. & HERRMANN, P. A. (2000): The ALSCO Cameroon Expedition 1998: the sampling of a mountain rainforest. *Bonner zoologische Monographien* **46**: 95-103.
- HEYER, W. R., RAND, A. S., DA CRUZ, C. A. G., PEIXOTO, O. L. & NELSON, C. E. (1990): Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia* **1**: 237-410.
- LÖTTERS, S., SCHICK, S., SCHEELKE, K., TEEGE, P., KOSUCH, J., ROTICH, D. & VEITH, M. (2004): Bio-sketches and partitioning of sympatric reed frogs, genus *Hyperolius* (Amphibia; Hyperoliidae), in two humid tropical African forest regions. *Journal Natural History* **38**: 1969 - 1997.
- PERRET, J.-L. (1959): Batraciens nouveaux du Cameroun. *Revue Suisse de Zoologie* **66**: 711-721.
- PERRET, J.-L. (1966): Les amphibiens du Cameroun. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung Systematik* **8**: 289-464.
- SCHIÖTZ, A. (1967): The treefrogs (Rhacophoridae) of West Africa. *Spolia zoologica Musei hauniensis* **25**: 1-346.
- SCHIÖTZ, A. (1999): Treefrogs of Africa. Chimaira, Frankfurt.
- SCHMITZ, A., EUSKRICHEN, O. & BÖHME, W. (1999): Zur Herpetofauna einer montanen Regenwaldregion in SW-Kamerun (Mt. Kupe und Bakossi-Bergland). I. Einleitung, Bufonidae, und Hyperoliidae. *Herpetofauna* **21**: 5-17.
- STUART, S. N. (1986): Conservation of Cameroon montane forests. International Council for Bird Preservation, i-iii, Cambridge.
- WHITE, F. (1993): Refuge theory, ice-age aridity and the history of tropical biotas: an essay in plant geography. *Fragmenta floristica et geobotanica* **2**: 385-409.
- Muséum d'histoire naturelle, G.P.6434, CH-1211 Geneva, Switzerland, e-mail: andreas.schmitz@mhn.ville-ge.ch
- Received: 31.10.2003
Revised: 09.12.2003
Accepted: 17.12.2003
Corresponding editor: R. VAN DEN ELZEN

Appendix 1

In addition to the new species, the following material was examined:

Hyperolius acutirostris – Cameroon: ZMHB 8470, 65177 (formerly also under ZMHB 8470) (syntypes).

Hyperolius bolifambae – Osomba, Nigeria: BMNH 1966.273.

Hyperolius cinnamomeoventris complex – Andarada, Angola: MRAC 60559-60; Anhoca, Angola: BMNH 1904.5.2.116-118; Congulu, Angola: BMNH 1936.8.1.223-224; Dundo, Angola: MRCA 60557-58; Matala, Angola: MRAC 60291; River Kakueje, Angola: MRCA 60556; Lambaréné, Gabon: ZFMK 73111-112, ZMHB 8830 (syntype of *H. fimbriolatus* PETERS, 1876), 65178 (formerly also under ZMHB 8830; syntype of *H. fimbriolatus*), ZMHB 8829, 53264-265 (three syntypes of *H. olivaceus* PETERS, 1876); Kakamega, Kenya: Forest: ZFMK 77431-433.

Hyperolius fusciventris – Sierra Leone: BMNH 1947.2.9.59-60 (syntypes of *H. aylmeri* NOBLE, 1924).

Hyperolius guttulatus – Africa: BMNH 1947.2.9.30-31 (syntypes); BMNH 1947.2.9.56 (holotype of *H. reticulatus*); Sapoba Forest Reserve, Nigeria: BMNH 1980.1570.

Hyperolius cf. *kuligae* – Rumpi Hills, Cameroon: BMNH 1985.594-596.

Hyperolius mosaicus – Ngam, Sangmelima, Cameroon: MHNG 965.12-21 (holotype and nine paratypes); Monts Cristal, Gabon: ZFMK 73140-142.

Hyperolius ocellatus – Monts Cristal, Gabon: ZFMK 73218-219.

Hyperolius pardalis – Bitye, Cameroon: BMNH 1947.2.26.2-10 (nine syntypes); Monts Cristal, Gabon: ZFMK 73151-155.

Hyperolius phantasticus – Benito River, French Congo (= Equatorial Guinea): BMNH 1947.2.920 (holotype); Monts Cristal, Gabon: ZFMK 73194-196.

Hyperolius platyceps – Benito River, French Congo (= Equatorial Guinea): BMNH 1947.2.9.57-58 (syntypes); Cameroon: BMNH 1903. 7.28.27,

Authors' addresses: Stefan LÖTTERS: Zoologisches Institut, Universität Mainz, Saarstrasse 21, 55099 Mainz, Germany, e-mail: loetters@uni-mainz.de

1908.5.30.71, 1937.12.1.24; Zenia, Cameroon: BMNH
1947.2.48 (holotype of *Rappia pleurotaenia*
BOULENGER, 1906).

Hyperolius riggenbachi – Bamenda, Cameroon: BMNH
1976.2428-2439; Obudu Plateau, Nigeria: BMNH 1980-
1591.

The Rediscovery of *Nemedina alamirabilis* Chandler from Hungary (Diptera: Empidoidea), and First Description of the Male

Bradley J. SINCLAIR¹ and László PAPP²

¹Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn, Germany

²Hungarian Natural History Museum, Budapest, Hungary

Abstract. *Nemedina alamirabilis* Chandler is rediscovered in Hungary, including the collection of the first male specimens of this species. The male is described and genitalic features discussed and compared to congeneric species. The sister group relationships between *Nemedina* and the Atelestinae is confirmed.

Key words: Diptera, Empidoidea, *Nemedina*, Palearctic, male, systematics

1. INTRODUCTION

Over the past five years, much new information on the *Nemedina* genus-group has been published. *Nemedina alamirabilis* Chandler, 1981, the type species, was described over 20 years ago on the basis of a single, slide-mounted female specimen from Hungary (CHANDLER 1981). A second species, *N. eocenica* Sinclair & Arnaud, 2001, represented by a pair in copula was discovered in Baltic amber (SINCLAIR & ARNAUD 2001). Prior to the publication of this Baltic amber species, GRIMALDI & CUMMING (1999) published a review of Eremoneuran Cretaceous ambers and described five new genera assigned to the *Nemedina* genus-group. Most recently SINCLAIR & SHAMSHEV (2003) described a new species from Kazakhstan, *N. zaitsevi* Sinclair & Shamshev, 2003, which included the first detailed description of the male terminalia. On the basis of the latter study, convincing evidence was presented for the sister group relationship between the *Nemedina* genus-group and the Atelestinae.

Ever since its first discovery, additional specimens of *N. alamirabilis* were sought after. It was collected in 1960 and was never recollected again until the spring of 2002. No other specimens have been found in Museum collections and the holotype had until recently been misplaced in the Hungarian Natural History Museum. Given the apparent rarity of collections of extant species and limited species diversity of *Nemedina* compared to its fossil history, it would appear that this unique genus group was much more diverse in the past than today, especially during the Cretaceous.

In this paper, the collection of additional specimens is reported and the male of *N. alamirabilis* is described for the first time.

2. MATERIAL AND METHODS

This study is based on materials housed in the Diptera collections of the Hungarian Natural History Museum, Budapest (HNHM) and Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn, Germany (ZFMK).

Pinned adult specimens were examined only. The morphological terms mainly follow MCALPINE (1981). The interpretation of the genital sclerites follows CUMMING et al. (1995) and SINCLAIR (2000). To facilitate observation, dissections were macerated in hot 85% lactic acid and immersed in glycerin.

3. RESULTS

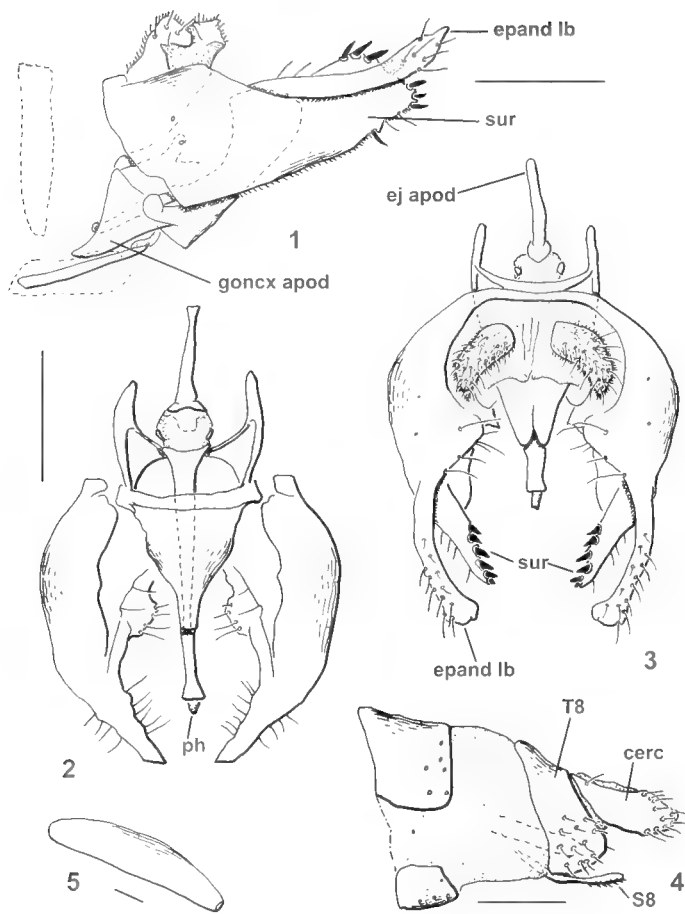
3.1 Taxonomy

3.1.1 *Nemedina alamirabilis* Chandler Figs. 1-5

Type material: Holotype female (mounted in Canada balsam on a round micro-cover glass (diameter 12 mm), attached to a white card of 19 x 12 mm; wings hardly visible): This label (card) bears in the handwriting of P. Chandler: "*Nemedina alamirabilis* sp. n. HOLOTYPE ♀". Three additional labels pinned below: "Bükk-hg. erdő [forest] 1960. V. 29."; "leg. Tóth S."; "Holotypus" [red – 17x10 mm, printed] (HNHM).

Additional material: Melegmány TT [Természetvédelmi Terület (Nature Reserve)]: Pécs, Melegmányivölgy [valley], 2002.május [May] 31, patak fölött és mellett [over and along the brook], leg. Papp L. (♂, 3♀ HNHM; ♀ ZFMK).

Diagnosis: Small, shining black, slightly humped-back, with short legs and hyaline wings. Very similar to *N. zaitsevi*, but differing by its dark haltere, dark legs, postpedicel ovate-conical, and male terminalia with epandrial lobes slender, arched and extending well beyond the epandrial lamellae.



Figs 1-5. *Nemedina almirabilis*. (1) male terminalia (lateral view; sclerites of segment 8 outlined); (2) male terminalia (ventral view, epandrial lobes omitted); (3) male terminalia (dorsal view); (4) female terminalia (lateral view); (5) egg. Scale bars = 0.1 mm. Abbreviations: cerc, cercus; ej apod, ejaculatory apodeme; epand lb, epandrial lobe; goncx apod, gonocoxal apodeme; ph, phallus; S, sternite; sur, surstylus; T, tergite.

Description (This species was thoroughly described by CHANDLER (1981), and additional observations are listed below):

Male.

Head. Holoptic, upper ommatidia enlarged, border between upper and lower ommatidia indistinct; ommatrichia lacking. Postcranium subshining, with fine greyish pruinescence, setation reduced. Upper postoccipt somewhat convex, lower postoccipt produced posteriorly. Ocellar triangle raised above ommatidia, lacking setae, clothed in long dense pruinescence. Frons reduced to small area just above antennae, with fine greyish pruinescence. Antenna black, similar to female; scape lacking setulae, short, somewhat similar in length to pedicel; pedicel subovate, ringed with minute subapical setulae; postpedicel ovate-conical, pubescent; stylus arista-like, two-segmented, lacking apical seta-like segment.

Thorax. Anterior and posterior spiracles black. Dorsal mesepimeral pocket absent; metasternal furca rod-shaped, lacking anterior and posterior arms. Interseg-

mental ridge between meso- and metapleuron nearly touching metepisternal ridge, forming small internal concavity; ventral and dorsal metepisterna narrowly separated.

Legs. Blackish brown.

Wing. Length: wing 1.7 mm. Hyaline, with fine microtrichia; lacking basal costal seta(e); veins dark; stigma distinct, confined between apex of Sc and apex of R₁; C fading beyond M₁₊₂. Haltere dark.

Abdomen. Black, shiny, with fine greyish pruinescence, bearing scattered minute setulae; lacking longer post-eromarginal setae. Segments 1-5 broad, remaining segments progressively narrowed. Tergite 8 slender, rectangular; less than half-length of sternite 8. Abdominal plaques present as minute scars inconspicuously scattered about face of tergite.

Terminalia. Symmetrical, unrotated, held obliquely upright from abdomen; concolorous with abdomen. Cercus small, truncate apically in lateral view, weakly sclerotized; hypoproct subtriangular, setose, continuous ventrally with broad subepandrial sclerite. Epandrium clothed with pubescence, bearing several setae, especially along lateral margins; epandrial lamellae with narrow dorsal bridge anterior to cerci (Fig. 3). Epandrial lobe slender, arched (Figs 1,3), extending dorsal to and beyond surstylus; lobe arched and truncate apically; apicolateral margin with setae; inner basal margin with several setae mounted on small tubercles. Surstylus broad, weakly articulated to epandrium; inner apical margin with row of ca. 9 short, flattened spine-like setae (Figs 1,3); subepandrial sclerite broad, articulated with lateral bacilliform sclerites; bacilliform sclerites bear rounded basal knob. Hypandrium short, subtriangular, produced apically as pair of flat, rounded apically, appressed sclerites encircling phallus (Figs 1,2); anterolateral corner extending to articulate with epandrium. Postgonites absent. Ventral apodeme(s) beneath ejaculatory apodeme absent. Gonocoxal apodeme with slender and greatly lengthened rod-like process (Fig. 1), slightly shorter than ejaculatory apodeme; narrow in ventral view, triangular in lateral view. Phallus tube-like, straight; apex with short membranous tube (Fig. 2); phallus not extended beyond epandrium; broad base of phallic plate arched and narrowed from phallus to subepandrial sclerite. Ejaculatory apodeme separated from phallus by membranous sperm sac (Figs 1-3); strongly sclerotized; extended posteriorly as short knob or fulcrum, facilitating lever-like action of apodeme.

Female. Length: wing 1.6-1.7 mm.

Similar to male except as follows: mouthparts as in Sinclair & Shamshev (2002). Dichoptic, all ommatidia of equal size. Frons very broad, shiny, bearing minute marginal setulae. Ocellar tubercle slightly prominent,

level with ommatidia. Abdominal intersegmental membranes yellowish-brown, paler than sclerites. Sclerites progressively broader; tergite 8 broad, produced laterally toward sternite 8 (Fig. 4); genital chamber with broad sclerotized floor and pair of dorsal plates. Tergite 10 absent (Fig. 4). Cerci black, broad, pubescent, with apex slightly narrowed and truncate. Spermathecal receptacle darkly pigmented, spherical; spermathecal duct long, pigmented at base of receptacle.

Egg. Length: ca. 0.45 mm.

Elongate oval, one end with broad rounded tip; opposite end bears micropyle (Fig. 5), ridge smooth, not raised. Chorion sculptured.

Distribution: Mecsek and Bükk Mts (Hungary).

Biology: The abdomen of one female specimen was engorged with mature eggs. The date of collection (May 31) indicates that oviposition occurs in spring and this would be the appropriate time to search for the breeding habitat and larval stages. Perhaps, the larvae could be obtained by using the techniques detailed in CUMMING & COOPER (1993).

Key to extant species of *Nemedina*

- 1 Haltere and legs dark, blackish brown; postpedicel ovate-conical; male terminalia with long, arched epandrial lobes, extending beyond epandrial lamellae (Figs. 1,3)..... *N. alimirabilis* Chandler
- Haltere pale, legs yellowish-brown; postpedicel elongate and strongly tapered; male terminalia with short, tapered epandrial lobes, not extending beyond epandrial lamellae.....
..... *N. zaitsevi* Sinclair & Shamshev

4. DISCUSSION

The male terminalia of *N. alimirabilis* clearly indicate that it is closely related and congeneric with *N. zaitsevi*. Both species possess long processes of the gonocoxal apodemes and a shortened hypandrium. These derived genitalic characters are also shared with the Atelestinae, whose assignment within the Empidoidea has been controversial (CUMMING et al. 1995). These characters, along with several additional synapomorphies, were proposed by SINCLAIR & SHAMSHEV (2003) as evidence strongly supporting the hypothesis that the *Nemedina* clade is the sister group to the Atelestinae. The discovery of the male of *N. alimirabilis* and its similar male terminalia confirms this relationship.

The Melegmánya-völgy TT – Melegmánya Valley Nature Reserve (7.09 km²) is a small area of cool microclimate, in the central Mecsek Mts (in the territory of Pécs, a minor part in Mánfa), protected since 1957, with considerable botanical and zoological, as well as geological in-

terest. The Nature Reserve is a part of the Mecsek karstic area, mainly with Triassic limestone. There are dolinas (sink-holes), caves, karstic sources, tufa gates and terraces with small waterfalls. Calcareous water deposits limy sediments on leaves and twigs fallen into brooks, enclosing them in a thick crust. Indeed, the Melegmánya Brook in the Melegmánya Valley is fed by karstic sources and spectacular tufa gates have already been formed this way. There are five large karstic cave systems with brooks in the Mecsek Mts. One of them opens at the lower section of the Nagy-Mély [Great Deep] Valley (westward to the former one): this is the strictly protected Mánfai-kölyök [“Stone Hole of Mánfa”].

As a consequence of their comparatively wet cool climate and northern exposure, the vegetation is mainly beech (*Fagus*) forest, locally mixed with oaks (*Quercus*) and hornbeam (*Carpinus*). There are a number of valuable and protected species in their herb layer, for instance, *Polystichum setiferum* (Forsk.) Th. Moore (rather characteristic for the whole Mecsek Mts) and other ferns, *Helleborus odorus* (Forsk.) Th. Moore, *Trollius europaeus* L. ssp. *demissorum*, *Aruncus dioicus* (Walter) *Ruscus aculeatus* L. and *R. hypoglossum* L., *Chaerophyllum aureum* L., *Lathyrus venetus* (Miller), *Stachys silvatica* L., *Asperula taurina* L. and *Digitalis ferruginea* L.

The hybotine, *Chvalaea sopianae* Papp & Földvári, 2001 (Empidoidea) was also described from this nature reserve (PAPP & FÖLDVÁRI, 2001). This is the only known locality in Hungary for *Chvalaea rugosiventris* (Strobl, 1910) and of the stratiomyid *Berkshiria hungarica* (Kertész, 1921). A high number of rare Mycetophilidae, hybotines (e.g. *Megagrapha europaea* Papp & Földvári, 2001) and other flies have also been captured there.

Acknowledgements. Our sincere thanks are due to Professor József Majer (Dept of General and Applied Ecology, Pécs University) for his aid during collecting trips and also for information about the collecting site. Drs J.M. Cumming (Ottawa, Canada), I.V. Shamshev (St. Petersburg, Russia) and P. Chandler (Melksham, UK) kindly reviewed an early draft of this paper.

REFERENCES

- CHANDLER, P. (1981): *Nemedina alimirabilis* sp. n., a new genus and species of Diptera Eremoneura, of uncertain affinities, from Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **27**: 103-113.
- CUMMING, J.M. & COOPER, B.E. (1993): Techniques for obtaining adult-associated immature stages of predacious tachydromiine flies (Diptera: Empidoidea), with implications for rearing and biocontrol. *Entomological News* **104**: 93-101.

- CUMMING, J.M., SINCLAIR, B.J. & WOOD, D.M. (1995): Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera – Eremoneura. *Entomologica Scandinavica* **26**: 121-151.
- GRIMALDI, D. & CUMMING, J. (1999): Brachyceran Diptera in Cretaceous ambers and Mesozoic diversification of the Eremoneura. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **239**: 1-124.
- MCALPINE, J. F. (1981) Morphology and terminology – adults. [Chapter] 2. In: MCALPINE, J.F. et al. (eds.) *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 1. Agriculture Canada Monograph **27**: 9-63.
- PAPP, L. & FÖLDVÁRI, M. (2001). A new genus and three new species of Hybotidae with new records of the Hungarian Empidoidea (Diptera). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **47**(4): 349-361.
- SINCLAIR, B.J. (2000) Morphology and terminology of Diptera male terminalia. Pp. 53-74 in: PAPP, L. & DARVAS, B. (eds.) *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera*, Vol. 1. General and Applied Dipterology. Science Herald, Budapest.
- SINCLAIR, B.J. & ARNAUD, P.H. (2001) *Nemedina eocenica* new species (Diptera: Empidoidea) from Baltic amber. *Myia* **6**: 1-8.
- SINCLAIR, B.J. & SHAMSHEV, I.V. (2003) A new species of *Nemedina* Chandler from mid-Asia (Diptera: Empidoidea) resolves the phylogenetic position of this enigmatic genus. *Journal of Natural History* **37**: 2949-2958.

Authors' addresses: Dr. Bradley J. SINCLAIR, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Adenauerallee 160, Bonn D-53113, Germany. E-mail: b.sinclair.zfmk@uni-bonn.de; Dr. László PAPP, Department of Zoology, Hungarian Natural History Museum, Baross u. 13, Budapest, PO Box 137, H-1431, Hungary. E-mail: lpapp@zoo.zoo.nhmus.hu.

Received: 20.11.2003

Accepted: 08.01.2004

Revised: 12.01.2004

Corresponding editor: M. SCHMITT

Genetic Variation in Two African *Euprepis* Species (Reptilia, Scincidae), Based on Maximum-Likelihood and Bayesian Analyses: Taxonomic and Biogeographic Conclusions

Patrick MAUSFELD-LAFDHIYA¹, Andreas SCHMITZ¹, Ivan INEICH² & Laurent CHIRIO²

¹ Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Section Herpetology, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany

² Muséum national d'Histoire naturelle, Institut d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité, Laboratoire de Zoologie (Reptiles & Amphibiens), 25, rue Cuvier, F-75005 Paris, France

Abstract. In the present study we applied Bayesian and maximum likelihood methods of phylogenetic inference to mitochondrial 12S rRNA and 16S rRNA gene fragments to examine the degree of genetic variation within the West African *Euprepis affinis* and the widespread African *Euprepis maculilabris*. We found considerable genetic differentiation in *Euprepis affinis*, revealing a cryptic species. Similarly, we could show that *Euprepis maculilabris* is comprised of at least two distinct species, with the nominotypic form being distributed in West Africa, and a cryptic species in East Africa. We discuss biogeographical aspects and outline the relevant evolutionary processes, which probably led to allopatric speciation in *Euprepis maculilabris*. Evaluating the systematic status of *Euprepis comorensis* and *Euprepis casuarinae*, two species formerly recognized as subspecies of *E. maculilabris*, we underlined the need of further studies to clarify their taxonomic status.

Key Words: Africa – *Mabuya* – mtDNA – speciation – systematics

1. INTRODUCTION

1.1 General Remarks

Intercontinental relationships within the circumtropical genus *Mabuya* Fitzinger, 1826, are far more complex than previously thought (MAUSFELD-LAFDHIYA et al. 2002). Their molecular analysis has demonstrated that *Mabuya* consists of several separated evolutionary lineages, representing distinct and well-supported monophyletic radiations. To reflect the independent origins of the South American, Asian, Afro-Malagasy and Cape Verdian groups the genus *Mabuya* was partitioned into four genera, revalidating the name *Euprepis* for the Afro-Malagasy species (MAUSFELD et al. 2002).

While the majority of species of the genus *Euprepis* occur in East and Southeast Africa, one can find several small high diversity centers in West and Central Africa. Probably the most important 'hotspot' seems to be Cameroon with at least 10 *Euprepis* species (LEBRETON 1999; CHIRIO & INEICH 2000, unpubl. data). Cameroon is crossed by the Cameroon Mountain Chain, which offers a vast number of different ecological habitats, resulting in one of the most speciose herpetofaunas in Africa (LEBRETON 1999). Despite extensive research done by a multitude of scientists (e.g. J.-L. Amiet, J.-L. Perret) in that country many species have not been studied in detail and in many cases consist of unresolved species complexes (e.g. LAWSON 1993; BÖHME & SCHMITZ 1996).

1.2. Taxonomic review of *Euprepis affinis*

There has been a lot of confusion about what should be regarded as the "true" *Euprepis affinis*. In 1838 GRAY published a short description of *Tiliqua affinis*, based on a single British Museum specimen of unknown origin. In 1844 HALLOWELL described *Euprepes blandingii*. GRAY (1845) described *Euprepis raddoni* from West Africa. In 1857 HALLOWELL described *Euprepes frenatus* from Liberia and *E. albilabris* from Gabon, but noted that the former was perhaps a variety of *E. blandingii*. PETERS (1864) described *Euprepes (Euprepis) aeneofuscus* from Elmina (Ghana), DU BOCAGE (1872) described *Euprepes gracilis* from Bissau and FISCHER (1885) described *Euprepes (Euprepis) pantaenii* from Sierra Leone. BOULENGER (1887) regarded *Tiliqua* and *Euprepis* as synonyms of *Mabuya*. He recognised *M. affinis* (Gray) (illustrating the type, which he indicated was in a bad state, being discoloured and without the tail). He placed all the above-mentioned forms as synonyms of *M. raddonii* (Gray), which he also illustrated (Appendix 1).

According to LOVERIDGE (1936), Boulenger erroneously thought that both Gray's and Hallowell's papers appeared in 1845. However, it seems that Hallowell's paper appeared "on or before July 19, 1844" (LOVERIDGE 1936). Consequently he re-established the name *blandingii*, a name that has been used by most authors since then (MERTENS 1941; LOVERIDGE 1941; DE WITTE 1953; GRANDISON 1956; MERTENS 1964;

DUNGER 1972; BARBAULT 1974). But not all authors followed Loveridge's taxonomic conclusion and still used *raddoni* (MANAÇAS 1951; MONARD 1951; HELLMICH 1957). 128 years after its first description, DE WITTE (1966) used the name *affinis* (Gray) again; interestingly, he listed both *affinis* and *blandingii* from the Democratic Republic of Congo (DR Congo) (Appendix 1). Due to the fact that he could "find no characters that consistently distinguish between the West African *maculilabris* and *blandingii* (= *raddoni*)" HORTON (1973) even considered *E. blandingii* Hallowell and *E. raddoni* (Gray) as synonyms of *maculilabris*. In 1974 HOOGMOED published the only comprehensive taxonomic revision of *affinis*. He completely agreed with GRANDISON (1956), who examined the type of *affinis* (BM 1946.8.18.21/XIV 929), and who concluded that it was conspecific with the nominal species *blandingii*. Thus, HOOGMOED (1974) considered all *E. blandingii* (Hallowell, 1844) and *E. raddonii* (Boulenger, 1887) and *E. affinis* (Boulenger, 1887) as synonyms of *E. affinis* (Gray, 1838). Moreover, he regarded *E. raddonii* (Boulenger, 1887) partly as a synonym of *E. albilabris* (Hallowell, 1844). Except for LAWSON (1993), who again used the name *blandingii* Hallowell, subsequent authors followed HOOGMOED (1974) and used *E. affinis* (e.g. BÖHME & SCHNEIDER 1987; BÖHME et al. 1996; AKANI & LUISELLI 2001; BARNETT et al. 2001; HALLERMANN 2001).

1.3. Taxonomic review of *Euprepis maculilabris*

Since GRAY (1845) described *Euprepis maculilabris* from "West Africa", the taxonomy of the "*Mabuya*" *maculilabris*-group (sensu BROADLEY 1974) has been in a dynamic, unstable state (Appendix 2). The following taxa can be assigned to the *maculilabris* group: *Euprepis maculilabris*, *E. maculilabris albotaeniata*, *E. comorensis*, *E. casuarinae*, *E. boulengeri* and *E. infralineata*.

PETERS (1854) described *Euprepes comorensis* from Anjouan, Comoros and in 1882 named a variant of it from Grand Comoro *E. angasijanus*. In 1866 DU BO-CAGE described *Euprepes anchietae* from Cabinda and PETERS (1879) described *E. notabilis* from Chinchixo and Pungo Androngo (Angola). In 1887 BOULENGER recognized *Mabuia comorensis* (Peters), but placed all the other described taxa in the synonymy of *M. maculilabris* (Gray). DU BO-CAGE (1895) accepted Boulenger's findings and also recorded *M. maculilabris* from the islands of Principe and Sao Tome. In 1911 STERNFELD described *Mabuia boulengeri* from the Makonde Plateau in Tanzania. STERNFELD (1912) described a first subspecies of *Mabuia maculilabris* from the DR Congo, *M. m. major* and six varieties (Appendix 2). BOETTGER (1913) described *Mabuia comorensis* var. *infralineata* from Europa Island in the Mozambique

Channel, recorded typical *M. comorensis* from Mafia, Songo Songo and Zanzibar islands, and described *M. albotaeniata* from Pemba Island. In 1917 STERNFELD recorded additional material of *M. maculilabris major* from DR Congo and one specimen of the typical form without precise locality.

The first comprehensive analysis of variation in a long series of *Mabuya maculilabris* (Gray) was done by SCHMIDT (1919). He considered *Mabuia maculilabris major* and *M. m. bergeri* as synonyms of *E. maculilabris* Gray. In his view "*Mabuya maculilabris* does not seem at present divisible into subspecies. Either it has reached its present range too recently to be influenced by the environmental differences or these differences have recently been superimposed on a long established range".

BARBOUR & LOVERIDGE (1928), listed both *M. comorensis* and *M. maculilabris* for the Uluguru and Usambara Mountains, Tanzania, with *M. c. infralineata* a synonym of the former and *M. boulengeri* and *M. albotaeniata* synonyms of the latter. They hypothesized that "*maculilabris* is undergoing evolutionary differentiation, but these variations have not progressed far enough, or become sufficiently standardized, to merit racial recognition". One year later LOVERIDGE (1929) listed 11 *Mabuya maculilabris* from Uganda and one from western Kenya. He tentatively referred those USNM specimens to *maculilabris*, "for it occurs to me that they are more closely related to *comorensis* than to *maculilabris*, at the same time they are undoubtedly identical to what Boulenger called *maculilabris* from Ruwenzori". In addition, he mentioned that "they are the same as Stenfeld's [sic] *M. maculilabris major* from the Central Lake region and agree with specimens in the Museum of Comparative Zoology from Mutea on the White Nile; Rutshuru and Bumba, Belgian Congo, and Sao Thome Island, West Africa". He also recorded one specimen of *M. comorensis* from Kenya and stated that "true Cameroon *maculilabris* have 33 to 36 scale rows, while East African examples more usually have 30" (see also MERTENS 1955). In 1933 LOVERIDGE concluded that "at most *comorensis* appears to be a race of *maculilabris*", and in 1942 LOVERIDGE for the first time mentioned the subspecies *M. maculilabris comorensis* from Magrotto Mountain, northeast Tanzania, differing from "typical *maculilabris* in having 34-36 midbody scale-rows, together with a more robust build and shorter tail". LOVERIDGE (1957) tentatively placed *M. maculilabris major* with all its taxonomically recognized variations in synonymy with *M. maculilabris maculilabris* Gray (Appendix 2). He listed four subspecies: *Mabuya maculilabris maculilabris*, *M. m. albotaeniata*, *M. m. boulengeri* and *M. m. comorensis* (with *Euprepes angasijanus* and *Mabuia comorensis* var. *infralineata* as synonyms). BROADLEY (1974) published a first com-

prehensive review of the *Mabuya maculilabris* group. He refuted the subspecies status of *M. m. bouleengeri*. He reinstated *M. bouleengeri* as a full species, sympatric with *M. maculilabris* in southeastern Tanzania and southern Malawi. Besides listing the subspecies *M. m. comorensis*, *M. m. albotaeniata* and *M. m. infralineata*, he herein described the subspecies *Mabuya maculilabris casuarinae* from Casuarina Island off the coast of north Mozambique, which is “distinguished from all other races except *comorensis* by its high count of lamellae beneath the fourth toe (23-24) and numerous supraciliaries (6-7). It is distinguished from *comorensis* by its lower count of midbody scale rows (31-32 compared with 34-38)”. According to BROADLEY (1974) “the northeast Tanzanian populations of *maculilabris*, with 34-38 midbody scale rows, previously included with *comorensis*, lack the high counts of subdigital lamellae found in true *comorensis* and are now included with typical *maculilabris*”. BRYGOO (1981) reinstated *M. comorensis* as a full species, with *E. angasijanus* Peters remaining in synonymy. Additionally, mainly based on coloration differences, he elevated *M. comorensis infralineata* to species rank. Recently, BROADLEY (2000) published a review of the southeast African *Mabuya* species in which he elevated *M. casuarinae* and *M. albotaeniata* to species rank on a par with the other insular forms. For *Mabuya maculilabris* BROADLEY (2000) mentions a distribution area from “Guinea, east to Somalia, south to Angola, northern Zambia, Malawi and the northern half of Mozambique”.

In the present study we apply Bayesian and maximum likelihood methods of phylogenetic inference to our data consisting of two mitochondrial gene fragments (12S and 16S) to examine the genetic differentiation within *Euprepis maculilabris* and *Euprepis affinis*. We intend to give evidence for the existence of full species complexes under the name of these two *Euprepis* taxa without the claim of a comprehensive systematic revision, which will be done separately.

2. MATERIAL AND METHODS

We obtained DNA sequence data from nineteen *Euprepis* specimens representing seven nominal species. Considering the broad distribution area of *Euprepis affinis* in Central and West Africa and of *Euprepis maculilabris* from Sao Tome in the West to Kenya and Mozambique in the East, we here concentrate on selected populations emphasizing the degree of variability in the corresponding species, without covering populations over the entire distribution area. Thus, in order to elucidate phylogenetic affinities and the degree of genetic variation within *Euprepis affinis* we included five *E. affinis* specimens (one from Guinea-Bissau and four from Cameroon). Additionally, two cf. *affinis* from Cameroon were also included in the analysis. As many authors considered *E. albilabris* a synonym of *E. af-*

finis (e.g. BOULENGER 1887; SCHMIDT 1919; MANAÇAS 1951), we included two *albilabris* specimens in the analysis, one from Cameroon and one from Uganda. To assess the degree of genetic variation within *Euprepis maculilabris* we included four *maculilabris* specimens, two from Cameroon and two from Tanzania. Additionally, we included *Euprepis comorensis* (Nosy Tanikely, Madagascar), formerly considered a subspecies of *maculilabris*. Furthermore, we added three *Euprepis perroteti* specimens, *E. cf. irregularis* (Uganda) and *E. sp. nov.* (Cameroon) to the data set. *Mabuya agilis* and *Scelotes mirus* were used as outgroups.

All voucher specimens used in the present study, with their localities, collection numbers and accession numbers are listed in Tab. 1. A map indicating the localities of the specimens included in our study is shown in Fig. 1. DNA was extracted from the tissue samples using QuiAmp tissue extraction kits (Quiagen). The primers 16sar-L (light chain; 5' – CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT – 3') and 16sbr-H (heavy chain; 5' – CCG GTC TGA ACT CAG ATC ACG T – 3') of PALUMBI et al. (1991) were used to amplify a section of the mitochondrial 16S ribosomal RNA gene. PCR cycling procedure was as follows; an initial denaturation step of 90 s at 94°C followed by 33 cycles of denaturation for 45 s at 94°C, primer annealing for 45 s at 55°C and extension for 90 s at 72°C. Additionally, a section of the mitochondrial 12S ribosomal RNA gene was amplified using the primers 12SA-L (light chain; 5' – AAA CTG GGA TTA GAT ACC CCA CTA T – 3') and 12SB-H (heavy chain; 5' – GAG GGT GAC GGG CGG TGT GT – 3') of KOCHER et al. (1989). Cycling procedure was as follows: 35 cycles of denaturation 45 s at 94°C, primer annealing for 60 s at 50°C and extension for 120 s at 74°C (12S).

PCR products were purified using Qiaquick purification kits (Qiagen). Sequences were obtained using an automatic sequencer (ABI 377). The obtained sequences (lengths referring to the aligned sequences including gaps) comprised 550 bp (16S), and 398 bp (12S). Sequences have been submitted to GenBank.

Sequences were aligned using ClustalX (THOMPSON et al. 1997; default parameters). The alignment was subsequently adjusted manually using the program Se-Al 1.0a1 (RAMBAUT 1996). We explored the quality of our alignment by varying alignment gap opening cost (6, 9, 15) and comparing alignments. In the 12S data no ambiguously aligned regions could be detected, while in the 16S data set three ambiguously aligned regions of a total of 55 bp were found; these sites were excluded from further analyses (GATESY et al. 1993; MILINKOVITCH & LYONS-WEILER 1998). The complete alignment is available from the authors upon request.

To determine the statistical validity of combining the 16S and 12S data sets for phylogenetic analyses, we performed the partition homogeneity (PH) test. We used PAUP*4.0b10 (SWOFFORD 2002) to generate a null-distribution of length differences using 1000 same-sized, randomly generated partitions from the original data with replacement.

Tab. 1. List of voucher specimens included in the present study, with their respective localities, collection numbers and accession numbers (12S, 16S)

Species	Locality	Collection number	Accession number
<i>Scelotes mirus</i>	Malolotja Reserve, Swaziland	Voucher not collected	AF153559, AF153586
<i>Mabuya agilis</i>	Maricá, Rio de Janeiro, Brazil	MNRJ 9561	AF548796, AF549184
<i>Euprepis affinis</i>	Ilha Bubaque, Guinea Bissau	ZFMK 62376	AF202622, AF202627
<i>affinis</i>	Benakuma, West of Wum, Cameroon	MNHN 2002.742	AY159105, AY159118
<i>affinis</i>	Benakuma, West of Wum, Cameroon	MNHN 2002.743	AY159106, AY159119
<i>affinis</i>	Bridge over River Bagwor, Fontem, Cameroon	MNHN 2002.746	AY159107, AY159120
<i>affinis</i>	Jully Hotel, North of Kribi, Cameroon	MNHN 2001.108	AY159109, AY159122
cf. <i>affinis</i>	Ngoulemakong, NE of Ebolowa, Cameroon	MNHN 2002.745	AY159103, AY159116
cf. <i>affinis</i>	Benakuma, West of Wum, Cameroon	MNHN 2002.744	AY159104, AY159117
<i>albilabris</i>	Mt. Ruwenzori, Semliki NP, Uganda	ZFMK 63296	AY070331, AY070350
<i>albilabris</i>	Kika, East of Moloundou, Cameroon	MNHN 2001.103	AY159102, AY159115
<i>perroteti</i>	Abuko Wildlife Reserve, Gambia	ZFMK 51844	AY159101, AF153578
<i>perroteti</i>	Crossroads Hina-Moufou, Cameroon	MNHN 2001.110	AY159100, AY159114
cf. <i>perroteti</i>	Tchabal Mbabo, Cameroon	Voucher not collected	AY159099, AY159113
spec. nov	Hossere Ngang-Ha, Cameroon	MNHN 2002.0747	AY159108, AY159121
cf. <i>irregularis</i>	Mt. Elgon, Uganda	ZFMK 66631	AY070329, AF153571
cf. <i>maculilabris</i>	Amani, Usambara Mts., Tanzania	ZFMK 74514	AY070338, AY070356
cf. <i>maculilabris</i>	Tanzania	Voucher not collected	AY159112, AF153574
<i>maculilabris</i>	Afan, NE of Ma'an, Cameroon	MNHN 2000.5199	AY159110, AY159123
<i>maculilabris</i>	Benakuma, West of Wum, Cameroon	MNHN 2000.5200	AY159111, AY159124
<i>comorensis</i>	Nosy Tanikely, Madagascar	ZFMK 62192	AY070328, AF153565

Codens: ZFMK for Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, MNHN for Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, and MNRJ for Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Prior to phylogenetic reconstruction, we tested for homogeneity of base frequencies among taxa using the χ^2 test as implemented in PAUP*4.0b10 (which ignores correlation due to phylogenetic structure): (1) over all sites, (2) over parsimony-informative sites only, (3) without constant sites (parsimony-uninformative and constant sites will mislead the χ^2 test (MISOF et al. 2001). All phylogenetic reconstructions were conducted with the combined data set of the 16S and 12S gene fragments.

Maximum likelihood analysis. – All maximum likelihood analyses (FELSENSTEIN 1981) were performed with PAUP*4.0b10 (SWOFFORD 2002). In order to compare the results obtained via maximum likelihood and Bayesian analyses, a hierarchical likelihood-ratio test was carried out using MRMODELTEST 1.1b (NYLANDER 2002), a simplified version of MODELTEST (POSADA & CRANDALL 1998, 2001), selecting the best-fit model of nucleotide substitution for our data set. The model parameters (substitution parameters, shape of gamma distribution, proportion of invariable sites) were estimated from the data set, without sites containing gaps (AGUINALDO et al. 1997). The ML tree was calculated with the parameter estimates obtained under the best-fit model. A heuristic search was made with 10 replicates of random stepwise addition and tree bisection-reconnection (TBR) branch-swapping. The

relative branch support of the phylogenetic analyses was evaluated with 100 bootstrap pseudoreplicates (gap-sites excluded, heuristic search, random addition of taxa with 10 replicates, TBR branch-swapping).

The existence of phylogenetic signal was assessed by calculating the skewness, or g1 statistic (implemented in PAUP*), which provides a measure of phylogenetic information content (HILLIS & HUELSENBECK 1992). We produced 1000 randomly generated ML trees for (with out-group excluded; settings for ML identical to the one described above).

A matrix of pairwise sequence differences for the combined 16S and 12S rRNA genes was calculated using the p-distance.

Bayesian analyses. – All Bayesian analyses (RANNALA & YANG 1996; LARGET & SIMON 1999; MAU et al. 1999; LI et al. 2000; HUELSENBECK et al. 2001) were performed with MRBAYES, version 3.0b1 (HUELSENBECK & RONQUIST 2001), which approximates the posterior probabilities (PP) of trees. The program uses a variant of Markov chain Monte Carlo (MCMC), Metropolis-coupled MCMC (GEYER 1991), which is less prone to entrapment in local optima than is normal MCMC (METROPOLIS et al. 1953; HASTINGS 1970; GREEN 1995).

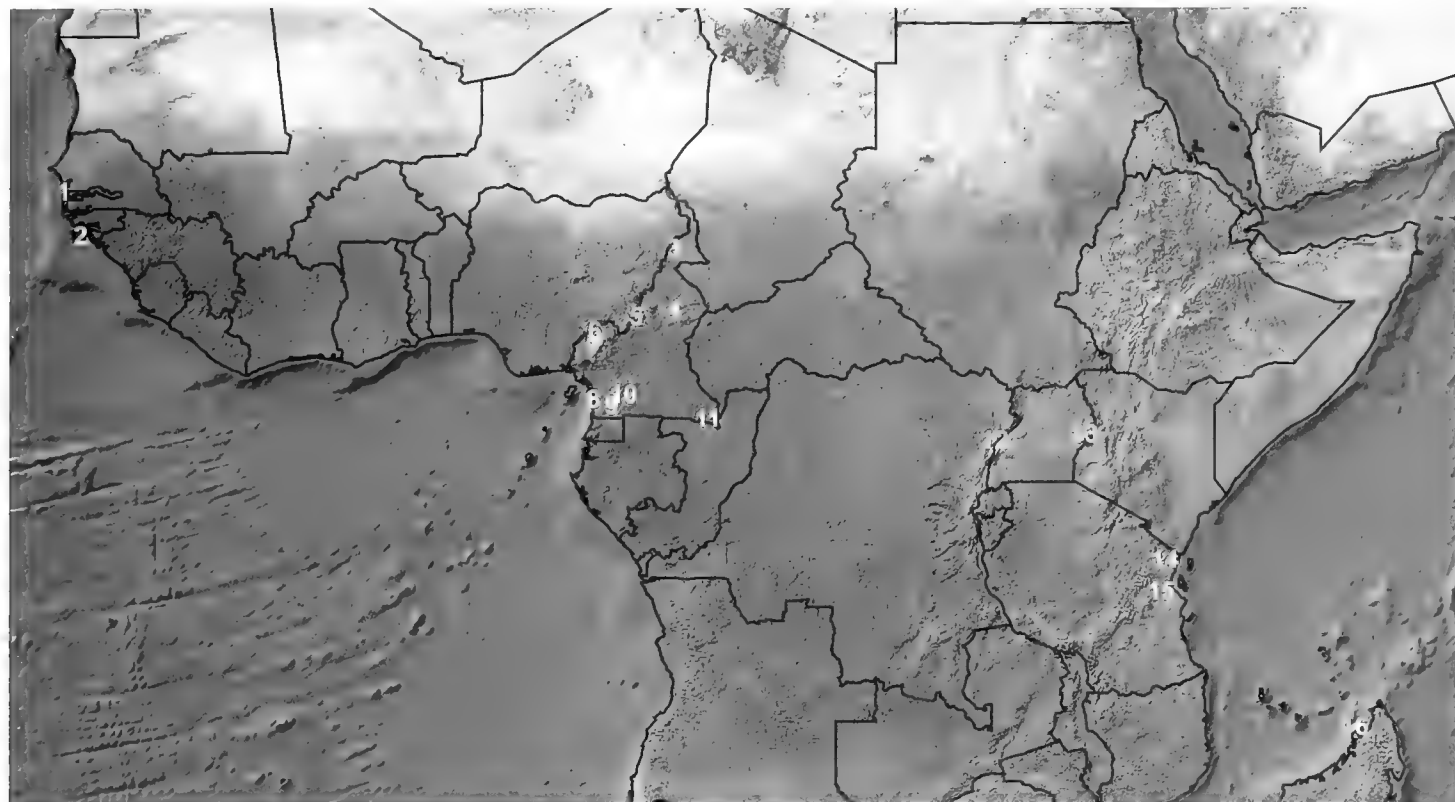


Fig. 1. Map showing the localities of the ingroup-specimens included in the present study. Locality names are as follows: (1) Abuko Wildlife Reserve (*Euprepis perroteti*), Gambia, (2) Ilha Bubaque (*Euprepis affinis*), Guinea Bissau, (3) Crossroads Hina-Moufou (*Euprepis perroteti*), Cameroon, (4) Hossere Ngang-Ha (*Euprepis* spec. nov.), Cameroon, (5) Tchabal Mbabo (*Euprepis* cf. *perroteti*), Cameroon, (6) Benakuma (*Euprepis affinis*, *Euprepis* cf. *affinis*), Cameroon, (7) Bridge over River Bagwor (*Euprepis affinis*), Cameroon, (8) Jully Hotel (*Euprepis affinis*), North of Kribi, Cameroon, (9) Afan, Cameroon, (10) Ngoulemakong (*Euprepis* cf. *affinis*), Cameroon, (11) Kika (*Euprepis albilabris*), Cameroon, (12) Semliki NP (*Euprepis albilabris*), Mt. Ruwenzori, Uganda, (13) Mt. Elgon (*Euprepis* cf. *irregularis*), Uganda, (14) Amani (*Euprepis* cf. *maculilabris*), Usambara Mts., Tanzania, (15) Tanzania (*Euprepis* cf. *maculilabris*), without exact locality given, (16) Nosy Tanikely (*Euprepis comorensis*), Madagascar.

To select the best-fit model of nucleotide substitution for our data set (with all gaps excluded from the analysis), the hierarchical likelihood-ratio test was carried out using MRMODELTEST 1.1b (NYLANDER 2002). Consequently, the settings of MRBAYES were specified according to the results of MRMODELTEST. Besides the specific parameters calculated by MRMODELTEST, the default settings of MRBAYES were used. We ran two MCMC analyses for 10^6 generations each. Each chain consisted of one cold and three heated chains and the Markov chains were started from a random tree. The Markov chains were sampled every 100th generation, resulting in 10,000 sampled trees from each chain. The initial 1,000 (10%) trees were disregarded as "burn-in" (the portion of the chain that was sampled before stationarity was reached). Inferences, then, were based on the 9,000 trees samples from each chain. The topologies were used to generate a strict-consensus tree, with the percentage of samples recovering any particular clade representing that clade's posterior probability (HUELSENBECK & RONQUIST 2001). Unlike the non-parametric bootstrap values of the ML analysis, these are the true probabilities of the clades under the assumed model (RANNALA & YANG 1996). Consequently, we consider probabilities of 95% or greater to be significantly supported.

3. RESULTS

The PH test failed to detect significant incongruence between the two data sets ($p = 0.16$), suggesting the two mtDNA fragments could be combined. The resulting combined data set (16S and 12S rRNA gene fragments) included a total of 865 characters. The matrix for the uncorrected p-distances for all nucleotide sites is presented in Appendix 3.

In the data set a phylogenetic signal is clearly present (ML: $g1 = -1.1169$, $p = 0.01$). When all characters were included, we found no significant deviation from the homogeneity of base frequencies among taxa ($\chi^2 = 12.8664$, $p = 1.0000$, $df = 60$). The same was true for the parsimony-informative sites only ($\chi^2 = 53.8529$, $p = 0.6985$, $df = 60$) and without constant sites ($\chi^2 = 39.5078$, $p = 0.9811$, $df = 60$).

The comparison between the different likelihood scores for each model showed that the GTR + I + G model (YANG 1994) was the most appropriate model that fit our data set. This model incorporates unequal base frequencies [$\pi_{(A)} = 0.3468$, $\pi_{(T)} = 0.2053$, $\pi_{(C)} = 0.2590$, $\pi_{(G)}$

= 0.1889], and takes into account the proportion of invariable sites ($I = 0.5181$), and the gamma distribution shape parameter ($\alpha = 0.6781$).

Tab. 2. Parameter estimates of the substitution model (GTR + I + Γ), sampled after the burn-in phase of the chain. The columns indicate the parameter, mean and 95% credible interval for the parameter. The parameters are TL, the tree length; r_{ij} , rate of substitution between nucleotides i and j measured relative to the rate between G and T ($r_{GT} = 1$); π_i , base frequencies; α , gamma shape parameter for among-site variation; and *Pinvar.*, proportion of invariable sites. Upper values in each pair correspond to the 1. run; lower values correspond to the 2. run.

Parameter	Mean	95% Credibility Interval
TL	1.15	(0.92, 1.47)
	1.16	(0.93, 1.46)
r_{GT}	1.00	
	1.00	
r_{CT}	38.58	(20.41, 49.58)
	38.38	(20.53, 49.63)
r_{CG}	0.84	(0.11, 2.16)
	0.81	(0.10, 2.03)
r_{AT}	3.71	(1.62, 6.47)
	3.62	(1.69, 6.11)
r_{AG}	14.44	(7.09, 23.59)
	13.95	(7.23, 26.28)
r_{AC}	4.47	(2.15, 7.24)
	4.49	(2.18, 7.58)
π_A	0.338	(0.310, 0.367)
	0.339	(0.310, 0.368)
π_C	0.262	(0.237, 0.287)
	0.261	(0.235, 0.287)
π_G	0.192	(0.170, 0.218)
	0.193	(0.168, 0.219)
π_T	0.208	(0.185, 0.232)
	0.208	(0.184, 0.233)
α	0.593	(0.292, 1.155)
	0.574	(0.278, 1.097)
<i>Pinvar.</i>	0.499	(0.327, 0.623)
	0.492	(0.306, 0.619)

Both the ML and the Bayesian approaches produced identical topologies. Fig. 2 shows the ML tree (with $\ln L = -3437.70$) and the strict consensus tree of the 18,000 trees sampled from both chains, with the ML bootstrap values above the nodes and the posterior probabilities (if not identical, for the first and the second run) below the nodes. Tab. 2 provides the estimates of the substitution parameters calculated by MRBAYES. The two independent MCMC runs converged on similar log-likelihood scores and reached stationarity no later than 100,000 generations (Fig. 3). The posterior probability (PP) values supporting congruent nodes between the

two runs were highly correlated (Fig. 2), further indicating that the analyses converged.

Our analyses revealed two separate, well supported monophyletic *Euprepis* “*affinis*”-clades, one comprising all *affinis* specimens (ML: 86; PP: 1.00) and one comprising the two cf. *affinis* specimens (ML: 95; PP: 1.00). The results indicate *perroteti* being the sister species of *affinis* (ML: 54; PP: 0.85). While the ML analysis supports with a low bootstrap value the clade comprising *Euprepis* cf. *affinis*, *albilabris*, *perroteti* and *affinis* (ML: 74), the posterior probability of the Bayesian analysis revealed significant support for this group being monophyletic (PP: 1.00).

Regarding the systematics of *Euprepis maculilabris*, the analyses revealed strong support for a monophyletic group, comprising all *maculilabris* specimens and *Euprepis comorensis* (ML: 83; PP: 1.00). Within this clade we found two significantly distinct clades, a *maculilabris* clade including the two specimens from West Africa and another *maculilabris* clade including the two specimens from East Africa (ML: 94; PP: 1.00). *Euprepis comorensis* is the sister species of the east African *maculilabris* (ML: 74; PP: 0.81, 0.79).

Finally, the clade containing all three *Euprepis perroteti* specimens (ML: 90; PP: 1.00) and the clade including the *Euprepis* cf. *irregularis* and *E. sp. nov.* (ML: 100; PP: 1.00) are very well supported in both ML and Bayesian analyses.

Genetic variation within the *affinis* clade varies from 0.4% between the Bagwor *affinis* and the Benakuma *affinis* (MNHN 2002.742) to 2.7% between *affinis* Guinea-Bissau and the Benakuma *affinis* (MNHN 2002.743) (Appendix 3). The two haplotypes of the cf. *affinis* clade vary in 0.9%. Genetic differentiation between the *affinis* and the cf. *affinis* clade ranges from 3.8% between *affinis* Guinea Bissau and the Benakuma cf. *affinis* (MNHN 2002.744) to 5.5% between the Benakuma *affinis* (MNHN 2002.742) and the Ngoulemakong cf. *affinis* (MNHN 2002.745).

The two southeastern *maculilabris* specimens differ in 0.8%, and 2.7% from *comorensis*. The two *maculilabris* from Cameroon differ in 0.9% from each other, but in 4.1% and 4.8% from the two southeastern *maculilabris*.

The genetic difference between the three *Euprepis perroteti* specimens ranges from 3.9% to 4.4%. Regarding the new *Euprepis* species included in our analysis, the present results show strong support for this new Cameroon species being the sister species to the Uganda cf. *irregularis* (ML: 100; PP: 1.00); they show a genetic differentiation of 4%.

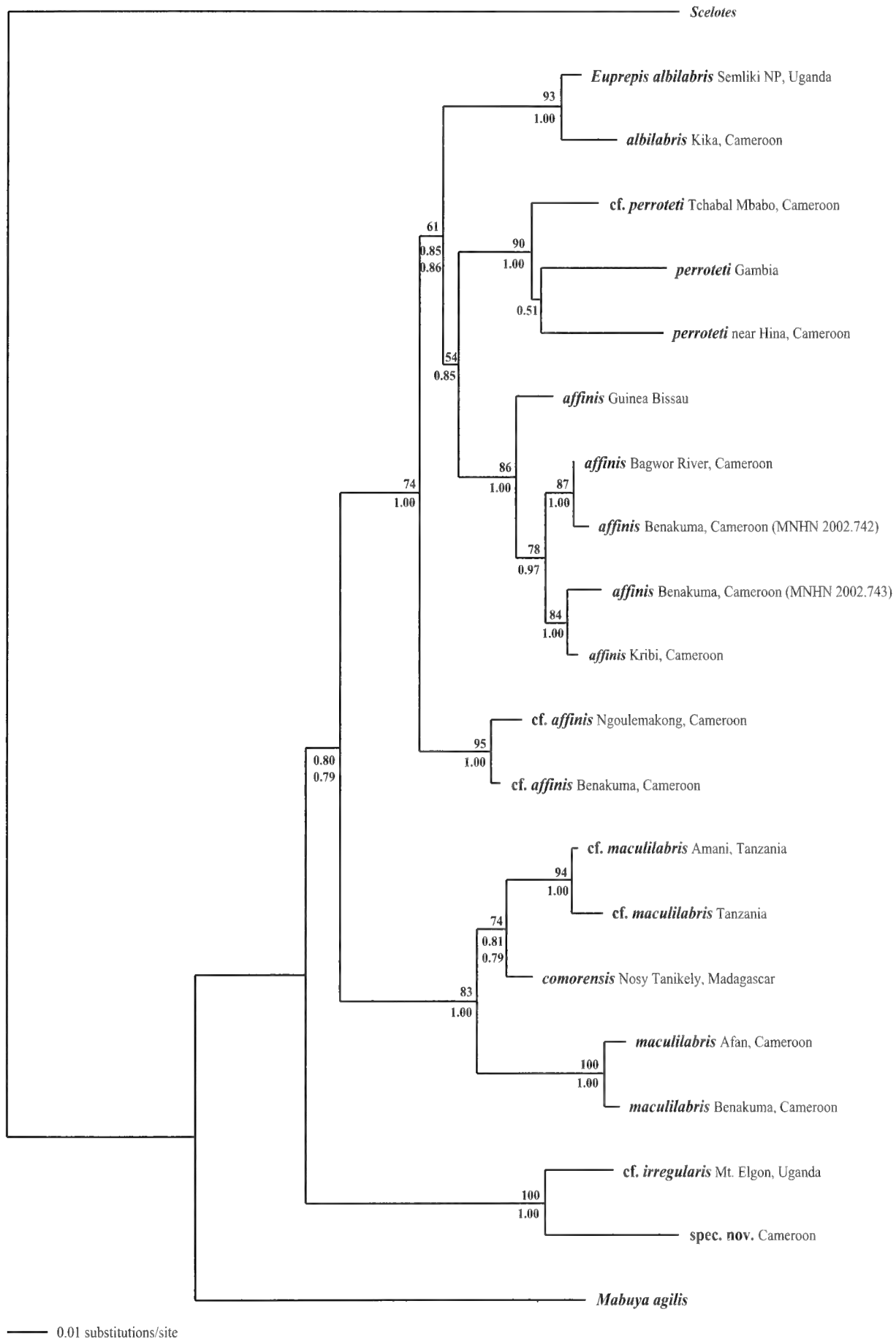


Fig. 2. Phylogram of the maximum-likelihood and Bayesian analyses using *Mabuya agilis* and *Scelotes mirus* as outgroup. Numbers above nodes represent bootstrap proportions for 100 pseudoreplicates for maximum-likelihood analysis. Bootstrap proportions of less than 50% are not shown. Numbers below nodes represent posterior probabilities values (if not identical, for the first and the second run, respectively).

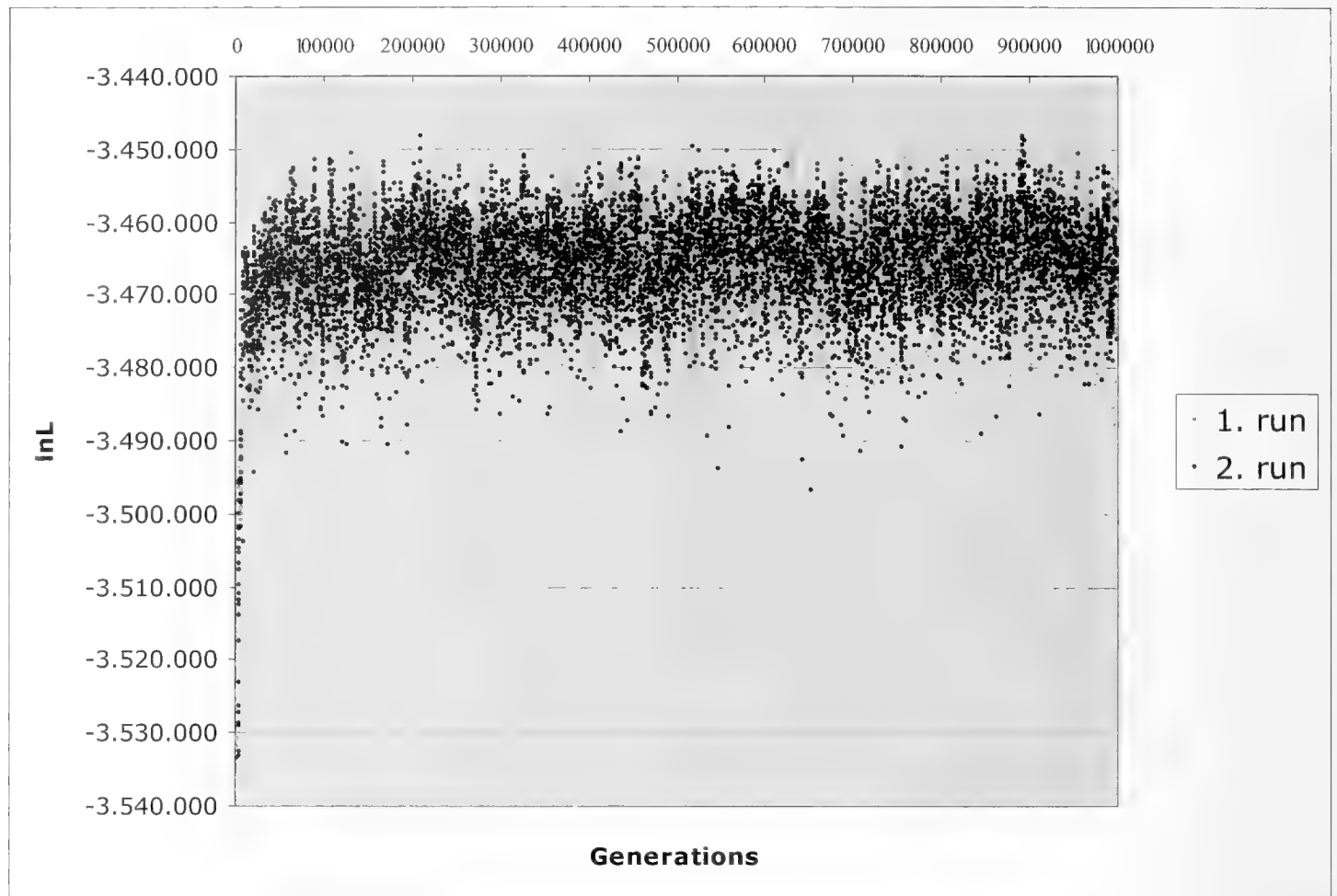


Fig. 3. The log probability of the observed DNA sequences through time for both of the chains run in this study. Each chain started from a different random tree. The samples taken from the first 100,000 generations were discarded as the burn-in for the chain, and inferences are based on samples from the remaining parts of the chain.

4. DISCUSSION

4.1. Systematics of *Euprepis affinis*

Our analyses of the genetic variation within *Euprepis affinis* revealed that *E. affinis* comprises two genetically separated species (Fig. 2). Since GRAY (1838) based his description of *Euprepis affinis* on only one specimen of unknown origin, here we cannot clarify which of the two distinct *affinis* clades represents the nominotypic *Euprepis affinis* (Gray). Considering that Grandison examined the type of *affinis* (BM 1946.8.18.21/XIV 929) (HOOGMOED 1974) and concluded that it was conspecific with the nominal species *blandingii*, a species described from Gabon, we only can state that *affinis* represents an *Euprepis* species, which occurs from Guinea-Bissau to Gabon. Because one clade, herein named *affinis*, comprises *affinis* specimens over a large distribution area (at least Guinea-Bissau to Cameroon; see Tab. 1), whereas the other clade, named cf. *affinis*, only includes two cf. *affinis* from mountainous regions in Cameroon, we consider the well-supported monophyletic group (ML: 86; PP: 1.00) of the specimens

named *affinis* provisionally as the nominotypic *Euprepis affinis* Gray, 1845, whereas the specimens named cf. *affinis* probably represent a cryptic, yet undescribed species. But only a direct comparison of *affinis* and cf. *affinis* with the type specimen will allow to assign one of these two species to true *affinis* (Gray) and to describe this new species properly. However, both ML and Bayesian analyses indicate that *affinis* and cf. *affinis* do not even represent direct sister species. We cannot be sure which taxa represents the direct sister species of *affinis*, but both trees show *perroteti* to be the most probable candidate. Genetic distances (Appendix 3) clearly support the distinct separation of *affinis* and cf. *affinis*. Whereas on one hand within true *affinis* we found a genetic variation from 0.4% to maximal 2.3% (between the Guinea-Bissau specimen and the one from Benakuma (MNHN 2002.743)) and on the other hand a genetic variation of only 1% could be found between the two included cf. *affinis*, we detected a genetic differentiation of at least 3.8% between *affinis* and cf. *affinis*. Considering genetic differences found within different scincid genera (DANIELS et al. 2002; MAUSFELD et al.

2002; MAUSFELD & SCHMITZ 2003; SCHMITZ unpubl.), the observed genetic differences between *affinis* and cf. *affinis* support their distinctness as species. Besides the molecular evidences for considering cf. *affinis* as a full species, zoogeographically, the sympatric occurrence of *affinis* and cf. *affinis* in Benakuma gives also supports the hypothesis of two distinct species being included under the name *affinis*.

Regarding the former consideration of *Euprepis albilabris* as a synonym of *Euprepis affinis* (e.g. BOULENGER 1887; BOETTGER 1888; SCHMIDT 1919) the results presented here, together with the observed genetic differentiation of at least 4.1% between *E. albilabris* and *E. affinis* confidently show that the present status of *E. albilabris* as full species is justified.

Another surprising and thus noteworthy result of the present analysis is the discovery that the widespread *Euprepis perroteti* may well be comprised of at least 3 distinct species. The three in the analysis included specimens form a well-supported monophyletic group (Fig. 2; ML: 90; PP: 1.00), but show a genetic differentiation of at least 3.4% between cf. *perroteti* from the Tchabal Mbabo, Cameroon, and the Gambian *perroteti*. Such high genetic differences emphasize the need of further studies of the *Euprepis perroteti* complex and of the speciation processes, which might have led to this genetic differentiation. Considering that *perroteti* is a predominantly savannah species, former climate changes (e.g. in the Pleistocene, a period of fluctuating wet periods – relatively short fluvials – and dry periods – relatively long interfluvials) could have played an important role for speciation events in *Euprepis perroteti*. CHABANAUD (1921) already described a subspecies of *perroteti* from Kerouane, Guinea, *perroteti keroanensis* [but sympatric with the typical form], which up to now has been considered valid (BRYGOO 1985). As Gambia is surrounded by Senegal, the type locality of true *perroteti* (DUMÉRIL & BIBRON 1839), it is likely that the Gambian specimen used in the present study represents the typical form. DE WITTE (1953) described *M. perroteti upembae* from the Upemba National Park in the southeast DR Congo, but LOVERIDGE (1956) considered this form a synonym of *M. planifrons* (Peters), which he had recorded from northern Zambia in 1933. This underlines the need for a comprehensive analysis of the *perroteti* – *planifrons* complex throughout its entire range.

Furthermore, it is interesting to note the strongly supported sister relationship between *Euprepis* cf. *irregularis* and *Euprepis* sp. nov. (Fig. 2; ML: 100; PP: 1.00).

Described from Soy (1935 m), Mt. Elgon (Kenya), BROADLEY (1977) stated that *Euprepis irregularis* (LÖNNBERG 1922) occurs in montane grassland (above

3000 m) areas of Kenya and adjacent Uganda. The series of 18 specimens of cf. *irregularis* in the collection of the ZFMK is exceptional in lacking the diagnostic character of the frontonasal “broken up in three fully separated pieces” and the supralabial separated from the eye by a subocular (LÖNNBERG 1922). Even though the collection locality “Mt. Elgon” remains, because of the two above-mentioned significant differences it seems likely that our cf. *irregularis* represents a distinct, yet undescribed species. Even though GREER (pers. com.) believes the presence or absence of a subocular scale (dividing eye and supralabial) could characterize different evolutionary sublineages, we still find so many similarities between these two sympatric species, that we tentatively continue to use the term cf. *irregularis*. Both cf. *irregularis* and sp. nov. represent montane species with both being restricted to quite small areas. Thus, the strongly supported sister relationship between the Cameroon montane *Euprepis* sp. nov. (Hossere Ngang-Ha, Adamaoua Plateau) and the montane *Euprepis* cf. *irregularis* from Uganda, is zoogeographically remarkable. And the observed genetic divergence of 4% between those two species further supports that these specimens represent two distinct species. Interestingly, a convergent example to the situation just described above has recently been discovered. CHIRIO & INEICH (2000) described *Euprepis mekuana* from Mount Mekua in Cameroon, at an altitude between 2550 and 2700 m. They considered this new species to be closely related to a widespread east African montane species, *Euprepis megalura* (Peters, 1878). Our, yet unpublished molecular data could confirm that *mekuana* is the direct sister species of *Euprepis megalura*, a species, described from the Taita Hills in Kenya and for which SPAWLS & ROTICH (1997) mention a typical altitude of 1600 m and above. Besides the molecular evidences, the fact that both *megalura* and *mekuana* have smooth dorsal scales, a character found in no other *Euprepis* species except *laevis* (for which even a new genus has been proposed (STEYN & MITCHELL 1965)), strongly support this finding.

4.2. Systematics of *Euprepis maculilabris*

Our analysis revealed that *Euprepis maculilabris* consists of at least two distinct species. Our results show a clear separation between the western *maculilabris* populations and the clade formed by the eastern *maculilabris* populations plus *Euprepis comorensis* (Fig. 2). Since *maculilabris* was originally described from West Africa, the West African form represents the nominotypic *maculilabris* whereas the East African forms are considered to represent a cryptic species (further the term cf. *maculilabris* will be used in regard to the East African populations).

To investigate speciation events that have led to the origin of a new species several biogeographic aspects should be considered. Physiogeographically, the African Massif can be divided into Low Africa (<900m) and High Africa (>900m) (O'BRIEN & PETERS 1999). Within Low Africa, the nominotypic *maculilabris* is likely to be restricted to the subcontinental section of Mid-Africa (see O'BRIEN & PETERS 1999) while cf. *maculilabris* seems to be restricted to the East Africa. Looking at the climatic conditions in these two different regions, one can find that the area of nominotypic *maculilabris* is mainly characterized by a humid-equatorial diurnal climate with rain more-or-less year-around (tropical lowland rainforest), whereas in the East Africa, the area of the new species, equatorial bimodal-rain climate with two marked dry seasons is particularly pronounced (O'BRIEN & PETERS 1999).

It seems likely that the actual speciation process has taken place in the Plio-Pleistocene, a period of important changes in climate and vegetation.

Existing evidence strongly suggests that northern and equatorial Africa's climate was generally wetter during the Middle and Late Pleistocene (e.g. WILLIAMSON 1985; YEMANE et al. 1985; DUPONT & LEROY 1995). Less mesic, and in some cases arid, conditions appear after 2 Myr. (e.g. LEROY & DUPONT 1994). According to AXELROD & RAVEN (1978), the modern flora of Africa was virtually fully established by the Late Miocene/Early Pliocene. Apparently, nearly all Africa was vegetated in the Pliocene. The extensive deserts we know today apparently did not exist. In the equatorial region, rainforest associated with the humid equatorial-diurnal climate and the Guinea-Congolian phytochorion is thought to have extended uninterrupted from West Africa (no Dahomey gap) to what is now the Eastern rift belt, plus farther north and south of its present-day position. This type of forest probably also extended south-eastward into parts of southern Tanzania and northern Mozambique, where it graded into coastal forest (relict forests from this period are still found in the Uluguru and Usambara Mountains) (O'BRIEN & PETERS 1999). Until the Late Pliocene, there were no major mountain ranges in what is now the Western Rift Belt. Thus, wet prevailing westerly windflow would have been uninterrupted in the equatorial region up to the volcanic highlands of the Eastern Rift Belt. These conditions support the hypothesis that the ancestor of *maculilabris* in West Africa and the cf. *maculilabris* in East Africa had a continuous distribution area from tropical East to West Africa. The evidences above suggest that there were no major geographical barriers at that time. An example for the changing climatic conditions in the Pliocene of Africa and its effects on the faunal community is the appearance of large grazers among bovid taxa around 2.5 Myr. This suggests that open savanna or grassland con-

ditions had become more prevalent (VRBA 1985, 1992). *Equus* species entered and spread rapidly through Africa at about this time (BERNOR & ARMOUR-CHELU 1999). Among geladas, a specialized grazer replaced a leaf-browsing form (BENEFIT 1999).

In the Pleistocene and the previous transitional period climatic changes and subsequent vegetation changes occurred (MAYR & O'HARA 1986). These changes are of fundamental importance, and might have led to allopatric speciation within *maculilabris*. Together with the later uplift of the Eastern Rift belt, these changes definitely led to the fragmentation of the originally continuous distribution area and habitat changes. VRBA (1999) could show that strong habitat changes are causally associated with significant evolutionary changes, and more nearly constant habitats are associated with stable evolutionary lineage. Disruption of habitats and species by geographical fragmentation and by qualitative changes within habitats is needed for speciation (VRBA 1999). The situation we now found in *maculilabris* underlines such findings. The biogeographic scenario described above would result in a distribution area of the nominotypic *maculilabris* along the tropical belt from Guinea-Bissau in the North and Angola in the South to the East African Rift Belt. Other yet unpublished data shows that the *maculilabris* populations from the Republic of Congo (Congo-Brazzaville) clearly belong to the West African *maculilabris* clade shown in Fig. 2. Nevertheless, the publications of STERNFELD (1912, 1917), with the descriptions of a subspecies and several variations, indicate that the Central African *maculilabris* populations (DR Congo) might need further investigations.

Another relevant biogeographic aspect, which probably led to speciation processes as herein revealed, is the so called "drought corridor" (BALINSKY 1962), an area extending across the continent from north east to south west Africa where monthly rainfall is <10 mm in at least 3 consecutive months. BALINSKY (1962) suggested that "during cold and wet periods the rainforests must have expanded and closed the drought corridor completely, or at least narrowed it, enabling the animals of the wet tropics to migrate from west to east (and from east to west)". BIGALKE (1972) points out that a number of mammal and bird species have a discontinuous distribution in south western and north eastern Africa which tends to support Balinsky's concept. Our finding that the *maculilabris* in West and Central Africa represents species differing from cf. *maculilabris*, occurring in East Africa, would further support this concept. HORTON (1973) already based his argumentation on Balinsky's theory, when he hypothesized that the radiation of the *Euprepis perroteti-brevicollis* group (which Horton considers to have given rise to *maculilabris*) started in north-east/middle-east Africa at a time when

the entire area was considerably wetter and more heavily forested than it is now. When conditions became hotter and drier in northern, eastern and southern Africa, the nominotypic *maculilabris* became restricted to the wet areas of West Africa. Following HORTON (1973) the East African cf. *maculilabris* populations still represent the basic stock of which the western *maculilabris* got separated by allopatric speciation processes.

Regarding the taxonomy of *Euprepis comorensis*, a former subspecies of *Euprepis maculilabris* (e.g. LOVERIDGE 1942; BROADLEY 1974), our molecular results raise some doubt about the species status of *comorensis*. Our findings indicate the close affinity between *comorensis* and *maculilabris* (Fig. 2). However, considering *comorensis* represents a species with an exceptionally insular distribution (allopatric populations), a genetic differentiation of maximal 2.6% from cf. *maculilabris* indicates that a reevaluation of the taxonomic status of *comorensis* should be subject to further studies. In the framework of our study we also wanted to scrutinize the taxonomic status of *Euprepis casuarinae*, another former subspecies of *Euprepis maculilabris* (BROADLEY 1974, 2000). In order to do so, we used the only available 12S mtDNA sequence of *Euprepis casuarinae* from Fogo Is., Mozambique, deposited in Genbank by CARRANZA et al. (2001). The direct comparison of the 12S sequences revealed that *casuarinae* is 100% identical to our *comorensis* from Nosy Tanikely, Madagascar. Consequently, the populations from Fogo Is. represent *Euprepis comorensis*. This on the other hand raises reasonable doubt about the taxonomic status of the *Euprepis* populations on Casuarina Is., which is situated only less than 50 km northeast of Fogo Island. In his description of *Euprepis maculilabris casuarinae* BROADLEY (1974) found the number of midbody scales the only character that differentiate *comorensis* and *E. m. casuarinae*: *E. m. casuarinae* "is distinguished from *comorensis* by its lower count of midbody scale rows (31-32 compared with 34-38)". Later, BROADLEY (2000) erected *casuarinae* to species level, but without additional explanation. He hypothesized that "it seems likely that all the islands were colonized independently by ancestral specimens rafting from the mainland on floating trunks".

Together with the fact that BRYGOO (1981) already listed several *comorensis* specimens with 32 midbody scale rows from Grand Comore and Mohéli, Comoros, our findings indicate that the species rank of *casuarinae* might not be justified. However, a detailed morphological as well as molecular comparison of the *Euprepis* populations from Casuarina Is. and all the islands in the Comoro archipelago should help to clarify the systematic affinities of these populations. On the basis of these results a further analysis of the insular taxa *Euprepis infralineata* from Europa Is., Mozambique Channel, an-

other former subspecies of *E. maculilabris* (BRYGOO 1981), and *Euprepis maculilabris albotaeniata* from Pemba Is., Mozambique, seems necessary. In this framework of investigating the taxonomic status of *Euprepis casuarinae*, we also used another 12S sequence of CARRANZA et al. (2001), referred to as *Euprepis maculilabris maculilabris*, from Mozambique. A direct comparison of this sequence with our cf. *maculilabris* from Amani, Tanzania, revealed a 27 bp-difference between these two specimens, which is equivalent to a genetic divergence of 7.2%, indicating that another cryptic species of the cf. *maculilabris* group can be found in Mozambique.

Acknowledgments. We thank Wolfgang Böhme, Mark Auliya, Matthew LeBreton, Davor Vrcibradic, Carlos F. D. Rocha, David Modry, Miguel Vences and Eberhard Fischer for kindly contributing tissue samples critical to this project. We are deeply indebted to Donald Broadley, who with his expertise helped to improve the manuscript significantly. The senior author is indebted to John P. Huelsenbeck, Fredrik Ronquist, Jonathan P. Bollback and Johan Nylander for their introduction to the MrBayes program, and John P. Huelsenbeck and Fredrik Ronquist for useful comments on the Bayesian methodology part. Moreover, the senior likes to thank Uth Lafdhiya and Julian Mausfeld for their kind support on various stages of the manuscript. The German National Merit Foundation founded the work of the senior author. This is a contribution of the herpetological section and the molecular biology unit of the ZFMK.

REFERENCES

- AGUINALDO, A. M., TURBEVILLE J. M., LINFORD L. S., RIVERA M. C., GAREY J. R., RAFF R. A. & LAKE J.A. (1997): Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature* **387**: 489-493.
- AKANI, G. C. & LUISELLI, L. (2001): Some observations on diurnal activity patterns, habitat, and natural history of *Mabuya affinis* (Scincidae) in the Niger Delta, Nigeria. *Herpetological Bulletin* **73**: 2-7.
- AXELROD, D. I. & RAVEN, P. H. (1978): Cretaceous and tertiary vegetation history of Africa. Pp. 77-131 in: WERGER, M. J. A. (ed.) *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. W. Junk, The Hague.
- BALINSKY, B. I. (1962): Patterns of animal distribution on the African continent. *Annals of the Cape Province Museum* **2**: 299-310.
- BARBAULT, R. (1974): Ecologie comparée des lézards *Mabuya blandingi* (Hallowell) et *Panaspis kitsoni* (Boulenger) dans les forêts de Lamto (Côte-d'Ivoire). *La Terre et la Vie* **28**: 272-295.
- BARBOUR, T. & LOVERIDGE, A. (1928): A comparative study of the herpetological faunas of the Uluguru and Usambara Mountains, Tanganyika Territory with descriptions of new species. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology* **50**: 87-265.
- BARNETT, L. K., EMMS, C. & SANTONI, C. (2001): The herpetofauna of Abuko Nature Reserve, The Gambia. *Herpetological Bulletin* **77**: 5-14.

- BENEFIT, B. R. (1999): *Victoriapithecus*, the key to Old World monkey and catarrhine evolution. *Evolutionary Anthropology* **7**: 155-174.
- BERNOR, R. L. & ARMOUR-CHELU, M. (1999): Toward an evolutionary history of African hipparionine horses. Pp. 189-215 in: BROMAGE, T. G. & SCHRENK, F. (eds.) *African biogeography, climate change & human evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- BIGALKE, R. C. (1972): The contemporary mammal fauna of Africa. Pp. 141-194 in: KEAST, A., ERK, F. C. & GLASS, B. (eds.) *Evolution, mammals, and southern continents*. University of New York Press Albany.
- BOETTGER, O. (1888): Materialien zur Fauna des unteren Congo II. Reptilien und Batrachier. I. **1887/1888**: 1-108.
- BOETTGER, O. (1913): Reptilien und Amphibien von Madagaskar, den Inseln und dem Festland Ostafrikas (Sammlung Voeltzkow 1889-1895 und 1903-1905). In VOELTZKOW, A. (ed.) *Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905 mit Mitteln der Hermann und Elise geb. Heckmann Wentzel-Stiftung ausgeführt von Professor Dr. Alfred Voeltzkow*. Wissenschaftliche Ergebnisse, Stuttgart. Band III. Systematische Arbeiten **Heft IV**: 269-375.
- BÖHME, W. & SCHMITZ A. (1996): A new lygosomine skink (Lacertilia: Scincidae: *Panaspis*) from Cameroon. *Revue suisse de Zoologie* **103**: 767-774.
- BÖHME, W., MEINIG, H. & RÖDEL, M.-O. (1996): New records of amphibians and reptiles from Burkina Faso and Mali. *British Herpetological Society Bulletin* **56**: 7-26.
- BÖHME, W. & SCHNEIDER, B. (1987): Zur Herpetofaunistik Kameruns (III) mit Beschreibung einer neuen *Cardioglossa* (Anura: Arthroleptidae). *Bonner zoologische Beiträge*. **38**: 241-263.
- BOULENGER, G. A. (1887): *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)*. Vol. III. 575 pp., The Trustees of the British Museum, London
- BROADLEY, D. G. (1974): A review of the *Mabuya maculilabris* group in South-Eastern Africa (Sauria: Scincidae). *Arnoldia Rhodesia* **6**, No. 23: 1-10.
- BROADLEY, D. G. (1977): A review of the *Mabuya striata* complex in South-Eastern Africa (Sauria: Scincidae). *Occasional Papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia* **B6**: 45-79.
- BROADLEY, D. G. (2000): A review of the genus *Mabuya* in southeastern Africa (Sauria: Scincidae). *African Journal of Herpetology* **49**: 87-110.
- BROADLEY, D. G. & HOWELL, K. M. (1991): A check list of the reptiles of Tanzania, with synoptic keys. *Syntarsus* **1**: 1-70
- BRYGOO, É. R. (1981): *Systématique des Lézards Scincidés de la région malgache*. VIII. Les *Mabuya* des îles de l'Océan Indien occidental: Comores, Europa, Séchelles. *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle (sér. 4)* **3**: 911-930.
- BRYGOO, É. R. (1985): Les types de Scincidés (Reptiles, Sauriens) du Muséum national d'Histoire naturelle. *Catalogue critique*. *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle (sér. 4)* **7**: 1-126.
- CARRANZA, S., ARNOLD, E. N., MATEO, J. A. & LÓPEZ-JURADO, L. F. (2001): Parallel gigantism and complex colonization patterns in the Cape Verde scincid lizards *Mabuya* and *Macroscincus* (Reptilia: Scincidae) revealed by mitochondrial DNA sequences. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **268**: 1595-1603.
- CHABANAUD, P. (1921): Contribution à l'étude de la faune herpétologique de l'Afrique Occidentale. *Bulletin du Comité d'Etudes Historiques et Scientifiques de l'Afrique Occidentale Française* **3**: 445-472.
- CHIRIO, L. & INEICH, I. (2000): Description d'un nouveau scincidé endémique des montagnes du Cameroun (Lacertilia: *Mabuya mekuana*). *Bulletin de la Société zoologique de France* **123**: 185-196.
- DE WITTE, G. F. (1953): Reptiles. Exploration du Parc National de l'Upemba, Mission G.-F. de Witte **6**: 1-322.
- DE WITTE, G. F. (1966): Reptiles. Exploration du Parc National de la Garamba, Mission H. de Saeger **48**: 5-108.
- DU BOCAGE, J. V. B. (1866): Reptiles nouveaux ou peu connus recueillis dans les possessions portugaises de l'Afrique occidentale, qui se trouvent au Muséum de Lisbonne. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturales (Lisboa)* (1) **1**: 58-78.
- DU BOCAGE, J. V. B. (1872): Diagnoses de quelques espèces nouvelles de reptiles d'Afrique occidentale. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturales (Lisboa)* (1) **4**: 72-82.
- DU BOCAGE, J. V. B. (1895): *Herpétologie d'Angola et du Congo*. 203 pp., Imprimerie Nationale, Lisbonne.
- DUNGER, G. T. (1972): The lizards and snakes of Nigeria. Part 6: The Skinks of Nigeria. *The Nigerian Field* **37**: 99-120.
- DUPONT, L. M. & LEROY, S. A. G. (1995): Steps towards drier climatic conditions in northwestern Africa during the upper Pliocene. Pp. 289-298 in: VRBA, E. S., DENTON, G. H., PARTRIDGE, T. C. & BURCKLE, L. H. (eds.) *Palaeoclimate and Evolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- FELSENSTEIN, J. (1981): Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* **17**: 368-376.
- FISCHER, J. G. (1885): *Ichthyologische und herpetologische Bemerkungen*. *Jahrbücher der hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalt* **2**: 47-121.
- GATESY, J., DE SALLE, R. & WHEELER, W. (1993): Alignment-ambiguous nucleotide sites and the exclusion of systematic data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **2**: 145-158.
- GEYER, C. J. (1991): Markov chain Monte Carlo maximum likelihood. Pp. 156-163 in: KERAMIDAS, E. M. (ed.) *Computing Science and Statistics: Proceedings of the 23rd Symposium on the Interface*. Interface Foundation, Fairfax Station.
- GRANDISON, A. G. C. (1956): On a collection of lizards from West Africa. *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire, Série A, Sciences Naturelles* **18**: 224-245.
- GRAY, J. E. (1838): *Catalogue of the Slender-tongued Saurians with Descriptions of many new Genera and species*. *Annals and Magazine of Natural History* **2**: 287-293.
- GRAY, J. E. (1845): *Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum*. 289 pp., The Trustees of the British Museum, London.
- GREEN, P. J. (1995): Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian model determination. *Biometrika* **82**: 711-732.
- HALLERMANN, J. (2001): Bemerkenswerter Mageninhalt von *Mehelya stenophthalmus* (Mocquard, 1887) (Serpentes: Colubridae). *Salamandra* **37**: 105-106.

- HALLOWELL, E. (1844): Description of new species of reptiles from Africa. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **2**: 118-120.
- HALLOWELL, E. (1857): Notice of a collection of reptiles from the Gaboon country, West Africa, recently presented to the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, by Dr. Henry A. Ford. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **1857**: 48-72.
- HASTINGS, W. K. (1970): Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika* **57**: 97-109.
- HELLMICH, W. (1957): Die Reptilienausbeute der Hamburgischen Angola-Expedition. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* **55**: 39-80.
- HILLIS, D. M. & HUELSENBECK, J. P. (1992): Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses. *Journal of Heredity* **83**: 189-195.
- HOOGMOED, M. S. (1974): Ghanese lizards of the genus *Mabuya* (Scincidae, Sauria, Reptilia). *Zoologische Verhandelingen* **138**: 1-61.
- HORTON, D. R. (1973): Evolution in the genus *Mabuya* (Lacertilia, Scincidae). Unpublished Ph.D. Thesis, University of New England, Australia.
- HUELSENBECK, J. P. & RONQUIST, F. (2001): MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* **17**: 754-755.
- HUELSENBECK, J. P., RONQUIST, F., NIELSEN, R. & BOLLEBAK, J. P. (2001): Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* **294**: 2310-2314.
- KOCHER, T. D., THOMAS, W. K., MEYER, A., EDWARDS, S. V., PÄÄBO, S., VILLABLANCA, F. X. & WILSON A.C. (1989): Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **86**: 6196-6200.
- LAWSON, D. P. (1993): The reptiles and amphibians of the Korup National Park Project, Cameroon. *Herpetological Natural History* **1**: 27-90.
- LARGET, B. & SIMON, D. (1999): Markov chain Monte Carlo for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* **16**: 750-759.
- LEBRETON, M. (1999): A working checklist of the herpetofauna of Cameroon, with localities for species occurring in southern Cameroon and a list of herpetofauna for the Dja Faunal Reserve. Netherlands Committee for IUCN, Amsterdam.
- LEROY, S. A. G. & DUPONT, L. M. (1994): Development of vegetation and continental aridity in northwestern Africa during the Late Pliocene: the pollen record of ODP Site 658. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **109**: 295-316.
- LI, S., PEARL, D. K. & DOSS, H. (2000): Phylogenetic tree reconstruction using Markov chain Monte Carlo. *Journal of the American Statistical Association* **95**: 493-508.
- LÖNNBERG, E. (1922): Sammlungen der Schwedischen Elgon-Expedition im Jahre 1920. *Arkiv för Zoologi* **14**: 1-8.
- LOVERIDGE, A. (1929): East African reptiles and amphibians in the United States National Museum. *Bulletin of the United States National Museum* **151**: 1-129.
- LOVERIDGE, A. (1933): Scientific results of an expedition to the southwestern highlands of Tanganyika Territory. VII Herpetology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard* **74**: 197-416.
- LOVERIDGE, A. (1936): African reptiles and amphibians in Field Museum of Natural History. *Publications of Field Museum of Natural History, Zoological Series* **22**: 1-111.
- LOVERIDGE, A. (1941): Report on the Smithsonian-Firestone expedition's collection of reptiles and amphibians from Liberia. *Proceedings of the United States National Museum* **91**: 113-140.
- LOVERIDGE, A. (1942): Scientific results of a fourth expedition to forested areas in east and central Africa. IV. Reptiles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard* **91**: 237-373.
- LOVERIDGE, A. (1953): Zoological results of a fifth expedition to East Africa. III Reptiles from Nyasaland and Tete. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard* **110**: 143-322.
- LOVERIDGE, A. (1956): On a third collection of reptiles taken in Tanganyika by C.J.P. Ionides, Esq. *Tanganyika Notes and Records* **43**: 1-19.
- LOVERIDGE, A. (1957): Check list of the reptiles and amphibians of East Africa (Uganda; Kenya; Tanganyika; Zanzibar). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard* **117**: 153-362.
- MANAÇAS, S. (1951): Saurios de Guine Portuguesa. *Anais Junta Investigações Coloniais* **6**: 55-67.
- MAU, B., NEWTON, M. & LARGET, B. (1999): Bayesian phylogenetic inference via Markov chain Monte carlo methods. *Biometrics* **55**: 1-12.
- MAUSFELD, P. & SCHMITZ, A. (2003): Molecular phylogeography, intraspecific variation and speciation of the Asian scincid lizard genus *Eutropis* Fitzinger, 1843 (Squamata: Reptilia: Scincidae): taxonomic and biogeographic implications. *Organisms, Diversity and Evolution* **3**: 161-171.
- MAUSFELD-LAFDHIYA, P., SCHMITZ, A., MISOF, B., VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C. F. D. (2002): On the phylogenetic affinity of *Mabuya atlantica* Schmidt, 1945, endemic to the Atlantic Ocean archipelago of Fernando de Noronha (Brazil): necessity of partitioning the genus *Mabuya* (Scincidae: Lygosominae). *Zoologischer Anzeiger* **241**: 281-293.
- MAYR, E. & O'HARA, R. J. (1986): The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* **40**: 55-67.
- MERTENS, R. (1941): Zur Kenntnis der Herpetofauna von Fernando-Poo. *Zoologischer Anzeiger* **135**: 275-281.
- MERTENS, R. (1955): Amphibien und Reptilien aus Ostafrika. *Jahresheft des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg* **110**: 47-61.
- MERTENS, R. (1964): Die Reptilien von Fernando Poo. *Bonner Zoologische Beiträge* **15**: 211-238.
- METROPOLIS, N., ROSENBLUTH, A. W., ROSENBLUTH, M. N., TELLER, A. H. & TELLER, E. (1953): Equations of state calculations by fast computing machines. *Journal of Chemistry and Physics* **21**: 1087-1091.
- MILINKOVITCH, M. C. & LYONS-WEILER, J. (1998): Finding optimal ingroup topologies and convexities when the choice of outgroups is not obvious. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**: 348-357.
- MISOF, B., RICKERT, A. M., BUCKLEY, T. R., FLECK, G. & SAUER, K. P. (2001): Phylogenetic signal and its decay in mitochondrial SSU and LSU rRNA gene fragments

- of Anisoptera. *Molecular Biology and Evolution* **18**: 27-37.
- MONARD, A. (1951): Résultats de la Mission zoologique Suisse au Cameroun. *Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire (Sciences Naturelles)* **1**: 1-244.
- NYLANDER, J. A. A. (2002): MrModeltest 1.1b. Uppsala, Sweden.
- O'BRIAN, E. M. & PETERS, C. R. (1999): Landforms, climate, ecogeographic mosaics, and the potential for Hominid diversity in Pliocene Africa. Pp. 115-137 in: BROMAGE, T. G. & SCHRENK, F. (eds.) *African biogeography, climate change, & human evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- PAKENHAM, R. H. W. (1947): Modifications to the Reptilian and Amphibian list of the Zanzibar Protectorate. *Annals and Magazine of Natural History Ser 11*, **14**: 134-140.
- PAKENHAM, R. H. W. (1983): The reptiles and amphibians of Zanzibar and Pemba Island. *Journal of the East African Natural History Society and Natural Museum* **177**: 1-40
- PALUMBI, S. R., MARTIN, A., ROMANO, S., McMILLAN, W. O., STICE, L. & GRABOWSKI, G. (1991): The Simple Fool's Guide to PCR, Version 2.0. Privately published document compiled by S Palumbi, Department of Zoology, University of Hawaii, Honolulu, HI, 96822.
- PETERS, W. C. H. (1854): Diagnosen neuer Batrachier, welche zusammen mit der früher (24. Juli und 17. August) gegebenen Übersicht der Schlangen und Eidechsen mitgeteilt werden. Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **1854**: 614-628.
- PETERS, W. C. H. (1864): Über die Eidechsenfamilie der Scincoiden, insbesondere über die Schneider'schen und Wiegmann'schen und neue Arten des zoologischen Museums. *Monatsberichte der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* **1864**: 44-58.
- PETERS, W. C. H. (1879): Neue oder weniger bekannte Eidechsenarten aus der Familie der Scinci (*Eumeces guentheri*, *Euprepes notabilis*, *Ablepharus rutilus*). *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin* **1879**: 35-37.
- PETERS, W. C. H. (1882): Zoologie III. Amphibien. *Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique auf Befehl seiner Majestät des Königs Friedrich Wilhelm IV. In den Jahren 1842 bis 1848 ausgeführt von Wilhelm C.H. Peters*. G. Reimer, Berlin.
- POSADA, D. & CRANDALL, K. A. (1998): MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* **14**: 817-818.
- POSADA, D. & CRANDALL, K. A. (2001): Selecting the best-fit model of nucleotide substitution. *Systematic Biology* **50**: 580-601.
- RAMBAUT, A. (1996): *Se-Al. Sequence Alignment Editor*. Oxford.
- RANNALA, B. & YANG, Z. (1996): Probability distribution of evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution* **43**: 304-311.
- SCHMIDT, K. P. (1919): Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Congo Expedition, 1909-1915. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **39**: 385-624.
- SPAWLS, S. & ROTICH, D. (1997): An annotated checklist of the lizards of Kenya. *Journal of East African Natural History* **86**: 61-83.
- STERNFELD, R. (1911): Zur Reptilienfauna Deutsch-Ostafrikas. *Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschende Freunde zur Berlin* **1**: 245-251.
- STERNFELD, R. (1912): Reptilia. In *Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908*. Leipzig: Klinkhardt & Biermann.
- STERNFELD, R. (1917): Reptilia und Amphibia. In: *Ergebnisse der zweiten Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910-1911*. Klinkhardt & Biermann, Leipzig.
- STEYN, W. & MITCHELL, A. J. L. (1965): A new scincid genus and a new record from South West Africa. *Cimbabasia* **12**: 2-12.
- SWOFFORD, D. L. (2002): PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Ver. 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- THOMPSON, J. D., GIBSON, T. J., PLEWNIAK, F., JEANMOUGIN, F. & HIGGINS, D. G. (1997): The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* **24**: 4876-4882.
- VRBA, E. S. (1985): African Bovidae: evolutionary events since the Miocene. *South African Journal of Science* **81**: 263-266.
- VRBA, E. S. (1992): Mammals as the key to evolutionary theory. *Journal of Mammalogy* **73**: 1-28.
- VRBA, E. S. (1999): Habitat theory in relation to the evolution in African neogene biota and Hominids. Pp. 19-34 in: BROMAGE, T. G. & SCHRENK, F. (eds.) *African biogeography, climate change, & human evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- WILLIAMSON, P. G. (1985): Evidence for an early Pliocene rainforest expansion in east Africa. *Nature* **315**: 487-489.
- YANG, Z. (1994): Maximum likelihood phylogenetic estimation from DNA sequences with variable rates over sites: Approximate methods. *Journal of Molecular Evolution* **39**: 306-314.
- YEMANE, K., BONNEFILLE, R. & FAURE, H. (1985): Palaeoclimatic and tectonic implications of neogene microflora from northwestern Ethiopian Highlands. *Nature* **318**: 653-656.

Authors addresses: Patrick MAUSFELD-LAFDHIYA (corresponding author: pmausfeld@t-online.de), Andreas SCHMITZ, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Section Herpetology, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany; Ivan INEICH, Laurent CHIRIO, Muséum national d'Histoire naturelle, Institut d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité, Laboratoire de Zoologie (Reptiles & Amphibiens), 25, rue Cuvier, F-75005 Paris, France

Received: 28.03.2003

Revised: 07.09.2003

Accepted: 17.12.2003

Corresponding editor: R. VAN DEN ELZEN

Appendix 1. Overview of the taxonomic history of the *Euprepis affinis* complex

Author	Year	Full species	Considered Synonym(s)	Locality	n
GRAY	1838	<i>Tiliqua affinis</i> *		not given	1
HALLOWELL	1844	<i>Euprepes bland- ingii</i> *		Liberia & Gabon	1 & 5
GRAY	1845	<i>Euprepis rad- doni</i> *		West Africa	1
HALLOWELL	1857	<i>Euprepes bland- ingii</i>		Gabon	1
		<i>Euprepes frena- tus</i> *		Liberia	1
		<i>Euprepes albi- labris</i> *		Gabon	1
PETERS	1864	<i>Euprepes (Eu- prepis) aeneofus- cus</i> *		Elima (Ghana)	1
BOCAGE	1872	<i>Euprepes gracilis</i> *		Bissau	2
FISCHER	1885	<i>Euprepes (Eu- prepis) pantaen- ii</i> *		Sierra Leone	1
BOULENGER	1887	<i>Mabuia raddonii</i>	<i>blandingii, albilabris, aeneofuscus, gracilis, pantaenii</i>	West Africa	11
		<i>M. affinis</i>		not given	1
BOETTGER	1888	<i>M. raddoni</i>	<i>blandingii, albilabris</i>	DR Congo	3
BOCAGE	1895	<i>M. raddonii</i>	<i>blandingii, gracilis</i>	Angola	2
STERNFELD	1917	<i>M. raddoni</i>	<i>blandingii</i>	Cameroon	1
SCHMIDT	1919	<i>Mabuya raddoni</i>	<i>blandingii, albilabris, frenatus, aeneofuscus, gracilis, pantaenii</i>	DR Congo	19
LOVERIDGE	1941	<i>M. blandingii</i>	<i>frenatus</i>	Liberia	12
MONARD	1951	<i>M. raddoni</i>	<i>blandingii</i>	Cameroon	9
GRANDISON	1956	<i>M. blandingii</i>		Senegal	8
				French Guinea	4
				Ivory Coast	8
DE WITTE	1966	<i>M. affinis</i>		DR Congo	4
		<i>M. blandingii</i>	<i>raddonii</i>	DR Congo	94
HORTON	1973	<i>M. maculilabris</i>	<i>blandingii, raddoni</i>	uncertain	uncertain
HOOGMOED	1974	<i>M. affinis</i>	<i>blandingii, raddonii, aeneofuscus</i>	West Africa	119
		<i>M. albilabris</i>	<i>frenatus ?</i>	West Africa	48
BÖHME & SCHNEIDER	1987	<i>M. affinis</i>		Cameroon	10

* Original descriptions; n: number of listed specimens

Appendix 2. Overview of the taxonomic history of the *Euprepis maculilabris* complex

Author	Year	Full species	Considered Synonym	Subspecies	Locality	n
GRAY	1845	<i>Euprepis maculilabris</i> *	/	/	West Africa	1
PETERS	1854	<i>Euprepes comorensis</i> *	/	/	Nzawi, Comoros	6
BOCAGE	1866	<i>Euprepes anchietae</i> *	/	/	Cabinda, Angola	1
PETERS	1879	<i>Euprepes notabilis</i> *	/	/	Angola	2
PETERS	1882	<i>Euprepes angasijanus</i> *	/	/	Grand Comoro	1
BOULENGER	1887	<i>Mabuia maculilabris</i> *	<i>anchietae, notabilis, angasijanus</i>	/	West Africa, Comoros	5
BOCAGE	1895	<i>Mabuia maculilabris</i> (Gray)	<i>anchietae, notabilis, angasijanus</i>	/	R Congo Angola	2
STERNFELD	1911	<i>Mabuia boulengeri</i> *	/	/	Tanzania	1
STERNFELD	1912	<i>maculilabris</i> (Gray)	/	<i>m. maculilabris</i> <i>maculilabris major</i> * ¹	DR Congo	9 24
BOETTGER	1913	<i>Mabuia comorensis</i>	/	<i>comorensis</i> var. <i>infralineata</i> *	Europa Island, Mozambique Channel	10
		<i>Mabuia comorensis</i>	/	/	Mafia Islands, Zanzibar	3
		<i>Mabuia albotaeniata</i> *	/	/	Pemba Island, Tanzania	12
STERNFELD	1917	<i>Mabuia maculilabris</i>	/	<i>m. maculilabris</i> <i>m. major</i>	DR Congo	1 15
SCHMIDT	1919	<i>Mabuya maculilabris</i>	<i>m. major, m. bergeri, anchietae, notabilis</i>	/	DR Congo	143
BARBOUR & LOVERIDGE	1928	<i>Mabuya maculilabris</i>	<i>boulengeri, m. major, m. kwidjiensis, m. wauensis, m. schubotzi, m. graueri, m. rohrbecki & albotaeniata</i>	/	Tanzania Africa	1 42
		<i>Mabuya comorensis</i>	<i>comorensis</i> var. <i>infralineata</i>	/	Tanzania	32
LOVERIDGE	1942	<i>Mabuya maculilabris</i>	<i>m. kwidjiensis</i>	<i>m. maculilabris</i> <i>m. comorensis</i> <i>m. boulengeri</i>	Uganda, Kenya, Tanzania, DR Congo Tanganyika Tanzania	82 7 5
PAKENHAM	1947	<i>Mabuya albotaeniata</i> <i>Mabuya maculilabris</i>	/	/	Pemba Zanzibar, east, central and West Africa	17 60
		<i>Mabuya comorensis</i>	/	<i>m. comorensis</i>	Comoros, Zanzibar, Mozambique?	18
LOVERIDGE	1953	<i>Mabuya maculilabris</i>	/	<i>m. comorensis</i> <i>m. boulengeri</i>	Malawi	1 1
LOVERIDGE	1957	<i>Mabuya maculilabris</i>	<i>anchietae, notabilis, m. major, m. kwidjiensis, m. wauensis, m. schubotzi, m. graueri, m. rohrbecki, m. bergeri,</i>	<i>m. maculilabris</i> <i>m. albotaeniata</i> <i>m. comorensis</i> <i>m. boulengeri</i>	East Africa Pemba Is., Tanzania East Africa, Comoros Tanzania, Malawi	not specified not specified not specified not specified

Author	Year	Full species	Considered Synonym	Subspecies	Locality	n
BROADLEY	1974	<i>Mabuya boulengeri</i>	/		Tanzania	54
		<i>Mabuya maculilabris</i>		<i>m. maculilabris</i>	East Africa	78
				<i>m. casuarinae</i> *	Casuarina Is.	7
				<i>m. comorensis</i>	Comoros	6
				<i>m. albotaeniata</i>	Pemba Is.	1
	<i>m. infralineata</i>	Europa Is.	9			
BRYGOO	1981	<i>Mabuya maculilabris</i>	/	/	West Africa	77
		<i>Mabuya comorensis</i>			Comoros,	87
		<i>Mabuya infralineata</i>			Europa Is.	9
PAKENHAM	1983	<i>Mabuya maculilabris</i>	/	<i>m. albotaeniata</i>	Pemba Is.	26
				subsp.	Zanzibar	10
BROADLEY & HOWELL	1991	<i>Mabuya maculilabris</i>	/	<i>m. maculilabris</i>	Tanzania	not specified
			/	<i>m. albotaeniata</i>	Pemba Is.	not specified
		<i>Mabuya comorensis</i>	/		Comoro Is-	not specified
		<i>Mabuya boulengeri</i>	/		lands	not specified
				Tanzania		
BROADLEY	2000	<i>Mabuya maculilabris</i>	/	/	SE Africa	158
		<i>Mabuya casuarinae</i>			Casuarina Is.	7
		<i>Mabuya boulengeri</i>			SE Africa	63

* Original description

¹ with its variations: *kwidjwiensis* (DR Congo: Idjiwi Is., Lake Kivu), *wauensis* (DR Congo: Wau Is., Lake Kivu), *schubotzi* (DR Congo: Kisenyi, Lake Kivu, and Fort Beni), *graueri* (DR Congo: Aruwimi-Ituri region and between the Lualaba River and Lake Tanganyika), *rohrbecki* (Tanzania: Nguru Mountains and Manda, Lake Nyasa) and *bergi* (DR Congo: Fort Feni, Mawambi and Awakubi; Uganda: Dufile)

n number of listed specimens

Appendix 3. Summary of uncorrected p- distances of the *Euprepis affinis* and the *Euprepis maculilabris* complexes

Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 <i>Scelotes mirus</i>	-										
2 <i>Mabuya agilis</i>	0.134	-									
3 <i>Euprepis affinis</i> Guinea Bissau	0.136	0.101	-								
4 <i>affinis</i> Bagwor River	0.135	0.109	0.023	-							
5 <i>affinis</i> Benakuma (MNHN 2002.742)	0.138	0.112	0.027	0.004	-						
6 <i>affinis</i> Benakuma	0.131	0.111	0.027	0.019	0.020	-					
7 <i>affinis</i> Kribi	0.135	0.110	0.023	0.014	0.015	0.011	-				
8 cf. <i>affinis</i> Ngoulemakong	0.132	0.094	0.040	0.051	0.055	0.053	0.050	-			
9 cf. <i>affinis</i> Benakuma	0.136	0.098	0.038	0.045	0.049	0.051	0.047	0.010	-		
10 <i>albilabris</i> Uganda	0.127	0.109	0.049	0.041	0.042	0.043	0.041	0.051	0.050	-	
11 <i>albilabris</i> Kika	0.125	0.113	0.057	0.050	0.051	0.050	0.050	0.055	0.055	0.016	-
12 <i>perroteti</i> Gambia	0.137	0.106	0.054	0.063	0.067	0.068	0.062	0.062	0.063	0.063	0.065
13 cf. <i>perroteti</i> Tchabal Mbabo	0.132	0.097	0.049	0.054	0.057	0.058	0.054	0.053	0.053	0.055	0.062
14 <i>perroteti</i> Hina-Moufou	0.132	0.108	0.056	0.056	0.060	0.058	0.051	0.060	0.056	0.056	0.061
15 cf. <i>maculilabris</i> Amani, Tanzania	0.125	0.102	0.073	0.075	0.078	0.082	0.075	0.069	0.068	0.080	0.083
16 cf. <i>maculilabris</i> Tanzania	0.122	0.100	0.070	0.073	0.076	0.080	0.073	0.071	0.070	0.080	0.085
17 <i>maculilabris</i> Afan	0.126	0.106	0.080	0.089	0.092	0.091	0.085	0.076	0.078	0.087	0.092
18 <i>maculilabris</i> Benakuma	0.129	0.102	0.074	0.083	0.087	0.085	0.080	0.073	0.075	0.085	0.089
19 <i>comorensis</i> Nosy Tanikely	0.122	0.093	0.069	0.071	0.075	0.080	0.071	0.064	0.067	0.074	0.075
20 cf. <i>irregularis</i> Mt. Elgon	0.146	0.105	0.089	0.090	0.094	0.091	0.087	0.080	0.076	0.084	0.089
21 spec. nov. Hossere Ngang-Ha	0.152	0.116	0.096	0.099	0.103	0.099	0.095	0.088	0.084	0.096	0.098

Species	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
12 <i>perroteti</i> Gambia	-									
13 <i>perroteti</i> Tchabal Mbabo	0.039	-								
14 <i>perroteti</i> Hina-Moufou	0.045	0.042	-							
15 cf. <i>maculilabris</i> Tanzania	0.080	0.071	0.077	-						
16 cf. <i>maculilabris</i> Amani, Tanzania	0.080	0.071	0.077	0.008	-					
17 <i>maculilabris</i> Afan	0.090	0.083	0.087	0.047	0.041	-				
18 <i>maculilabris</i> Benakuma	0.091	0.082	0.089	0.048	0.042	0.009	-			
19 <i>comorensis</i> Nosy Tanikely	0.076	0.070	0.072	0.026	0.021	0.040	0.039	-		
20 cf. <i>irregularis</i> Mt. Elgon	0.087	0.087	0.090	0.093	0.091	0.095	0.094	0.087	-	
21 spec. nov Hossere Ngang-Ha	0.087	0.090	0.094	0.091	0.093	0.104	0.103	0.088	0.040	-

KRYSTUFEK, B., FLAJSMAN, B. & GRIFFITHS, H.I. (eds) (2003): *Living with Bears - A Large European Carnivore in a Shrinking World*. - Ecological Forum of the Liberal Democracy of Slovenia in Cooperation with the Liberal Academy, Ljubljana, Slovenia. 368 pp., numerous photographs, figures, and maps. ISBN 961-90522-4-2

This book grew out of a heated public political debate in Slovenia in 1999 and 2000 over the future of the brown bear population. It has some more breadth in coverage but its main emphasis is on issues related to the existence of large carnivores (brown bear, wolf, lynx) in an area as densely populated and as intensively under human use as Europe, in particular the situation in Slovenia. After a general introductory contribution "The Pleistocene history of the brown bear with particular reference to the western Palaearctic" its remaining three main chapters are dedicated to the subject under the following headings: "Large carnivore - human interactions", "Case studies", "Management". As stated before, the major portion of individual contributions geographically focusses on Slovenia but other areas of eastern (Slovakia, Czech Republic), south eastern (Croatia, the southern Balkans) and southern central Europe (Brenta, Italy) are also covered. The first main chapter on large carnivore - human interactions spans the time period from the Upper Pleistocene with a paper on the interactions of Neanderthal men and the cave bear to another with case studies of human - brown bear conflicts in Slovenia during 1999-2000. The scope of this chapter also includes a study on the public opinion on large carnivores in the Alps and the Dinaric Mountains, and thus also covers the very important cultural and socio-political aspect of their conservation. The Case Studies chapter mainly presents data on population dynamics, status and conservation issues of large carnivores in Slovenia and various other areas, treating problems and human-bear conflicts arising from brown bears preying on domestic animals and raiding places in or close to human settlements in search for food, or direct encounters between humans and bears in the wild. The contributions of the Management chapter in some way try a perspective of brown bear conservation in

Slovenia in the specific situation of that country, considering the main biological and socio-cultural issues mentioned in the previous chapters. It is obvious, not only for Slovenia, that conservation planning for large carnivores in Europe definitely will have to include population management strategies because suitable habitat for any of these species is so restricted and fragmented that in any area where they are still present or which they could recolonize only relatively limited populations can survive. Unfortunately, it is just this issue which is still highly contentious in the general public debate.

Like a burning lens this book focusses our attention to all the issues that in a wider scope are crucial in large carnivore conservation in Europe and which already are under hot debate in those countries where populations of them still exist. They are sure to become 'virulent' in any other part of Europe where any of these species may return actively, is already in the process of doing so or where there are plans to reintroduce one of them with human assistance. Unless all these issues are considered seriously and openly addressed in a public debate large carnivores have little chance of survival in most of Europe, no matter whether they are legally protected or not, and any plans for their reintroduction are doomed to become a failure.

All in all this book is testimony of a remarkable effort and the dedication of a few people. They have done the wider European community a great service. This is all the more laudable as Slovenia is one of the smaller European countries. In addition, this volume provides a lot of data on a mammal species for which there is little published from this part of European range in widely accessible publications. Definitely, this book ought to be on the shelves of anybody involved in issues of nature conservation, especially for large carnivores, no matter whether on the side of the biologists, the general public directly concerned by planned relevant measures or that of those involved in actual political decision making.

G. PETERS (Bonn, g.peters.zfmk@uni-bonn.de)

Bonner zoologische Beiträge

Instructions to Authors

Bonner zoologische Beiträge publishes original papers, reviews, and scientific notes covering the whole field of zoology, with emphasis on biodiversity, biogeography, history of zoology, morphology, phylogenetics, and taxonomy. The material must not be submitted for publication elsewhere. All manuscripts will be peer-reviewed. Final acceptance of items for publication is the responsibility of the corresponding editor dealing with the respective taxon (see list of editors).

Manuscripts not compatible with the following guidelines will be returned.

Manuscript preparation:

Manuscripts should be written in English or German. If you plan to submit a manuscript of more than 80 manuscript pages, please contact the editor-in-chief in **advance**. Manuscripts must be typed, double-spaced (including figure captions, references etc.) on standard A4 or equivalent paper. Please submit three complete copies. After final acceptance for publication, a PC formatted electronic version of the text is required.

Manuscripts should be organised as follows: Title, Author(s), Address(es), Abstract (in English), Key words, Text, Acknowledgements, References, Appendix, Tables (each with an Arabic numeral and with a heading), Figure Captions, Figures (separately numbered and identified). All pages should be numbered consecutively. Footnotes should be avoided. **Do not** for any reason **use upper case letters for entire words**. You may use italics in the text.

Measurements must always be given in the metric system and carried out to the same decimal, i.e., 5.3-6.0 mm (not: 5.3-6 mm).

All illustrations must be referred to in the text. Refer to your illustrations using "Fig.", "Figs." and "Pl.", "Pls.". If you refer to illustrations in cited sources, use "fig." etc.

Ethical and legal aspects. Authors are obliged to state clearly that they followed the legal regulations and laws for the collection and ethical treatment of animals. Deposition of voucher specimens in recognised institutions is encouraged.

Scientific Names. The systematic position of taxa listed in the title must be indicated (e.g., "Primates: Hylobatidae"), except where only family group level taxa are treated, in which case only the order is required. Binominal taxa names in the title should be accompanied by author and date of publication.

The first mention of a genus group and/or species group name in the text should appear as the full scientific name, complete with author and date, e.g., *Oulema (Oulema) melanopus* (Linnaeus, 1758). Thereafter a binominal name should be abbreviated with the first letter of the generic name, accompanied by the abbreviation of the subgeneric name, if necessary, e.g., *O. (O.) melanopus*. All species group names have to be preceded by the name of the genus or its initial.

References. Cited sources should be referred to as follows: AX (2001), KIM & LUMARET (1989), HOLM et al. (1997) - for three or more authors. All authors of a paper should be cited in the list of references. References "in press" shall only be cited when they have been accepted for publication.

Names of persons who provided unpublished information should be cited as follows: "(W. F. MILLER, London, pers. comm. 1967)".

List references alphabetically by author under References. Do not italicise words in titles other than genus group and species group names. Journal and series names have to be spelled out fully.

Examples:

ALTIERO, T. & REBECCHI, L. (2001): Rearing tardigrades: results and problems. *Zoologischer Anzeiger* **240**: 21-221.

MAYR, E. (2000): The biological species concept. Pp. 17-29 in: WHEELER, Q. D. & MEIER, R. (eds.) *Species Concepts and Phylogenetic Theory – A Debate*. Columbia University Press, New York.

SCOPOLI, I. A. (1763): *Entomologia Carniolica*. I. T. Trattner, Vienna.

Taxonomy. Taxonomic information must conform to the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature, newest edition. Type specimens must be designated and type depositories must be clearly indicated for new species group taxa. Type specimens should be deposited in recognised institutions. Specimens belonging to the type material must be indicated in the text and labelled appropriately.

List names in synonymies as follows: *Attelabus asparagi* Scopoli, 1763: 36, fig. 113., and list the reference under References.

Illustrations. Mount originals of line drawings and halftones on heavy paper. Grouped illustrations should be mounted in the same proportions (length and width = 1 : 1,29) as the printed part of the page (166 x 240 mm; column width = 80 mm), but allow enough space for the figure caption. Figure numbers should be neat, uniform, and scaled to 4-6 mm after reduction. Place plate number, author's name and indication on top of the back of each plate. Halftones should be photographic prints of high contrast on glossy paper.

Send the originals of the illustrations only after acceptance of your manuscript.

Figure Captions should be typed on a separate page and submitted after References. They should be concise, precise guides to the interpretation of each figure.

Scientific Notes should not exceed two printed pages (including illustrations). Organise manuscripts for Scientific Notes as follows: Title, Author Name(s), Text, Acknowledgements, References, Address(es), Tables, Figure Captions, Figures.

Electronic submission. Submission of manuscripts via e-mail or on diskette is encouraged. Please, contact the editor-in-chief in advance.

Reprints. 50 reprints are supplied free of charge. Additional reprints may be purchased by ordering when page proofs are returned.

Questions we ask our reviewers

Authors preparing manuscripts for **Bonner zoologische Beiträge** should keep in mind the following questions which referees for the journal are asked:

- Is the paper of interest to the readers of *Bonner zoologische Beiträge*? Otherwise, suggest another journal.
- Is it substantial and novel enough to justify publication?
- Would the reader easily grasp the significance of the work from the introduction and discussion?
- Do the conclusions follow from the information presented?
- Can the paper be made clearer and more concise?
- Could the title be shortened or made more informative?
- Does the abstract indicate the methods used and the important results?
- Are alternative interpretations sufficiently considered?
- Are contents and length of the paper well balanced?
- Are there any important references to the subject that have not been considered?
- Are all tables and illustrations necessary?
- Are the tables and figures sufficient?



UHMANN, Gerhard: A new <i>Mecynotarsus</i> from Pakistan (Coleoptera, Anthicidae)	1
<hr/>	
WAGNER, Rüdiger, LEESE, Florian & PANESAR, Arne Rai: Aquatic Dance Flies from a Small Himalayan Mountain Stream (Diptera: Empididae: Hemerodromiinae, Trichopezinae and Clinocerinae)	3
<hr/>	
ASSING, Volker: A Revision of the <i>Medon</i> Species of the Eastern Mediterranean and Adjacent Regions (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae: Paederinae)	33
<hr/>	
MICHELS, J. Pieter & BAUER, Aaron M.: Some Corrections to the Scientific Names of Amphibians and Reptiles	83
<hr/>	
LANTERMANN, Werner: Verbreitung und Status der ostafrikanischen Papageien <i>Agapornis personatus</i> Reichenow, 1887 und <i>Agapornis fischeri</i> Reichenow, 1887 (Aves, Psittaciformes)	95
<hr/>	
BALLMANN, Peter: Fossil Calidridinae (Aves: Charadriiformes) from the Middle Miocene of the Nördlinger Ries	101
<hr/>	
SCHNEIDER, Hans: The Advertisement Call of <i>Hyla intermedia</i> Boulenger, 1882 in Comparison to that of <i>Hyla arborea arborea</i> (Linnaeus, 1758) (Anura: Hylidae)	115
<hr/>	
MEDVEDEV, Lev N.: Notes on Neotropical Alticinae (Coleoptera, Chrysomelidae)	121
<hr/>	
LAVRENCHENKO et al., Leonid A., KRUSKOP, Sergei V. & MOROZOV Petr N.: Notes on the Bats (Chiroptera) Collected by the Joint Ethiopian-Russian Biological Expedition, with Remarks on Their Systematics, Distribution, and Ecology	127
<hr/>	
LÖTTER, Stefan & SCHMITZ, Andreas: A New Species of Tree Frog (Amphibia; <i>Hyperolius</i>) from the Bakossi Mountains, South-West-Cameroon	149
<hr/>	
SINCLAIR, Bradley J. & PAPP, László: The Rediscovery of <i>Nemedina almirabilis</i> Chandler from Hungary (Diptera: Empidoidea), and First Description of the Male	155
<hr/>	
MAUSFELD, Patrick, SCHMITZ, Andreas, INEICH, Ivan & CHIPIO, Laurent: Genetic Variation in Two African <i>Euprepis</i> Species (Reptilia, Scincidae), Based on Maximum- Likelihood and Bayesian Analyses: Taxonomic and Biogeographic Conclusions	159
<hr/>	
Book Review	
KRYSTUFEK, B., FLAJSMAN, B. & GRIFFITHS, H.I. (eds) (2003): Living with Bears – A Large European Carnivore in a Shrinking World. (G. PETERS, Bonn)	178
<hr/>	

Titelbild/Cover illustration: *Medon semiobscurus* (Coleoptera: Staphylinidae: Paederinae),
see the contribution of Volker ASSING (p. 54)

Q1
1
B72z
NH



museum
KOENIG

Herausgegeben vom
Zoologischen
Forschungsinstitut
und Museum
Alexander Koenig,
Bonn

Bonner zoologische Beiträge



Special issue:
Studies in the History
of herpetological Exploration



Band
52
Heft 3/4
2004(2003)

Guest Editor: Aaron M. Bauer

Bonner zoologische Beiträge werden publiziert im Eigenverlag Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany)

Die Zeitschrift erscheint mit vier Heften im Jahr, zum Preis von 11,50 € je Heft bzw. 46,- € je Band incl. Versand. Korrespondenz betreffend Abonnement, Kauf oder Tausch bitten wir zu richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn (Germany). E-mail: d.steinebach.zfmk@uni-bonn.de.

© Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn, Germany

ISSN 0006-7172

Druck: Druck Center Meckenheim

Bonner zoologische Beiträge

Editorial Board

(in brackets: editorial competence)

Prof.Dr. Michael SCHMITT (editor-in-chief, Coleoptera, theory), Tel./Fax: +49 228-9122 286, E-mail: m.schmitt@uni-bonn.de

Dr. Renate VANDEN ELZEN (Vertebrata, except Mammalia), Tel. +49 228-9122 231, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: r.elzen.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Bernhard A. HUBER (Invertebrata, except Insecta), Tel. +49 228-9122 294, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.huber.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Gustav PETERS (Mammalia, bioacoustics), Tel. +49 228-9122 262, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: g.peters.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Bradley J. SINCLAIR (Diptera, language advisor), Tel. +49 228-9122 292, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: b.sinclair.zfmk@uni-bonn.de

Dr. Dieter STÜNING (Insecta, except Coleoptera and Diptera), Tel. +49 228-9122 220, Fax: +49 228-9122 212, E-mail: d.stuening.zfmk@uni-bonn.de

Editorial office:

Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany

Advisory Board

Prof.Dr. Miguel Angel ALONSO-ZARAZAGA, Museo nacional, Ciencias Naturales, E-28006 Madrid, E-mail: zarazaga@mncn.csic.es

Prof.Dr. Ulrike ASPÖCK, Naturhistorisches Museum, 2. Zoologische Abteilung (Insekten), Postfach 417, A-1014 Wien, E-mail: ulrike.aspoeck@nhm-wien.ac.at

Prof.Dr. Paolo AUDISIO, Università di Roma „La Sapienza“, Dip.Biol.Anim. e dell'Uomo (Zool.), Viale dell'Università 32, I-00185 Roma, Tel.: +39 6-49914744, E-mail: paolo.audisio@uniroma1.it

Prof.Dr. Aaron M. BAUER, Villanova University, Department of Biology, 800 Lancaster Avenue, Villanova, PA 19085-1699, USA. Tel. +1-610-519-4857, Fax +1-610-519-7863, E-mail: aaron.bauer@villanova.edu

Dr. Jürgen HAFFER, Tommesweg 60, D-45149 Essen, Tel.: +49 201-710426, E-mail: j.haffer@web.de

Prof.Dr. Andreas J. HELBIG, Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Vogelwarte Hiddensee, D-18565 Kloster, Tel.: +49 38300-212, Fax: +49 38300-50441, E-mail: helbig@mail.uni-greifswald.de

Dr. Jeremy D. HOLLOWAY, The Natural History Museum, Department of Entomology, Cromwell Road, London SW7 5BD, U.K., E-mail: j.holloway@nhm.ac.uk

Dr. Marion KOTRBA, Zoologische Staatssammlung, Diptera, Münchenhausenstr. 21, D-81247 München, Tel.: +49 89-8107 147, Fax: +49 89-8107 300, E-mail: marion.kotrba@zsm.mwn.de

Prof.Dr. Boris KRYŠTUFEK, Slovenian Museum of Natural History, P.O.Box 290, SI-1001 Ljubljana, E-mail: boris.krystufek@uni-lj.si

Prof.Dr. Sven O. KULLANDER, Swedish Museum of Natural History, Department of Vertebrate Zoology, P.O. Box 50007, SE-104 05 Stockholm, E-mail: sven.kullander@nrm.se

Prof.Dr. Steven PERRY, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Institut für Zoologie, Poppelsdorfer Schloss, D-53115 Bonn, Tel. +49 228-73 3807, E-mail: perry@uni-bonn.de

Dr. Wolfgang SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany, Tel. +49 711-8936 221, Fax +49 711-8936 100, E-mail: schawaller.smns@naturkundemuseum-bw.de

Dr. W. David SISSOM, Dept. of Life, Earth and Environmental Sciences, W. Texas A. & M. University, WTAMU Box 60808, Canyon, Texas 79016, USA, E-mail: dsissom@wtamu.edu/

Dr. Miguel VENCES, University of Amsterdam, Zoological Museum, Mauritskade 61, PO Box 94766, NL-1090 GT Amsterdam, The Netherlands, Tel. +31 20-525 7319, E-mail: vences@science.uva.nl

PD Dr. Heike WÄGELE, Ruhr-Universität, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie, Gebäude NDEF 05/755, D-44780 Bochum, Tel.: +49 234-322 4585, p: +49 2325-61991, Fax: +49 234-322 4114, E-mail: heike.waegle@ruhr-uni-bochum.de

Dr. Erich WEBER, Eberhard-Karls-Universität, Zoologische Schausammlung, Sigwartstr. 3, D-72076 Tübingen, Germany, E-mail: erich.weber@uni-tuebingen.de

Bonner zoologische Beiträge

**Index
Volume 52**

Editor-in-chief
Michael Schmitt
Bonn, Germany

Editors
Renate van den Elzen
Bernhard A. Huber
Gastav Peters
Bradley Sinclair
Dieter Stüning
Bonn, Germany

Bonner zoologische Beiträge vol. 52, Index

ADLER, Kraig: America's First herpetological Expedition: William BARTRAM'S travels in southeastern United States (1773–1776).....	275-295
ASSING, Volker: A revision of the <i>Medon</i> species of the Eastern Mediterranean and adjacent regions (Insecta: Cleoptera: Staphylinidae: Paederinae).....	33-82
BALLMANN, Peter: Fossil Calidridinae (Aves: Charadriiformes) from the Middle Miocene of the Nördlinger Ries	101-114
BAUER, Aaron M.: Early German herpetological observations and explorations in southern Africa, with special reference to the Zoological Museum of Berlin.....	193-214
BAUER, Aaron M.: Editor's note - special issue: Studies in the history of herpetological exploration.....	179
BODSON, Liliane: A Python, <i>Python sebae</i> (Gmelin, 1789) for the king: The third century B.C. herpetological expedition to Ethiopia.....	181-191
DAS, Indraneil: Collecting in the "Land Below the Wind", herpetological explorations of Borneo.....	231-243
DAS, Indraneil: Herpetology of an antique land: The history of herpetological exploration and knowledge in India and South Asia.....	215-229
FLORES-VILLELA, Oscar A.; SMITH, Hobart M. & CHISZAR, David: The history of herpetological exploration in Mexico.....	311-335
HENDERSON, Robert W. & POWELL, Robert: Thomas BARBOUR and the <i>Utowana</i> voyages (1929-1934) in the West Indies).....	297-309
LANTERMANN, Werner: Verbreitung und Status der ostafrikanischen Papageien <i>Agapornis personatus</i> Reichenow, 1887 und <i>Agapornis fischeri</i> Reichenow, 1887 (Aves, Psittaciformes).....	95-100
LAVRENCHENKO, Leonid A.; KRUSKOP, Sergei V. & MOROZOV, Petr N.: Notes on the bats (Chiroptera) collected by the joint Ethiopian-Russian biological expedition, with remarks on their systematics, distribution, and ecology.....	127-147
LÖTTERS, Stefan & SCHMITZ, Andreas: A new species of tree frog (Amphibia; Hyperoliidae) from the Bakossi Mountains, South-West Cameroon.....	149-154
MAUSFELD-LAFDHIYA, Patrik; SCHMITZ, Andreas; INEICH, Ivan & CHIRIO, Laurent: Genetic variation in two African <i>Euprepis</i> species (Reptilia, Scincidae), based on a maximum-likelihood and Bayesian analyses: taxonomic and biogeographic conclusions.....	159-177
MEDVEDEV, Lev N.: Notes on Neotropical Alticinae (Coleoptera, Chrysomelidae).....	121-125
MICHELS, J. Pieter & BAUER, Aaron M.: Some corrections to the scientific names of amphibians and reptiles.	83-94
SCHNEIDER, Hans: The advertisement call of <i>Hyla intermedia</i> Boulenger, 1882 in comparison to that of <i>Hyla arborea arborea</i> (Linnaeus, 1758) (Anura: Hylidae).....	115-120
SHEA, Glenn M.: The HORN expedition (1894) to central Australia: New directions in Australian herpetology	245-273
SINCLAIR, Bradley J. & PAPP, László: The rediscovery of <i>Nemedina alamirabilis</i> Chandler from Hungary (Diptera; Empidoidea), and first description of the male.....	155-158
UHMANN, Gerhard: A new <i>Mecynotarsus</i> from Pakistan (Coleoptera, Anthicidae).....	1-2
WAGNER, Rüdiger; LEESE, Florian & PANESAR, Arne Raj: Aquatic dance flies from a small Himalayan mountain stream (Diptera: Empididae: Hemerodromiinae, Trichopezinae and Clinocerinae).....	3-32
Book Review/Buchbesprechung:	
PETERS, Gustav on/über KRYSTUFEK, B.; FLAJSMAN, B. & GRIFFITHS, H.I. (eds.) Living with Bears – A Large European Carnivore in a Shrinking World (2003).....	178

Publication dates:

No. 1/2: 23.08.2004, No. 3/4: 30.11.2004

Special issue:

Studies in the History of Herpetological Exploration

This volume had its beginnings nearly a decade ago, with the suggestion of one of the contributors, Liliane BODSON, that a symposium on the History of Herpetology be organized at the Third World Congress of Herpetology in Prague, Czech Republic. Another of the contributors, Kraig ADLER, was enlisted as co-organizer of the symposium and the focal theme "Herpetological Expeditions and Voyages" was selected.

The symposium was held in the afternoon of 3 August 1997 and included eight presentations as follows:

- Early Herpetological Travels in South America by M. S. HOOGMOED and T. C. S. DE AVILA-PIRES
- America's First Herpetological Expedition: William BARTRAM's Travels in the American Southeast by K. ADLER
- Early Herpetological Journeys and the Resulting Research in the Dutch East Indies between 1820 and 1850 by M. S. HOOGMOED
- The HORN Expedition to Central Australia in 1894: A New Direction in Australian Herpetology by G. SHEA
- History of Herpetological Studies in Jordan by Z. S. AMR
- A Report on Herpetological Specimens from the Stathouder Collection in the National Museum of Natural History, Paris by M. THIREAU and R. G. SPRACKLAND
- Early Herpetological Collections from Southern Africa in the Zoological Museum of Berlin by A. M. BAUER
- A Python for the King. Remarks on a 3rd Century B.C. Herpetological Expedition by L. BODSON

The symposium contributions thus included papers dealing with each of the continents inhabited by amphibians and reptiles and spanned from the ancient period almost to the present. Arrangements were made by the organizers and Marinus HOOGMOED, then of the Nationaal Natuurhistorisch Museum in Leiden, to edit and publish the contributions. However, several authors chose to publish their contributions elsewhere and several additional papers were solicited by these original editors to maintain a geographic balance in the work as a whole. As is often the case in the publication of symposia, delays of various types arose and progress on the publication of the symposium slowed.

In 2003 when it became clear that the original plans for publication would have to be abandoned, I contacted the authors of the eight manuscripts that had been submitted some years previously and suggested that the papers be updated as necessary and submitted to *Bonner zoologische Beiträge* for publication. All of the contributors were willing to do this and in the relatively short span of about six months, the new manuscripts were submitted, sent for review, and revised again. The result is the diverse array of papers presented in this volume. Although neither geographically nor temporally comprehensive in scope, the contributions nonetheless cover a period of several thousand years and deal with herpetological exploration and collecting in North and South Africa, South and Southeast Asia, Australia, the West Indies, Mexico, and the United States. Although some of the contributions are true to the original theme of "Herpetological Expeditions and Voyages", others more broadly review the progress of herpetology on a regional or national basis. For this reason the present special issue of *Bonner zoologische Beiträge* bears the more general title "Studies in the History of Herpetological Exploration".

I am grateful to Wolfgang BÖHME for encouraging me to publish the results of the symposium in *Bonner zoologische Beiträge* and to Michael SCHMITT for devoting this issue of the journal to this rather specialized topic. I thank the contributors for their promptness in preparing their own papers and for their willingness to serve as reviewers for others. In addition I extend my thanks to the following "external" reviewers for their comments on the manuscripts: Michael BATES, Wolfgang BÖHME, Donald G. BROADLEY, J. Whitfield GIBBONS, L. Lee GRISMER, Marinus HOOGMOED, Robert F. INGER, Adrienne MAYOR, Sarah A. SMITH, and Van WALLACH.

Herpetologists, as a group, tend to be especially interested in the historical aspects of their discipline and it is hoped that the present volume will increase their appreciation for this subject. Moreover, nearly all of the people and events discussed in this volume have relevance for the history of other fields of zoology and natural history in general. As such I hope that this special issue will appeal to the broader readership of *Bonner zoologische Beiträge*.

Aaron M. BAUER

A Python, *Python sebae* (Gmelin, 1789), for the King: The Third Century B. C. Herpetological Expedition to Aithiopia

Liliane BODSON

University of Liège, Liège, Belgium

Abstract. The Greek historian DIODORUS OF SICILY (first century B. C.) provides an extensive account (*Library of History* 3.36–37) on the capture of an exceptional African rock python, *Python sebae* (Gmelin, 1789) intended for PTOLEMY II PHILADELPHUS's (reign 282–246 B. C.) collection of exotic or rare animals. Analyzed against its historical background, DIODORUS's narrative evidences the causes and purposes, ways and means, results and consequences of the earliest herpetological expedition recorded in the European tradition and sheds light on both the ancient knowledge about pythons and the human-snake relationship.

Key words. DIODORUS OF SICILY, AGATHARCHIDES OF CNIDUS, PTOLEMY II PHILADELPHUS, Upper Nile, ancient Greek herpetological expedition, history.

1. INTRODUCTION

Reference collections of reptiles and amphibians are a standard requirement of modern herpetology. They are based on principles and rules initiated in the eighteenth century under LINNAEUS's system of classification and implemented with new techniques of preservation that have come into use progressively since about the same time (COLE 1944: 445–450; RÁČEK & SCHOBERT-WALTER 1990: 68–88). Collecting reptiles and amphibians for scientific research, however, began well before the time of LINNAEUS; in earlier periods, people concerned with such collections were often frustrated in their efforts due to both the limitations of taxidermy and the lack of efficient preservatives.

The French naturalist Pierre BELON DU MANS (1517–1564) experienced these problems with the snakes he collected on his tour of the Eastern Mediterranean in 1547–49, as a member of the embassy sent by King Francis I to the Near East (BELON DU MANS 1588: 271, 296–297, 463). A few cases of preservation of natural or so-called natural creatures in salt or in honey (see for instance PLINY THE ELDER, *Natural History* 7.35) according to techniques derived from the Egyptian embalming and mummification methods are evidenced in the classical literature. A stuffed Ethiopian rhinoceros is reported by COSMAS INDICOPLEUSTES (first half of the sixth century A.D.) in his *Christian Topography* (11.2). Dried materials (bird shells, marine shells, antlers, skulls, skins, etc.) were on display in some ancient Greek and Roman sanctuaries (examples in Greece: BOESSNECK & VON DER DRIESCH 1981 and 1983; in Rome: PLINY THE ELDER, *Natural History* 8.37) and entered the 16th–17th century collections of natural curiosities (*mirabilia*) (FINDLEN 1994). Except for these kinds

of preservation, each with limitations of its own, wild animals of all species, including reptiles and amphibians, had to be taken alive for centuries and kept captive in specific facilities or devices for whatever purposes (BODSON, 1984).

In the remote past as nowadays, science was not the only or primary aim of confining animals (KOHLESTEDT 1996; MULLAN & MARVIN 1999: 89–115; BARATAY & HARDOUIN-FUGIER 1998: 15–96; HANCOCKS 2001: 1–54). In ancient Egypt, the worshippers of Sobek were induced by religious purposes to keep tamed crocodiles within the precincts of this god's sanctuaries, and to 'naturalize' these sacred reptiles by mummification when they died (KÁKOSY 1980). The ancient Greeks learned by observing specimens kept at the drug-sellers' that venomous spiders and snakes could live for a long time without food (ARISTOTLE, *Historia animalium* 7[8].594a22–25). Grass-snakes were favourite pets in imperial Rome (TOYNBEE 1973: 224). These and other similar examples relate to indigenous species only, mostly captured in close proximity to their particular uses.

Egyptian and Asian reptiles were reported by Greek travellers from the sixth-fifth century B. C., but there is no evidence so far that specimens of these animals were ever brought alive to Greece in antiquity, unlike exotic birds such as cock, pheasant, peacock eventually domesticated and acclimatized in Europe and mammals such as cheetahs imported as fashionable pets praised by the Athenian youth for a few decades before and after 600 B. C. (BODSON 1998). As regards the Roman world, demonstrations of cobras, *Naja haje* (Linnaeus, 1758), took place in Rome early in the first century B. C. (AELIAN, *On Animals* 9.62) and a "trade" in this species,

to term it in LUCAN's (39–65 A. D.) own words (*Civil War* 9.706–707), developed between Egypt and Italy in his time. In 58 B. C., five crocodiles were presented by MARCUS SCAURUS (along with a hippopotamus) to the Romans (PLINY THE ELDER, *Historia naturalis* 8.96). Judging from the number of specimens taken to Rome until the fall of the Empire (TOYNBEE 1973: 224), crocodiles seem to have been much appreciated by the local audience. Yet there is little room for doubt that, on the whole, the exotic reptiles taken to the European continent in antiquity through either Greece or Italy were limited in both species and number. As for specimens of giant snakes of African or Indian origin, none is reported to have reached alive the northern shores of the Mediterranean Sea at that period of time.

DIODORUS OF SICILY's extensive account of a herpetological expedition organized in the third century B. C. is thus worth noting for several reasons. Indeed, this unparalleled narrative provided the earliest extant record in the European tradition of such an undertaking and differs in all respects (historical context, aims, results, types and contents of evidence) from the killing of a large snake near the Bagradas River (modern Medjerda River, now Ksar Baghai, south of Tunis) by the Roman army under ATILIUS REGULUS's command in 256/5 B. C., during the first Punic war (compare e.g. LIVIUS, *Roman History* 18, fragment 10, and SILIUS ITALICUS, *Punic War* 6.140–293). Second, the Greco-Egyptian expedition was directed to one of the African reptiles that gave "rise to so many fantastic tales of incredible power" (POPE 1961: VII). Just as modern (eighteenth-twentieth Century) stories of human-snake encounters shed light on the western attitude towards giant snakes in modern times (HEUVELMANS 1995: 520–581; MURPHY & HENDERSON 1997: 2–3, 117), the Greek report evidences how they were perceived and valued by ancient people depending on their cultural background. In systematically weighing the herpetological contents of the source material against current herpetology, this paper will focus on the historical circumstances, aims, organisation and results of the expedition with respect to its meaning for the history of early herpetology and of the human-snake relationship.

2. SOURCES

The story under review is documented by textual and iconographic evidence. Both raise questions regarding the history of literature and of art, which are outside the scope of this paper. Nevertheless, the origin and chronology of the main sources need to be briefly outlined for the sake of clarity.

2.1. Texts

First-hand reports by members of the expedition or by eyewitnesses of the resulting snake exhibition have not

been preserved (PEREMANS & VAN 'T DACK 1977: 449–450). The earliest identified author of an account of the hunt was AGATHARCHIDES OF CNIDUS (second century B. C.). He included it in his *On the Red Sea*, written more than a century after the facts (BURSTEIN 1989: 13–18) and now lost to us, except for fragments. One of them alludes to what were, in all likelihood, his own sources of information. These were both official records and private accounts dating back to the third century B. C., contemporary with, or close to, the events he reported, and give support to his general claim to truthfulness (BURSTEIN 1989: 29–33). AGATHARCHIDES's work could still be read in the first century B. C. when DIODORUS OF SICILY wrote his monumental *Library of History*. In the third book, mainly devoted to Africa, specifically Eastern Africa (known as Aithiopia in ancient Greek) and Northern Africa (known as Libya) minus Egypt (already described in his book 1), he included the account of the capture of a giant snake, recognized by modern scholarship as an excerpt from AGATHARCHIDES's *On the Red Sea* (PALM 1955: 26). AGATHARCHIDES-DIODORUS's narrative is thus the primary source and will be the only one thoroughly analysed here (quoted in OLDFATHER's translation with only few changes), since it proves to be much more detailed than STRABO's (64 B. C. – A. D. 19) allusion (16.4.16, C. 775) or PHOTIUS's (circa 820–891) excerpt (*Library* 250.78, 455 b). Nonetheless, their writings, scattered through time and space as they are, confirm the lasting interest in that specific snake and in giant snakes in general.

2.2. Iconography

The upper level of the famous Nile mosaic of Palestrina, dated "later part of the second century BC" (MEYBOOM 1995: 19), shows Aithiopian mammals, birds, and reptiles (MEYBOOM 1995: 21–27, 111–128), tracked by black hunters armed with bows and arrows. Although the model, meaning and degree of realism of this level have been much discussed, there is little room for doubt, if any, that it referred to hunting expeditions either conducted or inspired by the Ptolemies, particularly PTOLEMY II, in the upper Nile valley and adjacent regions (MEYBOOM 1995: 48–49). The ancient Greeks knew about the giant snakes in Aithiopia and regarded them as typical of the local fauna in quite the same way as they did about elephants, rhinoceros, baboons and other monkeys (DIODORUS OF SICILY 3.35). Two big snakes were represented on the mosaic. One is coiling around a rocky outcrop (MEYBOOM 1995: fig. 14), the other (Fig. 1), in ambush on the Nile bank, has just caught a bird in its mouth. BURSTEIN (1989: 125, n. 2) considered the latter as a "probable depiction" of the snake eventually presented to PTOLEMY II.



Fig. 1. Nile mosaic of Palestrina, end of second century B. C. (upper level, section 1). From MEYBOOM (1995): fig. 9. See 2.2.

3. HISTORICAL CONTEXT

3.1. The actors

3.1.1. PTOLEMY II. The history of hunting and capturing African animals in the third century B. C. was dominated by PTOLEMY II PHILADELPHUS (Fig. 2). As second king of Egypt (282–246 B. C.) after its conquest by ALEXANDER THE GREAT in 331, he walked in his father PTOLEMY I's steps to further develop Alexandria not only as a political and economical capital, but also as a centre of intellectual and artistic life (HÖLBL 1994). Two passions made him famous early in his lifetime: first, capturing elephants intended as war machines, since the Seleucid monopoly on the supply of Indian elephants forced him after the first Syrian war (274–272), if not before (DESANGES 1970; TÖRÖK 1997: 395), to rely upon Africa to maintain his contingent (SCULLARD 1974: 123–125); second, collecting both wild and domestic animals. The fragmentary nature of the evidence leaves undecided which of these activities, if either, was ever the most favoured by PTOLEMY himself. In BURSTEIN's opinion (1989: 4, 42, n. 2), AGATHARCHIDES "singled out PTOLEMY II's interest in the exotic rather than military considerations as the main factor motivating his activities in the Sudan and along the Red Sea."

The garden and outbuildings of the royal palaces (FRASER 1972: 14–15) housed the collection of animals in what may be identified as one of the earliest known 'menageries' (VELTRE 1996) and, by all accounts, the most celebrated of the ancient ones (HUBBELL 1935–1936; JENNISON, 1937: 29–40). Different in organization and aims from the Egyptian sacred enclosures (see above, 1) and from the Assyrian game parks (ANDERSON 1985), it was an archetype of later zoos (TRINQUIER

2002) in much the same way as the Ptolemies' library was for book collections (BARNES 2000). PTOLEMY II's animals were exhibited to the general public on special occasions such as the whole day procession of the second *Ptolemaieia* which took place at a date still open to discussion, some time between 280/79 and 271/70 (RICE 1983: 5; FOERTMEYER 1988; COARELLI 1990: 233, 246; KÖHLER 1996: 36), and also displayed to foreign visitors as an outward sign of power and prestige (DIODORUS OF SICILY 3.37.7).



Fig. 2. Ptolemy II (reign: 282–246 B. C.) and wife Arsinoë. From RICHTER (1965): fig. 1781. London. See 3.1.1.

3.1.2. The hunters. The identity of those who decided "to hazard their lives and to capture one of the huge snakes and bring it alive to PTOLEMY" is not disclosed in AGATHARCHIDES-DIODORUS's account (3.36.4). They were freelance professional hunters (RAÏOS-CHOULIARA 1980–1981: 50–52), most likely of both Greek and Egyptian origins, as were the royal teams of professional elephant hunters (PEREMANS & VAN 'T DACK 1977: 232–239). The cooperation of indigenous hunters, though theoretically possible (SNOWDEN 1970:128) is so far undocumented and thus, remains problematic. The party was made up of "a considerable number" (DIODORUS OF SICILY 3.36.4)¹ of horsemen,² archers,³ slingers, and trumpeters,⁴ in a military-like style yet nothing similar to the catapults and other war engines used by the

1 Possibly several hundred men. A company of elephant hunters comprised 231 men in 223 B. C. (EIDE et al. 1996: no. 121).

2 Compare with MEYBOOM, 1995: fig. 57 (painted frieze, Marissa, Israel, last quarter third cent. B. C.: "leopardess hunt").

3 Compare with MEYBOOM, 1995: fig. 9 (= here Fig. 1), 11, 12 (Nile mosaic of Palestrina).

4 Compare with MEYBOOM, 1995: fig. 57 (painted frieze, Marissa: "leopardess hunt". Date: see above, note 2).

Roman army to kill the snake at the Bagradas River (see above, 1). They had bold fighting hounds⁵ and were equipped with the standard hunting tackle including nooses and ropes (RAÏOS-CHOULIARA, 1980–1982: 55–57; CARANDINI et al. 1982: fig. 122, capture of a rhinoceros).

3.2. Chronology

As seen above (3.1), the giant snake was captured under PTOLEMY II PHILADELPHUS, ruler of Egypt between 282 and 246 B. C. The exact date of the hunt is not stated in AGATHARCHIDES-DIODORUS's account. However, several clues suggest that the expedition was not launched at the opening of the reign nor even in its early years. Indeed the hunters were said to plan to bring one of the huge snakes alive to PTOLEMY in pondering "(his) princely generosity in the matter of the rewards he gave (... for) animals which had never before been seen and were objects of amazement" (DIODORUS OF SICILY 3.36.3–4).

Their motivation implies that PTOLEMY had already been involved in collecting animals for some time, so that the fame of his generosity towards purveyors had spread out enough to inspire the hunters with a new project. Moreover, by the time of the prestigious parade of the decade 280–270 B. C., the royal menagerie sheltered rare Aithiopian animals such as a giraffe and a rhinoceros besides elephants, big cats, camelids, and several thousands of other animals less unusual except for their amount (equids, cattle, hounds, birds) gathered from all over the known world. CALLIXENUS OF RHODES (third century B. C.) listed them in his report of the festivities (627 F 2 JACOBY) excerpted by ATHENAEUS around 200 A. D. (*Deipnosophists* 5.197C–203B). In addition to many offering- and tribute-bearers, he also mentioned women following the cart in which stood a statue of the god Dionysos, some of them "crowned with snakes", others "holding snakes" (CALLIXENUS OF RHODES 627 F 2.28 JACOBY, p. 169, quoted by ATHENAEUS 5.198E),⁶ but referred in no way to giant snakes of remarkable size. Should PTOLEMY's most famous reptile have been in Alexandria around 280, two reasons at least would have justified it to be enrolled in the procession: its naturalistic uniqueness and its symbolic value with respect to the dionysiac theme of the pageant. Notwithstanding the methodological limitations of the argument *e silentio*, one may provisionally, yet rather confidently, conclude that PTOLEMY's giant snake was brought to Alexandria after the celebration of the *Ptolemaieia*.

5 On the Aithiopian tribe of hound breeders: DIODORUS OF SICILY 3.31.1–3; AELIANUS, *On Animals* 16.31. Compare with MEYBOOM, 1995: fig. 12 (Nile mosaic of Palestrina); fig. 57 (painted frieze, Marissa: "leopardess hunt"; see above, note 2).

6 The Greek term *ophis* used in both occurrences means "snake, serpent" in the general sense and does not allow further identification at any taxonomic level (BODSON 1981).

3.3. Geographical location of capture site

The starting point of the expedition was not specified by AGATHARCHIDES-DIODORUS nor any later author. It originated presumably in Alexandria, which was the final destination (DIODORUS OF SICILY 3.36.4) and the most favourable spot, in all likelihood, to witness PTOLEMY's "princely generosity" (DIODORUS OF SICILY 3.36.4). The capture took place in the land called by the ancient Greeks *Aithiopia* (literally "the land of the Burnt-face people"), a vast territory today broadly covered by most of Sudan and the northern part of modern Ethiopia (Fig. 3). At the time of the capture, the fauna now confined to tropical Africa still ranged to the so-called "island of Meroe" (Butana) and even further north up to the fifth cataract (PLINY THE ELDER, *Natural History* 6.180–186). Nor is the location of the capture ground stated in the narrative and it may not be identified otherwise than tentatively. But there are enough indications for disregarding the vague "marshes of the upper Nile valley" once admitted by JENNISON (1937: 29) and TOYNBEE (1973: 223). Indeed, in his description of the island of Meroe, DIODORUS (3.10.5) referred to "the country of the wild beasts where the serpents marvelous for their size and multitude attack the elephants at water-holes",⁷ an area also considered by STRABO (17.2.2, C. 822) who defined it as "a refuge for the animals fleeing from the hotter and more arid regions to those that are watery and marshy."

DIODORUS (3.10.6) furthermore added "the serpents of such great size avoid the level part of the country and continually make their homes at the foot of mountains in ravines which are suitable to their length and in deep caves" (compare MURPHY & HENDERSON 1997: 19). This, and his reference to the location of the Aithiopian tribes specialized in hunting elephants (DIODORUS OF SICILY 3.26–27), likely point to the Atbara valley or its tributaries (HURST 1952: 87–101). BURSTEIN (1989: 127, n. 1) thought of "the mountains of western Ethiopia". Be that as it may, *Python sebae* has always been ubiquitous in Africa, south of the arid region, at altitudes lower than 2,250 m (PITMAN 1974: 68). It was still "plentiful in Sudan, vicinity Blue Nile and White Nile and tributaries" in the 1970s (PITMAN 1974: 68; cf. LARGEN & RASMUSSEN 1993)⁸. As for the Nile mosaic of Palestrina, MEYBOOM (1995: 49–50) rightly observed that "the rocky landscape in the upper part resembles that of lower Nubia" instead of the savanna of upper Nubia where most of the species depicted lived. Nevertheless, whatever the artist's model, the landscapes shown in sections 1 and 9 fit DIODORUS's discus-

7 Literally: "where the waters concentrate". Compare with HURST 1952 (on Blue Nile).

8 Compare the reports collected by HEUVELMANS (1995: 535–539) on giant snakes or pythons (the natives' so-called lau) in the Addar swamps of the Upper Nile.



Fig. 3. The Nile Valley. From HOCHFIELD & RIEFSTAHL (1978): Map 1. See 3.3.

sion of the giant snakes' habitat to some extent, though superficially.

The python was found while lying in ambush near a pool or water hole (compare with 3.10.5, quoted above 3.3), used by wild animals as a watering spot and suited to the snake's specific needs (see below 3.4.1). "Here it maintained for most of the time its coiled body motionless, but at the appearance of an animal which came down to the spot to quench its thirst it would suddenly uncoil itself, seize the animal in its jaws, and so entwine in its coil the body of the creature which had come into view that it could in no wise escape its doom" (DIODORUS OF SICILY 3.36.5).

3.4. The giant python and its capture

3.4.1. Python size. Occurring in the Atbara basin or similar environment of Aithiopia, spending much time in or close to water, feeding upon mammals and birds that were suffocated by constriction, "long, slender and sluggish in nature"; all these characters identify the snake unmistakably as an African rock python (*Python sebae*), indeed the largest of the African snakes (POPE 1961: 157–158; PITMAN, 1974: 68–70; MURPHY & HENDERSON 1997: 18, 50–54, 71–72). A puzzling feature of AGATHARCHIDES-DIODORUS's otherwise accurate description concerns the size of the snake said to be "thirty cubits long" (c. 45 feet or some 13.2 metres). Overestimating the length of snakes is a well-known phenomenon in the herpetological literature, whatever the species considered, but especially for giant snakes. It makes many of the nineteenth and early twentieth Century records useless for scientific herpetology, since they relied upon rough approximations, unverified hearsay or even obviously intended exaggerations (PITMAN 1938: 11; MURPHY & HENDERSON 1997: 23–56). The maximum length of *P. sebae* recorded by POPE (1961: 158) and PITMAN (1974: 69) did not exceed 32 feet (9.81 m). Later authors kept to lower figures (between 3 and 7.5 m) (DOWLING 1986: 119; MATTISON 2002: 195 [pythons in general]; MATTISON 1995: 20 [*Python sebae*]).

Yet the ancient record is not to be dismissed. First, the reported size is compatible with biological possibilities. "Though I know of no snake alive or dead that has at all approached it, one cannot say that this (size) is impossible", stated JENNISON (1937: 36), director of the Manchester Zoological Garden in the 1930s. Second, DIODORUS's criticism (3.36.1; 37.9) of the sizes up to 100 cubits (about 45 m) alleged by boastful writers demonstrates his attention to the matter of snake length, already much discussed in antiquity, and further supports the validity of his data on this particular point (compare PITMAN 1938: 11). Third, other specimens of rock pythons were brought to Alexandria. Of those that arrived in this town under PTOLEMY II, two were re-

spectively 13 and 14 cubits long, that is 19.5 feet (c. 5.85 m) and 21 feet (c. 6.3 m) (AELIANUS, *On Animals* 16.39). If the snake intended for the king had been of similar size, it would have neither come up to the hunters' expectations nor ultimately become the main attraction it proved to be in the royal 'zoo'. Even by ancient standards, a 13.2 m long rock python was a rare capture. Unlike the modern hunters' rifles and other devices, the ancient techniques of hunting made it possible for an African rock python living in a place with few predators and plenty of food resources "(to) survive long enough to attain" (DOWLING 1986: 116) the reported dimensions. Although unparalleled in modern and contemporary literature, AGATHARCHIDES-DIODORUS's figure is to be taken at face-value and registered as the earliest reliable record of maximum size for *Python sebae*.

3.4.2. Capture of the python. "Since the beast was long and slender and sluggish in nature, hoping that they could master it with nooses and ropes, they approached it with confidence the first time, having ready to hand everything which they might need" (DIODORUS OF SICILY 3.36.5).

Little is known about the ancient methods of snake hunting, even regarding those of the Lybian Psylli and of the Italian Marsi praised for their skills in catching venomous snake species. Whatever the hunters' former experience in python capture, they soon understood that this one would not be successfully conducted through a standard approach (DIODORUS OF SICILY 3.37.1). The role of nooses and ropes, which were the usual devices of mammal hunts in antiquity,⁹ is confirmed by traditional techniques reported as often used until recently to capture giant snakes in Africa (Kivu, early 1970s: P.-P. GOSSIAUX, pers. comm. 2000; Uganda: PITMAN 1938: 57¹⁰), India (POPE 1961: 223–225) and South America (MURPHY & HENDERSON 1997: dust cover). In particular, ropes fixed to the tail prevent lashing. This was apparently the ancient hunters' aim since they "casted the nooses about its tail", unless they had been too frightened to first turn to the head, as they should have been better advised to do (PITMAN 1938: 50; LANGE 1997: 114).

"The beast, the moment the rope touched its body, whirled about with so mighty a hissing as to frighten them (= the hunters) out of their wits, and raising itself into the air above the head of the foremost man it seized him in its mouth and ate his flesh while he still lived, and the

9 For instances, see DUNBABIN, 1978: pl. XIV, fig. 29 (Hunt mosaic, Hippo Regius, early 4th cent. AD?: onager hunt); pl. XVIII, fig. 40 (Mosaic of Months, Bordj-Djedid, 5th cent. AD?: deer hunt); CA-RANDINI et al. 1982: fig. 122.

10 Compare bare-handed hunting pythons up to 20 feet long (for meat and skin) in Cameroon (LANGE 1997).

second it caught from a distance with a coil as he fled, drew him to itself, and winding itself about him began squeezing his belly with its tightening bond" (DIODORUS OF SICILY 3.36.7).

Verified records, even though in limited number, confirm the African rock python's ability to kill and prey upon human beings (PITMAN 1974: 69; BRANCH & HAACKE 1980; FLANAGAN 2002). The smaller the human victim's size, the greater the snake's chance of handling him or her (MURPHY & HENDERSON 1997: 164). Admittedly "a python in excess of five metres could probably engulf a human being" (BRANCH & HAACKE 1980). What then of a python in excess of ten metres? The exceptional dimensions of PTOLEMY's python substantiate AGATHARCHIDES-DIODORUS's account of the reptile's defensive response (POPE 1961: 179; PITMAN 1974: 46), apart from the assault against the foremost man. A snake's reaction to intended attack or accidental threat by humans is not to be confused with feeding. In the former case, the python "usually endeavours to escape" (PITMAN 1938: 18). When it does not, it often inflicts fierce and damaging bites (PITMAN 1938: 18 and 1974: 70; POPE 1961: 182; KINGSLEY in MURPHY & HENDERSON 1997: 133; ROOT *ibid.*: 138; BRANCH *ibid.*: 151; WALLS 1998: 169). In the latter case, provided that the prey is a human being, the python will incidentally knock him or her out with a blow as strong as "a sledge-hammer" (LOVERIDGE in PITMAN 1938: 59, 1974: 48; BRANCH in MURPHY & HENDERSON 1997: 151) and start swallowing at once, without wrapping coils around its prey (DEDET 1984: 319). There is room for doubt that the reported python, assailed as it was, would have set about feeding, all the more so since the prey was quite unusual. Conversely, in relation to the snake's size and weight, violent bites were most likely. These bites could easily be mistaken by the surviving hunters for a grip prior to ingestion, given that they, "stricken with terror, sought their safety in flight" without waiting for more. The survivors' understandable misinterpretation of the two different behaviours added further dramatization to the oral and the ensuing written narratives.

However, the hunters "did not give up their attempt to capture the beast, the favour expected of the king and his reward outweighing the dangers which they had come to know full well as the result of their experiment" (DIODORUS OF SICILY 3.37.1). The snake's unusual size, weight (possibly up to 200 kg or even more; BAUER, pers. comm. 2003; compare PITMAN 1974: 68), height of coils (DIODORUS OF SICILY 3.36.6) and violent reactions (compare WALLS 1998: 168–170) drove the hunters to specific tactics.

"By ingenuity and craft they did subdue that which was by force well-nigh invincible, devising a kind of con-

trivance like the following: – They fashioned a circular thing woven of rush closely set together, in general shape resembling a fisherman's creel and in size and capacity capable of holding the bulk of the beast" (DIODORUS OF SICILY 3.37.1). The circular device was woven not of reeds (Greek: *kalamos*) as translated by OLDFATHER (1935:189) and BURSTEIN (1989: 129), but of rush (Greek: *schoinos*). The material, though it may not be identified to the species, belonged in all likelihood to the modern genus *Scirpus* or *Schoenoplectus* (Cyperaceae) or to the genus *Iuncus* (Juncaceae), both found in Egypt (TÄCKHOLM & DRAR 1941), Sudan (ANDREWS 1956) and Ethiopia (LYE 1997). Plants of these genera were used in the Nile valley for basket traps and fish creels since the earliest times (BREWER & FRIEDMAN 1989: 32–37).

They also "reconnoitred its hole and observed the time when it went forth to feed and returned again, so soon as it had set out to prey upon the other animals as was its custom" (DIODORUS OF SICILY 3.37.2). The period devoted to this preliminary field work, although its duration cannot be determined, must have lasted for some time, depending on the snake's success in hunting and its metabolic rate.

From then, operations went on as follows: "they stopped the opening of its old hole with large stones and earth, and digging an underground cavity near its lair they set the woven net in it and placed the mouth of the net opposite the opening, so that it was in this way all ready for the beast to enter. Against the return of the animal they had made ready archers and slingers and many horsemen, as well as trumpeters and all the other apparatus needed, and as the beast drew near it raised its neck in air higher than the horsemen.

Now the company of men who had assembled for the hunt did not dare to draw near it, being warned by the mishaps which had befallen them on the former occasion, but shooting at it from afar, and with many hands aiming at a single target, and a large one at that, they kept hitting it, and when the horsemen appeared and the multitude of bold fighting-dogs, and then again when the trumpets blared, they got the animal terrified.

Consequently, when it retreated to its accustomed lair, they closed in upon it, but only so far as not to arouse it still more. And when it came near the opening which had been stopped up, the whole throng, acting together, raised a mighty din with their arms and thus increased its confusion and fear because of the crowds which put in their appearance and of the trumpets. But the beast could not find the opening and so, terrified at the advance of the hunters, fled for refuge into the mouth of the net which had been prepared near by.

And when the woven net began to be filled up as the snake uncoiled itself, some of the hunters anticipated its movements by leaping forward, and before the snake could turn about to face the entrance, they closed and fastened with ropes the mouth, which was long and had been shrewdly devised with such swiftness of operation in mind; then they hauled out the woven net and putting rollers under it drew it up into the air.

But the beast, enclosed as it was in a confined place, kept sending forth an unnatural and terrible hissing and tried to pull down with its teeth the rush which enveloped it, and by twisting itself in every direction created the expectation in the minds of the men who were carrying it that it would leap out of the contrivance which enveloped it. Consequently, in terror, they set the snake down on the ground, and by jabbing it about the tail they diverted the attention of the beast from its work of tearing with its teeth to its sensation of pain in the parts which hurt" (DIODORUS OF SICILY 3.37.2–6).

To the best of my knowledge, the effects produced on giant snakes by trumpet blaring are still to be verified. Quite likely, they increased the python's disturbance due to its sensitivity to air vibration (HARTLINE 1971). Once trapped, the snake tried, the report said, "to pull down with its teeth the rush which enveloped it". Snake teeth are not shaped to perform such movements as canids or felids would. But, as seen above, biting is a usual part of the giant snakes' self-defence behaviour. In the end, the forceful bites and efforts of the 13.2 m long python might well get the better of the trap. By all means, they justified the hunters' anxiety, notwithstanding the inappropriate wording of the sentence.

3.5. The python in captivity

As announced by DIODORUS (3.36.2), the narrative comes rapidly to the end, after the "detailed description of the capture". The journey to Alexandria went off in all probability partly overland, partly by boat (DESANGES 1971), over a distance that was fairly long, though impossible to calculate (as the crow flies, some 2,000 km separate the modern Khartoum and Alexandria).

"When they had brought the snake to Alexandria, they presented it to the king, an astonishing sight which those cannot credit who have merely heard the tale. And by depriving the beast of its food, they wore down its spirit and little by little tamed it, so that the tameness of it became a thing of wonder. As for PTOLEMY, he distributed among the hunters the merited rewards, and kept and fed the snake, which had now been tamed and afforded the greatest and most astonishing sight for the strangers who visited his kingdom" (DIODORUS OF SICILY 3.37.7–8).

"The python makes an interesting and intelligent pet and soon becomes quite tame" (PITMAN 1938: 58), without

being starved. Yet deprivation of food, commonly used in antiquity to break in wild and domestic mammals, was extended to the captive snake. Relying on his experience as zoo director, JENNISON (1937: 36) supposed that "perhaps the effects of weakness were mistaken for tameness." The ancient peoples' know-how to condition animals to captivity and the Egyptians' and Greeks' long experience in keeping tame snakes, refute rather than support his opinion. The python's natural adaptability was likely stimulated by the deprivation of food. Contrasting with its initial aggressiveness in the field and possibly again during its first public presentations (PITMAN 1938: 59), its tameness insistently reported by AGATHARCHIDES-DIODORUS accounted for the fact that it became "a thing of wonder", "the greatest and most astonishing sight" as much as, if not more than, its exceptional size.

Judging from the impressive number of animal species gathered by PTOLEMY II, modern scholars once favoured the idea that he had launched a programme of zoological research (PITT 1986: 1422) paralleling his programme in literature (FRASER 1972). This hypothesis, attractive as it sounds, remains unconfirmed. Nevertheless, the king's interest in collecting rare and exotic animals undoubtedly fostered empirical observations and enlarged both information and interest in zoological matters. Capturing animals required a practical knowledge of their way of life. Maintaining them in long-lasting captivity was made possible only by their keepers' wide expertise (JENNISON 1937: 41). Finally, the presentation of rare animals such as the python to the general public and to private guests did not only confer further prestige on PTOLEMY II or provide his visitors with entertainment. It also had an educational function clearly perceived and underlined by the ancient historians (AGATHARCHIDES, fragment 80a; DIODORUS OF SICILY 3.36.3).¹¹

4. CONCLUSION

The third century B. C. expedition to Aithiopia was first and foremost inspired by personal profit. Yet despite its lack of scientific purpose, it generated meaningful empirical information. Besides its princely and transient benefits, the capture of a giant rock python resulted in detailed natural history data on *Python sebae* in the field and in captivity. They concern its size and general morphology, feeding habits, ecology, distribution, defensive behaviour, tameness, and longevity, and correspond with striking accuracy to the basic knowledge currently admitted on *P. sebae*. Questionable statements, such as the supposed ingestion of the foremost hunter or the attempted pulling down of the rush contrivance, resulted from inappropriate extrapolation or clumsy wording

¹¹ Compare MURPHY & HENDERSON 1997: 177–184.

rather than from deliberate exaggeration or fiction. When compared with the “many fantastic tales” reported about giant snakes in both ancient and recent times, AGATHARCHIDES-DIODORUS’s account sounds remarkably self-restrained and reliable. Obviously derived from the hunters’ and keepers’ firsthand experiences, it further confirms AGATHARCHIDES’s declaration of reliability (see above, 2.1) and provides insight into the perceptions of *Python sebae* in the early European tradition.

Acknowledgements. Parts of this paper were read on August 3, 1997, at the invited symposium “Herpetological Expeditions and Voyages”, co-organized by Kraig Adler and myself, as part of the programme of the 3rd World Congress of Herpetology held in Prague (August 2–10, 1997), and on December 2, 1998, at the invitation of the Department of Classics of the University of Neuchâtel. I am grateful to all in both audiences who offered their useful queries and comments in the ensuing discussions. The manuscript was accepted in May 2000 for publication in the proceedings of the symposium. Due to the unexpected delay of the project, some up-dating of references has been made for the present publication generously reactivated by Prof. Aaron Bauer (Villanova University, Pennsylvania) to whom I want to express my warm thanks for his initiative as a whole and, in particular, for his useful remarks and for the reference to Lange’s paper. I also wish to thank Prof. Kraig Adler (Cornell University, Ithaca) for the reference to Largen and Rasmussen’s paper and Linda Evans (Macquarie University, Sydney) for the reference to Flanagan’s article, Prof. Pol-Pierre Gossiaux (University of Liège, Department of Anthropology) and Prof. Jacques Lambinon (University of Liège, Department of Botany) for their first-hand information on the traditional techniques of snake hunting in the Kivu area and on the reeds of the Nile Valley respectively, Mrs. Véronique Maes-Hustinx (University of Liège, Museum of Natural History) for the drawings of figures 1 and 2, and, last but not least, my reviewers Adrienne Mayor and Don Broadley for their helpful comments and suggestions.

LITERATURE

- Ancient authors (AELIANUS, ARISTOTLE, ATHENAEUS, PLINY THE ELDER, etc.) occasionally mentioned are not listed in the following list. Unless otherwise stated (see PHOTIUS), they are quoted in the texts published “with an English translation” in the Loeb Classical Library (London & Cambridge, Mass., William Heinemann & Harvard University Press).
- ANDERSON, J. K. (1985): *Hunting in the Ancient World*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles & London. xiii + 192 pp.
- ANDREWS, F. W. (1956): *The Flowering Plants of the Sudan*. Buncle and Co., Arbroath (Scotland), 326, 364–368.
- ARISTOTLE: see BALME.
- BALME, D.M. (2002): Aristotle. *History of Animals*. Volume I: Books I–X: Text, prepared for publication by A. Gotthelf. Cambridge University Press, Cambridge.
- BARATAY, É. & HARDOUIN-FUGIER, É. (1998): *Zoos. Histoire des jardins zoologiques en Occident (XVI^e–XX^e siècle)*. La Découverte, Paris. 294 pp. [English translation, 2002. *Zoo. A History of Zoological Gardens in the West*. Reaktion Books, London].
- BARNES, R. (2000): *Cloistered Bookworms in the Chicken-Coop of the Muses. The Ancient Library of Alexandria*. Pp. 61–77 in: MACLEOD, R. (ed.) *The Library of Alexandria Centre of Learning in the Ancient World*. Tauris, London.
- BELON DU MANS, P. (1588): *Les observations de plusieurs singularitez et choses memorables trouvees en Grece, Asie, Judée, Arabie & autres pays estranges. Hieronisme de Marnef et la veufue Guillaume Candelar*. Paris. [12] + 468 + [2] pp.
- BODSON, L. (1981): *Les Grecs et leurs serpents. Premiers résultats de l’étude taxonomique des sources anciennes*. *L’Antiquité classique* 50: 57–78.
- BODSON, L. (1984): *Living Reptiles in Captivity: A Historical Survey from the Origins to the End of the XVIIIth Century*. *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia* 78: 15–32.
- BODSON, L. (1998): *Ancient Greek Views on the Exotic Animal*. *Arctos* 32: 61–85.
- BOESSNECK, J. & VON DEN DRIESCH, A. (1981): *Reste Exotischer Tiere aus dem Heraion auf Samos*. *Mitteilungen des deutschen archäologischen Instituts. Athenische Abteilungen* 96: 245–248.
- BOESSNECK, J. & VON DEN DRIESCH, A. (1983): *Weitere Reste Exotischer Tiere aus dem Heraion auf Samos*. *Mitteilungen des deutschen archäologischen Instituts. Athenische Abteilungen* 98: 21–24.
- BRANCH, W.R. & HAACKE, W.D. (1980): *A Fatal Attack on a Young Boy from an African Rock Python *Python sebae**. *Journal of Herpetology* 14: 305–307.
- BREWER, D. J. & FRIEDMAN, R. F. (1989): *Fish and Fishing in Ancient Egypt*. Aris & Phillips, Warminster. X + 109 pp.
- BURSTEIN, S. M. (1989): *Agatharchides of Cnidus. On the Erythraean Sea*. Translated and edited by S.M.B. The Hakluyt Society, London. xii + 202 pp., 1 map.
- CALLIXENUS OF RHODES: see JACOBY.
- CARANDINI, A., RICCI, A. & DE VOS, M. (1982): *Filosofiana. La villa di Piazza Armerina. Immagine di un aristocratico romano al tempo di Costantino*. S. F. Flaccovio, Palermo. 414 pp., 65 pls.
- COARELLI, F. (1990): *La pompè di Tolomeo Filadelfo e il mosaico nilotico di Palestrina*. *Ktéma* 15: 225–251.
- COLE, F. J. (1944): *A History of Comparative Anatomy*. MacMillan, London. viii + 524 pp.
- DEDET, C. (1984): *La mémoire du fleuve. L’Afrique aventureuse de Jean Michonet*. Phébus, Paris. 459 pp.
- DESANGES, J. (1970): *Les chasseurs d’éléphants d’Abou-Simbel*. Pp. 31–50 in: *Actes du quatre-vingt-douzième congrès national des Sociétés savantes. Strasbourg et Colmar 1967. Section d’archéologie*. Bibliothèque Nationale, Paris.
- DIODORUS OF SICILY: see OLDFATHER.
- DOWLING H. G. (1986): *Snakes*. Pp. 112–127 in: HALLIDAY, T. R. & ADLER, K. (eds) *The Encyclopedia of Reptiles and Amphibians*. Reprint: 1994, Facts On Files, New York.

- DUNBABIN, K. M. D. (1978): The Mosaics of Roman North Africa. Studies in Iconography and Patronage. Clarendon Press, Oxford. xx + 303 pp., 88 pls.
- EIDE, T., HÄGG, T., PIERCE, R. H. & TÖRÖK, L. (eds) (1996): *Fontes Historiae Nubiorum*. Textual Sources for the History of the Middle Nile Region between the Eighth Century BC and the Sixth Century AD. II: From the Mid-Fifth to the First Century BC. University of Bergen, Bergen.
- FHN: see EIDE, T., HÄGG, T., PIERCE, R. H. & TÖRÖK, L.
- FINDLEN, P. (1994): *Possessing Nature*. Museums, Collecting, and Scientific Culture in Early Modern Italy. University of California Press, Berkeley, Los Angeles & London. xvii + 449 pp.
- FLANAGAN J. (2002): Children Terrified as Python Eats Boy. *Telegraph* (Johannesburg) November 25, 2002 (<http://www.theage.com.au/articles/2002/11/24/1037697985131.html>).
- FOERTMEYER, V. (1988): The Dating of the Pompe of Ptolemy II Philadelphus. *Historia* **37**: 90–104.
- FRASER, P. M. (1972): *Ptolemaic Alexandria*, 3 vols. Clarendon Press, Oxford. 828 pp.; 1129 pp.; 176 pp.
- HANCOCKS, D. (2001): *A Different Nature*. The Paradoxical World of Zoos and Their Uncertain Future. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London. xxii + 280 pp.
- HARTLINE, P. H. (1971): Physiological Basis for Detection of Sound and Vibration in Snakes. *Journal of Experimental Biology* **54**: 349–371.
- HENRY, R. (ed.) (1974): *Photius*. Bibliothèque. VII. Les Belles-Lettres, Paris.
- HEUVELMANS, B. (1995): *On the Track of Unknown Animals*. Kegan Paul International, London, New York. xxxv + 677 pp.
- HOAGE, R. J. & DEISS, W.A. (eds.) (1996): *New Worlds, New Animals*. From Menagerie to Zoological Park in the Nineteenth Century. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. xvi + 198 pp.
- HOCHFELD, S. & RIEFSTAHL, E. (eds.) (1978): *Africa in Antiquity*. The Arts of Ancient Nubia and the Sudan, The Essays. Brooklyn Museum, Brooklyn, N.Y. frontispiece, 143 pp.
- HÖLBL, G. (1994): *Geschichte des Ptolemäerreiches*. Politik, Ideologie und religiöse Kultur von Alexander dem Grossen bis zur römischen Eroberung. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt. xxxii + 402 pp.
- HUBBELL, H. M. (1935–1936): Ptolemy's Zoo. *The Classical Journal* **31**: 68–76.
- HURST, H. E. (1952): *The Nile*. A General Account of the River and the Utilization of its Water. Constable, London. xv + 326 pp.
- JACOBY, F. (1958): *Die Fragmente der griechischen Historiker*. Dritter Teil. Geschichte von Städten und Völkern. C. Autoren über einzelne Länder. Nr. 608a–856. E. J. Brill, Leiden.
- JENNISON, G. (1937): *Animals for Show and Pleasure in Ancient Rome*. Manchester University Press, Manchester. Frontispiece, xiv + 209 pp.
- KÁKOSY, L. (1980): Krokodilskulte. Col.: 801–811 in: HELCK, W. & OTTO, E. (eds.) *Lexikon der Ägyptologie III*. O. Harrassowitz, Wiesbaden.
- KÖHLER, J. (1996): *Pompai Untersuchungen zur hellenistischen Festkultur*. Peter Lang, Frankfurt am Main. 195 pp.
- KOHLSTEDT, S. G. (1996): Reflections of Zoo History. Pp. 3–7 in: HOAGE, R. J. & DEISS, W.A. (eds) *New Worlds, New Animals*. From Menagerie to Zoological Park in the Nineteenth Century. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- LANGE, K. (1997): Hunting the Mighty Python. *National Geographic* **191/5**: 110–117.
- LARGEN, M. J. & RASMUSSEN, J. B. (1993): Catalogue of the Snakes of Ethiopia (Reptilia Serpentes), Including Identification Keys. *Tropical Zoology* **6**: 327–328, 410 (map 8).
- LYE, K. A. (1997): Juncaceae; Cyperaceae. Pp. 386–389, 391–403 in: EDWARDS, S., DEMISSEW, S. & HEDBERG, I. (eds.) *Flora of Ethiopia and Eritrea*, 6. Hydrocharitaceae to Arecaceae. National Herbarium & Department of Systematic Botany, Addis Ababa and Uppsala.
- MATTISON, C. (1995): *The Encyclopedia of Snakes*. Facts on File, New York. 256 pp.
- MATTISON, C. (2002): Snakes. Pp. 178–201 in: HALLIDAY, T. R. & ADLER, K. (eds.) *The New Encyclopedia of Reptiles and Amphibians*. Oxford University Press, Oxford.
- MEYBOOM, P. G. P. (1995): *The Nile Mosaic of Palestrina*. Early Evidence of Egyptian Religion in Italy. E. J. Brill, Leiden, New York & London. vii + 409 pp., 78 pls.
- MULLAN, B. & MARVIN, G. (1999): *Zoo Culture*. The Book About Watching People Watch Animals. Second edition. University of Illinois Press, Urbana & Chicago. xxiii + 172 pp.
- MURPHY, J. C. & HENDERSON, R. W. (1997): *Tales of Giant Snakes*. A Historical Natural History of Anacondas and Pythons. Krieger, Malabar. ix + [1] + 221 pp.
- OLDFATHER, C. H. (ed.) (1935): *Diodorus of Sicily*, with an English Translation. William Heinemann & Harvard University Press, London and Cambridge, Mass.
- PALM, J. (1955): Über Sprache und Stil des Diodoros von Sizilien. Ein Beitrag zur Beleuchtung der hellenistischen Prosa. Håkan Ohlssons, Lund. 212 pp.
- PEREMANS, W. (1967): Diodore de Sicile et Agatharchide de Cnide. *Historia* **16**: 432–455.
- PEREMANS, W. & VAN 'T DACK, E. (1977): *Prosopographia ptolemaica*. II. L'armée de terre et la police, n^{os} 1825–4983. University of Louvain, Louvain (*Studia Hellenistica* **8**).
- PHOTIUS: see HENRY.
- PITMAN, Ch. R. S. (1938): *A Guide to the Snakes of Uganda*. Uganda Society, Kampala. frontispiece, xix + 362 pp., 41 pls., 2 folding maps.
- PITMAN, Ch. R. S. (1974): *A Guide to the Snakes of Uganda*, revised edition. Wheldon & Wesley, Codicote. frontispiece, xxii + 290 pp., 31 pls., 3 folding tables, 2 folding maps.
- PITT, H. (1986): Zoologischer Garten. Col. 1420–1423 in: HELCK, W. & OTTO, E. (eds.) *Lexikon der Ägyptologie VI*. O. Harrassowitz, Wiesbaden.
- POPE, C. H. (1961): *The Giant Snakes*. The Natural History of the Boa constrictor, the Anaconda and the Largest Pythons. Routledge & Kegan Paul, London. frontispiece, xv + 290 + vi + [1] pp. ; 16 pls.
- RÁČEK, M. & SCHÖBERWALTER, W. (1990): *Mumia Viva*. Kulturgeschichte der Human- und Animalpräparation. Akademische Druck- und Verlagsanstalt, Graz. 158 pp.

- RAÏOS-CHOULIARA, H. (1980–1981): La chasse et les animaux sauvages d'après les papyrus grecs. *Anagennesis. A Papyrological Journal* **1/1**: 45–88; **1/2**: 267–293.
- RICE, E. (1983): *The Grand Procession of Ptolemy Philadelphus*. Oxford University Press, Oxford. 225 pp.
- RICHTER, G. M. A. (1965): *The Portraits of the Greeks III*. Phaidon, London.
- SCULLARD, H. H. (1974): *The Elephant in the Greek and Roman World*. Thames and Hudson, London. 288 pp., 12 pls.
- SNOWDEN, F. M. (1970): *Blacks in Antiquity: Ethiopians in the Greco-Roman Experience*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xxii + 364 pp.
- STOTHERS, R. B. (2004): Ancient Scientific Basis of the "Great Serpent" from Historical Evidence. *Isis* **95**: 220–238.
- TÄCKHOLM, V. & G. & DRAR, M. (1941): *Flora of Egypt II. Angiospermae, part Monocotyledones: Cyera-ceae – Juncaceae*. Fouad I University (Bulletin of the Faculty of Science **28**), Cairo. [Reprint 1973, Otto Koeltz, Koenigstein, Ts./B.R.D., 3–31, 449–482].
- TÖRÖK, L. (1997): *The Kingdom of Kush. Handbook of the Napatan-Meroitic Civilization*. E. J. Brill, Leiden, New York & London. xv + 589 pp.
- TOYNBEE, J. M. C. (1973): *Animals in Roman Life and Art*. Thames and Hudson, London. 431 pp.
- TRINQUIER, J. (2002): Localisation et fonction des animaux sauvages dans l'Alexandrie lagide. La question du "zoo d'Alexandrie". *Mélanges de l'École française de Rome. Antiquité* **114/2**: 861–918.
- VELTRE, T. (1996): Menageries, Metaphors, and Meanings. Pp. 19–29 in: HOAGE, R. J. & DEISS, W.A. (eds) *New Worlds, New Animals. From Menagerie to Zoological Park in the Nineteenth Century*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- WALLS, J. G. (1998): *The Living Pythons. A Complete Guide to the Pythons of the World*. T.F.H. Publications, Neptune City NJ. 256 pp.

Author's address: Dr. Liliane BODSON, University of Liège, place du 20-Août 7, B-4000 Liège, Belgium.
E-mail: Liliane.Bodson@ULg.ac.be

Bonner zoologische Beiträge	Band 52 (2003)	Heft 3/4	Seiten 193–214	Bonn, November 2004
-----------------------------	----------------	----------	----------------	---------------------

Early German Herpetological Observations and Explorations in Southern Africa, With Special Reference to the Zoological Museum of Berlin

Aaron M. BAUER

Department of Biology, Villanova University, Villanova, Pennsylvania, USA

Abstract. The earliest herpetological records made by Germans in southern Africa were casual observations of common species around Cape Town made by employees of the Dutch East India Company (VOC) during the mid- to late Seventeenth Century. Most of these records were merely brief descriptions or lists of common names, but detailed illustrations of many reptiles were executed by two German illustrators in the employ of the VOC, Heinrich CLAUDIUS and Johannes SCHUMACHER. CLAUDIUS, who accompanied Simon VAN DER STEL to Namaqualand in 1685, left an especially important body of herpetological illustrations which are here listed and identified to species. One of the last Germans to work for the Dutch in South Africa was Martin Hinrich Carl LICHTENSTEIN who served as a physician and tutor to the last Dutch governor of the Cape from 1802 to 1806. Although he did not collect any herpetological specimens himself, LICHTENSTEIN, who became the director of the Zoological Museum in Berlin in 1813, influenced many subsequent workers to undertake employment and/or expeditions in southern Africa. Among the early collectors were Karl BERGIUS and Ludwig KREBS. Both collected material that is still extant in the Berlin collection today, including a small number of reptile types. Because of LICHTENSTEIN'S emphasis on specimens as items for sale to other museums rather than as subjects for study, many species first collected by KREBS were only described much later on the basis of material obtained by other, mostly British, collectors. Another of LICHTENSTEIN'S protégés was Wilhelm PETERS, who spent five years in Mozambique (1843–1847). PETERS described more than 50 new species on the basis of specimens collected during his trip. As LICHTENSTEIN'S successor at the Zoological Museum he also fostered collecting efforts by German missionaries, doctors, and travelers in southern Africa. Among his most important sources of material was the Rhenish missionary Carl Hugo HAHN, who supplied PETERS with numerous specimens of new species from the Namibian interior. Paradoxically, the Berlin Museum's dominance in southern African herpetology began to wane after Germany colonized South West Africa (Namibia) in 1884, only one year after PETERS' death.

Key words. History, herpetology, Dutch East India Company, South Africa, Mozambique, Namibia.

1. INTRODUCTION

The history of German herpetological discovery in Africa, and elsewhere in the non-European world, differs significantly from that of other European nations, such as Britain and France. In part this reflects the fact that German national political unity was not achieved until 1871. As such, the great voyages of discovery sent out by other countries were not launched by Germany and only the larger German kingdoms and states, most notably Prussia and Bavaria, were able to support scientists and collectors abroad. Rather, the majority of natural history specimens from Africa that entered German museums until the late Nineteenth Century came from independent travelers, physicians, missionaries, and businessmen. Only in the 1880s when Germany joined other European powers in the African colonial land grab, in Tanganyika, Cameroon, Togoland, and South West Africa, did opportunities for museum enrichment through governmental or institutionally supported expeditions present themselves.

In this paper I selectively review some of the contributions to southern African herpetology made by Germans from the foundation of the Dutch fort at the Cape of Good Hope in 1652 to the beginning of the German co-

lonial period in Deutsch Südwest Afrika (now Namibia) in the 1880s. As it is not possible to review the contributions of all explorers and collectors during this 230 year period, I have focused my discussion of the latter period (post-1800) on those persons connected in some way with the Zoological Museum of the Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin (now the Institut für Systematische Zoologie im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin), here abbreviated as ZMB.

2. GERMAN CONTRIBUTIONS TO HERPETOLOGY AT THE CAPE 1652–1800

2.1. Herpetological observations by German visitors to the Cape

German contributions to southern African herpetology began during the period of the hegemony of the Dutch East India Company (Verenigde Oost-Indische Compagnie or VOC), which established a replenishment station at the Cape in 1652 to supply Company ships en route between Dutch ports and trading posts and settlements in India and the Far East. During the following 154 years numerous Germans served in the employ of the VOC or the Dutch colonial government, chiefly as

soldiers, but also as apothecaries, doctors, and in other skilled positions. Because the VOC did not establish extensive settlements beyond the tip of Africa, herpetological records for this period are largely limited to Cape Town and its environs. Nearly all of the early herpetological observations by German employees of the Company were casual mentions in the context of broader travel narratives, in which the Cape itself often figured as only a small part. Indeed, most of their discussions of animals focused on large mammals, such as elephants and lions, that then still occurred around Cape Town (ROOKMAAKER 1989).

The first herpetological observation recorded by a German at the Cape was actually made in 1646, several years before the establishment of the Dutch fort. Johann Sigmund WURFFBAIN touched at the Cape for just four days on his return from a 14 year period of service to the VOC in Asia, and recorded the existence of small tortoises (WURFFBAIN 1686). The first herpetological observations to be published, however, were those of Johann Jacob MERKLEIN (1672). MERKLEIN, a barber and surgeon from Winshein (now Winsen an der Luhe) in Lower Saxony, who visited the Cape from 2 March to 17 April 1653, while Jan VAN RIEBEECK was commander of the Cape Fort. His remarks on herpetology were likewise limited to comments on the presence of tortoises, probably *Chersina angulata* (Schweigger, 1812), which were regularly bartered from the indigenous population by early European visitors to the Cape (RAVEN-HART 1967). Johann Wilhelm VOGEL (1637–1723), director of VOC mines in Sumatra, noted the presence of snakes at the Cape observed during his brief transits in 1679 and 1688 (VOGEL 1716; Fig. 1). During his visit at the Cape in 1681, Elias HESSE (1630–?), a mining engineer from Ottendorp (Ottendorf, Baden-Württemberg), recruited by the VOC to work in Sumatra (by Benjamin OLITZ, VOGEL'S predecessor as director of mines; HOWGEGO 2003) remarked that stuffed snakes (along with a variety of mammals) were kept on display at the Fort (HESSE 1687). Although it is not possible to determine which species Hesse saw, the Mole snake – *Pseudaspis cana* (Linnaeus, 1758), Cape cobra – *Naja nivea* (Linnaeus, 1758), and Puffadder – *Bitis arietans* (Merrem, 1820) certainly occurred locally and would have been large enough to make impressive displays. Other early observations on reptiles include those of Christoff (or Christoph) FRIK (or FRYKE) (1692), a surgeon from Ulm, who commented on tortoises (again probably *C. angulata*) he observed during stops at the Cape in 1681 and 1685, and Ernst Christof BARCHEWITZ (1730) who discussed chameleons, *Bradypodion pumilum* (Gmelin, 1789), he had seen at the Cape in 1709.



Fig. 1: Title page of Johann Wilhelm VOGEL'S *Ost-Indianische Reise-Beschreibung* (1716), one of the earliest books in German to discuss the Cape herpetofauna. The title page is remarkable in being double width and folded in the book. Image courtesy of the Linda Hall Library of Science, Engineering & Technology.

Peter KOLB (1675–1726; Fig. 2) of Dörflas (Thüringen) was trained in mathematics and other fields at Halle and was sent to the Cape in 1705 by Baron Bernhard Friedrich VON KROSIGK, privy councilor to FRIEDRICH, the first king of Prussia (1657–1713) to make astronomical observations. He later entered the employ of the VOC in 1709, remaining at the Cape until 1713. In his subsequent book about the Cape (Fig. 3), written when he was rector at Neustadt an der Aisch, KOLB (1719) included a large, but mainly superficial, section on natural history which included mentions of chameleons, frogs, terrapins, tortoises, “salamanders” (probably agamids), legless lizards, and several kinds of snakes (“Aspis,” “Augenschlange,” “Baumschlange,” “Brandschlange,” “Cobra de capello,” and “Haarschlange”). Much of the text was derived from comments by earlier authors (e.g. GESNER and ALDROVANDI) and very little reflects personal observation of living animals at the Cape. Several of these animals: a turtle, legless lizard, horned adder, and cobra, were also figured in his book (Fig. 4). Another long term resident at the Cape, Otto Friedrich MENTZEL (1709–1801) was in the employ of the VOC from 1732 to 1741. In his book (1787) he mentioned both snakes and lizards, but did not provide much detail.

In addition to the casual observations above, some German naturalists who visited the Cape made more detailed and directed studies of the local fauna. The best known of these was Johann Reinhold FORSTER (1729–1798). FORSTER, whose family was of English decent, was born in Dirschau (now Tczew, Poland) and had



Fig. 2: Portrait of Peter KOLB from *Caput Bonae Spei Hodiernum* (1719). KOLB was one of the first German long term residents at the Cape and the first to record and illustrate a number of reptile species. Image courtesy of Bryn Mawr College.

CAPVT BONÆ SPEI HODIERNVM
 Das ist:
 Vollständige Beschreibung
 Des
 AFRICANISCHEN Vorgebürges
 der
Guten Hoffnung.
 Worinnen in dreyen Theilen abgehandelt wird/
 wie es heut zu Tage/
 nach seiner Situation und Eigenschaft aussiehet;
 ingleichen
 was ein Natur-Forscher
 in den dreyen Reichen der Natur
 daselbst findet und antrifft:
 Wie nicht weniger/
 was die eigenen Einwohner
die Hottentotten,
 vor seltsame Sitten und Gebräuche haben:
 und endlich alles/
 was die Europæischen daselbst gestifteten Colonien
 anbetrifft.
 Mit angefügter genugsamer Nachricht / wie es
 auf des Auctoris **Hinein- und Heraus- Reise**
 zugegangen;
 Auch was sich Zeit seiner langen Abwesenheit / an diesem Vorgebürgen
 merkwürdiges ereignet hat.
 Nebst noch vielen andern curieusen und bisshero unbekandte-gewesen Erzehlungen mit
 wahrhafter Zeder ausführlich entworfen: auch mit nöthigen Kupfern geziert: und
 einem doppelten Register versehen.
 von
M. Peter Kolben / Redore zu Neustadt an der Aisch.
 Nürnberg/
 bey Peter Comad Monath / 1719.

Fig. 3: Title page of KOLB's *Caput Bonae Spei Hodiernum* (1719). KOLB spent eight years at the Cape and discussed and illustrated a number of reptiles. The book contains a second title page with a slightly different title (see References), accounting for some bibliographic confusion. Image courtesy of Bryn Mawr College.

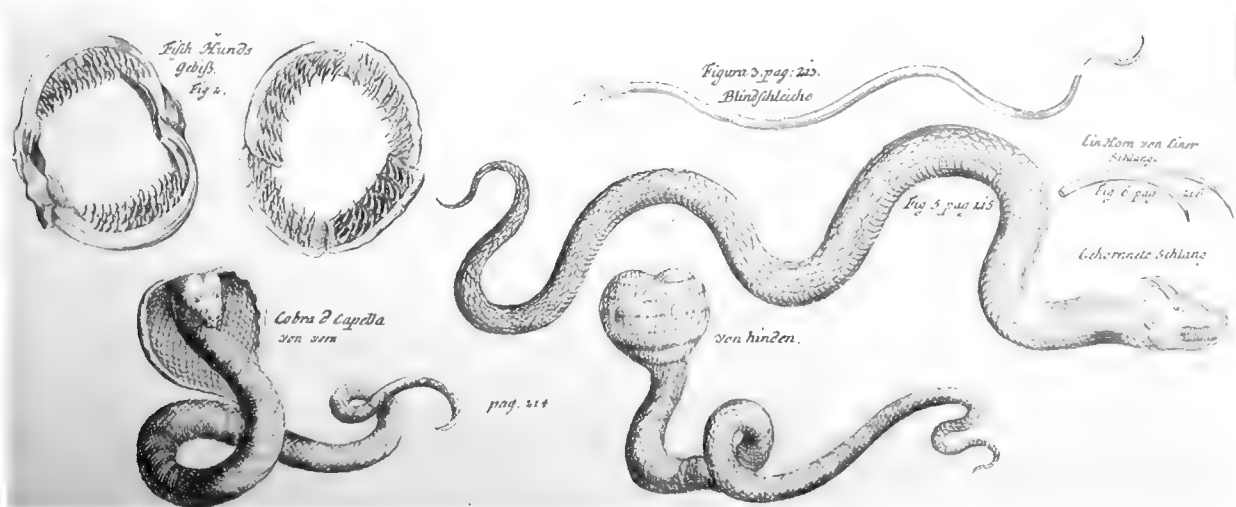


Fig. 4: Portion of plate IX from KOLB (1719) illustrating the “Cobra d Capella”, “Gehörnmete Schlang”, and “Blindschleiche”, in addition to shark jaws. The horned snake is certainly *Bitis cornuta* and the cobra is meant to be the Cape cobra, *Naja nivea*, although the spectacled hood identifies it as the spectacled cobra of Asia (*Naja naja*). The other animal is impossible to identify, but KOLB's text comparisons to *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 in Germany suggest that a reduced limbed lizard was intended. The only totally limbless lizard in the area that was known to KOLB is *Acontias meleagris* (Linnaeus, 1758).



Fig. 5: Map of southern Africa showing the location of places mentioned in the text of this chapter. Important localities visited by CLAUDIUS, LICHTENSTEIN, KREBS, WAHLBERG, and HAHN are indicated. Localities in Mozambique visited by PETERS are mapped in BAUER et al. (1995). Inset map at lower right shows details of the Eastern Cape region where Ludwig KREBS settled and made most of his herpetological collections.

been trained for the clergy in Halle before moving to England in 1766. After establishing his reputation as an expert in natural history and philology in Britain, he earned a position as naturalist on the ship *Resolution* on James COOK'S second voyage (1772–1775) (HOARE 1976). He and his son Johann Georg (George) Adam FORSTER (1754–1794) visited the Cape briefly in 1772 and again in 1775. During their stay the elder FORSTER made numerous descriptions of zoological subjects which were illustrated by his son, who was a draughtsman on the expedition. FORSTER returned to Halle in 1780 and remained in Germany for the rest of his life. He subsequently translated the works of THUNBERG, PATERSON, and LEVAILLANT for the Berlin publisher C. F. VOSS. His most significant contribution to southern African herpetology was probably the translation into German of William PATERSON'S *A Narrative of Four Journeys* (German edition 1790), which included brief but accurate observations on a number of reptiles. FORSTER'S own *Descriptiones Animalium* (prepared

1775–1780) ended up in the royal library in Berlin in 1799 and was eventually published by Martin Hinrich Carl LICHTENSTEIN (FORSTER 1844).

2.2. German Illustrators at the Cape: CLAUDIUS and SCHUMACHER

The first major European expedition north from the Cape of Good Hope was that of Simon VAN DER STEL (1639–1712) who served first as commander of the Fort (1679–1690) and later as governor (1690–1699). VAN DER STEL led an expedition to the area of present-day Springbok in Namaqualand (Fig. 5) to look for copper deposits (WATERHOUSE 1932, 1979; WILSON et al. 2002). The expedition left the Cape in August 1685 and returned in January of the following year. This journey was of zoological significance because VAN DER STEL noted the more conspicuous animals seen en route and because drawings and watercolors of various natural history subjects were prepared on the trip. These illustrations were the work of Heinrich CLAUDIUS (1655–ca.

1697), an apothecary born in Breslau (now Wrocław, Poland) who had been in the service of the botanist Andreas CLEYER in Batavia. CLAUDIUS was sent to the Cape by CLEYER in 1682, but when CLEYER no longer required his services, he was taken on in the employ of the VOC (GUNN & CODD 1981; WILSON et al. 2002). CLAUDIUS had previously been employed to record information about animals and plants gleaned on the earlier but less grand expedition of Olof BERGH to Namaqualand in 1683. In all CLAUDIUS rendered 72 paintings that were sent with VAN DER STEL'S report of the journey to the VOC headquarters in Amsterdam and subsequently found their way into the collection of Trinity College, Dublin (WATERHOUSE 1932, 1979). Other important sets of CLAUDIUS drawings are in collections known as the *Icones Plantarum et Animalium* in the Africana Museum (Johannesburg), reported on by KENNEDY (1967) and the *Codex Witsenii* in the South African Museum (Cape Town), reviewed and reproduced by BARNARD (1947) and WILSON et al. (2002). A smaller collection of illustrations in the Africana Museum was noted and reproduced by both SMITH (1952) and KENNEDY (1967), and the contents of a small set of CLAUDIUS illustrations (14) in the National Library of South Africa (formerly South African Public Library, Cape Town) has been summarized, and reproduced in part by ROOKMAAKER (1989). Several other sets of CLAUDIUS drawings, or copies thereof are also present in European collections (GUNN & CODD 1981).

ROOKMAAKER (1989) provided a concordance among the CLAUDIUS illustrations that are present in several important collections. The versions of the illustrations differ, in some cases significantly, and some are the work of unknown copyists rather than CLAUDIUS himself (WILSON et al. 2002). In part because of differences in coloration and patterning of the subjects, the identifications of the species illustrated have also varied. CLAUDIUS appears to have provided far more accurate representations of plants than of animals (BARNARD 1947), and among animals, reptiles were fairly imprecisely rendered.

The expedition would have passed through the ranges of many reptiles but it is clear that only snakes and the more conspicuous lizards caught the attention of the party. It is not surprising that nocturnal or cryptic species, such as geckos or skinks, are not represented, whereas relatively large, diurnal, slow-moving species, including *Chamaeleo namaquensis* Smith, 1831 (Fig. 6) and *Cordylus cataphractus* Boie, 1828 (Fig. 7) were depicted by CLAUDIUS. In all, CLAUDIUS illustrated 16 different reptiles, representing 14 different species, all lizards and snakes (Figs. 8–11). The data accompanying the CLAUDIUS illustrations vary, but several sets of drawings provide dates when animals were observed and can be correlated with the known itinerary of VAN DER STEL'S expedition. A number of

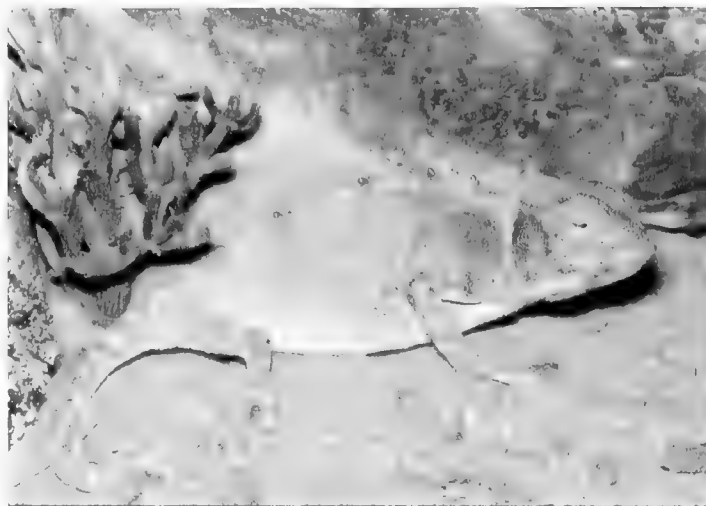


Fig. 6: *Chamaeleo namaquensis*, the most distinctive lizard illustrated by CLAUDIUS in Namaqualand. CLAUDIUS' drawing of this species was reproduced by many authors beginning with TACHARD in 1686. Compare with Fig. 12. Photo by Randall BABB.

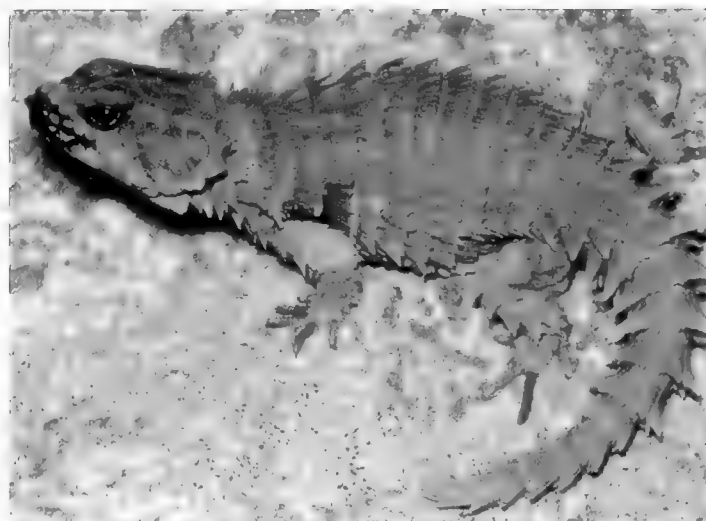


Fig. 7: *Cordylus cataphractus*, a large rock-dwelling cordylid observed and figured by CLAUDIUS on VAN DER STEL'S expedition to Namaqualand. Compare with Figs. 8 and 14. Photo by Randall BABB.

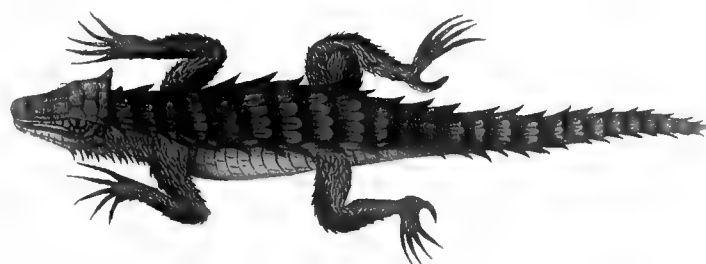


Fig. 8: *Cordylus cataphractus*. Drawing by Heinrich CLAUDIUS (Folio 144 from the *Codex Witsenii*). Compare with Figs. 7 and 14. Reproduced with permission from WILSON et al. (2002), courtesy of Iziko Museums of Cape Town.

different identifications of CLAUDIUS' subjects have been made, but I have reevaluated these in light of the illustrations themselves, as well as distributional criteria (Table 1).

Tab. 1: Reptiles illustrated by Heinrich CLAUDIUS on the VAN DER STEL expedition to Namaqualand (1685). ROOKMAAKER'S (1989) concordance of illustrations in major South African library collections is combined with information about date and locality of the animals figured and my own interpretation of species identity based on the various CLAUDIUS drawings photographically reproduced by WATERHOUSE (1932), BARNARD (1947), SMITH (1952), KENNEDY (1967), GUNN & CODD (1981), ROOKMAAKER (1989), and WILSON et al. (2002). Abbreviations: AM = Africana Museum, Johannesburg, IPA = *Icones Plantarum et Animalium* collection, SAM = South African Museum, Cape Town, SAPL = National Library of South Africa, Cape Town (formerly South African Public Library), TC = Trinity College, Dublin.

Species	Drawings	Date	Locality
<i>Chamaeleo namaquensis</i> ¹	AM 24a, 25F, IPA 364a, TC 741, SAPL-Z4	15.xii.1685	Spoeg River 30°30'S, 17°35'E
<i>Cordylus cataphractus</i> ² ; Fig 8	IPA 365a, TC 743, SAM 144	26.ix.1685	Modderkuil 32°25'S, 18°35'E
<i>Agama aculeata</i> ³	AM 22b, IPA 367b, TC 745 missing, SAPL-Z5, SAM 154	5.xi.1685	Koperberg 29°42'S, 17°57'E
<i>Naja nivea</i> ⁴	TC 769a, SAM 150a	?	?
<i>Dasypeltis scabra</i> ⁵	TC 769b, SAM 150b	9.ix.1685	Martin's Kloof 32°30'S, 18°44'E
<i>Bitis cornuta</i> ⁶ ; Fig 9	AM 23a, 25H, TC 771, IPA 363b, SAM 158	6.xi.1685	Sand River 29°59'S, 17°53'E
<i>Pseudaspis cana</i> ⁷	TC 773, SAM 148	6.x.1685	Keert Weder 30°30'S, 18°00'E
<i>Aspdelaps lubricus</i> ⁸	IPA 365b, TC 775a, SAM 146	6.ix.1685	Piketberg 32°40'S, 18°45'E
<i>Acontias lineatus</i> ⁹	IPA 365c, TC 775b, SAM 146	2.x.1685	Groot Doornbusch River 30°40'S, 18°00'E
<i>Naja nivea</i> ¹⁰ ; Fig 10	AM 22a, IPA 367a, TC 777, SAM 156	8.xi.1685	ca. 30°05'S, 17°40'E
<i>Meroles knoxii</i> ? ¹¹ ; Fig 11 (top)	AM 24b, 25Ga, IPA 364b, SAM 152a	20.xii.1685	Groot Doornbusch River 30°40'S, 18°00'E
<i>Pedioplanis laticeps</i> ? ¹¹ ; Fig 11 (bottom)	AM 24c, 25Gb, IPA 364c, SAM 152b	20.xii.1685	Groot Doornbusch River 30°40'S, 18°00'E
<i>Agama hispida</i> ¹²	IPA 415a,b	?	?
unidentifiable ¹³	IPA 424	?	?
<i>Pseudaspis cana</i> ¹⁴	IPA 416	?	?
<i>Tetradactylus tetradactylus</i> or <i>Cordylosaur</i> <i>us subtessellatus</i> ¹⁵	IPA 417	?	?

¹ The numerous versions of the chameleon illustration vary in their accuracy, but all are unambiguously *Chamaeleo namaquensis*, one of only two chameleons that occur in the area visited by VAN DER STEL.

² The enlarged dorsal scales unambiguously identify this species, although in some versions of this illustration the lizard is represented as a more generalized cordylid and could perhaps be mistaken for *C. polyzonus* SMITH, 1838. BARNARD (1947) suggested that it might represent *C. giganteus* SMITH, 1844, but this species does not occur anywhere in the Northern or Western Cape Provinces along VAN DER STEL'S route.

³ All previous authors have identified this lizard as a member of the genus *Agama* Daudin, 1802. It is difficult to determine which of the several species occurring in the region is intended. The animal is illustrated with a series of blue diamonds or blotches along the dorsal midline of the back and tail, and most closely resembles *A. aculeata*, although *A. anchietae* might have been intended. WILSON et al. (2002) identified the species as *Agama hispida*. Alternatively, the illustration might be the artist's composite of several agamid species.

⁴ WATERHOUSE (1932) and ROOKMAAKER (1989) identified this snake as *Naja nivea*. BARNARD (1947), however, considered it to be "unmistakably" *Leptodira* (= *Crotaphopeltis hotamboeia*), a view subsequently followed by WILSON et al. (2002). This illustration does not particularly resemble either species, but on the basis that it was reported to be venomous I tentatively accept its identity as a cobra.

⁵ BARNARD (1947) and WILSON et al. (2002) identified this species as *Dasypeltis scaber* (Linnaeus, 1758). Although the patterning is consistent with this species, it also would apply to *Causus rhombeatus*, an identification favored by WATERHOUSE (1932) and ROOKMAAKER (1989). However, because the latter species does not occur in the region traversed by VAN DER STEL'S expedition, the former interpretation is likely.

⁶ The multiple horns present on the best executed versions of this drawing make the identification of this species unambiguous.

⁷ All authors have identified this illustration as a Mole snake, *Pseudaspis cana*. Although the drawing itself is somewhat ambiguous, the accompanying text indicates that the snake was eight feet long, which combined with its heavy body and uniform black coloration, supports this view.

⁸ The snake illustrated was described as being venomous and one-and-a-half feet long. KENNEDY (1967) and ROOKMAAKER (1989) did not suggest a specific identification. BARNARD (1947) and WILSON et al. (2002) identified it as possibly a young Mole snake. This interpretation is plausible, but accepting that the snake was venomous, I interpret it as the Coral snake, *Aspdelaps lubricus* (Laurenti, 1768), which occurs in the region and bears a dorsal pattern at least superficially similar to that depicted by CLAUDIUS. Michael BATES (pers. comm.) has suggested that the illustration most closely resembles *Causus rhombeatus*, although the species does not occur in the area visited by the expedition.

⁹ The animal illustrated is drawn as a snake, with a protruding forked tongue and a tapering tail, and was noted as being particularly small. WATERHOUSE (1932) questionably identified the illustration as a skaapsteker, *Psammophylax rhombeatus*, but the color pattern seems entirely inappropriate to this species, which is also not especially tiny. It has been interpreted as *Acontias* sp. by BARNARD (1947), ROOKMAAKER (1989), and WILSON et al. (2002). Given the locality where the specimen was observed, I consider it most likely to represent *Acontias lineatus*, although it could be a small snake, such as *Prosymna* sp., poorly rendered.

¹⁰ This illustration was identified as "mamba (?)" by WATERHOUSE (1932), but all subsequent authors have, correctly I believe, identified it as a Cape cobra, *Naja nivea*.

¹¹ Both figures can only be lacertids or perhaps cordylids, based on the plate-like ventral scales and the whorls of small tail spines. These lizards were interpreted by BARNARD (1947) and KENNEDY (1967) as *Eremias* (= *Pedioplanis*) sp. WILSON et al. (2002) identified the upper lizard in the figure as *Meroles knoxii* (Milne-Edwards, 1829) and the other as possibly *Pedioplanis namaquensis* (DUMÉRIE & BIBRON, 1839). The upper figure is difficult to identify with any species occurring in the vicinity of the Groot Doornbusch River (now the Groenrivier), where the text indicates that the lizards were seen on 20 December 1685, although *M. knoxii* is a reasonable choice. The lower figure is unlikely to be *P. namaquensis*, as this species does not occur as far south as the Groenrivier. This figure also bears some similarity to female or juvenile *Platysaurus capensis* SMITH, 1844. This interpretation is supported by the text accompanying the illustrations which indicates that this species was encountered in the mountainous areas of Namaqualand visited by CLAUDIUS and VAN DER STEL, but again this species occurs only north of the Groenrivier area. If the date and implied locality are assumed to be correct the Cape sand lizard, *Pedioplanis laticeps* (Smith, 1849), is perhaps the most likely candidate for the lower figure.

¹² The lizards illustrated in IPA 415 have not previously been identified. These are, in fact, among the most realistic CLAUDIUS reptile drawings and obviously represent *Agama hispida*.

¹³ IPA 424 was figured in TACHARD (1686; Fig. 15) as the "petit lézard." It is unidentifiable. No South African lizard has the three bold white crosses on a dark back as depicted. The body form is generalized and could be an agamid, although TACHARD'S (1686) version of the lizard shows enlarged ventral plates, suggesting a lacertid or cordylid. It is possible that the figure was selected for reproduction by TACHARD because of the religious symbolism of the crosses on the back.

¹⁴ IPA 416 has not previously been identified. I tentatively suggest that it may represent a young Mole snake, *Pseudaspis cana*, or less likely *Dipsina multimaculata* (Smith, 1847), the range of which may just have been reached by VAN DER STEL'S expedition at its northern-most point.

¹⁵ IPA 417 was previously identified as a snake (e.g., ROOKMAAKER 1989). However, it is clearly a reduced limb lizard with a very long tail. I consider it likely to be *Tetradactylus tetradactylus* (Daudin, 1802), perhaps encountered by the expedition just outside of Cape Town, or *Cordylosaur* *us subtessellatus* (Smith, 1844), which is common in the Springbok area.



Fig. 9: *Bitis cornuta*, Many-horned adder. Drawing by Heinrich CLAUDIUS (Folio 158 from the *Codex Witsenii*). Along with several lizard drawings, this has been one of the most frequently reproduced of the reptile illustrations from VAN DER STEL's expedition. Compare with the later published illustrations based on this drawing (Figs. 13 and 17). Reproduced with permission from WILSON et al. (2002), courtesy Iziko Museums of Cape Town.

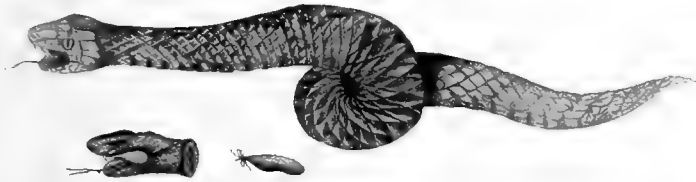


Fig. 10: *Naja nivea*, Cape cobra. Drawing by Heinrich CLAUDIUS (Folio 156 from the *Codex Witsenii*). This rendition is accurate with respect to color, showing the yellow phase of this species that occurs in the Northern Cape Province. The illustration is remarkable for its dissected view of the venom apparatus. Text accompanying the drawing explains how the people of the region removed the venom gland and used it to poison their arrows and assegais. Reproduced with permission from WILSON et al. (2002), courtesy Iziko Museums of Cape Town.

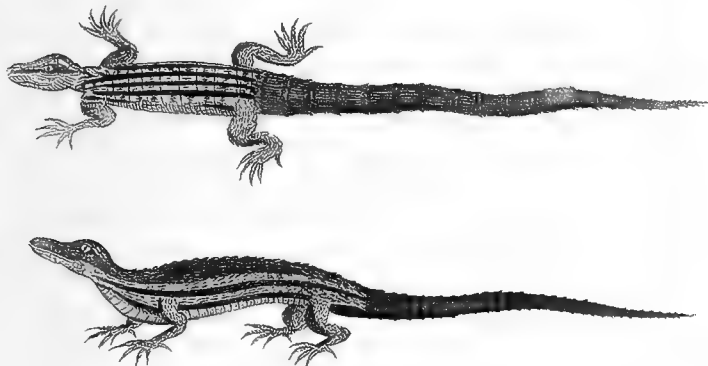


Fig. 11: Lacertid lizards (see Table 1 and associated notes for possible species identifications). Drawing by Heinrich CLAUDIUS (Folio 152 from the *Codex Witsenii*). Reproduced with permission from WILSON et al. (2002), courtesy Iziko Museums of Cape Town.

CLAUDIUS' illustrations themselves were not published until the Twentieth Century. However, versions of his work reached a broad audience through secondary sources. CLAUDIUS donated several illustrations, including some of reptiles, to Father Guy TACHARD (1648–1712), a French Jesuit priest and scientist who visited the Cape in 1685 and again the following year. These illustrations, including those of a “chaméleon” – *Chamaeleo namaquensis* (Fig. 12), “céraste” – *Bitis cornuta* (Daudin, 1803) (Fig. 13), “grand lézard” – *Cordylus cataphractus* (Fig. 14), and “petit lézard” (unidentified; Fig. 15) appeared in TACHARD'S *Voyage de Siam* (1686; Fig. 16). Several of these illustrations were subsequently used again in *Gazophylacii Naturae* (PETIVER 1702–1709), from which work they were reproduced by GUNN &

CODD (1981). CLAUDIUS' chameleon drawing was still being used by BONNATERRE (1789) more than a century after its initial rendering. CLAUDIUS' adder drawing also appeared, as did other older illustrations, such as those of KOLB (1719), in a number of derivative works about the Cape and its fauna (Fig. 17).

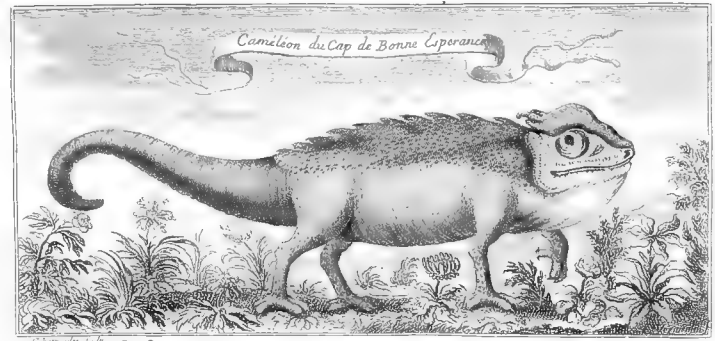


Fig. 12: Caméleon du Cap de Bonne Esperance, plate from TACHARD'S *Voyage de Siam* (1686). The species is clearly *Chamaeleo namaquensis* and the drawing is based on the original by CLAUDIUS. This image was used in natural history works for more than a century after its initial rendering. Compare with Fig. 6. Image courtesy of the Linda Hall Library of Science, Engineering & Technology.

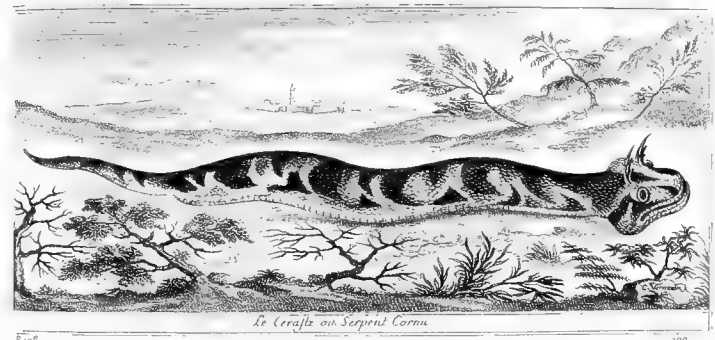


Fig. 13: Le ceraste ou serpent cornu, plate from TACHARD'S *Voyage de Siam* (1686). The illustration is based on the original by CLAUDIUS. The multiple horns clearly identify it as *Bitis cornuta*. Compare with CLAUDIUS' original drawing (Fig. 9) and a later reproduction (Fig. 17). Image courtesy of the Linda Hall Library of Science, Engineering & Technology.

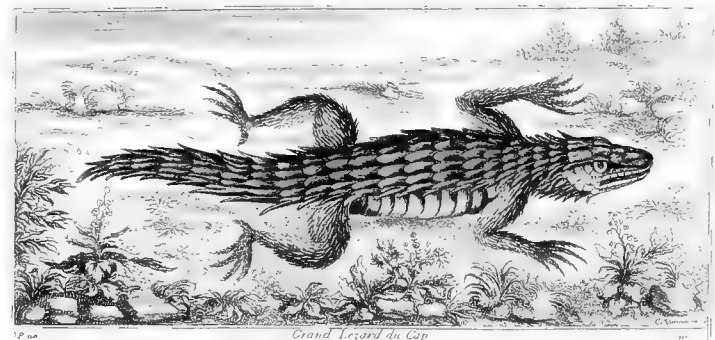


Fig. 14: Grand lézard du Cap, plate from TACHARD'S *Voyage de Siam* (1686). The illustration is based on the original by CLAUDIUS (Fig. 8) and represents *Cordylus cataphractus* (see Fig. 7). Image courtesy of the Linda Hall Library of Science, Engineering & Technology.

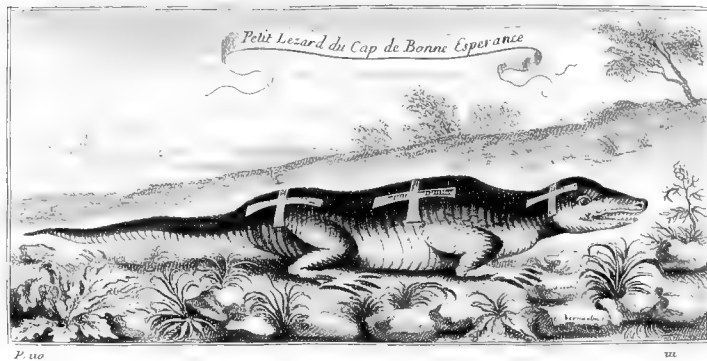
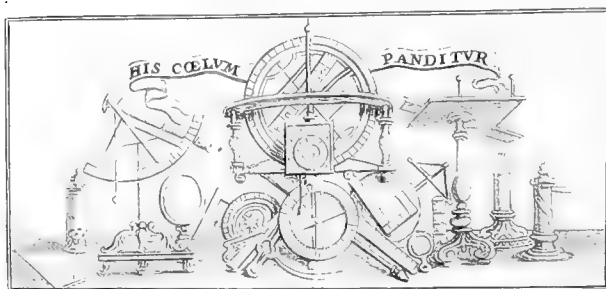


Fig. 15: Petit lizard du Cap de Bonne Esperance, plate from TACHARD'S *Voyage de Siam* (1686). The original illustration by CLAUDIUS is present in only one of the extant collections of images from VAN DER STEL'S expedition. The species is unidentifiable and is the least anatomically correct of the reptile plates by CLAUDIUS. The pattern, with crosses on the back, does not resemble any known South African lizard. Image courtesy of the Linda Hall Library of Science, Engineering & Technology.

VOYAGE DE SIAM,

DES PERES JESUITES,
Envoyez par le ROY aux Indes
& à la Chine.

AVEC LEURS OBSERVATIONS
Astronomiques, Et leurs Remarques de Physique,
de Géographie, d'Hydrographie, & d'Histoire.



A PARIS,
Chez ARNOULD SENEUZE, rue de la Harpe, à la Sphere.
ET
DANIEL HORTHEMELS, rue de la Harpe, au Mécenas.

M. DC. LXXXVI.
PAR ORDRE EXPREZ DE SA MAJESTE'.

Fig. 16: Title page of Guy TACHARD'S *Voyage de Siam* (1686). TACHARD published several of the CLAUDIUS reptile drawings for the first time. Image courtesy of the Linda Hall Library of Science, Engineering & Technology.

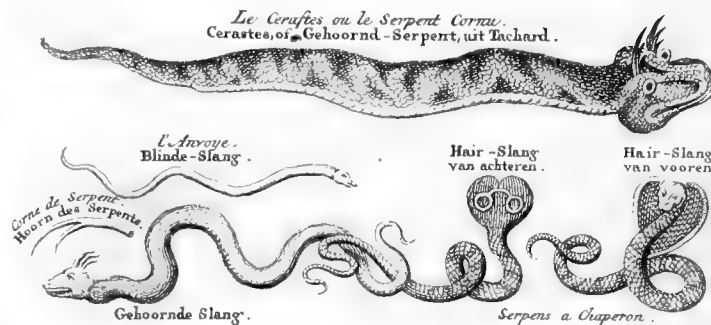


Fig. 17: Plate from an unknown French book of the Eighteenth Century. The illustrations of KOLB (1719; Fig. 4) have been redrawn and supplemented by "le Cerastes" from TACHARD (1686; Fig. 13), itself derived from the original drawing of CLAUDIUS (Fig. 9).

Another German illustrator of note was Johannes SCHUMACHER, originally from Rodenburg (fide ROOKMAAKER 1989; identity of this village is uncertain), who arrived in the Cape as a soldier in 1770. SCHUMACHER prepared watercolors for Hendrik SWELLENGREBEL, who visited the Cape during 1776–1777 and later illustrated the *GORDON Atlas* (HALLEMA 1951; FORBES 1965; SCHUTTE 1982). The *GORDON Atlas* depicts zoological and other subjects observed or collected by Robert Jacob GORDON (1743–1795) during his explorations in southern Africa between 1777 and 1786 (ROOKMAAKER 1981; HOWGEGO 2003). ROOKMAAKER (1980, 1989) reviewed the zoological drawings of SCHUMACHER and identified the species he illustrated. Although GORDON himself noted a wide variety of reptiles in his accompanying journals, only some of the more conspicuous tortoises, lizards, and viperids were drawn by SCHUMACHER: *Chersina angulata*, *Psammobates tentorius* (Bell, 1828) (Fig. 18), *Homopus areolatus* (Thunberg, 1787), *Geochelone pardalis* (Bell, 1828), *Pelomedusa subrufa* (Lacépède, 1788), *Chamaeleo namaquensis*, *Bradypodion pumilum*, *Agama atra* Daudin, 1802, *Agama hispida* (Kaup, 1827), *Varanus albigularis* (Daudin, 1802), *Bitis atropos* (Linnaeus, 1758), *Bitis cornuta*, and *Bitis caudalis* (Smith, 1849).

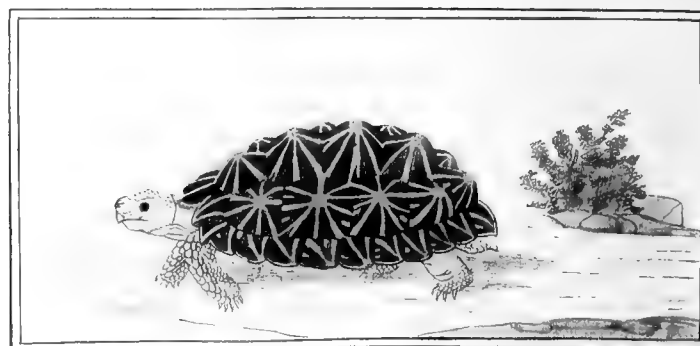


Fig. 18: Illustration of *Psammobates tentorius* by Johannes SCHUMACHER from the Gordon Atlas. Schumacher's drawings, executed approximately a century after those of CLAUDIUS, are much more realistic and his images of chelonians are especially well done. Image courtesy of Kees ROOKMAAKER, with permission of the Rijksmuseum, Amsterdam.

3. EARLY SOUTH AFRICAN COLLECTORS AND COLLECTIONS FOR THE BERLIN MUSEUM

3.1. Martin Hinrich Carl LICHTENSTEIN

Martin Hinrich Carl LICHTENSTEIN (1780–1857; Fig. 19) was one of the last German citizens in the employ of the Dutch at the Cape, and the most important with regard to establishing a link between academic herpetology in Germany and southern Africa. LICHTENSTEIN was born in Hamburg and received his academic training in Jena and Helmstedt (STRESEMANN 1960; the latter university, founded in 1576, was closed by King Jerome



Fig. 19: Martin Hinrich Carl LICHTENSTEIN (1780–1857) at the age of 72. Bust by Albert WOLFF (1814–1892) in the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin. Another version of the bust is on display in the Berlin Zoological Gardens. Image courtesy of the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Historische Bild- und Schriftgutsammlungen (Bestand: ZM, Signatur: B XIII/3).

Bonaparte of Westphalia in 1810). Almost immediately after receiving his medical degree, LICHTENSTEIN was chosen by J. W. JANSSENS, who had been named as the new Dutch governor of the Cape Colony, as family doctor and tutor for his 13 year old son. The Cape was annexed by the British in 1795 and had just reverted to Dutch control under the terms of the Peace of Amiens. LICHTENSTEIN planned to use the opportunity to gather information about the natural history of the still poorly known subcontinent. He arrived in Table Bay on 23 December 1802. Between 1803 and 1805 he traveled extensively. In 1803 he journeyed north to Saldanha Bay, then east through the Cedarberg, to the area near the modern town of Calvinia. He then traveled south through the Roggeveld and the Kouebokkeveld to Tulbagh before heading to the eastern borders of the colony. LICHTENSTEIN passed through Swellendam and then on to Plettenberg Bay, collecting insects and plants. From there he preceded to Algoa Bay, then inland to Uitenhage, and thence to Graaff-Reinet before crossing the Karoo en route back to Cape Town (Fig. 5; see GUNN & CODD 1981 for a more complete itinerary). Around Cape Town he spent much time with Peter (Pieter) Heinrich POLEMAN (variously spelled POLEMANN or POHLMANN) (1780–1839), an apothecary originally from Holstein, who had also arrived at the Cape in 1802. POLEMAN had been hired by, and eventually became the partner of, Dietrich PALLAS (ca. 1768–1840), an Alsatian doctor who had founded Cape Town's first apothecary shop).

In 1805 LICHTENSTEIN traveled as part of an expedition to explore the northeastern districts of the colony. The party departed from Tulbagh, traveled through Sutherland, continued on to Prieska, crossing the Orange River, and finally reached Kuruman. His final expedition, also in 1805, was to the Roggeveld, where he was sent on a mission to inoculate residents against smallpox. However, in January 1806 the British Fleet arrived at the Cape of Good Hope to reclaim the Dutch territory. After the capitulation of the Dutch garrison, JANSSENS and his entourage, including LICHTENSTEIN, were returned to Europe.

LICHTENSTEIN collected no reptiles or amphibians in southern Africa and no mention of them are to be found in the two volumes of his book *Reisen in südlichen Africa* (1811–1812). Instead he focused on insects and plants and to some extent large mammals. His insect collection went to Carl ILLIGER, and the plants to Johann Centurius VON HOFFMANNSEGG and Carl Ludwig WILLDENOW in Berlin. ILLIGER and VON HOFFMANNSEGG were among the founders of the Zoological Museum of the University in Berlin (Fig. 20). Based on the collections he had made and the text of the first volume of *Reisen im südlichen Africa*, LICHTENSTEIN was awarded an honorary doctorate from the University, and was al-

most immediately appointed as professor of Natural History (Zoology). Upon the death of ILLIGER in 1813, LICHTENSTEIN assumed the post of director of Zoological Museum (MAUERSBERGER 1994). His subsequent publication record was not strong and his few herpetological contributions contained only two descriptions of southern African snakes (see below). Nonetheless, between 1815 and 1848 LICHTENSTEIN had a huge influence on the development of Berlin as a center of African herpetology, primarily through his encouragement of young collectors to go to Africa and to send material back to the Zoological Museum.



Fig. 20: The main building of the Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin (now Humboldt-Universität zu Berlin) on Unter den Linden in 1852 (F. HIRSCHENHEIM after C. WÜRBS). The Zoological Museum was housed on the second floor of the east wing of the building. Both LICHTENSTEIN and PETERS spent their directorships in these cramped quarters. Image courtesy of the Deutsche Staatsbibliothek, Berlin.

3.2. The BLOCH and VON BORCKE African Collections

When LICHTENSTEIN became director of the Zoological Museum, the only southern African herpetological specimens present were derived from the large and important private collection of Marcus (Markus) Elieser (Elisar) BLOCH (1723–1799; Fig. 21), a physician who received his training at the University of Frankfurt an der Oder. BLOCH's chief interest was in ichthyology, where he made valuable contributions through his scholarly publications (PAEPKE 1999). He also published in herpetology, but his greatest contribution to this field was his collection, which was one of the primary sources of the material described by Johann Gottlob SCHNEIDER (1750–1822) in his *Historia Amphibiorum*, published in two parts in 1799 and 1801. In 1802 BLOCH's collections and catalogues were sold to the Königlich Preußische Akademie der Wissenschaften zu Berlin, and in 1810 they were turned over to the newly founded Zoological Museum of the University of Berlin (KARRER et al. 1994; PAEPKE 1999).



Fig. 21: Marcus Elieser BLOCH (1723–1799). Engraving by Johann Georg KRÜGER, from KRÜNTZ (1784). Original size 10 x 15 cm. Image courtesy of the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Historische Bild- und Schriftgutsammlungen (Bestand: GNF, Signatur: PM II,16a).

BLOCH's herpetological catalogue has not been located, but an early unpublished list of the Museum holdings, the *Katalog Inventarium der Amphibien ca. 1822/23*, reveals that at least 380 amphibian and reptile specimens from BLOCH were once in the collection (BAUER 1999). At least nine of BLOCH's specimens from the Cape, including specimens of *Cordylus cordylus* (Linnaeus, 1758), *Bradypodion pumilum*, *Psammobates geometricus* (Linnaeus, 1758), *Psammophylax rhombeatus* (Linnaeus, 1758), *Hemachtus haemachtus* (Bonnaterre, 1790), and *Tetradactylus seps* (Linnaeus, 1758) are still extant.

The Museum's African collections were also enriched by the purchase in 1817 of the collections of Graf VON BORCKE AUF HUETH. His collections, like those of BLOCH, were worldwide in scope. At least 12 South African specimens donated by VON BORCKE are extant in the Berlin collection, including the holotype (ZMB 750) of the common lizard *Agama aculeata* Merrem, 1820 (fide DENZER et al. 1997). Typical of the time, collec-

tion localities for all of the specimens were vague and sometimes not even accurate to continent. Nonetheless, all of the species represented are or were common in the immediate vicinity of Cape Town and were almost certainly obtained by BLOCH and VON BORCKE from dealers, traders, or acquaintances who had collected there.

3.3. Karl BERGIUS and Other Collectors of the 1810s

LICHTENSTEIN was anxious to expand the Museum's holdings in all areas of zoology and was able to influence many of his students and acquaintances to collect for him. For example, Christian Heinrich Friedrich HESSE (1772–1832), who had settled in the Cape in 1800 and hosted LICHTENSTEIN during his service to JANSSENS (GUNN & CODD 1981), sent natural history material to Berlin at LICHTENSTEIN'S request. Because of his own experiences in South Africa, LICHTENSTEIN was particularly successful in encouraging young scholars to pursue expeditions or employment on the subcontinent. Karl Heinrich BERGIUS (1790–1818) from Küstrin was a medical student in Berlin, where he came under LICHTENSTEIN'S tutelage. LICHTENSTEIN recommended him to his old friends, the apothecaries PALLAS and POLEMAN in Cape Town. Although he was to be employed as an apothecary, his real desire was to collect for the Museum in Berlin. Following his arrival at the Cape in 1815, BERGIUS collected in his spare time and made the acquaintance of several of LICHTENSTEIN'S old friends, including HESSE, as well as a variety of European voyagers and collectors who came to the Cape during this active period of exploration (GUNN & CODD 1981). BERGIUS, however, was unsatisfied with his position at PALLAS and POLEMAN and left in mid 1817.

Shortly after BERGIUS had left for the Cape, LICHTENSTEIN employed Johannes Ludwig Leopold MUND (1791–1831) and Louis MAIRE (birth and death dates unknown) as botanical and zoological collectors. MUND had known BERGIUS in school and visited him in Cape Town. This may have further increased BERGIUS' dissatisfaction with his own position and soured him towards LICHTENSTEIN, who expected him to collect for the museum without formal support but had seen fit to send others as "official" museum collectors. MUND and MAIRE sent at least two shipments of specimens back to Berlin between their arrival in 1816 and 1818, but as little else followed, the Prussian government recalled them in 1821. Both ignored the recall and remained in South Africa, MUND as a surveyor and MAIRE as a doctor.

Unfortunately, BERGIUS, who continued to send specimens to Berlin, died of tuberculosis less than one year after his departure from PALLAS and POLEMAN. During his short period of activity at the Cape he had collected a number of herpetological specimens. His material, as might be expected, based on his short period of activity and restriction to the immediate environs of Cape Town,

consisted chiefly of common species of the southwestern Cape. The *Katalog Inventarium der Amphibien ca. 1822/23* indicates that there were once 33 BERGIUS specimens of reptiles and amphibians in the collection. At least 27 of these are still extant (BAUER 2000). Among them are specimens of *Bradypodion pumilum*, *Duberria lutrix* (Linnaeus, 1758), *Trachylepis capensis* (Gray, 1831; see BAUER 2003 for justification of the application of *Trachylepis* to African species previously assigned to *Mabuya*), *Naja nivea*, *Crotaphopeltis hotamboeia* (Laurenti, 1768), *Agama atra*, *Cordylus cordylus*, *Strongylopus grayi* (Smith, 1849), and *Breviceps gibbosus* (Linnaeus, 1758). Also collected by BERGIUS were the types of two species, *Pachydactylus bergii* Wiegmann, 1834 (= *Pachydactylus geitje* [Sparman, 1778]; lectotype ZMB 317A, paralectotypes ZMB 317B–C, BAUER & GÜNTHER 1991) and *Coluber rufulus* Lichtenstein, 1823 (= *Lycodonormorphus rufulus*; holotype ZMB 1759, BAUER 2000). FFOLLIOT & LIVERSIDGE (1971) attributed the type of the latter species to KREBS (see below), but it is clear from specimen and catalogue records that LICHTENSTEIN'S (1823) description was based on an animal sent by BERGIUS (BAUER 2000).

Another acquaintance of LICHTENSTEIN to visit the Cape was Adelbert VON CHAMISSO (1781–1838; born Louis Charles Adélaïde DE CHAMISSO DE BONCOURT). He had also studied natural history at the University in Berlin and knew both BERGIUS and MUND. CHAMISSO was the naturalist on the *Rurik*, the Russian ship captained by Otto VON KOTZEBUE (1788–1846) that circumnavigated the world in 1815–1818. VON CHAMISSO arrived at the Cape in April 1818 and was disturbed to discover that his friend BERGIUS had died. During his brief stay CHAMISSO collected in and around Cape Town with MUND, MAIRE and Ludwig KREBS (see below) (GUNN & CODD 1981). CHAMISSO was primarily interested in botany and later became the curator of the botanical garden in Berlin, but he did collect some zoological material, including herpetological specimens, some of which were deposited in the collections in Berlin upon his return to Europe, later in 1818 (fide *ZMB Eingangs Journal 1811–1857*). In addition to his contributions to natural history, VON CHAMISSO was also a noted poet and writer.

3.4. Ludwig KREBS

The most important of LICHTENSTEIN'S contacts in South Africa from a herpetological perspective was Georg Ludwig Engelhard KREBS (1792–1844; Fig. 22), who in 1817 replaced BERGIUS at PALLAS and POLEMAN. KREBS was born in Wittingen (now in Lower Saxony) and had worked as an apprentice apothecary, probably in Hamburg, prior to receiving his full qualifications and departing for Africa. Unlike BERGIUS,

KREBS was not recruited for the firm by LICHTENSTEIN. Like his predecessor, however, KREBS was a keen naturalist and even did some local collecting with BERGIUS before the latter's death (FFOLIOTT & LIVERSIDGE 1971). Krebs also spent time with the French naturalist, Pierre DELALANDE (1787–1823) during his stay at the Cape during the period 1818–1820, learning from him some of the techniques of specimen preparation. Once established in South Africa, KREBS asked his brother Georg, who was training to be a doctor in Berlin, to determine whether LICHTENSTEIN would be interested in purchasing zoological specimens for the Museum.



Fig. 22: Georg Ludwig Engelhard KREBS (1792–1844). Detail of a miniature painted on ivory by Frederick BOLTE. From FFOLIOTT & LIVERSIDGE (1971), *Ludwig KREBS, Cape Naturalist to the King of Prussia 1820–28*, by permission of A. A. Balkema.

LICHTENSTEIN responded favorably to KREBS in 1820 and provided him with instructions on the preservation and packing of specimens. This initiated a 20-year series of contacts between the two men. KREBS' first "trial" shipment went to Berlin in 1820 and another three followed in 1821. Apparently satisfied with the quality and quantity of material, LICHTENSTEIN obtained for KREBS the title of "Cape Naturalist to the King of Prussia" from the Prussian Department of Education and Medicine. This established an exclusive arrangement guaranteeing KREBS payment for his specimens. KREBS became especially valuable to LICHTENSTEIN in late 1821. After parting amicably from PALLAS and POLE-

LEMAN at the expiry of his four-year contract with the firm, KREBS moved to the Eastern Cape (Fig. 5), then an area poorly known biologically and not represented in the collections of European museums. From November 1821 until early 1825 he was based in the town of Uitenhage. In 1822 he sent four specimen lots to Berlin from Uitenhage, the Sundays River, Van Stadens (near Port Elizabeth), the Suurberg, and the Swartkops River. During 1823 he made excursions eastward as far as the Fish River, sending large shipments to Berlin in 1824 and 1825. In June 1824, however, LICHTENSTEIN advised KREBS that their arrangement would soon expire and that he would no longer be able to rely on funding from the Museum.

KREBS traveled to Cape Town in November of that same year in order to discuss with POLEMAN his future and his plans for opening his own pharmacy in Cape Town, and to determine if it might be possible for his brother Georg to come to the Cape after completing his medical training in Berlin. These plans did not materialize and KREBS divided much of the next several years between the farm Bushfontein on the Baviaans River, where he had built a small hut for himself, and Grahamstown, where he was establishing his own pharmacy in collaboration with Leopold SCHMIDT. In 1827 through his brother Georg he set up a company in which shares could be purchased for the collection of natural history specimens. LICHTENSTEIN and others in Berlin who had received specimens from KREBS agreed to assist in the auctioning of material received after the twelfth shipment, the last covered under the original agreement between LICHTENSTEIN and KREBS.

In 1828 KREBS contracted rheumatism, which severely curtailed his activities for the next two years. However, during this time he obtained burghership of the Cape Colony and was permitted to purchase the farm Doornkroon on the Baviaans River, which in 1832, after the purchase was completed, was renamed Lichtenstein. In 1830 the twelfth shipment was finally dispatched. It included a huge number of specimens from the Baviaans River, Tembuland, and the Tarka and Orange Rivers (Fig. 5). Among the contents were a complete Hottentot (Khoi-Khoi) in brine and a small elephant skeleton, in addition to more than 7000 insects and almost 900 birds (FFOLIOTT & LIVERSIDGE 1971).

By the time KREBS had recovered from his illness his nephew Carl KEMPER had arrived from Germany and in 1830–1831 they made an expedition to the Orange River, collecting material for the thirteenth shipment to Europe, which was sold at auction. In 1834 Ludwig's brother Georg emigrated from Germany and joined him briefly at the farm Lichtenstein before moving on to the larger town of Graaff-Reinet. Both KREBS' own poor health and the Sixth Kaffir War (Frontier War) of 1834–

35 prevented the collection of more material for some time. In 1836 the death of his partner SCHMIDT in Grahamstown prompted KREBS to divest himself entirely of his interests in Grahamstown and he remained based at his farm Lichtenstein thereafter. A fourteenth collection was dispatched during 1837 and ultimately auctioned in Berlin in October 1839. In 1838 KREBS undertook a long planned northern expedition, departing in March and returning in December. This journey took him across the Orange River at Aliwal North, through parts of present-day Lesotho, and across the Vaal River at Kommando Drift before turning south via a more westerly route through Colesberg and Graaff-Reinet. The collections made during this trip constituted the contents of the fifteenth and last of KREBS' shipments to Berlin. This shipment was received in Berlin in 1840 and auctioned by LICHTENSTEIN in 1842. KREBS himself died at the farm Lichtenstein in 1844.

According to shipment records, KREBS sent at least 250 herpetological specimens to Berlin (FFOLLIOTT & LIVERSIDGE 1971). From a herpetological perspective, the most important of KREBS' shipments were the third, sixth, and twelfth. The third shipment was dispatched on 10 October 1821 and received in Berlin 22 February 1822 by LICHTENSTEIN. It included 41 specimens, mostly of common species, chiefly from the vicinity of Cape Town. Among them were *Psammobates geometricus*, *Cordylus cordylus*, *Agama aculeata*, *Afrogecko porphyreus* (Daudin, 1802), *Bradypodion pumilum*, *Bitis atropos*, and *Psammophylax rhombeatus*. The sixth collection contained material collected from Uitenhage and the Sundays River (Fig. 5) and was shipped from Cape Town in July 1822 and received in Berlin on 11 April 1823. It included 85 herpetological specimens including *Bradypodion ventrale* (Gray, 1845), *Pachydactylus geitje*, *Acontias meleagris* (Linnaeus, 1758), *Bitis arietans*, *Causus rhombeatus* (Lichtenstein, 1823), and *Homoroselaps lacteus* (Linnaeus, 1758). KREBS' twelfth shipment included his largest collection (90 specimens) of reptiles and amphibians. It was dispatched from Cape Town on 27 November 1829 and arrived in Berlin on 21 June 1830. This shipment included specimens of *Varanus niloticus* (Linnaeus, 1758), *Agama atra*, *Gerrhosaurus flavigularis* Wiegmann, 1828, *Trachylepis capensis*, *Chamaesaura anguina* (Linnaeus, 1758), *Psammophis crucifer* (Daudin, 1803), *Lycodomomorphus rufulus*, and *Xenopus laevis* (Daudin, 1802). Other early shipments, including the second (1821), fourth and fifth (both 1822) also contained small numbers of herpetological specimens, and the eleventh, sent in the southern hemisphere winter of 1825 contained "3 bottles of snakes and lizards" and "some web-footed reptiles" (fide FFOLLIOTT & LIVERSIDGE 1971), but no inventory of these specimens seems to have survived. In his correspondence with LICHTENSTEIN, KREBS also mentioned

uncollected reptiles such as "a snake of about 120 feet length which is supposed to live in the Kraal of the Tamboukie chief, WASANNA" (FFOLLIOTT & LIVERSIDGE 1971).

At least 60 of KREBS' specimens are still extant in Berlin. They include widely distributed species such as *Pseudaspis cana*, *Lamprophis aurora* (Linnaeus, 1758), *Psammophylax rhombeatus*, *Hemachthus haemachus*, *Homoroselaps lacteus*, *Bitis arietans*, and *Psammophis crucifer*. Also included are Western Cape endemics, such as *Bradypodion pumilum*, obviously collected early in KREBS' life in South Africa. Many, however, are absent from the southwestern Cape but present in the Eastern Cape, where KREBS ultimately settled: e.g., *Pachydactylus maculatus* Gray, 1845, *Bradypodion ventrale*, *Causus rhombeatus*, and *Bitis caudalis*.

Although many of the species collected by KREBS were new to science, few were described, largely owing to LICHTENSTEIN'S focus on museum administration rather than systematics. LICHTENSTEIN (1823) described only one species, *Sepedon rhombeata* (= *Causus rhombeatus*) on the basis of KREBS' collections (but see DE MASSARY & INEICH 1994 for a differing opinion), although other researchers based their descriptions of *Gerrhosaurus flavigularis* Wiegmann, 1828 (syntypes ZMB 1140–41 fide BAUER et al. 1994), *Scincus homalocephalus* Wiegmann, 1828 (= *Trachylepis homalocephala*; holotype ZMB 1239, fide BAUER 2000; BAUER et al. 2003), and *Cricochalcis aenea* Fitzinger, 1843 (= *Chamaesaura aenea*; holotype ZMB 1172, fide BAUER et al. 1994) on material in Berlin collected by KREBS (BAUER 2000).

As noted by STRESEMANN (1954), LICHTENSTEIN'S chief interest in KREBS' material seems to have been as a source of revenue for the museum, which was chronically short of finances at the time. Indeed, LICHTENSTEIN'S letters to KREBS stressed how valuable the material would be for sale or exchange with other institutions (FFOLLIOTT & LIVERSIDGE 1971). One unfortunate outcome of LICHTENSTEIN'S apparent indifference to the scientific (as opposed to monetary) value of collected specimens was his carelessness with the data provided by KREBS. Apparently KREBS provided detailed locality data with at least some of his specimens, but LICHTENSTEIN reduced the localities to almost meaninglessly general areas (STRESEMANN 1954). Thus, the majority of KREBS' specimens bear the localities "Cap der Gutten Hoffnung" (Cape of Good Hope) or "Kaffirland" (Eastern Cape) in the ZMB catalogues. LICHTENSTEIN'S inattention to this material has, to some extent, obscured the fact that KREBS was one of the most prolific African collectors of his time. STRESEMANN (in FFOLLIOTT & LIVERSIDGE 1971) estimated that KREBS' collections were more extensive than those

of Sir Andrew SMITH, who described a large percentage of the vertebrate fauna of the Cape on the basis of his own collections made contemporaneously with those of KREBS. Because KREBS was not an "academic" naturalist, however, he himself described nothing and, in fact, donated bird and mammal specimens to SMITH during 1825 and 1826 when SMITH was the director of the fledgling South African Museum in Cape Town (KIRBY 1965). The two men had apparently met both in Albany in the Eastern Cape in 1823 and again in Cape Town, during KREBS' visit in 1825.

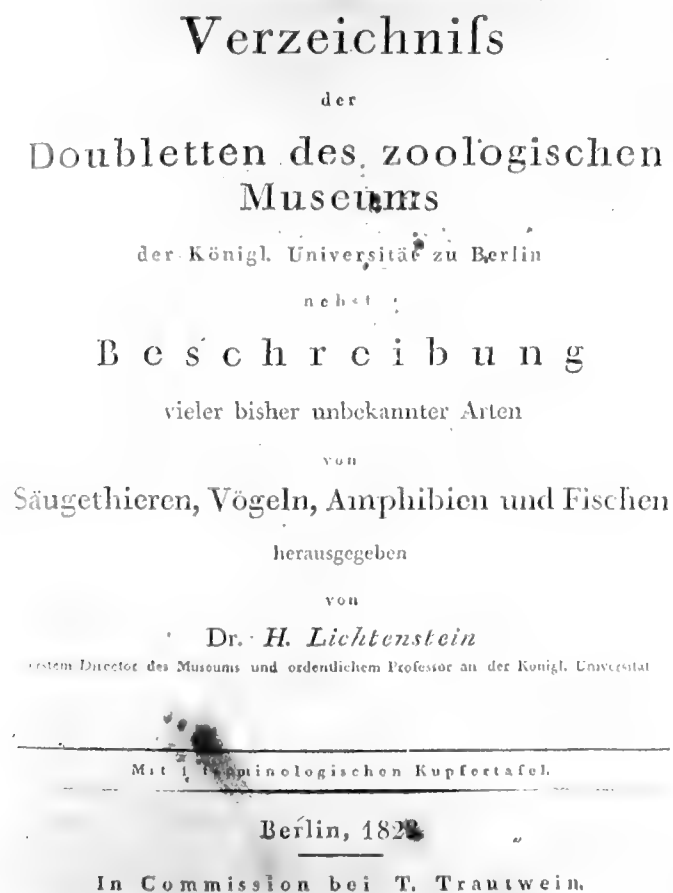


Fig. 23: Title page of LICHTENSTEIN'S *Verzeichniss der Doubletten des zoologischen Museums* (1823), a sale catalogue, as well as systematic work, in which material collected by Ludwig KREBS in South Africa was listed. Collection of the author.

LICHTENSTEIN was apparently successful in earning money from KREBS' material. By 1823 KREBS had sent at least 125 amphibian and reptile specimens to Berlin, but only 36 can be identified in the *Katalog Inventarium der Amphibien ca. 1822/23*. It appears likely that LICHTENSTEIN (1823) included some of KREBS' herpetological specimens from the first seven shipments in the *Verzeichniss der Doubletten* (Fig. 23), one of several sales catalogues he presented during his directorship at the Museum. Although no collector is given for the specimens listed, the African herpetological material at this time was primarily from KREBS and BERGIUS. Among the specimens from "Africa meridionalis" in the cata-

logue were *Agama aculeata*, *Agama gemmata* nomen nudum [= *Agama hispida*], *Cordylus verus* Laurenti, 1768 [= *Cordylus cordylus*], *Gecko ocellatus* Cuvier, 1817 [= *Pachydactylus geitje*], *G. porphyreus* [= *Afrogecko porphyreus*], *Chamaeleo pumilus* [= *Bradypodion pumilum*], *Scincus trilineatus* Cuvier, 1829 [= *Trachylepis capensis*], *Typhlops lumbricalis* (Linnaeus, 1758) [probably *Rhinotyphlops lalandei* (Schlegel, 1839)], *Acontias meleagris*, *Coluber rhombeatus* [= *Psammophylax rhombeatus*], *Coluber arctiventris* Daudin, 1803 [= *Duberria lutrix*], *Coluber melanocephalus* Linnaeus, 1758 [possibly *Aparallactus capensis* Smith, 1849], *C. rufulus* [= *Lycodonomorphus rufulus*, described on p. 105], *Elaps lacteus* [= *Homoroselaps lacteus*], *Sepeodon rhombeata* [= *Causus rhombeatus*, described on p. 106], and *Vipera atropos* [= *Bitis atropos*].

KREBS' great northern expedition in 1838 resulted in his fifteenth shipment of specimens, which, although unimportant herpetologically, included hundreds of bird and mammals specimens and resulted in an auction catalogue issued by LICHTENSTEIN in 1842 (FFOLIOTT & LIVERSIDGE 1971). Additional South African herpetological sale material was later offered in the *Nomenclator Reptilium et Amphibiorum Musei Zoologici Berolinensis* (LICHTENSTEIN & VON MARTENS 1856), but because so little locality information was provided in this catalogue it is difficult to determine if any of these specimens represent previously unsold material from KREBS.

4. OTHER GERMAN MUSEUMS AND THEIR SOUTH AFRICAN COLLECTORS

LICHTENSTEIN'S collectors were not alone in South Africa in the first half of the Nineteenth Century. Cape Town, and later other parts of the Cape Colony, was home to a large number of German immigrants, often engaged in skilled professions. Apothecaries in particular and, to a lesser extent, doctors in South Africa were drawn disproportionately from Germany. Some of these men collected natural history specimens, and those who did frequently donated or offered the right of first refusal of sale to institutions in their home states.

Carl Ferdinand Heinrich LUDWIG (1784–1847) was instrumental in providing specimens to the Senckenberg Museum and especially to the Naturhistorische Staatssammlung Württembergs (now the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS). LUDWIG came to the Cape in 1805 to take up a position in an apothecary shop in Cape Town and rose quickly in social prominence. He devoted much time to the collection of plants and animals. In 1826 his donation of a natural history collection to the Royal Cabinet of Natural History in Stuttgart earned him a knighthood and the right to call himself Baron VON LUDWIG. LUDWIG did not collect

widely himself, but did obtain specimens from others who did, including Andrew SMITH. Parts of LUDWIG'S large private collection was loaned for display to the South African Museum under SMITH'S directorship, although this (as well as SMITH'S private collection) was eventually removed from the Museum in 1837 (SUMMERS 1975).

On several trips to Germany, LUDWIG presented other large collections to a variety of museums and herbaria. In 1838 he invited Christian Ferdinand Friedrich VON KRAUSS (1812–1890) to accompany him back to the Cape. KRAUSS collected in the interior, eastward to Knysna, Port Elizabeth, and Natal (Fig. 1). He returned to Cape Town in 1840 and left for Europe to take up a position at the Museum in Stuttgart (GUNN & CODD 1981), where he eventually became director in 1856. Although there is no evidence of LUDWIG'S specimens having provided the basis for descriptions, the type of *Stenostoma conjunctum* Jan, 1861 [= *Leptotyphlops conjunctus*] (SMNS 2519A) was based on a specimen from the Cape of Good Hope (Eastern Cape fide BROADLEY & WATSON 1976), collected by KRAUSS (SCHLÜTER & HALLERMANN 1997). RÜPPELL (1845), in his catalogue of the herpetological collections of the Senckenberg Museum in Frankfurt am Main, also thanked Baron VON LUDWIG for donating a large number of the South African specimens held by that institution.

Eduard Friedrich POEPPIG (1798–1868) in Leipzig also promoted the work of a collector in South Africa, namely Wilhelm GUEINZIUS (1814–1874). GUEINZIUS was an apothecary trained in Leipzig, where he had apparently met POEPPIG. He arrived at the Cape in 1838 and moved to Natal in 1841 from where he forwarded natural history specimens to Leipzig. He was at first supported financially by POEPPIG (GUNN & CODD 1981), but he eventually settled permanently in Natal (now KwaZulu-Natal) and lost this backing. The herpetological collections of the Leipzig Museum were incorporated into the collection of the Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden, but much of the material, including important specimens from GUEINZIUS had been lost or destroyed prior to this transfer, chiefly as a result of damage during World War II (OBST 1977). At least some of the material was described as new by POEPPIG in a manuscript that was never published. GUEINZIUS also collected material that reached Wilhelm Peters in Berlin (see below). Both *Heterolepis gueinzii* Peters, 1874 [= *Mehelya capensis* (Smith, 1847)] and *Atractaspis natalensis* Peters, 1877 [= *Macrelaps microlepidotus* (Günther, 1860)] were described on the basis of material provided by GUEINZIUS and other material, such as stuffed specimens of *Varanus albigularis* (ZMB 7642) and *V. niloticus* (ZMB 7641), are still extant in the Berlin collection.

5. WILHELM CARL HARTWIG PETERS

Certainly the most important southern African herpetological collections to reach Germany in the first half of the Nineteenth Century were those made by Wilhelm Carl Hartwig PETERS (1815–1883; Fig. 24). PETERS had been a student in Berlin and, encouraged by LICHTENSTEIN and others, he planned a voyage to Mozambique,



Fig. 24: Wilhelm Carl Hartwig PETERS (1815–1883) shortly after his return from his expedition to Mozambique. Image courtesy of the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Historische Bild- und Schriftgut-sammlungen (Bestand: ZM, Signatur B I/388).

at that time the major Portuguese colony on the east coast of Africa. PETERS, who was born in Coldenbüttel in Schleswig, began his university training in Copenhagen, but transferred to the Friedrich-Wilhelms Universität in Berlin in 1835. He earned his M.D. in 1838 and presented a dissertation on the skeletal anatomy of turtles. Following an 18-month stint working with Henri MILNE-EDWARDS in the Mediterranean, PETERS returned to Berlin as an assistant to Johannes MÜLLER in the Anatomical

Museum of the University. PETERS' experiences in the Mediterranean and the influence of Alexander VON HUMBOLDT, Christian Gottfried EHRENBERG, and especially Hinrich LICHTENSTEIN, all of whom had completed important voyages of biological exploration themselves, led PETERS to plan his own expedition. Perhaps influenced by LICHTENSTEIN'S experiences in southern Africa, PETERS departed for Mozambique in late 1842.

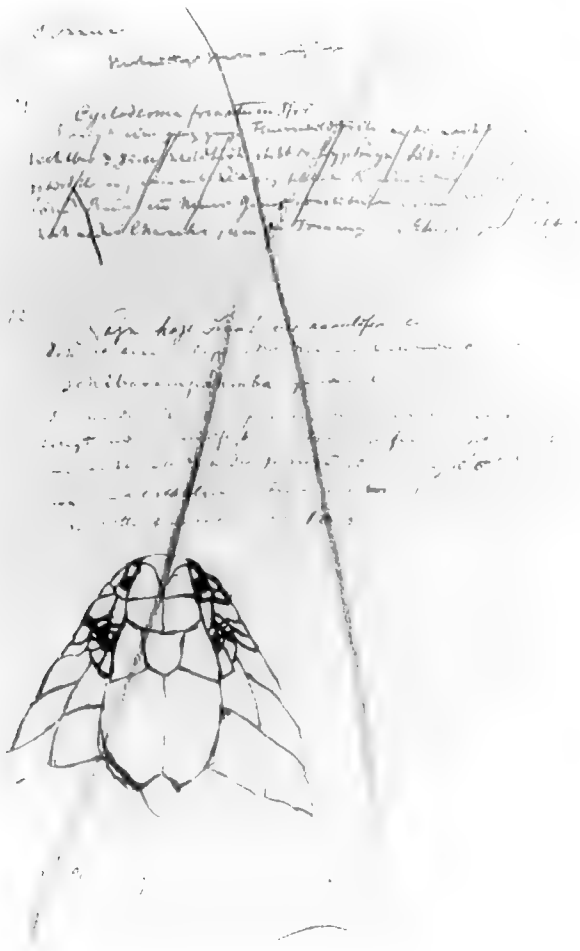


Fig. 25: Page from Wilhelm PETERS' Mozambique journal from January 1845. The entry includes notes from Tette (Tete) on *Cycloderma frenatum* Peters, 1854 and *Naja annulifera* Peters, 1854, two of the many species described by PETERS on the basis of his material from Mozambique and adjacent regions. The drawing shows the head scales for the new snake species. PETERS presumably crossed out pages after the material had been incorporated into manuscripts. Image courtesy of the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Historische Bild- und Schriftgutsammlungen (Bestand: Zool. Mus. Signatur: S I, Peters, W., Naturhist. Journal Africa 1843–1847, Bl. 148).

PETERS returned in 1848 having collected thousands of specimens, including perhaps 1000 amphibians and reptiles, chiefly in Mozambique, but also in Zanzibar, the Comores, Madagascar, South Africa and Angola. The details of PETERS' itinerary and collections have been summarized by BAUER et al. (1995). In total he sent 12 shipments from Africa to Berlin. The first of these (including 34 herpetological specimens) arrived in August

1844. Much larger herpetological collections arrived in May of 1845 and April of 1847, although most of PETERS' shipments contained at least some amphibian or reptile material. Most of the collection stayed in Berlin but some was auctioned by LICHTENSTEIN, who, as in the case of KREBS, frequently ignored detailed locality data. Other parts of the collection were eventually exchanged with other museums at a later time.

Unlike KREBS, however, PETERS, as a trained academic, planned on describing his own material (Fig. 25). The first report of his collections (PETERS 1844) appeared while he was still in the field. The bulk of the new species, more than 50, were described some years after his return (PETERS 1854), but the complete herpetological results of his expedition did not appear until a year before his death, in the *Reise nach Mozambique* (PETERS 1882). In all, by his own reckoning, PETERS collected representatives of 116 species (55 new) and seven new amphibian and reptile genera during his five years in Africa. This is only a fraction of the almost 650 new amphibian and reptile species he described during his career (BAUER et al. 1995) and only a subset of the southern African species he described. Indeed, upon LICHTENSTEIN'S death in 1857, PETERS became the director of the Zoological Museum and for 26 years presided over the growth of the Berlin collection. Although he did not send collectors to Africa as did LICHTENSTEIN, PETERS did cultivate connections with Europeans in southern Africa and described many additional species from the region, particularly South Africa and South West Africa.

6. LATE NINETEENTH CENTURY COLLECTORS

By the 1850s the Zoological Museum in Berlin had extensive southern African holdings, but nearly all originated from a narrow band along the western and eastern Cape coasts or from PETERS' localities in coastal Mozambique and the Zambezi Valley. Only limited material had been collected in the interior of South Africa, primarily by KREBS. In the late 1860s the Zoological Museum, Berlin was enriched by representative material collected by the Swedish traveler and zoologist Johann August WAHLBERG (1810–1856). On his second trip to Africa, WAHLBERG traveled extensively from Walvis Bay inland to Otjimbingwe and Windhoek and across the Kalahari to Rietfontein and Ghanzi, and then to Ngami Lake (in modern Botswana; Fig. 5). WAHLBERG was killed by an elephant in the Okavango Delta, but some of his collections survived. The majority of these went to Stockholm, but PETERS (1869a, 1870) described the new reptile material and the collection in Berlin received representatives. Included were several new species that represented the new gekkonid genera *Colopus* Peters, 1870 and *Rhoptropus* Peters, 1870. PETERS also

received material from Dr. Heinrich MEYER, who practiced medicine in Calvinia in the 1860s and sent the types of *Acontias lineatus* Peters, 1879 and *Chondrodactylus angulifer* Peters, 1870 from the surrounding Oorlogsrivier District (now Hantam District, Northern Cape Province).



Fig. 26: Carl Hugo HAHN (1818–1896), Rhenish missionary who served in South West Africa and provided herpetological specimens to Wilhelm PETERS. Image from National Archives of Namibia.

The most important southern African material obtained during the latter half of the Nineteenth Century came from missionaries. In South Africa proper, Carl Heinrich Theodore GRÜTZNER (1834–1910) of the Berliner Mission provided PETERS with several new species from the northern Transvaal (now Mpumalanga and Limpopo Provinces), which had been collected at the Lutheran mission stations of Botsabelo (Botschabelo), Gerlachshoop, and Xa Matlale (PETERS 1869b, 1871, 1881, 1882). After PETERS' death MATSCHIE (1891) reported on a herpetological collection, which included new taxa, made by Agnes and Magdalene KNOTHE at the Mphome mission station near Hänertsburg (now

Haenertsburg, Limpopo Province). Most significant in this regard, however, were the Rhenish missionaries in the arid and herpetologically-unexplored region of South West Africa (modern Namibia). Rhenish Missions were first established in South West Africa in 1805 and were a fixture by the time that Carl Hugo HAHN (1818–1895; Fig. 26) who was originally from Riga (Latvia), arrived in 1842. HAHN worked as a missionary in Namaland and Damaraland from 1842 to 1873, with several return trips to Europe in between. During his first two decades in Africa HAHN was based at missions in Neu Barmen (now Gross Barmen) and Otjimbingwe (Fig. 5). The latter mission was established in 1849 and from that date until a return to Europe in 1860–1864, HAHN divided his time between the two missions. In 1855 he was given instructions to explore to the north and northwest of Hereroland and to promote the expansion of the mission into Ovamboland. From 1864 to 1873 HAHN ran a training school for Herero evangelists at Otjimbingwe. After a brief stay in Germany in 1873–1874 he returned to Cape Town as a Lutheran minister, retiring in 1884. He served briefly as a relief minister in Worcester in the Western Cape during 1891–1893 and died in Cape Town in 1895.

HAHN was a keen naturalist and his diaries reflect his concentration on detail (LAU 1984, 1985a, 1985b). Although HAHN knew little of reptiles himself, he did note their occurrence at the missions and provided PETERS in Berlin with considerable material from his missions in Neu Barmen and Otjimbingwe. HAHN'S specimens were described by PETERS (1862, 1867, 1877) who named 13 new species on the basis of this material, including the common central Namibian species *Agama planiceps* Peters, 1862, *Trachylepis acutilabris* (Peters, 1862), and *Zygaspis quadrifrons* (Peters, 1862) and the restricted montane cordylid *Cordylus pustulatus* Peters, 1862. For the most part, the only species unambiguously identifiable from HAHN'S own diaries are the well known venomous snakes, such as Puffadders, but occasionally it is possible to identify other species from his descriptions. Among the more interesting reptiles recorded by HAHN in his journals were "four-footed snakes" (possibly *Lygosoma sundevallii*). In 1856 he noted that the Swedish explorer WAHLBERG, who had visited him, had also seen these animals, but was unsure if they were lizards or snakes. HAHN recorded collecting and preserving three specimens on August 15, 1856; these are almost certainly ZMB 4223–25, the three syntypes of *Eumeces reticulatus* Peters, 1862 [a junior synonym of *Lygosoma sundevallii* (Smith, 1849)].

7. FIN DU SIÈCLE: HERPETOLOGY IN DEUTSCH-SÜDWEST-AFRIKA

By the 1870s small European settlements were forming in South West Africa, as German settlers followed the

Rhenish missionaries into newly “civilized” areas. This territory, north of the Orange River, was not part of the Cape Colony and had yet to be claimed as the prize of any European power. Disturbed by an ongoing conflict between the Herero people from the north and highlands of the country and the Namas of the south, the missionaries in 1868 appealed to the King of Prussia for “protection”. The Herero and Nama leaders subsequently appealed to the Cape government for their intervention. The Prussian government did not act on the request of the missionaries, and only after a decade, in 1878, did the British respond by proclaiming their control of the deep harbor of Walvis Bay and the economically valuable guano islands (stretching along the Namibian coast from 24°40' S to 27°40' S).

In 1882 Franz LÜDERITZ, a German tobacco farmer and trader, purchased the area around Angra Pequena (now Lüderitz) on the coast of South West Africa. This enclave was expanded rapidly and in 1884 Otto VON BISMARCK, the German chancellor was asked for, and granted, German protection of the region. The following year the Deutsche Kolonialgesellschaft für Südwestafrika took over the region and by 1891 the colonial government was established at Windhoek. The German colonial experience in southern Africa was short-lived. The expansion of European settlements and the arrival of colonists (3700 by 1903) led to conflict between the Germans and the native population (Fig. 27), culminating in the Herero War (1904–1906). In the following decade World War I ended the German colonial era as Union of South Africa troops from the Cape took over South West Africa and the last of the German colonial troops surrendered in 1915.



Fig. 27: Namutoni Fort, northern Namibia. This fort was erected in 1903, during the brief period of German colonial rule (1884–1915) and now serves as a tourist camp in Etosha National Park. Photo by the author.

Although the work of Wilhelm PETERS dominated South West African herpetology until his death in 1883, the Berlin Museum’s interests in South West Africa did not remain unchallenged in the brief colonial period. Pa-

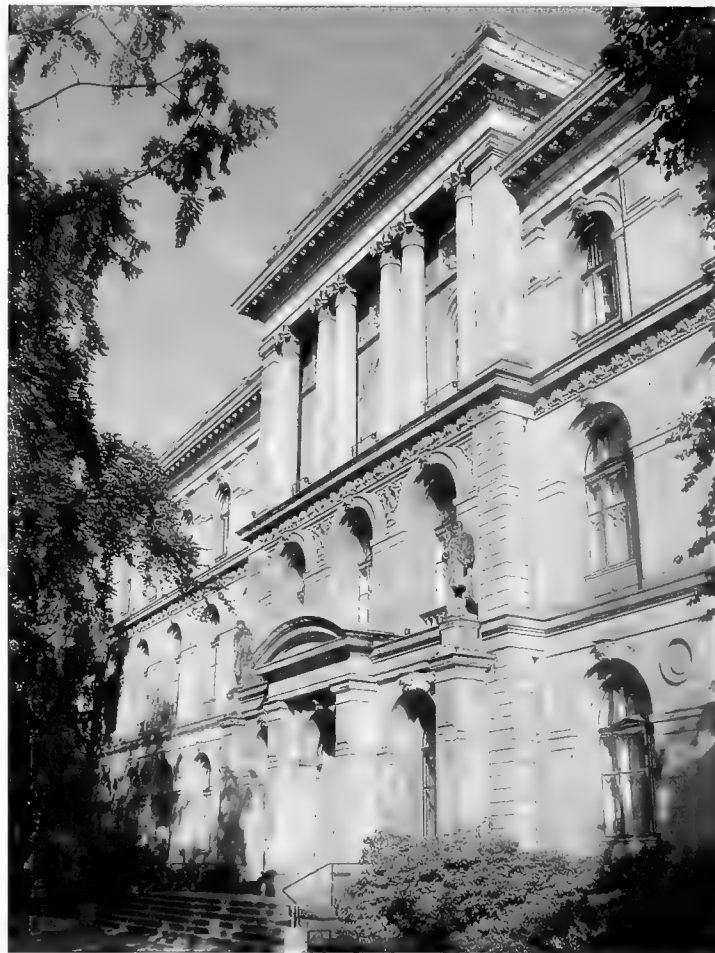


Fig 28: Main entrance of the building currently housing the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin on Invalidenstraße (photo taken 7 August 2003). Although designed during PETERS’ tenure as director, it opened only after his death. Image courtesy of Rainer GÜNTHER.

radoxically, the formal colonization of South West Africa in the year following PETERS’ death facilitated the expeditions and explorations that lead to the loss of Berlin’s herpetological hegemony of the region. Many large natural history collections, including some assembled as part of major, well-funded expeditions, poured back to Europe between 1884 and 1914. These specimens found their way into the collections in Hamburg, Wiesbaden, and Vienna, as well as the Senckenberg Museum in Frankfurt, and, of course, Berlin (Fig. 28). Richard STERNFELD (1910, 1911), then based at the Zoological Museum, Berlin, made substantial contributions to the herpetology of the region, although he also introduced many problems for subsequent workers (SPAWLS 1991). The contributions of BOETTGER, WERNER, ANDERSSON, and others based upon South West African collections in German museums were likewise significant and have been reviewed elsewhere (MERTENS 1955; SPAWLS 1991). Gustav TORNIER, PETERS’ successor as herpetologist at the Zoological Museum expended his efforts, and those of the Museum in documenting the fauna of Germany’s equatorial possessions of Cameroon, Togoland, and Tanganyika. Although the significance of Berlin’s collections in these areas grew, the relative impor-

tance of the Museum's South West African collections declined steadily through the Twentieth Century, as workers from other institutions, most notably the Senckenberg Museum, used the support of the large and powerful German community in South West Africa to facilitate significant herpetological exploration and collections building (e.g., MERTENS 1955, 1971).

8. CONCLUSIONS

German contributions to the herpetology of southern Africa began as a byproduct of participation in the activities of the Dutch East India Company at the Cape of Good Hope in the mid-1600's. These pre-Linnean observations and illustrations have not, in the long run, contributed significantly to herpetology in the region because no new species were described, no specimens collected for study, and only the most cursory details of appearance and biology were recorded.

Hinrich LICHTENSTEIN came to South Africa at the very end of the period of Dutch control of the Cape and in many ways was a transitional figure in the shift from the casual observations of early Germans in the employ of the VOC to the formal scientific study of southern African herpetology as practiced by Wilhelm PETERS in the mid- to late Nineteenth Century. LICHTENSTEIN made no herpetological observations himself during four years in South Africa and, in his actions as museum director, seemed almost disinterested in the scientific value of specimens and their associated data. By the same token, he actively encouraged others to collect and established the Zoological Museum, Berlin as a dominant institution in the study of southern African reptiles and amphibians.

From the Museum's inception in 1810 until the death of Wilhelm PETERS in 1883, the Zoological Museum, Berlin was the center of southern African herpetological studies in Germany. For South West Africa and Portuguese East Africa (Mozambique) Berlin could claim the most extensive and important collections in the world. PETERS made the most of the important collections that he himself made in Mozambique and also promptly described any new material sent to him by HAHN, GRÜTZNER, MEYER, and others, ensuring the Zoological Museum's prominent position in the history of herpetology in southern Africa. However, the Museum could have played a much greater part than it did. LICHTENSTEIN'S activities in Berlin focused on the sale of material collected by BERGIUS and KREBS, rather than its description, and thus denied these early collectors the recognition they deserved. KREBS, in particular, collected many species of amphibians and reptiles new to science, but had the misfortune of being a contemporary of Andrew SMITH, who, unlike LICHTENSTEIN, acted on his discoveries, describing fully one-eighth of the south-

ern African species of amphibians and reptiles recognized today (BRANCH 1998).

Acknowledgements. I thank the organizers of the symposium, Liliane Bodson and Kraig ADLER for inviting my participation. Funding for research in Berlin was provided by a grant from the American Philosophical Society and support from Villanova University. The review of pre-1800 German zoological activity in the Cape would not have been possible without the availability of L.C. Rookmaaker's excellent book, *The Zoological Exploration of Southern Africa 1650–1790*. Dr. Rookmaaker also kindly provided access to images from the *GORDON Atlas*. The Namibia Scientific Society assisted in obtaining information about Rhenish missionary activity in Damaraland. My work in Berlin could not have been accomplished without the help and hospitality of my good friend Rainer GÜNTHER, who has always made the ZMB feel like a second home to me. I am also indebted to Hannelore Landsberg and Sabine Hackethal of the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Historische Bild- und Schriftgutsammlungen for access to archival materials in Berlin and for providing a number of the portraits used to illustrate the paper. Permission to use images from the *Codex Witsenii* was granted by Patricia Davison of Iziko Museums of Cape Town. A. A. Balkema, Rotterdam gave permission for the use of the portrait of Ludwig Krebs. Marianne Hansen and Barbara Ward Grubb, of the Miriam Coffin Canaday Library at Bryn Mawr College (Bryn Mawr, Pennsylvania) and Bruce Bradley of the Linda Hall Library of Science, Engineering & Technology (Kansas City, Missouri) provided images of rare books in their care. Werner Hillebrecht of the National Archives of Namibia (Windhoek) kindly provided the portrait of Carl Hugo Hahn. Permission for the use of other images was provided by the Deutsche Staatsbibliothek, Berlin, the Rijksmuseum, Amsterdam, Randall Babb (Mesa, Arizona), and Rainer Günther (Berlin), as indicated in the figure legends. Finally, I am grateful to Michael Bates, Wolfgang Böhme, and Marinus Hoogmoed for their considered comments on earlier versions of the manuscript.

LITERATURE

- BARCHEWITZ, E. C. (1730): *Allerneueste und wahrhaffte Ost-Indianische Reise-Beschreibung*. Johann Christoph und Johann David Stötzeln, Chemnitz. [19] + 657 + [15] pp., 1 map.
- BARNARD, K. H. (1947): A description of the *Codex Witsenii* in the South African Museum. *Journal of South African Botany* **13**: 1–51, pls. 1–12.
- BAUER, A. M. (1999): South Asian herpetological specimens of historical note in the Zoological Museum, Berlin. *Hamadryad* **23**: 133–149.
- BAUER, A. M. (2000): Comments on the types and type localities of South African reptiles collected by Heinrich Bergius and Ludwig Krebs. *African Journal of Herpetology* **49**: 53–60.
- BAUER, A. M. (2003): On the identity of *Lacerta punctata* Linnaeus 1758, the type species of the genus *Euprepis* Wagler 1830, and the generic assignment of Afro-

- Malagasy skinks. *African Journal of Herpetology* **52**: 1–7.
- BAUER, A. M. & GÜNTHER, R. (1991): An annotated type catalogue of the geckos (Reptilia: Gekkonidae) in the Zoological Museum, Berlin. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **67**: 279–310.
- BAUER, A. M., GÜNTHER, R. & KLIPFEL, M. (1995): The Herpetological Contributions of Wilhelm Peters (1815–1883). Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York. 714 pp.
- BAUER, A. M., LANG, M. & GÜNTHER, R. (1994): An annotated type catalogue of the pygopods, xantusiids, gerrhosaurids and cordylids (Reptilia: Squamata: Pygopodidae, Xantusiidae, Gerrhosauridae and Cordylidae) in the collection of the Zoological Museum, Berlin. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **70**: 85–92.
- BAUER, A. M., SHEA, G. M. & GÜNTHER, R. (2003): An annotated catalogue of the types of scincid lizards (Reptilia: Squamata: Scincidae) in the collection of the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (ZMB). *Zoologische Reihe. Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin* **79**: 253–321.
- BONNATERRE, P.-J. [Abbé]. (1789): *Tableau Encyclopédique et Méthodique des Trois Règnes de la Nature. Erpétologie*. Pancoucke, Paris. xxviii + 70 + [1] pp., pls. 1-7, 1-6, 1-12.
- BRANCH, W. R. (1998): A surfeit of riches: description, diversity and endemism of the southern African herpetofauna. Programme and Abstracts, Fifth Symposium of the Herpetological Association of Africa, Stellenbosch: [6].
- BROADLEY, D. G. & WATSON, G. (1976): A revision of the worm snakes of south-eastern Africa (Serpentes: Lepotyphlopidae). *Occasional Papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia, Series B, Natural Sciences* **5**: 465–510.
- DE MASSARY, J.-C. & INEICH, I. (1994): *Sepedon rhombeata* Lichtenstein, 1823 (Serpentes, Viperidae) and its type locality. *Journal of African Zoology* **108**: 503–504.
- DENZER, W., GÜNTHER, R., & MANTHEY, U. (1997): Kommentierter Typenkatalog der Agamen (Reptilia: Squamata: Agamidae) des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (ehemals Zoologisches Museum Berlin). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **73**: 309–332.
- FFOLIOTT, P. & LIVERSIDGE, R. (1971): Ludwig Krebs, Cape Naturalist to the King of Prussia, 1792–1844. A. A. Balkema, Cape Town. xiii + [2] + 304 pp., 11 pp. pls.
- FORBES, V. S. (1965): *Pioneer Travellers of South Africa: A Geographical Commentary Upon Routes, Records, Observations and Opinions of Travellers at the Cape, 1750–1800*. A. A. Balkema, Cape Town. [vi] + 177 pp., 60 pp. pls.
- FORSTER, J. R. (1844): *Descriptiones Animalium Quae in Itinere ad Maris Australis Terras per Annos 1772, 1773 et 1774, Suscepto Collegit Observavit et Delineavit Iohannes Reinoldus Forster, H. Lichtenstein (ed.). ex Officina Academica [Akademie der Wissenschaften], Berlini [Berlin].* xiii + 424 pp.
- FRIK, C. (1692): *Ost-Indianische Räysen und Krieges-Dienste, oder eine ausführliche Beschreibung was sich Zeit solcher, nemlich von A.1680 biss A.1685 so zur* See, als zu Land. Matthaeo Wagner, Ulm. [x] + 298 + [14] pp.
- GUNN, M. & CODD, L. E. (1981): *Botanical Exploration in Southern Africa*. A. A. Balkema, Cape Town. xiv + [1] + 400 pp.
- HALLEMA, A. (1951): *Die Kaap in 1776–1777: Akwarelle van Johannes Schumacher uit die Swellengrebel-Argief te Breda*. A. A. M. Stols, s'Gravenhage. 23 pp.
- HESSE, E. (1687): *Ost-Indische Reise-Beschreibung oder Diarium, was bey der Reise des Churfl. Sächs. Rathes und Bergk-Commissarii D. Benjamin Olitschens, im Jahr 1680 von Dressden aus, bis in Assam auf Sumatras, denkwürdiges vorgegangen*. Michael Günthers, Dressden. [20] + 364 + [18] pp.
- HOARE, M. E. (1976): *The tactless philosopher: Johann Reinhold Forster (1729–98)*. Hawthorn Press, Melbourne. [15] + x + 419 pp., 2 pp. pls.
- HOWGEGO, R. J. (2003): *Encyclopedia of Exploration to 1800*. Hordern House, Potts Point, New South Wales. Xv + 1168 pp.
- KARRER, C., WHITEHEAD, P. J. P. & PAEPKE, H.-J. (1994): Bloch & Schneider's *Systema Ichthyologiae, 1801: history and authorship of fish names*. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **70**: 99–111.
- KENNEDY, R. F. (1967): *Catalogue of Pictures in the Africana Museum, Volume Two: C-D*. Africana Museum, Johannesburg. [5] + 250 pp.
- KIRBY, P. R. (1965): *Sir Andrew Smith 1797–1850*. A. A. Balkema, Cape Town. ix + 358 pp., 16 pls.
- KOLB, P. (1719): *Caput Bonae Spei Hodiernum, das ist: vollständige Beschreibung des africanischen Vorgebürges der Guten Hofnung*. [title given on alternative title page as: *Reise an das Capo de Bonne Esperance, oder das africanische Vorgebürge der Guten Hofnung: nebst einer ausführlichen Beschreibung desselben in dreyen Theilen abgefasst*]. Peter Conrad Monath, Nürnberg. portrait, frontispiece, [20] + 846 + [80] + [2] pp., folding map, 23 pls.
- KRÜNITZ, J.G. (1784): *Ökonomisch-technologische Encyklopädie oder allgemeines System der Stats-Stadt-Haus- und Landwirtschaft, und der Kunst-Geschichte, in alphabetischer Ordnung, vol. 31*. Joachim Pauli, Berlin.
- LAU, B. (ed.). (1984): *Carl Hugo Hahn Tagebücher 1837–1860 Diaries. Part II: 1846–1851*. Archive Services Division of the Department of National Education, SWA/Namibia, Windhoek. [3] + xi + pp. 289–579, 9 pp.
- LAU, B. (ed.). (1985a): *Carl Hugo Hahn Tagebücher 1837–1860 Diaries. Part III: 1852–1855*. Archive Services Division of the Department of National Education, SWA/Namibia, Windhoek. [3] + [1] + xi + pp. 580–892, 12 pp.
- LAU, B. (ed.). (1985b): *Carl Hugo Hahn Tagebücher 1837–1860 Diaries. Part IV: 1856–1860*. Archive Services Division of the Department of National Education, SWA/Namibia, Windhoek. [3] + [1] + ix + pp. 893–1240, 28 pp.
- LICHTENSTEIN, M. H. C. (1811): *Reisen im südlichen Africa in den Jahren 1803, 1804, 1805 und 1806, vol. I*. C. Salfeld, Berlin. frontispiece, [3] + x + 10 + 685 pp., 5 pls.
- LICHTENSTEIN, M. H. C. (1812): *Reisen im südlichen Africa in den Jahren 1803, 1804, 1805 und 1806, vol. II*. C. Salfeld, Berlin. 6 + 662 pp., 4 pls.

- LICHTENSTEIN, (M.) H. (C.). (1823): Verzeichniis der Doubletten des zoologischen Museums der Königl. Universität zu Berlin nebst Beschreibung vieler bisher unbekannter Arten von Säugthieren, Vögeln, Amphibien und Fischen. T. Trautwein, Berlin. x + 118 pp., 1 pl.
- LICHTENSTEIN, (M.) H. (C.) & VON MARTENS, E. C. (1856): Nomenclator reptilium et amphibiorum Musei Zoologici Berolinensis. Namenverzeichniis der in der zoologischen Sammlung der Königlichen Universität zu Berlin aufgestellten Arten von Reptilien und Amphibien nach ihren Ordnungen, Familien und Gattungen. Akademie der Wissenschaften, Berlin. iv + 48 pp.
- MATSCHIE, P. (1891): Ueber eine kleine Sammlung von Reptilien und Amphibien aus Süd-Afrika. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere **5**: 605–611.
- MAUERSBERGER, G. (1994): Der Gründer des Berliner Zoologischen Gartens, Martin Hinrich Lichtenstein (1780–1857). Eine biographische Skizze. Bongo **23**: 3–34.
- MENTZEL, O. F. (1787): Vollständige und zuverlässige geographische und topographische Beschreibung des berühmten und in aller Betrachtung merkwürdigen Afrikanischen Vorgebirge der guten Hofnung, vol. II. C. F. Günther, Glogau. xx + 575 pp.
- MERKLEIN, J. J. (1672): Journal, oder Beschreibung alles desjenigen, was sich auf während unserer neunjährigen Reise im Dienst der Vereinigten gheoctroyerten Niederländischen Ost-Indianischen Compagnie besonders in denselbigen Ländern täglich begeben und zu getragen. Pp. 900–1148 in: Wahrhaftige Beschreibungen dreyer mächtigen Königreiche, Japan, Siam und Corea. Michael und Joh. Friedrich Endters, Nürnberg.
- MERTENS, R. (1955): Die Amphibien und Reptilien Südwestafrikas. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft **490**: 1–172.
- MERTENS, R. (1971): Die Herpetofauna Südwest-Afrikas. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft **529**: 1–110.
- OBST, F. J. (1977): Die herpetologische Sammlung des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden und ihre Typusexemplare. Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden **34**: 171–186.
- PAEPKE, H.-J. (1999): Bloch's Fish Collection in the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, an Illustrated Catalog and Historical Account. A.R.G. Gantner Verlag KG, Ruggell, Liechtenstein. 216 pp., 32 pls., 33 pp. captions.
- PATERSON, W. (1790): Reisen in das Land der Hottentotten und der Kaffern, während der Jahre 1777, 1778 und 1779. Aus dem Englischen übersetzt und mit Anmerkungen begleitet von Johann Reinhold Forster. C. F. Voss und Sohn, Berlin. xii + 175 pp., 20 pls.
- PETERS, W. C. H. (1844): Über einige neue Fische und Amphibien aus Angola und Mozambique. Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der königlich-preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **1844**: 32–37.
- PETERS, W. C. H. (1854): Diagnosen neuer Batrachier, welche zusammen mit der früher (24. Juli und 17. August) gegebenen Übersicht der Schlangen und Eidechsen mitgetheilt werden. Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der königlich-preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **1854**: 614–628.
- PETERS, W. C. H. (1862): Eine Übersicht einiger von dem, durch seine africanischen Sprachforschungen rühmlichst bekannten, Hrn. Missionär C. H. Hahn bei Neu-Barmen, im Hererolande, an der Westküste von Africa, im 21° südl. Br. gesammelten Amphibien, nebst Beschreibungen der neuen Arten. Monatsberichte der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **1862**: 15–26.
- PETERS, W. C. H. (1867): Über eine Sammlung von Flederthieren und Amphibien aus Otjimbingue in Südwestafrika, welche Hr. Missionär Hahn dem zoologischen Museum zugesandt hat. Monatsberichte der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **1867**: 234–237, 1 pl.
- PETERS, W. C. H. (1869a): Über neue Gattungen und Arten von Eidechsen. Monatsberichte der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **1869**: 57–66, 1 pl.
- PETERS, W. C. H. (1869b): Über neue Gattungen und neue oder weniger bekannte Arten von Amphibien (*Eremias*, *Dicrodon*, *Euprepes*, *Lygosoma*, *Typhlops*, *Eryx*, *Rhynchonyx*, *Elapomorphus*, *Achalinus*, *Coronella*, *Dromicus*, *Xenopholis*, *Anoplodipsas*, *Spilotes*, *Tropidonotus*). Monatsberichte der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **1869**: 432–445, 1 pl.
- PETERS, W. C. H. (1870): Förteckning på de af J. Wahlberg i Damaralandet insamlade Reptilierna. Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar **26**: 657–662.
- PETERS, W. C. H. (1871): Über neue Reptilien aus Ostafrika und Sarawak (Borneo), vorzüglich aus der Sammlung des Hrn. Marquis J. Doria zu Genua. Monatsberichte der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **1871**: 566–581.
- PETERS, W. C. H. (1877): Übersicht der Amphibien aus Chinchoco (Westafrika), welche von der Africanischen Gesellschaft dem Berliner zoologischen Museum übergeben sind. Monatsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **1877**: 611–620, 1 pl.
- PETERS, W. C. H. (1881): Herpetologische Mittheilungen (Excrescenzen des Männchens von *Rana gigas* Blyth in der Paarungszeit, *Psammophis biseriatus* und *breviceps*, *Dinodon cancellatum* Dum. Bibr. = *Lycodon rufozonatus* Cantor, *Lycodon Napei* Dum. Bibr. = *Lycodon striatus* Shaw, Bau des Schädels von *Uraeotyphlus oxyurus* (Dum. Bibr.). Sitzungs-Berichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin **1881**: 87–91.
- PETERS, W. C. H. (1882): Zoologie III. Amphibien. Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique auf Befehl seiner Majestät des Königs Friedrich Wilhelm IV. In den Jahren 1842 bis 1848 ausgeführt von Wilhelm C. H. Peters. G. Reimer, Berlin. xv + 191 pp., 33 pls.
- PETIVER, J. (1702–09): Gazophylacii Naturæ & Artis, Decas Prima-[Decimus] In quâ Animalia, Quadrupeda, Aves, Pisces, Reptilia, Insecta, Vegetabilia; item Fossilia, Corpora Marina & Stirpes Minerales è Terra Eruta, Lapides Figurâ Insignes &c. Descriptionibus Brevibus & Iconibus Illustrantur, hisce Annexa erit Supellex Antiquaria, Numismata, Gemmæ Excisæ, & Sculpturæ, Opera Figulina, Lucernæ, Urnæ, Instrumenta Varia: Inscriptiones, Busta, Reliquaque ad [i]tem Priscam Spectantia: item Machinæ, Effigies Clarorum Virorum, Omniaque Arte Producta. Christ. Bateman, Londini. 96 pp., 2 pls.; 4 pp., 50 pls.

- RAVEN-HART, R. (1967): Before Van Riebeeck, Callers at South Africa from 1488 to 1652. C. Struik (Pty.) Ltd., Cape Town. frontispiece, [5] + 216 pp., 18 pls.
- ROOKMAAKER, L. C. (1980): De bijdrage van Robert Jacob Gordon (1743–1795) tot de kennis van de Kaapse fauna. Documentatieblad Werkgroep 18e eeuw, Maarn 46: 3–27.
- ROOKMAAKER, L. C. (1981): De Gordon Atlas: achttiende-eeuwse voorstellingen van het Zuidafrikaanse binnenland. Bulletin van het Rijksmuseum, Amsterdam 29: 123–135, 183–184.
- ROOKMAAKER, L. C. (1989): The zoological exploration of southern Africa 1650–1790. A. A. Balkema, Rotterdam. Xii + [1] + 368 pp., 16 pls.
- RÜPPELL, E. (1845): Verzeichniss der in dem Museum der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft aufgestellten Sammlungen. Dritte Abtheilung: Amphibien. Museum Senckenbergianum 3: 293–316.
- SCHLÜTER, A. & HALLERMANN, J. (1997): The type specimens in the herpetological collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie) (553): 1–15.
- SCHNEIDER, J. G. (1799): *Historiae Amphibiorum naturalis et literariae, Fasciculus primus continens Ranas, Calamitas, Bufones, Salamandras et Hydros in genera et species descriptos notisque suis distinctos*. F. Frommann, Jena. xiii + [1] + 264 + [2] pp., pls. 1–2.
- SCHNEIDER, J. G. (1801): *Historiae Amphibiorum naturalis et literariae, Fasciculus secundus continens Crocodilos, Scincos, Chamaesauras, Boas, Pseudoboas, Elapes, Angues, Amphisbaenas et Caecilias*. F. Frommann, Jena. vi + 374 pp., pls. 1–2.
- SCHUTTE, G. J. (1982): Briefwisseling van Hendrik Swellengrebel Jr. oor Kaapse sake 1778–1792. Van Riebeeck Vereniging, Kaapstad. [10] + 462 pp., 4 pp. pls.
- SMITH, A. H. (1952): *Claudius Water-Colours in the Africana Museum*. Africana Museum, Johannesburg. 36 pp., 25 pls.
- SPAWLS, S. (1991): The herpetology and herpetofauna of Namibia. British Herpetological Society Bulletin 38: 18–31.
- STERNFELD, R. (1910): Die Schlangen Deutsch-Südwestafrikas. Die Fauna der deutschen Kolonien 4(1): i–iv, 1–45.
- STERNFELD, R. (1911): Die Reptilien (ausser den Schlangen) und Amphibien von Deutsch-Südwestafrika. Die Fauna der deutschen Kolonien 4(2): i–iv, 1–65.
- STRESEMANN, E. (1954): Über die von Ludwig Krebs 1820–1838 in Süd-Afrika gesammelten Vögel. Annales du Musée du Congo Belge, Trevuren, Zoologie 1: 77–82.
- STRESEMANN, E. (1960): Hinrich Lichtenstein, Lebensbild des ersten Zoologen der Berliner Universität. Pp. 73–96 in: *Forschen und Wirken. Festschrift zur 150-Jahr-Feier der Humboldt-Universität zu Berlin*. vol. 1. Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.
- SUMMERS, R. F. H. (1975): *A History of the South African Museum 1825–1975*. A. A. Balkema, Cape Town. ix + 245 pp.
- TACHARD, G. (1686): *Voyage de Siam, des pères Jesuites, envoyés par le Roy, aux Indes & à la Chine, avec leurs Observations Astronomiques, et leurs Remarques de Physique, de Géographie, d'Hydrographie, & d'Histoire*. Arnould Seneuze & Daniel Horthemels, Paris. [16] + 424 + [7] pp., 20 pls.
- VOGEL, J.W. (1716): *Zehen-jährige, jetzo auff's neue revidirt- und vermehrte Ost-Indianische Reise-Beschreibung, in Drey Theile abgetheilt*. Joh. Ludwig Richter, Altenburg. [18] + 720 + [16].
- WATERHOUSE, G. (ed.). (1932): *Simon van der Stel's journal of his expedition to Namaqualand 1685–6*. Longmans, London. xxviii + 183 pp., 44 pls.
- WATERHOUSE, G. (ed.). (1979): *Simon van der Stel's journey to Namaqualand in 1685, with a revised introduction; transcription from the original text by G.C. DE WET, English translation by R.H. PHEIFFER*. Human & Rousseau, Cape Town. 431 pp.
- WILSON, M. L., TOUSSAINT VAN HOVE-EXALTO, T. & VAN RIJSSEN, W. J. J. (eds.). (2002): *Codex Witsenii*. Iziko Museums of Cape Town, Cape Town. viii + 190 pp.
- WURFFBAIN, J.S. (1686): *Vierzehen jährige Ost-Indianische Krieg- und Ober-Kaufmanns-Dienste, in einem richtig geführten Journal- und Tage-Buch*. J.G. Endter, Nürnberg. [42] + 265 pp.

Author's address: Prof. Dr. Aaron M. BAUER, Department of Biology, Villanova University, 800 Lancaster Avenue, Villanova, Pennsylvania 19085-1699, USA. E-mail: aaron.bauer@villanova.edu

Herpetology of an Antique Land: The History of Herpetological Explorations and Knowledge in India and South Asia

Indraneil DAS

Institute of Biodiversity and Environmental Conservation
Universiti Malaysia Sarawak, Malaysia.

Abstract. The history of herpetological explorations in the Indian subcontinent is traced from Vedic times to present. The profound knowledge that the ancients of India had ca. 3,300 years before present, including the identification and classification of snakes, was remarkable, and probably stems from their deep interest in the natural world, besides the obvious utilitarian value of such knowledge. Medieval European knowledge of the regional herpetofauna consisted mostly of exaggerated accounts culled from bestiaries and colourful accounts by visitors writing primarily for the entertainment of a European audience. With the Mughal period came the age of natural history record keeping. Many of the rulers were keen natural historians and kept memoirs that often recorded specific information on amphibians and reptiles.

European merchants, and subsequently, the British colonial system, brought the best of western science to India. Although primarily motivated by profit to be made from botanical explorations (e.g., spices and tea) they also supported early herpetological explorations of the country. As a result, specimens from India, Nepal and Sri Lanka were made available for examination and description by museum curators in Europe. The enormous collections that were made also resulted, in the 1800s, in the foundation of local museums, some of which are the earliest existing systematic institutions in the world, including those in Calcutta and Bombay. Prominent naturalists of the time who were associated, as staff, society members and collectors of such museums include Edward BLYTH, Edward KELAART, John ANDERSON, William THEOBALD and Ferdinand STOLICZKA.

The final chapter in the history of south Asian herpetology began after the withdrawal of the colonial powers, at the end of World War II. Among the few local scientists who produced exceptional work was Paulus DERANIYAGALA of Sri Lanka. DERANIYAGALA explored his island nation and described a large number of new taxa in local journals in several volumes published by the Colombo Museum. At the beginning of the 21st Century, herpetological explorations, through a combination of lack of resources and political will, as well as new restrictive laws, face the threat of coming to a halt. The rapid disappearance of natural habitats and the inevitable extinction of species place an urgency on the resumption of inventories and the protection of the living resources of the region.

Key words. Sri Lanka, Asiatic Society of Bengal.

1. INTRODUCTION

Southern Asia, comprising the Indian Subcontinent countries of Bangladesh, Bhutan, India, Maldives, Nepal, Pakistan and Sri Lanka, has a distinctive and rich herpetofauna, as well as a long history of documented studies, commencing from the Vedic period, that date back perhaps as far as 10,000 years before Christ. The following essay traces the development of the science in the region, especially India, and also, her adjacent countries, to the present, enumerating the more important works, and authors and collectors, till 1970. A listing of geographic names as in former times, along with the modern-day equivalent is in the Appendix.

2. THE VEDIC PERIOD

The ancestors of the people living in the region now called India did not have their own name for their land ("India" is derived from the Sindu, later, Indus River), nor their religion ("Hindu", also from the same source),

both having been given by invading armies from the west. The richness of her civilisation and of the land itself nurtured many regional scholars, not the least of these being the unknown authors of the great works, the Vedas, written, according to various sources, between 1,300–1,000 B.C. (BLOOMFIELD 1908), to around 10,000 B.C. (SIDHARTH 1999). The Vedas not only offer guidelines for code of conduct, hymns and incantations to various deities, but also discuss many more practical topics, such as health care, the treatment of illnesses and injury through medicine and surgery, and protocol for sacrifices. Thus, while Europe and, indeed, much of the rest of the world languished in the dark ages, Vedic scholars founded the world's first university (at Takshila, in 2,700 BP, with an attendance of over 10,500 students from all over the world), started a school of surgery (in 2,600 BP, that dealt with complicated cases such as caesarians, cataracts, artificial limbs, brain and plastic surgeries), worked on algebra, trigonometry, calculus and astronomy (including the helio-

centric notion of the solar system), discovered the decimal system, calculated the value of pi and resolved that atomism is the basis of all matter (TERESI 2002).

Of the Gita, one of the devotional works in Sanskrit, the language of ancient India and mother of all Indo-European languages, Warren HASTINGS, the Governor-General of East India Company, was to write: "...a performance of great originality, of a sublimity of conception, reasoning and diction almost unequalled; and a single exception, amongst all the known religions of mankind...I should not fear to place, in opposition to the best French versions of the most admired passages of the Iliad or Odyssey, or of the first and sixth books of our own MILTON.. " (KEAY 1981: 25). The earliest of the Vedas, the *Rigveda*, which is organised into 1,028 hymns (Suktas) that are divided into 10 books (KOCHHAR 2000) contains much information that is of interest to contemporary herpetologists. In this, arguably the oldest book in the library of man, is the following hymn sung in praise of the humble *Manduka* (frog):

"Remaining in deep slumber at other times of the year, *Manduka*, at the time of onset of the rains, speak in such terms that will endear itself to the God of the rumbling clouds...When the God of the clouds pour water onto the thirsty *Manduka*, they become filled with desire, one going eagerly after the other, like a toddler who runs to its beloved, uttering unintelligible sounds....The songs of different *Manduka* are different. A smoke-coloured *Manduka* has a deep note, while a green one produces a light note....It is clear that the *Manduka* include different species which are unlike each other in their appearance and in their songs" (Vasistha, *Rigveda*: Mandala VII, Sukta 103).

The early classification of animals, including amphibians and reptiles, during the Vedic period of India was based on form, medium occupied (earth, air or water), the presumed number of sensory powers possessed, and whether they were wild or domesticated (RAO 1957; GHILDIAL-SHARMA & SHARMA 1989). *Manu Smriti*, compiled between 200 B.C. and 200 A.D., on the other hand, classified animals on the basis of their reproductive modes. Thus, snakes, crocodiles and tortoises were classified along with birds and fish, for being (primarily) oviparous. The *Umasvati*, a Jain work written between 135–219 A.D., classified animals according to their sensory powers. Amphibians and reptiles, in this system, were grouped along with humans, for possessing the senses of sight, hearing, taste, smell and touch. The classification systems of Charak and Susruta, on the other hand, recognised differences based on habitats, and the eight categories identified include aquatic species that live in water, those in dry hills, amphibious species and animals living in marshy or water-logged areas. The *Susruta Nagarjuna* classified snakes into the

following groups (including both venomous and non-venomous). The venomous included:

- *Darvikaras* ("hooded, swift, diurnal, bearing hoods on bodies marks of chariot-wheels, ploughs, umbrellas, rhombs or cross-bands, gold, etc."). These are clearly cobras, including *Naja naja* (Linnaeus, 1758) and *Ophiophagus hannah* (Cantor, 1836).
- *Mandalins* ("bearing circles or rings on the body, hood reduced, thick, slow-moving, nocturnal"). These are the vipers, including *Daboia russelii* (Shaw & Nodder, 1797) and perhaps *Gloydus himalayanus* (Günther, 1864).
- *Rajimats* ("hoodless, nocturnal, bearing a series of dots or coloured markings on upper parts and flanks of body"). These are *Bungarus caeruleus* (Schneider, 1801) and *B. sindanus* Boulenger, 1897.

Non-venomous snakes were also known by the ancient Indians, and the list includes 12 species, including *Vrkasesaya* (*Ahaetulla nasuta* [Lacépède, 1789]) and *Ajagara*, literally, "goat-swallower" (*Python molurus* [Linnaeus, 1758]). The action of the venom on different animals was apparently understood, and was described in detail. Importance was given to the study of snakes ("Sarpa Vidya"), and much was written about snakes, some of which was fanciful, and some of which has been verified by modern science. For instance, written in these works is information that the *Swaja* (viper) is sometimes attacked and killed by the *Harina* (deer or antelope), or that cobras mate during the summer months of Jyesththa and Ashadha (approximately, May/June and June/July, respectively).

Although the primary purpose of indigenous names has been thought to be utilitarian (DIAMOND 1966; GOULD 1979), the complex classification and naming process (= folk taxonomy and nomenclature) seen here tends to support BERLIN's (1992) theory that humans are innately curious about the natural world, and that names are supplied to species that may not always have a direct utilitarian value. Southern Asia offers a rich source for ethnozoology, given the large number (ca. 200) languages and dialects spoken, an ancient (> 3,500 years) civilization, and over 1,700 names of amphibians and reptiles have been documented (DAS 1998).

3. ANCIENT AND MEDIAEVAL EUROPEAN KNOWLEDGE OF SOUTH ASIA

The impenetrable Himalayan mountain chain that encircles the land across the northern border of India has contributed to the northern parts of the country being isolated for centuries. Only a handful of travellers were able to traverse these barriers in their quest to "discover" the subcontinent, and were most impressed with the fauna. The writings of these early travellers or those reporting on the fauna based on accounts they heard

provide early knowledge of the herpetofauna of this great landmass.

The Greek philosopher HERODOTUS of Halicarnassus (484?–425? B.C.) wrote: “It seems as if the extreme regions of the Earth were blessed by nature with the most excellent productions.... In India, which, as I observed lately, is the furthest region of the inhabited world towards the East, all the four-footed beasts and the birds are very much bigger than those found elsewhere, except only the horses”.

In his landmark work in 37 volumes, *Natural History* (the first 10 volumes published in 77 A.D., the remainder after his death), the Roman encyclopaedist, PLINY THE ELDER (23–79 A.D.) wrote that the snakes of India were large enough to swallow elephants and some grew to 80 and 140 cubits (1 cubit = 18–22 inches) in length (RACKHAM et al. 1967–1971; HUGHES 1998). The early Greek natural history literature was probably written for effect, primarily to entertain a Greek audience, although PLINY, a Roman, wanted fellow Romans to return to a simpler and more austere life (FRENCH 1994). Other European travellers of the same period brought back tales from India that would help provide material for mediaeval bestiaries than disseminated knowledge of natural history. Noteworthy among mediaeval visitors from the west are the Italian explorer Marco POLO (1254–1324) and the Arab traveller Ibn BATUTA (1304?–1378?).

4. THE MUGHAL PERIOD

The Mughal conquest of India, after the Battle of Panipat in 1526 A.D., led to a period of general political stability for the next several centuries. Fine architectural monuments and gardens (some of which survive to this day) were built by the Mughal Emperors, many of them patrons of art and culture. It also brought about the first written memoirs that included detailed natural history notes. Emperor ZEHIR-ED-DIN BABUR, also spelt Zahiruddin Muhammed BABUR MIRZA (1483–1530), the founder of the Mughal Empire, was a keen natural historian, and coming as he did from the arid country of Kirghistan, in central Asia, was greatly impressed with the bountiful flora and fauna of his newly acquired kingdom. Many of these observations were made under adverse conditions (such as during long marches against enemies). Wrote BABUR in his Memoirs (ZEHIR-ED-DIN BABUR ca. 1530; translation 1921: 224–225): “The frogs of Hindustan are worthy of notice. Though of the same species as our own, they will run six or seven gaz (approximately, one feet to a gaz) on the face of the water”. In this case, it is obvious that the intriguing animal is none other than the Indian skipping frog, *Euphlyctis cyanophlyctis* (Schneider, 1799). Reptiles feature too in BABUR’s memoirs. Of the gharial, *Gavialis gangeticus* (Gmelin, 1789),

BABUR wrote, “...the *gharial*...is a large fish. Many of the army saw it in the Saru River. It carries off men. During the time that we remained on the Saru River, one or two slave boys were seized by it and carried away”. Also recorded was the *Sherabi*, literally, “water lion”, and suspected to be the marsh crocodile, *Crocodylus palustris* Lesson, 1831, which dwells in standing waters, such as lagoons on banks of rivers after inundation. It was reported to carry off men and even buffaloes.

BABUR’s great grandson, Emperor JAHANGIR (1569–1627), whose notes on natural history were detailed (JAHANGIR 1626), recorded the swallowing of a cobra (probably a *Naja* species) by another cobra (almost certainly *Ophiophagus hannah*), around 1624 A.D. It is said that Jahangir, given his great love for both nature and the arts, would have been a happier man if he were to become a museum curator, rather than the ruler of all of Hindustan (ALI 1927).

5. THE PRE-COLONIAL PERIOD

Following the great Portuguese navigator, Vasco DA GAMA’s (ca. 1469–1524) arrival on the west coast of India in 1498, the country became like a “candleflame to moths in the minds of the imaginative Europeans” (WHITTLE 1970). The commencement of European contact and trade virtually brought to an end indigenous knowledge of the natural history, and its dissemination. It also brought in Western science, to be performed for the next 200 years exclusively by hand-picked scientific personnel of the Honourable East India Company (which traced its descent from 1600, and was active till 1857, when its army was dissolved in the Sepoy Mutiny; see KEAY 1991 for an account of the history of the Company and COWAN 1975, for details of the natural history catalogues of the Company), and subsequently, the government of British India – medical doctors or military engineers, and also professional botanists and zoologists educated in the leading universities of Europe at the time. The agenda grew out of commercial pressure from both at home and in the colonies, to supply botanical gardens and discover herbs with medicinal properties (GROVE 1998), and one of the earlier directives to the Danish botanist, Nathaniel WALLICH (1785–1854), who was later rewarded with the position of Director of the Calcutta Botanical Gardens, was to “explore the unknown productions in Botany, as well as Zoology and Mineralogy” in the territory of the East India Company (BASTIN 1981). Pioneering naturalists of the time more often than not looked well beyond the mandate provided by their superiors, and large numbers of zoological specimens were collected, and frequently documented pictorially through coloured sketches prepared by local artists. Little technical information, however, flowed from Britain to India, and a conscious ef-

fort was made to keep scientific information from reaching the home country (GADGIL & GUHA 1995).

European naturalists were quick to discover what is now known as a global biodiversity hotspot—the Sahyadri (in Sanskrit) or the Sahyadri Kandala of the Skanda Purana, the hill range that runs along the west coast of the Indian peninsula, also known as the Western Ghats. The first published natural history account of the region was on medicinal plants by Garcia DE ORTA (ca. 1490 – ca. 1570). His 1563 work, in Portuguese, entitled *Coloquios dos simples e drogas e cousas medicinaes da India*, was published from Goa and went through several editions. This was followed by the ambitious *Hortus Indicus Malabaricus*, which describes nearly a thousand plant species in 12 volumes, and was authored by the then Dutch Governor of Cochin, Hendrik Adriaan VAN RHEEDE TOT DRAKENSTEIN (1636–1691), assisted by four Indian scholars and an Italian Carmelite monk.

Regions around colonial settlements were to be the first to be explored: Calcutta and Vizagapatam and their environs were the type localities of many herpetological species from the early 1800s. The few pioneering herpetologists who collected in bordering areas of the North-West Frontier, North East Frontier Agency, and the Khasi Hills were associated with either the East India Company's Army or the British Imperial Government of India. A majority of the early naturalists were medical doctors.

One of the first Europeans to collect in India was the Lithuanian-born physician, Johan Gerhard KOENIG (1728–1785), a student of Carl LINNAEUS (1707–1778), who arrived in India in 1767, remaining there until his death in 1785 (BURKILL 1953). KOENIG, who was educated in Denmark and Sweden, made a collection mainly of plants and insects that were sent to Copenhagen. The most celebrated student of KOENIG was Patrick RUSSELL (1727–1805), who was also the first Western herpetologist in India, and a medical doctor by training. RUSSELL was employed as a naturalist by the British East India Company at Vizagapatam (at present Visakhapatnam). RUSSELL is best known for a two volume folio of water colours mainly of snakes (the limbless scincid, *Barkudia melanosticta* (Schneider, 1801) was also illustrated, this being the only lizard species covered – see DAS 2000), published in 1796 and 1801–1802 (the second volume was completed posthumously between 1807 and 1809 or 1810; ADLER 1989). A unique aspect of the work was the use of local vernacular names, but not their English or scientific names (perhaps because the Linnean system of classification was new at the time). A number of European herpetologists (including DAUDIN 1803; MERREM 1820; SCHNEIDER 1801; and SHAW 1802) applied Linnean names to species illustrated in RUSSELL's magnificent folios. The Latin name

of the RUSSELL's Viper (RUSSELL's 'Katuka Rekula Poda'), *Daboia russelii* (Shaw & Nodder, 1797), honours the man. Besides descriptions of the local snake species, RUSSELL was also able to discover the differences between venomous and harmless snakes (HAWGOOD 1994), which was accomplished through an examination of their teeth as well as observations on the effect of their bite on various small animals.

In the latter part of the 1700s, Christoph Samuel JOHN (1747–1813), a Danish missionary based at the Protestant mission in Tranquebar, on the Coromandel coast, started sending specimens of fish, as well as amphibians and reptiles, to a fellow member of the Gessellschaft für Naturforschender Freunde zu Berlin, Marcus (Markus) Elieser (Elisar) BLOCH (1723–1799). Although a physician by training, BLOCH was a great collector of natural history specimens, and authored numerous papers in ichthyology (PAEPKE 1993). BLOCH's herpetological output did not match his fish work (BAUER 1998), but his specimens from India were worked on by Johann Gottlob SCHNEIDER (1750–1822), resulting in the monumental *Historia Amphibiorum*, published by SCHNEIDER in two parts (1799 and 1801). Among the species described by SCHNEIDER from the BLOCH collection were the amphibians *Euphlyctis cyanophlyctis* (Schneider, 1799), *Bufo melanostictus* Schneider, 1799, and *Crocodylus porosus* Schneider, 1801. The type series of many of these taxa are extant in the collection of the Museum für Naturkunde, in Berlin (BAUER et al. 1995).

Nearly contemporary with RUSSELL and JOHN was Major-General Thomas HARDWICKE (1756–1835). HARDWICKE served in the Bengal Artillery of the East India Company, but his real interest was in the collection of objects of natural history and coloured sketches of plants and animals (in some 32 folio volumes, that included over 2,000 drawings, of which 366 were of amphibians and reptiles), made by local (SAWYER 1971) or both English and local (GRAY 1830) artists. These were bequeathed to the British Museum in London (DAWSON 1946), and the specimens themselves were distributed between the British Museum, the Museum of the East India Company, as well as those of the Linnean and Zoological Societies (KINNEAR 1925). HARDWICKE's areas of activity were essentially around places he was posted—Bengal, including Dum-Dum and Calcutta, and the United Provinces, including Fatehgarh and Cawnpur, although he also went on a short expedition to Srinagar. HARDWICKE's most famous herpetological contribution was in a work in which he collaborated with John GRAY (1800–1875) at the British Museum, entitled *Illustrations of Indian Zoology* (GRAY 1830–1835), and distributed through subscription. The dates of publication of this work have been discussed by SAWYER (1953) and WHEELER (1998). Although the volume was

the result of labour of both GRAY and HARDWICKE, names of all new taxa (except for turtles, which were after an unpublished manuscript by the English naturalist, Thomas BELL, 1792–1880), were formally created by Gray alone (WHEELER 1998). These volumes included some of HARDWICKE's collection of illustrations; the text was never published, owing to HARDWICKE's premature death and the legal dispute that followed. Biographies of HARDWICKE are in KINNEAR (1925) and DAWSON (1946).

Sea voyages, embarked upon by the European powers at the height of their military power in the early to middle part of the 1800s, led to the exploration of many remote islands. The archipelago system of the Nicobars, situated about 120 km to the north-west of Sumatra but politically a part of the Republic of India, was visited by the Austrian frigate *Novara*, which cruised the world between 1857–59. The *Novara* anchored off several islands of the Nicobars, and naturalists on board made collections, apparently from the interior of these islands. The results were written in two volumes (1867a, 1867b), authored by Franz STEINDACHNER (1834–1919) in 1867, although some of the descriptions were formally authored by Leopold Joseph Franz Johann FITZINGER (1802–1884), both staff of the Naturhistorisches Museum Wien, Vienna. The itinerary of the voyage of the *Novara* was provided by GANS (1955), who listed sites visited in the Nicobars. Significant species described based on the voyage include "*Scincella*" *macrootis* (Steindachner, 1867), *Dibamus nicobaricum* (Steindachner, 1867) and *Trimeresurus labialis* Steindachner, 1867.

6. THE COLONIAL PERIOD

That the Museum of the Asiatic Society of Bengal, in Calcutta, came into being was in no way deliberate. Its founder, the noted Orientalist, Sir William JONES (1746–1794; see CANNON 1960, for a biographic sketch), who arrived in Bengal as a Puisne Judge of the Supreme Court at Fort William, Calcutta, was a distinguished scholar and linguist (FERMOR 1935). The elite of Calcutta, comprising 30 members of the European community, met on 15 January, 1784, for the first congregation of the Asiatic Society, whose original intention was, in the words of JONES, among other things, to "...investigate whatever is rare in the stupendous fabric of nature..." and "...to correct the geography of Asia by new observations and discoveries...". To the credit of the Asiatic Society of Calcutta, it inspired the establishment of various branches, such as those in London, Bombay, Madras, Colombo, Singapore, and Shanghai, most with transient lives, and none a serious rival of the one in Calcutta (FERMOR 1935).

William JONES was personally opposed to the collection of zoological specimens (BOSE 1885). However, specimens of plants and animals did start to arrive at the Society, collected from the remotest parts of the Indian Empire by the members of the Society. One of the earliest members of the Society, and also arguably the first scientific worker of vertebrates, was Brian Houghton HODGSON (1800–1894). HODGSON originally came to India in 1818 as a Writer in the East India Company, eventually becoming the Resident at the Court of Nepal until 1843. His extensive collections of mammals, birds and reptiles from Nepal, made by several local collectors in his employ, included many new species, and Hodgson wrote no less than 127 papers on the subject of vertebrate zoology (BOSE 1885; SWAN & LEVITON 1962). Apart from the zoological collections, Hodgson, in the manner of biologists of the time, also commissioned local artists to prepare water colours of many of the specimens from life, and 11 of these are at present in the library of The Natural History Museum, London. Theodore Edward CANTOR (1809–1860), a Danish naturalist with the East India Company described some of the species depicted in the HODGSON paintings as new. The snake *Orthriophis hodgsonii* (Günther, 1860), honours Brian Houghton HODGSON.

A need for a formal museum was felt by the Society, as the honorary office bearers could not cope with the steady stream of specimens that were arriving. Finally, in 1840, the Society applied for and received a grant from the Directors of the East India Company for the salary of a permanent Curator. Edward BLYTH (1810–1873), a gifted English naturalist, was hired for the position as the Museum's first Curator, and he was to remain in Calcutta for the next 22 years (ARCHER 1962). BLYTH himself was not a field person, perhaps for want of opportunity, and apart for excursions in the vicinity of Calcutta, and trips to the North West Province (including Lucknow, Kanpur, Allahabad and Benaras), Khulna and several to Burma, essentially remained based in Calcutta and built up a large network of contacts through correspondence. These included British Residents or other administrators based in Kathmandu (Hodgson), Burma (Arthur Purves PHAYRE, 1812–1885), Ceylon (Edward Fredric KELAART, 1819–1860), and the Andaman Islands (Robert Francis TYTLER, ?–1916). Major herpetological contributions of BLYTH included his monthly notes that were published nearly uninterrupted for 20 long years in the Proceedings of the Society, that contained species descriptions. Given the fact that he did not have access to the types of many of the species then being described by GRAY and GÜNTHER in London, it is remarkable that many of BLYTH's novelties are still valid. Biographies of BLYTH can be found in ARCHER (1962), GROTE (1875) and GELDART (1884). Grote (1875) wrote an introduction to BLYTH in

the latter's posthumously published monograph on the Burmese mammals and birds that carries a rare hand-coloured portrait of the author.

Edward BLYTH's influence on Charles DARWIN (1809–1882) is well documented (EISELEY 1959; BEDDALL 1972; 1973), and DARWIN frequently quoted the Calcutta curator as an "excellent authority", as did other leading biologists of the day, including Richard OWEN (1804–1892) and John Edward GRAY (1800–1875), who exploited Blyth to further their own research (BRANDON-JONES 1995). In 1835, when only 25 years old, BLYTH wrote a paper in the *Magazine of Natural History* that discusses natural selection and evolution, nine years before DARWIN read his manuscript to Joseph Dalton HOOKER (1809–1882) (GELDART 1884).

Local naturalists at the time published in the *Asiatick Researches* and the *Calcutta Journal of Natural History*, which were to be superseded by two regular publications of the Society – the *Journal* (started in March 1832, the old series continuing until 1904; CHAUDHURI 1956), and the *Proceedings* in January 1865 (which were issued monthly till December 1904). Numerous new taxa were described, some in the form of brief notes within monthly meeting notices. Collections came to the Museum not only from members, but also various Boundary Commissions, with which naturalists were invariably attached. Thus, naturalists from the Asiatic Society of Bengal or the Indian Museum, visited such far off places such as the Pamirs, the Afghan-Baluch border, and Persia. ALCOCK (1898); ALCOCK & FINN (1897) and BLANFORD (1876), reported on the herpetological works resulting from such Commissions. Expeditions to many remote regions in tropical and temperature regions of Asia (Yarkand, Abor Hills, Yunnan and the Mergui Archipelago), were also sources of material, and were reported on by ANDERSON (1879, 1889) and ANNANDALE (1912a, 1912b). The life and works of several prominent naturalists of the time who were associated with the Museum of the Asiatic Society of Bengal, or its successor, the Indian Museum, as either staff or Society members, are described below.

Colonel Richard Henry BEDDOME (1830–1911) entered the Indian Army in 1848. His primary interest was, however, in natural history, and in 1857, when the Madras Forestry Service was established, he became Chief Assistant to the Conservator, whom he succeeded in 1867. Besides his major botanical treatises, BEDDOME wrote lengthy papers on the herpetofauna of both the Western and Eastern Ghats of peninsular India, describing many new species, especially of uropeltids and lizards (e.g., BEDDOME 1862, 1863, 1867, 1870a, 1870b, 1886). Biographies of Beddome can be found in SMITH (1931, 1940).

Already well known for his two volumes on the Indian mammals and birds, Thomas Claverhill JERDON (1811–1872), a member of the Asiatic Society, was an important contributor to herpetology. JERDON made collections from all over India, the most important being made on expeditions to the Himalayas and the Khasi Hills of what was then Assam. JERDON's important works include a series of two papers that deal with his extensive collections from India, published in the *Journal of the Asiatic Society* in 1853 (1853a, 1853b), and an 1870 paper describing many new species of amphibians and reptiles, most presumably collected personally, and hence natural history information on many were provided. The major synthesis on reptiles, planned in collaboration with Albert GÜNTHER of the British Museum, where most of JERDON's specimens are deposited, proceeded as far as the genus *Tropidonotus* Kuhl, 1824, and was discontinued after JERDON's untimely death. It was left to GÜNTHER to describe the new species from JERDON's last expedition, including a new crotalid, *Trimeresurus* (now *Protobothrops* Hoge & Romano-Hoge, 1983) *jerdonii* (Günther, 1875). GÜNTHER (1875), however, commented that JERDON trusted his memory regarding collection localities, and did not always label his specimens, which left many without locality data.

Lieutenant-Colonel Edward Fredrick KELAART (1819–1860), Army Staff Surgeon, an important worker in Sri Lankan herpetology, was born of Dutch extraction in Colombo. KELAART studied medicine in England. Between 1852–1854, he produced *Prodromus Faunae Zeylanicae*, in two parts, which are now scarce volumes (the first was reprinted by the Wildlife Heritage Trust of Sri Lanka in 1998), that described the fauna of the island nation. Some of KELAART's herpetological specimens are in the Natural History Museum, London, others in the Zoological Survey of India. However, the types of a number of his new species are at present unlocated. Kelaart was in contact with BLYTH and Andrew SMITH (1797–1872), among others, but his full time commitment to the Army probably left him with little time to visit museums and compare specimens. Nonetheless, his *Prodromus* was to remain essential reading on Sri Lankan vertebrates for many decades. An essay on the life and work of Kelaart can be found in PETHIYAGODA & MANAMENDRACHCHI (1997).

The passing of the Museum Act in 1866 made possible the transfer of the Museum of the Asiatic Society to the hands of the British India Government (FERMOR 1936), thereby ensuring the preservation of its holdings for posterity. The responsibility of the collections maintained by Blyth fell on John ANDERSON (1833–1900), who was hired from England to be the first Supervisor of the Indian Museum. ANDERSON's first publication after joining the Museum was in 1871. It listed the reptile

accessions of the Indian Museum between 1865–1870, and contained the descriptions of numerous new species. ANDERSON was an indefatigable field worker and museum curator and administrator, which is reflected by his published output and the large number of long distance expeditions he took part in. One of his remarkable discoveries was made in the flooded ricefields above Nanting and the subtemperate valleys of Momi and Hotha, during one of the two expeditions to Yunnan in south-western China (where he was the official naturalist as well as Medical Officer) – a new genus (*Tylototriton* Anderson, 1871) and a new species (*T. verrucosus* Anderson, 1871) of newt. The two Yunnan Expeditions (1868–1869 and 1874–1875), despite their logistic and political problems, led to ANDERSON's finest work – the 1878 (published in 1879) monograph on the vertebrate fauna of the Upper Burma-Yunnan region, including fine water colors of turtles. ANDERSON's life and work have been traced by LEVITON & ALDRICH (1982) and BOULENGER (1905).

William THEOBALD (1829–1908), a staff member of the Geological Survey of India, is remembered for his work in both herpetology and malacology of India and Burma. While on an official visit to Calcutta from Rangoon, THEOBALD offered his services to John ANDERSON, to compile a catalogue of the herpetological holdings of the Museum in Calcutta. The manuscript was published as an extra number of the Journal of the Society in 1868. While THEOBALD followed the then recent work of GÜNTHER (1864), he made several radical changes in the higher level classification, such as placing Xenopeltidae with the boids, and establishing the Family Geoemydidae. Theobald described numerous novelties, including the genus *Blythia* Theobald, 1868. Eight years later, THEOBALD (1876) published an expanded version of his catalogue. His access to the Indian Museum material (which had by that time become a major repository for material from all over Asia) and a first hand knowledge of a partially-shared fauna (that of Burma), permitted a greater understanding of the fauna than that of many of his predecessors. This is readily evident from the identification keys that he devised (the first in the history of south Asian herpetology), using simple characteristics, such as colour, scale counts and gross morphology. Acutely aware of the shortcomings of his work, due, in part, to the non-availability of critical literature, THEOBALD's monograph was written, by his own admission, "at odd hours snatched from other duties, whilst waiting may be for a break in the weather to march, or whilst better men are busy saying their prayers". In Burma, THEOBALD's enthusiasm to catch the king cobra, *Ophiophagus hannah*, was not shared by the locals, and in retrospect, he admitted to being foolhardy, but that "one does not stop to weigh consequences when a fine specimen is to be secured".

The Czech geologist-natural historian, Ferdinand STOLICZKA (1838–1874), was appointed palaeontologist with the Geological Survey of India in 1863. An energetic field worker, he collected vertebrates and molluscs extensively, from Simla to Rupshu and the Indus Valley, including Spiti, Cutch, Darjeeling, and while on holiday, visited the then remote Andaman and Nicobar Islands. Stoliczka also collected from Akyab, Moulmein and Rangoon in Burma, Penang and Singapore in Malaya, and was the official Naturalist with the Second Mission to Yarkand, in central Asia. These truly remote regions offered great challenges ("Hunger, thirst, and cold are daily companions", wrote Stoliczka in a letter in 1864; KOLMAS 1982: 7), and it is thus not surprising that several of the species described by him have not been found since their original discovery. STOLICZKA's numerous papers were published in the *Proceedings and Journal of the Asiatic Society* (1871a, 1871b, 1872a, 1872b, 1872c, 1872d, 1873). The great explorer passed away from overexhaustion on the return leg of the journey from Yarkand, and was buried in Leh, in Ladakh. A biography and a list of published works and reports of Stoliczka can be found in KOLMAS (1982).

William Thomas BLANFORD (1832–1905) was an active collector, writing major works not only vertebrates, but also on molluscs. Natural history, however, was not his profession: BLANFORD joined the Geological Survey of India in 1845, and wrote several important works on his special subject. Besides India, Burma, and the Tibet Frontier, he also collected in Africa, and in fact, spend so much of his time in the field away from Calcutta that he could accept the offer of Vice-President of the Asiatic Society only in 1877, and between 1878–1879, was the President of the Society. As a field biologist, BLANFORD's papers were full of natural history trivia. Because of the passing away of Ferdinand STOLICZKA during the Second Yarkand Expedition, it was left to BLANFORD to compile the report of the expedition, which he did in the *Proceedings and Journal of the Asiatic Society* in 1875 and 1876. He also authored the zoological and geological results of the Persian Boundary Commission, 1870–1872, and was instrumental in convincing the Secretary of State for India of the need to start a series of volumes known as the *Fauna of India*, of which he was editor of the first four volumes (KINNEAR 1953).

Anderson was succeeded as Supervisor of the Indian Museum by Lieutenant-Colonel Alfred William ALCOCK (1859–1933), whose primary interest in the natural sciences was marine biology, although he also reported on the zoology of the Pamir Boundary Commission and on the reptiles of the Afghan-Baluch Commission of 1895 (ALCOCK 1897, 1898).

Various other collectors visited the region in the middle to latter part of the 1800s, for the purpose of acquiring zoological specimens for museums in Europe and the US. Prominent among them is William Temple HORNADAY (1854–1937), who spent time collecting in India and Sri Lanka in 1876, before proceeding to the Malay Peninsula and Borneo (HORNADAY 1885). HORNADAY's collection was sold to various museums in the United States. For instance, gharials, *Gavialis gangeticus*, collected by him from the "Jumna River" are now with the United States National Museum (USNM 211272) and the Museum of Comparative Zoology at Harvard University (MCZ 161013 and 33950). An account of the life of this animal-collector-turned-conservationist is in GULLICK (1993). Another American collector at the time was Reverend M. M. CARLETON (?–?), whose herpetological activities were apparently confined to the Punjab region of northern India, between 1871–1880. CARLETON's significant collection, comprising 230 specimens representing 39 species, also came to the Museum of Comparative Zoology, and was worked on by Thomas BARBOUR (1908), who described *Glauconia carltoni* Barbour, 1908, at present synonymous with *Leptotyphlops blanfordii* (Boulenger, 1890), and especially by CONSTABLE (1949).

Between 1854–1858, the brothers Hermann Alfred Rudolph (1826–1882), Adolphe (1829–1857) and Robert (?–?) VON SCHLAGINTWEIT conducted a scientific expedition to "India and High Asia". Their herpetological collection, numbering 118 specimens was donated to the British Museum, London, and was worked on by GÜNTHER (1860), who reported several new species from Simla, Garhwal, Ladak and Sikkim. Also in India (1816–1820) and Sri Lanka (1820–1821) was Jean-Baptiste-Louis-Claude-Théodore LESCHENAULT (1773–1826), who collected many new species of reptiles that were to be described by workers at the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. A list of LESCHENAULT's writing is in JEANDET (1883), and he appears not to have described any new herpetological taxa himself. The manuscripts of this early French naturalist, two of which contain substantial accounts of herpetological observations made in India and Sri Lanka, are extant in the Bibliothèque Centrale, of the Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris. Another Frenchman who collected in India was Jean-Jacques DUSSUMIER (1792–1883), a trader-shipowner in the French mercantile marine, who collected specimens from many ports of call, all of which were eventually donated to the museum in Paris (KINNEAR 1953). *Draco dussumieri* Duméril & Bibron, 1837, honours the man, about whom little else is known.

A major contribution to the study of snakes in India was made by Joseph FAYRER (1824–1907), an army physician with the British East India Company, who saw ac-

tion during the Sepoy Mutiny, the first uprising by nationalist Indians against the British, in 1857. FAYRER was responsible for the folio volume *Thanatophidia of India*, published in two editions in 1872 and 1874. FAYRER's careful study of the venom apparatus of snakes and his experiments with their venom helped improve treatment of snake-bite, and he was the first to draw attention to the differences in the nature of bites between elapids and vipers.

Although he never collected or otherwise worked in the region, Malcolm Arthur SMITH (1875–1958) is an important contributor to the herpetology of south Asia. Between 1914 and 1957, Smith published 128 papers and monographs, besides a number of reviews and obituary notices, many of which were relevant to the herpetology of this region (see bibliography in AHRENFELDT 1959). His three volume *Fauna of British India* series on Reptilia and Batrachia (published between 1931 and 1943), covering "Testudines and Crocodylia" (Volume I; 1931), "Sauria" (Volume II; 1935) and "Serpentes" (Volume III; 1943) is still essential reading in herpetology. The Amphibia was not dealt with. SMITH examined the collection of the British Museum and the entire collection of types belonging to the Indian Museum and that of the Bombay Natural History Society were sent to him on loan. SMITH's knowledge of the Indian herpetofauna was thus based on museum study, and he expanded the geographic coverage of the *Fauna* to cover the entire Indo-Chinese region, areas he was most familiar with, on account of his long professional stint as a physician in Thailand (see SMITH 1957). SMITH (1952) also wrote the history of herpetology in India, from the time of Patrick RUSSELL to his own.

Frank WALL (1868–1950), a member of the Indian Medical Service, serving in India as well as Ceylon and Burma, distinguished himself in the study of snakes. WALL's remarkable herpetological career included a large number of papers, starting with a note in 1898 on the water snake, *Enhydryis sieboldii* Schlegel, 1837. His most significant works were a monograph of the sea-snakes (1909), one on the snakes of Sri Lanka (1921), and a semi-popular account of the venomous land snakes of British India and Sri Lanka (1928). In all, WALL wrote 219 papers, pamphlets and books during his long service in India (listed by CAMPDEN-MAIN 1969). Ever a populariser, he published, between 1905 and 1919, a series of 29 papers on the common Indian snakes in the *Journal of the Bombay Natural History Society*, with valuable notes on the natural history, and illustrated with fine coloured plates. Most of WALL's snake types are extant in the Natural History Museum, London, the Museum of the Bombay Natural History Society and the Zoological Survey of India (SMITH 1931: 13; DAS & CHATURVEDI 1998; DAS et al. 1998).

The contributions of Western herpetologists, other than the British or those working with the Imperial Institutions, to the herpetology of southern Asia during this period can only be briefly described. The French contribution in the region did not match their efforts in the French colonies in Indo-China, but deserves mention. Paul CHABANAUD (1876–1959), a Correspondant of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, produced a 13 page report in 1922 of a collection of amphibians and reptiles made by the French collector Guy BABULT (?–?) in 1914 in the Central Province of India and the eastern Himalayas. The work included 128 species, comprising 21 amphibians and 107 reptiles. In 1928, the Swiss herpetologist, Jean ROUX (1876–1939) reported on a herpetological collection made by the Muséum d'Histoire Naturelle, Geneva, between 1926–27 that included the rare microhylid frog endemic to the Western Ghats, *Melanobatrachus indicus* BEDDOME, 1878 (see ROUX 1928).

Directly instrumental in the founding of the Zoological Survey of India in 1916 (see SEWELL 1932, for a history of its founding) was Thomas Nelson ANNANDALE (1876–1924), who came to India in 1904 as Deputy Superintendent of the Indian Museum. ANNANDALE helped initiate both the Records and Memoirs of the Indian Museum. Perhaps the region's first limnologist, ANNANDALE did extensive work on the ecology of Asian lakes, such as the Chilka and Logtak in India, Inle in Burma, the Sea of Galilee in Jordan, Hamun-i-Helmand in Seistan (at the Baluchistan-Persia border), and others in Peninsular Malaysia, China and Japan. He also described numerous taxa of amphibians and reptiles from all over India, besides Kuwait, Bangladesh, Nepal, Pakistan, Burma, China, Borneo and Java. The heavy work of administration of his new organisation (in addition to the Anthropological Survey of India, which he also helped found), which he was responsible in placing as an Imperial Department, at par with the long-established Geological Survey of India, did not stop his field work, and ANNANDALE participated in expeditions in the Malay Peninsula, Java, Palestine, China, Morocco and Japan. He died of malaria at the age of 48. Accounts of the life and works of ANNANDALE can be found in KEMP (1925) and SEWELL (1950).

7. POST-WORLD WAR II

The post-independence era marked the beginning of a period of great decline in field research in general. Countries in south Asia had the daunting task of nation-building, and resources for development of natural science were limited. Contributions to the subject for the next half a century failed to match those made earlier in their importance, and many were isolated descriptions, miscellaneous observations on natural history of the more abundant species, and basic studies of morphology

and physiology. For reptiles, workers continue to use the *Fauna of British India* series by Malcolm SMITH, published between 1931–1943, while the only comprehensive volume for the amphibians is the one in the earlier series by George BOULENGER in 1890.

Despite these constraints, individuals of several institutions, such as the Zoological Survey of India, the Pakistan Museum of Natural History and the Bombay Natural History Society explored some of the remotest parts of the region, including the Nicobar Archipelago, eastern Arunachal Pradesh, at its border with Myanmar, the forested hill range of the Western Ghats, and the remote Balochistan region, turning up new species or new records of what were considered extralimital species.

Substantial work was conducted in Sri Lanka (then Ceylon) after World War II by one man—Paulus Edward Pieris DERANIYAGALA (1900–1973), the country's most well respected zoologist and a product of both Cambridge and Harvard. DERANIYAGALA was Director of the National Museum at Colombo between 1939–1963, and published extensively on such subjects as anthropology, archaeology, sociology and palaeontology. Perhaps his most important herpetological work is on the crocodylians and turtles of Sri Lanka, entitled *The tetrapod reptiles of Ceylon*. Vol. 1, published in 1939. His set of two volumes on herpetology in the *Colored Atlas* series (Vol. 1: fish; Vol. 2: Tetrapod reptiles, including crocodylians, turtles and lizards; and Vol. 3: Snakes), published between 1953–1955 by the Colombo Museum, are landmarks in the history of natural history of Sri Lanka. Each volume was profusely illustrated with the author's own water colours (although some would argue that these are more artistic renderings than reliable aids to identification). DERANIYAGALA described a total of 51 species and subspecies of reptiles, both living and fossil. An account of the life and herpetological publications of the Sri Lankan naturalist is in DAS & DE SILVA (1996).

The contribution of overseas specialists to the growth of the subject in the subcontinent in the last few decades have been significant. The list includes Edward Harrison TAYLOR (1889–1978), whose contributions to the herpetology of Ceylon were mostly published in a series of large papers in the *University of Kansas Science Bulletin* (e.g., TAYLOR 1947; 1950a; 1950b; 1953), and included many new species. For instance, from a single site, "12 miles north of Trincomalee", TAYLOR collected five new species of the genus *Typhlops* Oppel, 1811 (*Typhlops lankaensis* Taylor, 1947, *T. malcolmi* Taylor, 1947, *T. tenebrarum* Taylor, 1947, *T. veddae* Taylor, 1947 and *T. violaceus* Taylor, 1947), all of which are considered valid at present (MCDIARMID et al. 1999). Among other more recent European contributors is Robert Friedrich Wilhelm MERTENS (1894–1975), Cu-

rator of the Senckenberg Museum in Frankfurt am Main. Mertens produced a long series of papers on the herpetology of Pakistan, including important ones published in 1969, and supplemented with those in 1970, 1971 and 1974 describing many new taxa, based on field work conducted in 1952. The sole Hungarian contributor to the herpetology of south Asia is Lajos (= Ludwig) MÉHELY (1862–1952/53), who, in 1897, published an important 16 page paper in *Természetrajzi Füzetek* on the herpetofauna of Sri Lanka. Sherman MINTON's (1919–1999) most important work on the region includes an illustrated key published in 1962 and a 1966 monograph that formed an issue of the *Bulletin of the American Museum of Natural History*, in which he gave an account of the herpetofauna of Pakistan. Since the 1970s, a number of workers, local and foreign, have worked in several countries of south Asia, particularly Pakistan, Sri Lanka and Nepal.

Explorations of the remaining wilderness areas of southern Asia are at present under threat of cessation, as systematic research and museum collections are not actively supported by local governments, as a result of a combination of a lethargic bureaucracy, scarcity of resources, scientific mediocrity, and restrictive legislation regulating access to natural resources. As the world enters the new millennium, human needs are greater than ever before, and probably never in the history of south Asia has the need to understand and protect its living resources been greater.

Acknowledgements. I am indebted to a large number of colleague, who provided publications, ideas and comments relevant to the preparation of this essay. These include: Kraig Adler, Aaron Bauer, Edouard-Raoul Brygoo, Patrick David, Harish Gaonkar, David Jones, Mohammed Sharif Khan, Colin J. McCarthy, Rohan Pethiyagoda, José Rosado, Van Wallach, and George Zug. Manuscript preparation was supported by Universiti Malaysia Sarawak and I thank Prof. Ghazally Ismail, Fatimah Abang, Andrew Alek Tuen and my other colleagues for support.

LITERATURE

- ADLER, K. (1989): Herpetologists of the past. pp: 5–141 in: ADLER, K. (ed.) Contributions to the history of herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio.
- AHRENFELDT, R. H. (1959): Bibliography of the works of Malcolm Arthur Smith. *British Journal of Herpetology* **2**: 141–148.
- ALCOCK, A. W. & FINN, F. ("1896" 1897): An account of the Reptilia collected by Dr. F. P. Maynard, Captian A. H. McMahan, C.I.E., and the members of the Afghan-Baluch Boundary Commission of 1896. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* **65**: 550–567.
- ALCOCK, A. W. ("1897" 1898): Report upon the natural history of the Pamir Boundary Commission. pp: 55–99 in: GERARD, M. G. HOLDICH, T. H., WAHAB, R. A. & ALCOCK, A. W. Report on the proceedings of the Pamir Boundary Commission. Government Printing, Calcutta. ii + 99 pp., 39 plates, 3 folding maps.
- ALI, S. (1927): The Moghul emperors of India as naturalists and sportsmen. *Journal of the Bombay Natural History Society* **37**: 264–273.
- ANDERSON, J. (1871): A list of the reptilian accession to the Indian Museum, Calcutta, from 1865 to 1870, with a description of some new species. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* **40**: 12–38.
- ANDERSON, J. ("1878" 1879): Anatomical and zoological researches: comprising an account of the zoological results of the two expeditions to western Yunnan in 1868 and 1875; and a monograph of the two cetacean genera, *Platanista* and *Orcella*, 2 Vols. Bernard Quaritch, London. xxv + 984 pp., general index; corrigenda, pls. I–LXXXI, 1–29 pp.
- ANDERSON, J. (1889): Report on the mammals, reptiles, and batrachians, chiefly from the Mergui Archipelago, collected for the Trustees of the Indian Museum. In: Fauna of Mergui. *Journal of the Linnean Society, London* **21**: 331–350.
- ANNANDALE, N. (1908): The retirement of Lieutenant-Colonel Alcock. *Records of the Indian Museum* **2**: 1–3.
- ANNANDALE, N. (1912a): Batrachia. In: Zoological results of the Abor Expedition, 1911–12. *Records of the Indian Museum* **8**: 7–36, [3], pls. II–IV.
- ANNANDALE, N. (1912b): Reptilia. In: Zoological results of the Abor Expedition, 1911–12. *Records of the Indian Museum* **8**: 37–58, pl. V.
- ARCHER, M. (1962): Natural history drawings in the India Office Library. Her Majesty's Stationary Office Library, London. ix + 116 pp., 25 pls.
- BARBOUR, R. (1908): Some new reptiles and amphibians. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College* **51**: 315–325.
- BASTIN, J. (1981): Letters of Sir Stamford Raffles to Nathaniel Wallich 1819–1824. Malaysian Branch Royal Asiatic Society, Kuala Lumpur. 73 pp.
- BAUER, A. M. (1998): South Asian herpetological specimens of historical note in the Zoological Museum, Berlin. *Hamadryad* **24**: 133–149.
- BAUER, A. M., GÜNTHER, R. & KLIPFEL, M. (1995): The herpetological contributions of Wilhelm C. H. PETERS (1815–1883). Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York. 714 pp.
- BEDDALL, B. G. (1972): Wallace, Darwin, and Edward Blyth: further notes on the development of evolution theory. *Journal of the History of Biology* **5**: 153–158.
- BEDDALL, B. G. (1973): "Notes for Mr. Darwin": letters to Charles Darwin from Edward Blyth at Calcutta: a study in the process of discovery. *Journal of the History of Biology* **6**: 69–95.
- BEDDOME, R. H. (1862): Notes upon the land and freshwater snakes of the Madras Presidency. *Madras Quarterly Journal of Medical Science* **5**: 1–31, Pl. 1–2.
- BEDDOME, R. H. (1863): Descriptions of new species of the family Uropeltidae from southern India, with notes on other little-known species. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1863**: 225–229, pls. XXV–XXX.
- BEDDOME, R. H. (1867): Descriptions and figures of five new snakes from the Madras Presidency. *Madras Quarterly Journal of Medical Science* **21**: 14–16.

- BEDDOME, R. H. (1870a): Descriptions of some new lizards from the Madras Presidency. *Madras Monthly Journal of Medical Science* **1**: 30–35.
- BEDDOME, R. H. (1870b): Descriptions of new reptiles from the Madras Presidency. *Madras Monthly Journal of Medical Science* **1**: 169–176.
- BEDDOME, R. H. (1886): An account of the earth-snakes of the peninsula of India and Ceylon. *Annals and Magazine of Natural History* (5)**17**: 3–33.
- BERLIN, B. (1992): *Ethnobiological classification: principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. xvii + [1] + 335 pp.
- BLANFORD, W. T. (1875): List of Reptilia and Amphibia collected by the late Dr. Stoliczka in Kashmir, Ladák, Eastern Turkestan and Wakhán, with descriptions of new species. *Proceedings of the Asiatic Society of Bengal* **1875**: 201–202.
- BLANFORD, W. T. ("1875" 1876): List of Reptilia and Amphibia collected by the late Dr. Stoliczka in Kashmir, Ladák, Eastern Turkestan and Wakhán, with descriptions of new species. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* **44**: 191–196.
- BLANFORD, W. T. (1876): *Eastern Persia: an account of the journeys of the Persian Boundary Commission 1870–71–72. Vol. II. The Zoology and Geology*. MacMillan and Co., London. 516 pp., 28 pls., 1 folding map.
- BLOOMFIELD, M. (1908): *The religion of the Veda. The ancient religion of India (from the Rig-Veda to Upanishads)*. G. P. Putnam's Sons, New York. 300 pp.
- BLYTH, E. (1835): An attempt to classify the 'varieties of animals', with observations on the marked seasonal and other changes which naturally take place in various British species, and which do not constitute varieties. *Magazine of Natural History* **8**: 40–53.
- BOSE, P. N. (1885): Centenary review of the Asiatic Society of Bengal from 1784–1883. Part III. *Natural Science*. Asiatic Society of Bengal, Calcutta. Errata + 109 + xcvi pp.
- BOULENGER, G. A. (1890): *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Reptilia and Batrachia*. Taylor and Francis, London. xviii + 541 pp.
- BOULENGER, G. A. (1905): John Anderson, 1833–1900 (Obituary). *Proceedings of the Royal Society of London* **75**: 113–116.
- BRANDON-JONES, C. (1995): Long gone and forgotten: reassessing the life and career of Edward Blyth, zoologist. *Archives of Natural History* **22**: 91–95.
- BURKHILL, I. H. (1953): Chapters on the history of botany in India. I. From the beginning to the middle of Wallich's service. *Journal of the Bombay Natural History Society* **51**: 846–878, 1 pl.
- CAMPDEN-MAIN, S. (1969): Bibliography of the herpetological papers of Frank Wall (1868–1950). 1898–1928. *Smithsonian Herpetological Information Service* (16): 1–7.
- CANNON, G. (1960): The literary place of Sir William Jones (1746–1794). *Journal of the Asiatic Society of Bengal (new series)* **2**: 47–61.
- CHABANAUD, P. (1922): *Mission Guy Babault dans les Provinces Centrales de l'Inde et dans région Occidentale de l'Himalaya 1914. Résultats Scientifiques. Reptiles et Batrachiens*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 13 pp., captions, 2 pls., 1 table.
- CHAUDHURI, S. (1956): Index to the publications of the Asiatic Society 1788–1953. Asiatic Society of Bengal, Calcutta. xiii + 336 pp.
- CONSTABLE, J. D. (1949): Reptiles from the Indian Peninsula in the Museum of Comparative Zoölogy. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy* **103**: 59–160.
- COWAN C. F. (1975): Horsfield, Moore, and the Catalogues of the East India Company Museum. *Journal of the Society for the Bibliography of Natural History* **7**: 273–284.
- DAS, I. (1998): The serpent's tongue. A contribution to the ethnoherpetology of India and adjacent countries. Edition Chimaira, Frankfurt am Main. 122 pp.
- DAS, I. (2000): *Anguis melanostictus* Schneider, 1801, a valid species of *Barkudia* (Sauria: Scincidae) from southeastern India. *Asiatic Herpetological Research* **8**: 13–17.
- DAS, I. & CHATURVEDI, N. (1998): Catalogue of herpetological types in the collection of the Bombay Natural History Society. *Hamadryad* **23**: 150–156.
- DAS, I., DATTAGUPTA, B. & GAYEN, N. C. (1998): History and catalogue of reptile types in the collection of the Zoological Survey of India. *Journal of South Asian Natural History* **3**: 121–172.
- DAS, I. & DE SILVA, A. (1996): A directory of herpetologists in south Asia. Amphibia and Reptile Research Organisation of Sri Lanka, Peradeniya. 48 pp.
- DAUDIN, F.-M. (1803): *Histoire naturelle, générale et particulière des Reptiles; ouvrage faisant suite à l'Histoire Naturelle générale et particulière, composée par Laclec de Buffon, et rédigée par C. S. Sonnini, membre de plusieurs Sociétés savantes*. Vol. 6. F. Dufart, Paris. 447 pp.
- DAWSON, W. R. (1946): On the history of Gray and Hardwicke's Illustrations of Indian Zoology, and some biographical notes on General Hardwicke. *Journal of the Society for the Bibliography of Natural History* **2**: 55–69.
- DERANIYAGALA, P. E. P. (1939): *The tetrapod reptiles of Ceylon. Vol. 1. Testudines and Crocodylians*. Dulau and Co., London. xxxii + 412 pp., pls. I–XXIII.
- DERANIYAGALA, P. E. P. (1953): A colored atlas of some vertebrates from Ceylon. Volume Two. Ceylon National Museums, Colombo. vii + captions to plates, 35 pls, [3] + 101 pp.
- DERANIYAGALA, P. E. P. (1955): A colored atlas of some vertebrates from Ceylon. Volume Three. Ceylon National Museums, Colombo. correction slip + vii + [2], 49 pls., [6] + 121 pp.
- DIAMOND, J. M. (1966): Zoological classification system of a primitive people. *Science* **151**: 1102–1104.
- EISELEY, L. C. (1959): Charles Darwin, Edward Blyth, and the theory of natural selection. *Proceedings of the American Philosophical Society* **103**(1): 94–158.
- FAYRER, J. (1872): *The Thanatophidia of India, being a description of the venomous snakes of the Indian Peninsula, with an account of the influence of their poison on life and a series of experiments*. J. & A. Churchill, London. 156 pp + 31 pls. [Second edition 1874].
- FERMOR, L. L. (1936): Annual address, 1934–35. The development of scientific research in India to the end of the Nineteenth Century. *Yearbook of the Asiatic Society of Bengal* **1**: 9–22.

- FRENCH, R. (1994): Ancient natural history. Histories of nature. Routledge, London and New York. xxii + 357 pp.
- GADGIL, M. & GUHA, R. (1995): Ecology and equity. The use and abuse of nature in contemporary India. Penguin Books, New Delhi. xi + 213 pp.
- GANS, C. (1955): Localities of the herpetological collections made during the "Novara Reise". *Annals of the Carnegie Museum* **33**: 275–285.
- GELDART, H. D. (1884): Notes on the life and writings of Edward Blyth. *Transactions of the Norfolk and Norwich Natural History Society* **3**: 38–46.
- GHILDIAL-SHARMA, V. & SHARMA, R. C. (1989): Classification of animals in ancient India. *Journal of the Asiatic Society, Calcutta* **31**: 45–55.
- GOULD, S. J. (1979): A quahog is a quahog. *Natural History* **88**: 18–26.
- GRAY, J. E. (1830): Prospectus (for 'Illustrations of Indian Zoology', reprinted on the cover of each part.). Treuttel, Wurtz, Treuttel Jr., & Richter, London.
- GRAY, J. E. (1830–1832): Illustrations of Indian zoology, chiefly selected from the collections of Major-General Hardwicke. Vol. 1 (Parts I–X). Treuttel, Wurtz, Treuttel Jr., & Richter, London. [1] + [2] pp., 12 pls.
- GROTE, A. (1875): Introduction. in: Catalogue of mammals & birds of Burma by the late E. Blyth. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* **44** (extra number 2): iii–xxiv.
- GROVE, R. (1998): Indigenous knowledge and the significance of south-west India for Portuguese and Dutch constructions of tropical nature. pp: 187–209 in: GROVE, R. H. DAMODARAN, V. & SANGWAN, S. (eds.) *Nature & the Orient. The environmental history of south and southeast Asia*. Oxford University Press, New Delhi.
- GÜNTHER, A. C. L. (1860): Contribution to a knowledge of the reptiles of the Himalaya Mountains. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1860**: 148–175, pls. XXV–XXVII.
- GÜNTHER, A. C. L. (1864): The reptiles of British India. Ray Society, London. xxvii + 452 pp., pls. I–XXVI. [Reprinted, no date (ca. 1982), Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi, Bombay and Calcutta].
- GÜNTHER, A. C. L. (1875): Second report on collections of Indian reptiles obtained by the British Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1875**: 224–235, pls. XXX–XXXIV.
- HAWGOOD, B. J. (1994): The life and viper of Dr. Patrick Russell MD FRS (1727–1805): physician and naturalist. *Toxicon* **32**: 1295–1304.
- HORNADAY, W. T. (1885): Two years in the jungle. The experiences of a hunter and naturalist in India, Ceylon, the Malay Peninsula and Borneo. Charles Scribner's Sons, New York. 510 pp., 50 pls., 2 folding maps.
- HUGHES, J. D. (1998): Early ecological knowledge of India from Alexander and Aristotle to Aelian. pp: 70–86. GROVE, R. H. DAMODARAN, V. & SANGWAN, S. (eds.) *Nature & the Orient. The environmental history of south and southeast Asia*. Oxford University Press, New Delhi.
- JAHANGIR, Emperor of India. (ca. 1626; English translation 1999): The Jahangirnama: memoirs of JAHANGIR, Translated by W. M. THACKSTON. Freer Gallery of Art, Washington, D.C. 480 pp.
- JEANDET, A. (1883): Notice sur la vie et les travaux de Leschenault de la Tour. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Saône-et-Loire. séance du 23.X.1883*: 1–36.
- JERDON, T. C. (1853a): Catalogue of reptiles inhabiting the Peninsula of India. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* **22**: 462–479.
- JERDON, T. C. (1853b): Catalogue of reptiles inhabiting the Peninsula of India. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* **22**: 522–534.
- JERDON, T. C. (1870): Notes on Indian herpetology. *Proceedings of the Asiatic Society of Bengal* **1870**: 66–85.
- KEAY, J. (1981): India discovered. The recovery of a lost civilization. Harper Collins Publishers, London. 221 pp.
- KEAY, J. (1991): The Honourable Company. A history of the English East India Company. Harper Collins Publishers, London. xx + 475 pp.
- KELAART, E. F. (1852): *Prodromus Faunae Zeylanicae; being contributions to the zoology of Ceylon*. Volume 1. Privately published, Colombo. xxxiii + 197 + 54 + [3] pp.
- KELAART, E. F. (1854): *Prodromus Faunae Zeylanicae; being contributions to the zoology of Ceylon*. Volume 2, Part 1. Privately published, Colombo. 23 + 31 + xvi pp.
- KEMP, S. (1925): Nelson ANNANDALE 1876–1924. *Records of the Indian Museum* **27**: 1–28.
- KINNEAR, N. B. (1925): The dates of publication of the plates of the birds in Gray and Hardwicke's 'Illustrations of Indian Zoology', with a short account of General Hardwicke. *Ibis* (12)**1**: 484–489.
- KINNEAR, N. B. (1953): The history of Indian mammalogy and ornithology. *Journal of the Bombay Natural History Society* **50**: 766–778, pls. I–III.
- KOCHHAR, R. (2000): The Vedic people. Their history and geography. Orient Longman, Hyderabad. xiv + 259 pp.
- KOLMAS, J. (1982): Ferdinand Stoliczka (1838–1874): the life and work of the Czech explorer in India and High Asia. *Wiener Studien zur Tibetologie und Buddhismuskunde*. Universität Wien, Vienna. Vol. 9. xi + 58 pp.
- LEVITON, A. E. & ALDRICH, M. L. (1982): John Anderson (1833–1900): a zoologist in the Victorian period. pp: v–xxxv in: ANDERSON, J. *Herpetology of Arabia* [Facsimile Reprint in *Herpetology*]. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Athens, Ohio.
- MCDIARMID, R. W., CAMPBELL, J. A. & TOURÉ, T. A. (1999): Snake species of the world. A taxonomic and geographic reference. Volume 1. The Herpetologists' League, Washington, D.C. xi + 511 pp.
- MÉHELY, L. V. (1897): Zur Herpetologie von Ceylon. *Természetráji Füzetek* **20**: 55–70.
- MERREM, B. (1820): Versuch eines Systems der Amphibien/Tentamen Systematis Amphibiorum. Johann Christian Krieger, Marburg. xv, xv + 188, 188 pp., index, 189–191, 1 pl.
- MERTENS, R. (1969): Die Amphibien und Reptilien West-Pakistans. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart* (197): 1–96.
- MERTENS, R. (1970): Die Amphibien und Reptilien West-Pakistans. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart* (216): 2–5.
- MERTENS, R. (1971): Die Amphibien und Reptilien West-Pakistans. 2. *Senckenbergiana Biologica* **52** (1–2): 7–15.

- MERTENS, R. (1974): Die Amphibien und Reptilien West-Pakistans. 3. Senckenbergiana Biologica **55** (1–3): 35–38.
- MINTON, S. A. (1962): An annotated key to the amphibians and reptiles of Sind and Las Belas, West Pakistan. American Museum Novitates (2081): 1–21.
- MINTON, S. A. (1966): A contribution to the herpetology of West Pakistan. Bulletin of the American Museum of Natural History **134**: 27–184.
- PAEPKE, H.-J. (1993): Zur Entwicklung der Ichthyologie vom 18. bis 20. Jahrhundert in Berlin und zur Rolle von Mitgliedern der Gesellschaft Naturforschender Freunde in diesem Prozeß. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin (N.F.) **32**: 21–30.
- PETHIYAGODA, R. & MANAMENDRA-ARACHCHI, K. (1997): The life and work of Edward Fredric Kelaart. Journal of South Asian Natural History **2**: 217–246.
- RACKHAM, W., JONES, H. S. & EICHOLZ, D. E. (English translation 1967–1971): Pliny, Natural History. Cambridge University Press, Cambridge, MA and London. 10 vols.
- RAO, H. S. (1957): History of our knowledge of the Indian fauna through the ages. Journal of the Bombay Natural History Society **54**: 251–280.
- ROUX, J. (1928): Reptiles et amphibiens de l'Inde meridionale. Revue Suisse de Zoologie **35**: 439–471.
- RUSSELL, P. (1796): An account of Indian serpents collected on the coast of Coromandel; containing descriptions and drawings of each species; together with experiments and remarks on their several poisons. George Nicol, London. viii + 90 pp., pls. I–XLVI.
- RUSSELL, P. (1801–1810): A continuation of an account of Indian serpents; containing descriptions and figures, from specimens and drawings, transmitted from various parts of India, to the Hon. The Court of Directors of the East India Company, and published by their order, under the superintendence of Patrick Russell, M.D.F.R.S. G. and W. Nicol, London. v + 53 + [4] pp., pls. I–XLII.
- SAWYER, F. C. (1953): The dates of issue of J. E. Gray's "Illustrations of Indian Zoology" (London, 1830–1835). Journal of the Society for the Bibliography of Natural History **3**: 48–55.
- SCHNEIDER, J. G. (1799): Historiae Amphibiorum naturalis et literariae. Fasciculus Primus continens *Ranas*, *Calamitas*, *Bufones*, *Salmandras* et *Hydros* in genera et species descriptos notisque suis distinctos. Friederici Frommanni, Jena. xiii + [1] + 264 + [2] pp., pls. 1–2. [Reprinted 1968, A. Asher, Amsterdam].
- SCHNEIDER, J. G. (1801): Historiae Amphibiorum naturalis et literariae. Fasciculus Secundus continens *Crocodilos*, *Scincos*, *Chamaesauras*, *Boas*, *Pseudoboas*, *Elapes*, *Angues*, *Amphisbaenas* et *Caecilias*. Friederici Frommann, Jena. vi + 374 pp., pld. 1–2. [Reprinted 1968, A. Asher, Amsterdam].
- SEWELL, R. B. S. (1932): The Zoological Survey of India. Nature, London **129**: 530–531.
- SEWELL, R. B. S. (1950): Dr. Thomas Nelson Annandale's work in India. Records of the Indian Museum **42**: 173–182.
- SHAW, G. (1802): General zoology or systematic natural history. Vol. 3. Part. 2. Amphibia. G. Kearsley, London. vii + 313–615 (= 303 pp), pls. 87–140. [Reprinted 1999, Facsimile Reprints in Herpetology, Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio. With an introduction by H. M. Smith and P. David. pp: 1–96].
- SHAW, G. & NODDER, F. P. (1796–1797): The naturalist's miscellany; containing accurate and elegant coloured figures of the most curious and beautiful productions of nature; with descriptions in Latin and English in the Linnean manner. To which are added, descriptions more at large, and calculated for general information. Vivarium Naturae, sive Rerum Naturalium variae et vividae Icones, ad ipsam Naturam depictae et descriptae/Naturalist's Miscellany: or coloured figures of natural objects; drawn and described immediately from nature. Vivarium Naturae or the Naturalist's Miscellany. Octavus hunc Naturae Vivarii fasciculus. Nodder & Co., London. [2] + [166] pp.; pl. 255–300.
- SIDHARTH, B. G. (1999): The celestial key to the Vedas. Discovering the origins of the world's oldest civilization. Inner Traditions International, Limited, Rochester, Vermont. [4] + 170 pp.
- SMITH, M. A. (1931): The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Vol. I. Loricata, Testudines. Taylor and Francis, London. xxviii + 185 pp., 2 pls.
- SMITH, M. A. (1935): The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia. Vol. II.–Sauria. Taylor and Francis, London. xiii + 440 pp., 1 pl., 2 folding maps.
- SMITH, M. A. (1940): A facsimile of R. H. Beddome's articles on Indian reptiles 1862–1870. Journal of the Society for the Bibliography of Natural History **1**: 273.
- SMITH, M. A. (1943): The fauna of British India, Ceylon and Burma, including the whole of the Indo-Chinese region. Vol. III. Serpentes. Taylor and Francis, London. xii + 583 pp., 1 map.
- SMITH, M. A. (1952): The history of herpetology in India. Journal of the Bombay Natural History Society **50**: 907–909.
- SMITH, M. A. (1957): A physician at the Court of Siam. Country Life Ltd., London. 164 pp.
- STEINDACHNER, F. (1867a): Zoologischer Theil, Band 1. Amphibien. In: Reise der österreichischen Fregatte Novara um die Erde in der Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Kaiserlich-Königlichen Hof- und Staatsdruckerei. Wien. 70 pp., pl. I–V.
- STEINDACHNER, F. (1867b): Zoologischer Theil, Band 1. Reptilien. In: Reise der österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Kaiserlich-Königlichen Hof- und Staatsdruckerei, Wien. 98 pp., pls. I–III.
- STOLICZKA, F. (1871a): Notes on some Indian and Burmese ophidians. Journal of the Asiatic Society of Bengal **40**: 421–445.
- STOLICZKA, F. (1871b): Notes on new or little known Indian lizards. Proceedings of the Asiatic Society of Bengal **1871**: 192–195.
- STOLICZKA, F. (1872a): Notes on the reptilian and amphibian fauna of Kachh. Proceedings of the Asiatic Society of Bengal **1872**: 71–85.
- STOLICZKA, F. (1872b): Notes on reptiles, collected by Surgeon F. Day in Sind. Proceedings of the Asiatic Society of Bengal **1872**: 85–92.
- STOLICZKA, F. (1872c): Notes on some new species of Reptilia and Amphibia, collected by Dr. W. Waagen in

- North-Western Panjab. Journal of the Asiatic Society of Bengal **1872**: 124–132.
- STOLICZKA, F. (1872d): Notes on various new or little known Indian lizards. Journal of the Asiatic Society of Bengal **41**: 86–116.
- STOLICZKA, F. (1873): Note on some Andamanese and Nicobarese reptiles with descriptions of three species of lizards. Journal of the Asiatic Society of Bengal **42**: 162–169.
- SWAN, L. W. & LEVITON, A. E. (1962): The herpetology of Nepal: a history, check list, and zoogeographical analysis of the herpetofauna. Proceedings of the California Academy of Sciences (4)**32**(6): 103–147.
- TAYLOR, E. H. (1947): Comments on Ceylonese snakes of the genus *Typhlops* with descriptions of new species. University of Kansas Science Bulletin **31**: 283–298.
- TAYLOR, E. H. (1950a): Ceylonese lizards of the family Scincidae. University of Kansas Science Bulletin **33**: 481–518.
- TAYLOR, E. H. (1950b): The snakes of Ceylon. University of Kansas Science Bulletin **33**: 519–603. [Fascicle cover bears the alternative title: 'A brief review of Ceylonese snakes'].
- TAYLOR, E. H. (1953): A review of the lizards of Ceylon. University of Kansas Science Bulletin **35**: 1525–1585.
- TERESI, D. (2002): Lost discoveries. The ancient roots of modern science- from the Babylonians to the Maya. Simon & Schuster, New York. ix + 453 pp.
- THEOBALD, W. (1868): Catalogue of reptiles in the Museum of the Asiatic Society of Bengal, 1866. Journal of the Asiatic Society of Bengal (extra no. 88) **37**: 1–88 + iii pp., 4 pls.
- THEOBALD, W. (1876): Descriptive catalogue of the reptiles of British India. Thacker, Spink and Co., Calcutta. ix + 238 + xxxviii + xiii pp., 6 pls.
- WALL, F. (1909): A monograph of the sea-snakes (Hydrophiinae). Memoirs of the Asiatic Society of Bengal **2**: 169–251.
- WALL, F. (1921): Ophidia Taprobanica or the snakes of Ceylon. H. R. Cottle, Government Printer, Colombo. 1 pl., xxii + 581 pp., 1 map.
- WALL, F. (1928): The poisonous terrestrial snakes of our British Indian dominions (including Ceylon) and how to recognise them. With symptoms of snake poisoning and treatment. Fourth edition. Bombay Natural History Society, Bombay. 167 pp.
- WHEELER, A. (1998): Dates of publication of J. E. Gray's Illustrations of Indian Zoology (1830–1835). Archives of Natural History **25**: 345–354.
- WHITTLE, T. (1970): The plant hunters. Being an examination of collecting with an account of the careers and the methods of a number of those who have searched the world for wild plants. Chilton Book Co., Philadelphia. xiv + 281 pp.
- ZEHIR-ED-DIN MUHAMMED BABUR, Emperor of Hindustan. (ca. 1530 ; English translation 1921): Memoirs of Zehir-Ed-Din Muhammed Babur, Vol. II. Translated by J. LEYDEN and W. ERSKINE and annotated and revised by L. KING. Oxford University Press, London. 471 pp.
- ZHAO, E.-M. & ADLER, K. (1993): Herpetology of China. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio. 522 pp., 48 pls., 1 folding map.

Author's address: Dr. Indraneil DAS, Institute of Biodiversity and Environmental Conservation, Universiti Malaysia Sarawak, 94300 Kota Samarahan, Sarawak, Malaysia. E-mail: idas@ibec.unimas.my

Appendix

In the preceding essay, I have used geographical names as they existed at the time. In this appendix is a list of place names cited in the text (in bold) and their modern-day equivalents.

Akyab: Sittwe, Myanmar. **Assam:** Although there is a modern Indian state by this name, historically, it included what are now the states of Manipur, Meghalaya, Mizoram, Nagaland and Tripura (which, along with Assam and Arunachal Pradesh, are collectively referred to as 'Seven Sisters'). **Bombay:** Mumbai, in Maharashtra State, western India. In historic times, the Bombay Presidency included the State of Baluchistán, Punjab, the princely State of Rájputána, besides the modern state of Maharashtra. **Burma:** Myanmar. **Calcutta:** Kolkata, in West Bengal State, eastern India. **Cawnpur:** Kanpur, in Uttar Pradesh State, northern India. **Central Province:** Madhya Pradesh, in central India. **Ceylon:** Sri Lanka. **Coromandel Coast:** Situated east of the Eastern Ghats, a loose chain of hills, the coast stretches from the mouth of the Krishna River, south to Point Calimere, at the southern point of peninsular India. **Cutch:** Kachchh, in Gujarat State, western India. **Hotha:** Husa (Longchuan Xian), in Yunnan Province, south-eastern China. **Jumna River:** Yamuna River, in Uttar Pradesh, northern India. **Khasi Hills:** A mountain range in the central part of Meghalaya State, north-eastern India. **Ladak:** Ladakh, referred to as 'Kiachha' by the traveller Fa Hien and as 'Mao-lo-Pho' by Hieun Tsang, lies north-east of the Indus River, and comprise the mountain ranges of Ladakh and Karakorum, and also valleys of the upper Indus, in

northern of India and extreme north-eastern Pakistan. Since the cease-fire agreement between India and Pakistan in 1949, southern Ladakh has been a part of Jammu and Kashmir State of northern India, the rest administered by Pakistan. **Madras:** Chennai, in Tamil Nadu State, south-eastern India. Historically, Madras Presidency included the modern day Tamil Nadu State, in addition to five politically dependent states- Travancore, Cochin, Pudukottah, Banganapalli and Sandhúr, and extended from Cape Comorin (Kanyakumari) to Chilka Lake bordering the Bay of Bengal; the western borders touched the Arabian Sea. Also included in the Madras Presidency was the Laccadive (Lakshadweep) Islands. **Malaya:** At present, West (or Peninsular) Malaysia and Republic of Singapore. **Momien:** Tengchong Xian, in Yunnan Province, south-eastern China. **Moulmein:** Mawlamyine, in southern Myanmar. **North East Frontier Agency:** Arunachal Pradesh, in north-eastern India. **Penang:** Pulau Pinang, West (or Peninsular) Malaysia. **Persia:** Iran. **Rangoon:** Yangon, in southern Myanmar. **Saru River:** Saryu River, in north-western India. **Simla:** Shimla, in Himachal Pradesh, northern India. **Tibet:** Xizang Autonomous Region, China. **Tranquebar:** Tarangambadi, in Tamil Nadu State, south-eastern India. **United Provinces:** Uttar Pradesh, in northern India. This is the region of much of India's pre-Muslim and pre-British history, including the epics Ramayana and Mahabharata, and the cradle of the great kingdoms of Ashoka and the Guptas. The United Provinces of Agra and Oudh was formed in 1902, and made an autonomous government in 1937. **Vizagapatam:** Visakhapatnam, in Andhra Pradesh State, south-eastern India. **Yarkand:** Shache, southern Xinjiang Uygur Autonomous Region, western China.

Collecting in the “Land Below the Wind”, Herpetological Explorations of Borneo

Indraneil DAS

Institute of Biodiversity and Environmental Conservation
Universiti Malaysia Sarawak, Malaysia

Abstract. Herpetological explorations and collections from Borneo, including the East Malaysian States of Sarawak and Sabah, as well as the Indonesian Province of Kalimantan, are described. Borneo was far off the commercial trade route of Europe, and consequently, biological explorations of this large tropical island were to commence much later than in other adjacent regions, such as Java and Sumatra. Some of the earliest collectors include James MOTLEY, Alfred Russel WALLACE, Odoardo BECCARI and William Temple HORNADAY. The Sarawak Museum at Kuching has historically played an important role in the exploration of Borneo, and many leading naturalists of the day were based here – Eric MJÖBERG, Robert SHELFORD and Tom HARRISSON. Dutch explorations of their former colony – Kalimantan, commencing from the establishment of the *Natuurkundige Commissie voor Nederlanse Indies* in 1820, have been important, and significant collections from this southern portion of Borneo were reported on by Hermann SCHLEGEL, Salomon MÜLLER, Pieter BLEEKER, Theodorus Willem VAN LIDTH DE JEUDE, Jan Kornelis DE JONG and Leo BRONGERSMA. The continuing new discoveries of amphibians and reptiles in recent years indicate that much remains to be learned about the herpetofauna of Borneo.

Key words. Sarawak, Sabah, Kalimantan, Sarawak Museum, Zoölogisch Museum te Buitenzorg, history of herpetology.

1. INTRODUCTION

The second largest (after New Guinea) tropical island (area ca. 575,000 km²) in the world, Borneo straddles the equator, and thereby receives rainfall spread throughout the year. Mountain ranges extend in a north-east to south-west direction, separating (the once Dutch-held) Kalimantan from the northern former British protectorates of Sarawak, Brunei and British North Borneo (now Sabah). Because of the location of the island south of the area prone to cyclones and hurricanes, Borneo and adjacent regions have been referred to as “Land below the Wind” by seafarers and travellers.

Being far from trade routes to either India or China, Borneo featured poorly in ancient maps of south-east Asia (SUÁREZ 1999) and remained isolated from the western world. Early trading links did exist between coastal regions of northern Borneo and both India and China, as archeological evidence indicates (SAID 1999). In the Sixteenth Century, emissaries of Spain and Portugal reached the shores of the island, and in 1609, there was a brief British interest in the island (HARLOW 1955). However, it was to be the Dutch and the British who were to control the island from the Seventeenth Century till the end of World War II, when Indonesia (in 1949) and Malaysian Borneo (in 1962) gained independence from colonial rule. British interests in the Far East grew primarily to protect commerce (primarily tea, but also silk and ivory) in China in the late 1700s (WRIGHT 1970). The major shipping lanes in the South

China Sea, particularly along south-western Borneo, were prone to piracy, leading to the establishment of Singapore. Independent of the British Crown Government, the English adventurer, James BROOKE arrived in Sarawak in 1839, and for helping the Sultan of Brunei in quelling a local rebellion in 1840, was awarded the territory. Self-proclaimed Rajah, BROOKE started to rule north-western Borneo in 1842. The political stability of Sarawak, as a result of the rule of the BROOKES and the support given to visiting European intellectuals soon began to attract, among others, natural historians and collectors curious about the natural production of this great island.

Because the history of herpetology, and indeed biological research in general, of Borneo started relatively recently compared to other parts of the Indo-Malayan region, such as Java (RAFFLES 1817; HORSFIELD 1821–1824) or Sumatra (MARSDEN 1811; RAFFLES 1822; see also GALLOP 1995), natural history drawings have not played an important part in the advancement of scientific knowledge on Borneo. As recently as 1832–1834, English traveller G. W. EARL (1837) remarked that the north-west coast of Borneo, from Tanjung Datu to Brunei “is scarcely known even to the native trader”. The first checklist of the amphibians and reptiles of Borneo appeared in an appendix of a book published in 1848 by the Scottish botanist, Hugh LOW (1824–1905), who was described as an admirer and disciple of James BROOKE (1803–1868), the First Rajah of Sarawak. The work listed 19 species of reptiles and three of amphibians

(although several more were mentioned in the text itself, including unspecified "land tortoises" of two species, flying lizards, *Draco volans* Linnaeus, 1758, etc.). For some, only generic identities were provided, the list evidently prepared on the basis of specimens existing at the time in the British Museum, London (COWAN 1968).

In this essay, the history of herpetological explorations of Borneo is traced from around the middle of the 1800s, with the establishment of the rule of the BROOKES in Sarawak, to around the end of the colonial period, with the independence of Malaysia and Indonesia.

2. EXPLORATIONS OF BRITISH BORNEO IN THE 1800S

The earliest specimens in western museums came from collections made by European residents of Sarawak and from the Dutch settlements of what is now Kalimantan, or by explorers in search of botanical or zoological specimens. For instance, in 1864, the British Museum (Natural History), London (now, the Natural History Museum, London), received from Borneo a collection made by Lewis Llewellyn DILLWYN (?-?), from "Labuan and Borneo", some of the collections made with the assistance of James MOTLEY (1814–1892), a civil engineer with the Eastern Archipelago Company at the Labuan coal mines (1851–1854), and later at Banjarmasin (1854–1859). It was the intention of the duo to publish an illustrated work on the natural history of Borneo, along the lines of their 1855 work on the natural history of Labuan and adjacent areas of northern Borneo, which was abandoned after MOTLEY's untimely death (SMYTHIES 1957). The British Museum, in 1872 and 1893–1894, purchased a collection made by Alfred Hart EVERETT (GÜNTHER 1872; BOULENGER 1906).

At about the same time, Italian nobleman Marquis Giacomo DORIA of Genoa (1840–1913) and botanist Odoardo BECCARI (1843–1920) were collecting on the island as well, landing on the shores of Borneo in June 1865. DORIA returned to Europe early, on account of ill health, while BECCARI, who was later to become famous for his botanical collections (see biographies in CRANBROOK 1986; SAINT 1987), remained till 1868. BECCARI made some significant collections of amphibians and reptiles (see SHELFORD 1905b, for BECCARI's route and activities) that were worked on by Wilhelm Carl Hartwig PETERS (1815–1883), who wrote two papers in 1871 and 1872, and by PETERS & DORIA (1878), who described numerous herpetological novelties collected by the expedition of DORIA and BECCARI to Borneo. The types of these species are at present extant either in the Zoologisches Museum für Naturkunde, in Berlin (BAUER et al. 1995) or Museo Civico di Storia Naturale

di Genova, Genova (CAPOCACCIA 1957; 1961). Unfortunately, the localities of collection were not precise, although DORIA and BECCARI concentrated their collecting activities in Sarawak (see BECCARI 1902, English translation, 1904, for an account of the expedition). From the Kanowit River, in the interior of Borneo, BECCARI reported a palustrine crocodile, possibly the enigmatic *Crocodylus raninus* Müller & Schlegel, 1844 ("Boaya katak" or frog crocodile), although it was not mentioned if a specimen was actually secured. In all, the Italian expedition collected 88 species, of which 19 were reported as new to science.

Perhaps the most celebrated collector of all to visit Borneo was Alfred Russel WALLACE (1823–1913), co-founder with Charles Robert DARWIN (1809–1882) of the theory of evolution through natural selection. Already well travelled in Amazonia, WALLACE's collecting activities on Borneo were on the Simunjon and Sulong Rivers of Sarawak, and his material is at present in The Natural History Museum, London (field sites in Borneo visited listed in BAKER 2001). Wallace arrived in Sarawak from Singapore on 1 November 1854; he left Sarawak on 25 January 1856 (BASTIN 1986). Although insects were his primary target, he also collected herpetological specimens. In his now famous work, *The Malay Archipelago*, WALLACE (1896: 49–50) described the discovery of *Rhacophorus nigropalmatus* BOULENGER, 1895 thus:

"One of the most curious and interesting reptiles which I met with in Borneo was a large tree-frog, which was brought me by one of the Chinese workmen. He assured me that he had seen it come down, in a slanting direction, from a high tree, as if it flew. On examining it, I found the toes very long and fully webbed to their very extremity, so that when expanded they offered a surface much larger than the body. The fore legs were also bordered by a membrane, and the body was capable of considerable inflation. The back and limbs were of a very deep shining green color, the under surface and the inner toes yellow, while the webs were black, rayed with yellow. The body was about four inches long, while the webs of each hind foot, when fully expanded, covered a surface of twelve square inches. As the extremities of the toes have dilated discs for adhesion, showing the creature to be a true tree-frog, it is difficult to imagine that this immense membrane of the toes can be for the purpose of swimming only, and the account of the Chinaman that it flew down the tree becomes more credible. This is, I believe, the first instance known of a "flying frog". And it is very interesting to Darwinians, as showing that the variability of the toes, which have been already modified for purposes of swimming and adhesive climbing, have been taken advantage of to enable an allied species to pass through the air like the flying lizard".

WALLACE is known to have influenced James BROOKE (1803–1868) to establish the Sarawak Museum (BANKS 1983; LEH 1993). The temporary building opened to the public in 1886, the present building in 1891. The museum was further developed through the encouragement of his successors, Charles BROOKE (1829–1917) and Charles Vyner BROOKE (1874–1963), along the lines of western museums of the time (MAITLAND 1998). Thus, with the solid support of the government, the hiring of professional curators and the publication of scientific results in the museum's official organ, the *Sarawak Museum Journal*, the Museum was to flourish in the century to follow. The first Curator of the Museum was John E. A. LEWIS (?–?), appointed in 1888 (HARRISSON 1961). He was succeeded by George Darby HAVILAND (1857–1901) who served 1893–1895 and was primarily interested in botany and ornithology. There are no records of herpetological researches (apart from HAVILAND's collections from Sarawak, and also, during a trip to Gunung Kinabalu – see JENKINS 1996), carried out by the first two Curators of the Museum.

Edward BARTLETT (ca. 1836–1908) was Curator of the Sarawak Museum from 1895 to 1897, and it was during his time that the zoological collections of the Museum started to grow. His most important herpetological contribution was a 24 page account of the crocodiles and lizards of Borneo that were represented in the Sarawak Museum, including the description of eight new species of lizards (BARTLETT 1895e). Bartlett also wrote a series of papers in *The Sarawak Gazette*, the monthly official gazette for the staff of the Civil Service (many of whom generously donated specimens to the Museum), on turtles and tortoises (1894a, 1895a, 1895b, 1896b), amphibians (1894b) and snakes (1895c, 1895d, 1896a, 1896c). These were essentially checklists, annotated with locality records and, occasionally, brief descriptions and natural history tidbits, and were reprinted in a book edited by BARTLETT (1896d). A biography of this early naturalist is in DAS (2000).

Two prominent Englishmen, both civil servants in the employ of the Sarawak Civil Service and the British North Borneo Company, were to become famous as collectors of amphibians and reptiles of Borneo in the late 19th Century – Charles HOSE and Alfred EVERETT. Although neither published specifically on herpetology, they made collections available (usually through sale) to various museums in Europe and the United States, where they were worked on by museum-based systematists.

Alfred Hart EVERETT (1849–1898) came to Sarawak to study cave deposits at the recommendation of the famous British geologist, Charles LYELL (1797–1875), and also to collect natural history specimens for sale to museums and private collectors (CRANBROOK & LEH

1983). EVERETT (see ANONYMOUS 1898, for an obituary notice) was, at various times, in the employ of the Sarawak Civil Service (between 1872–1876 and 1885–90) and the British North Borneo Company (1876–1883), and collected amphibians and reptiles from both areas which were described by GÜNTHER (1872) and BOULENGER (1893, 1895a, 1896) at the British Museum, London.

EVERETT's collecting zeal and commercial skill is thought to have inspired Charles HOSE (1863–1929), who joined the Sarawak Civil Service under EVERETT in 1884. HOSE is best known as an amateur ethnographer, but surpassed his mentor in the business of collecting and selling botanical and zoological specimens, which reached many museums around the world (DAVIES & HULL 1976). This undoubtedly supplemented his income, stretched during his working life by his generous hospitality to scholars from overseas (DURRANS 1993), and perhaps also supported him after an early retirement from the Service. HOSE's herpetological collections, from Mt. Dulit, and other then inaccessible localities in Sarawak, were reported on by BOULENGER (1893, 1895b). HOSE's scientific contributions, including publications, have been enumerated by NUTTALL (1927). Among numerous visitors HOSE worked with, or provided specimens to, were the HARRISON-HILLER Expedition in 1897–1898, lead by Alfred Craven HARRISON, Jr. (1869–1925) and Hiram Milliken HILLER (1867–1921), and the Furness Expedition lead by William Henry FURNESS, III (1868–1920) from the University of Pennsylvania (FURNESS 1897; STONE 1900; MEDWAY 1965). The routes taken by these expeditions have been depicted in KATZ (1988), and herpetological specimens collected were deposited in the Wistar Institute and are at present in The Academy of Natural Sciences, Philadelphia (BROWN 1902).

Among early American collectors in Borneo was William Temple HORNADAY (1854–1937), whose expedition to Asia was sponsored by Henry Augustus WARD (1834–1906), Professor of Natural Science at the University of Rochester. HORNADAY's collecting activities were restricted to Sarawak (HORNADAY 1885), and concentrated on large species of commercial interest, including orang utans (*Pongo pygmaeus* [Linnaeus, 1760]), and crocodiles, and also various species of amphibians and reptiles. An examination of the lists of HORNADAY's material at the Museum of Comparative Zoology, Harvard College, indicate that he must have collected primarily from lowland sites. Other specimens were presumably retained by the University of Rochester's Natural Sciences Establishment that WARD founded (GULLICK 1993). This early Bornean material included several novelties: *Draco gracilis* BARBOUR (1904a), at present synonymized under *D. cornutus* Günther, 1864 and *Nectes obscurus* Barbour, 1904b,

now *Pseudobufo subasper* Tschudi, 1839. HORNADAY's great interest in crocodylians is expressed several times in his writings, and his specimen of *Crocodylus raninus*, now in the Museum of Comparative Zoology (MCZ 6727), from an unknown Bornean locality (presumably in Sarawak) is still one of few specimens known of this enigmatic freshwater crocodylian (see ROSS 1990). At the time of HORNADAY's visit to Sarawak, crocodiles were caught for the government reward of 35 cents per foot, and in 1878 alone, 266 crocodiles were brought to Kuching for destruction, and an amount of \$738.28 paid in rewards. At present, crocodylians are protected by legislation in Sarawak, and at places, such as the Batang Lupar, continue to take human lives (see RITCHIE & JONG 2002; STUEBING 1985; STUEBING et al. 1985). A biography of HORNADAY is in GULLICK (1993).

The most spectacular novelty to come out of Borneo at that time is the so-called Bornean earless monitor, *Lanthanotus borneensis* Steindachner, 1877, described as a new family, genus and species by Franz STEINDACHNER (1834–1919), Curator of Naturhistorisches Museum Wien (STEINDACHNER 1877). The second specimen to be seen in Europe, one on loan from the Rajah of Sarawak, was exhibited at a meeting of the Zoological Society of London in 1899 (Anonymous 1899). Although a precise locality was not provided in the original description, this species is now known from lowland sites in eastern and central Sarawak (MANTHEY & GROSSMANN 1997). The Rajah of Sarawak, as well as his staff were also important donors of herpetological specimens to the British Museum, which were described by a succession of curators in London.

The most successful scientific expedition of the time was one by John WHITEHEAD (1860–1899), an ornithologist who visited Mount Kinabalu in 1887–1888 (JENKINS 1996; WONG 1995). WHITEHEAD's herpetological material was reported on by both BOULENGER (1887) at the British Museum (Natural History) and MOCQUARD (1890) at the Musée National d'Histoire Naturelle, Paris, although no consensus was reached on the validity of some of the species described by the latter (see BOULENGER 1891). MOCQUARD's list shows 204 species for Borneo – 49 amphibians and 155 reptiles. WHITEHEAD's (1893) massive monograph on the mountain and its plant and animals life include reprints of papers by others that were based on his collections. On the heels of WHITEHEAD was the 1899 expedition lead by Karl Richard HANITSCH (1860–1940), of the Raffles Museum, Singapore, primarily to add to the collections of that museum. A large number of zoological specimens was collected (HANITSCH 1900); the amphibians and reptiles, included three new species of squamates and a new genus of snake (*Oreocalamus* Boulenger, 1899).

Towards the end of the century, around the early 1890s, Jan Christiaan PRAKKE (1860–?), who became an elected member of the Koninklijke Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch Indië in 1887 (biography in FRANSEN et al. 1997), collected amphibians and reptiles from the neighbourhood of Sandakan Bay, in the then British North Borneo. The collection is extant in Naturalis, the Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, and was reported on by Theodorus Willem VAN LIDTH DE JEUDE (1893). It contained one new species – *Japalura ornata* van Lidth de Jeude, 1893 (at present *Aphaniotis ornata*) of lizard and two snakes – *Calamaria prakkei* van Lidth de Jeude, 1893 (considered valid at present) and *Bothrops sandakanensis* van Lidth de Jeude, 1893 (a synonym of *Trimeresurus borneensis* [Peters, 1871]).

3. EXPLORATIONS OF DUTCH BORNEO IN THE 1800S

There was little interest in the natural history of the Dutch territories of Borneo during the administration of the Dutch East India Company, which came to an end in 1796. In 1820, with the establishment of the Natuurkundige Commissie voor Nederlandse Indies, naturalists were appointed to explore and collect in the Netherlands East Indies (HUSSON & HOLTHIUS 1955; MOULTON 1914), this predating explorations that were to be supported in the British-held Borneo to the north. Collections for the Dutch museums were made by the German taxidermist, Salomon MÜLLER (1804–1864) of Heidelberg in 1836 from Banjarmasin and the lower reaches of Sungei Barito, from where he described *Tomistoma schlegelii* (Müller, 1838), the Malayan or Sunda gharial. These areas were visited earlier by the French natural historian and Correspondent of the Museum in Paris, Pierre Médard DIARD (1794–1863) in 1826, when he toured Banjarmasin, Pontianak and the Sungei Barito as Inspector of Agriculture under the Dutch East Indies Government (FRANSEN et al. 1997; GÜNTHER 1872; ROSS 1990). MÜLLER & SCHLEGEL (1844) later published the description of an endemic Bornean freshwater crocodile, *Crocodylus raninus*, based on these collections, and Hermann SCHLEGEL (1804–1884) described several new species of snakes in two volumes (SCHLEGEL 1837a, 1837b). Diard, who travelled with Alfred DUVAUCEL (1793–1824) to India, Sumatra and Borneo, joined the Natural History Commission of the Dutch Indies in 1829, becoming its head in 1832. Between 1820 and 1825, he sent specimens to the Musée National d'Histoire Naturelle, Paris, but thereafter, his collections were sent to Leiden (KINNEAR 1953).

Other Europeans also collected and/or described material from Borneo contemporaneously with DIARD. The French civil engineer and explorer, Maurice Armand CHAPER (1834–1896) travelled in western Borneo be-

tween November 1890 and January 1891 (described in CHAPER 1894a; 1894b). CHAPER's Bornean collections of amphibians and reptiles from what is now Kalimantan (including Pontianak, Sintang, Sebruang and the drainage of the Kapuas), went to the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, resulting in a paper by MOCQUARD (1892), which dealt with 25 species of reptiles and eight species of amphibians. Two new genera, one each of reptile (*Idiopholis* Mocquard, 1892, a subjective synonym of *Pseudorabdion* Jan, 1862) and amphibian (*Chaperina* Mocquard, 1892, at present valid, named for the collector) were described. A Prussian ornithologist, Friedrich GRABOWSKY (1857–1929), of the museum at Braunschweig, Germany, visited south-eastern Borneo, mainly around Banjarmasin and the western Borneo, mainly in the Kapuas area, in 1881–84. GRABOWSKY's collections were reported on by FISCHER (1885), who described, among other species, the colubrid *Calamaria grabowskii* Fischer, 1885.

One of the most significant herpetological collections were made during the three expeditions by the Dutch Scientific Expedition to Central Borneo, organised by the "Maatschappij tot bevordering van het natuurkundig onderzoek der Nederlandsche Kolonien", between 1893–1900 (see FRANSEN et al. 1997, for an account). Their objectives were to explore the headwaters of the Kapuas River in south-western Borneo in order to collect geological, botanical, zoological and ethnographical material for museums in the Netherlands. The First Expedition was led by Gustaaf Adolf Frederik MOLENGRAAF (1868–1942) and Johann BÜTTIKOFER (1850–1927). BÜTTIKOFER, the official zoologist, collected much valuable material by travelling up river, to the Mandai and Sibau Rivers, besides ascending Mount Kenepai and Liang Koebeng (see FRANSEN et al. 1997, for a biography). Also a member of the Expedition as doctor-ethnologist-quartermaster was Anton Willem NIEUWENHUIS (1864–1953), later (1898–99) to become the first European to cross Borneo at its widest part, from Pontianak to Samarinda (SMYTHIES 1955; VAN GOOR 1995). NIEUWENHUIS conducted three expeditions to Borneo, and his name is associated with a mountain range at the source of the Baleh, as well as the remarkable scincid lizard, *Lamprolepis nieuwenhuisii*. The plant specimens collected were sent to the Botanical Gardens at Buitenzorg (at present Bogor), the preserved animals to the Rijksmuseum (at present Nationaal Natuurhistorisch Museum) in Leiden. The herpetological collections from the Expedition made by BÜTTIKOFER, and later by NIEUWENHUIS during his travels in central Borneo, were reported by VAN LIDTH DE JEUDE (1905), and are significant in containing several new species that are considered valid today: *Ophisaurus buettikoferi* van Lidth de Jeude, 1905, *Lygosoma buettikoferi* van Lidth de Jeude, 1905 (at present in *Spheno-*

morphus Fitzinger, 1843), *Lygosoma nieuwenhuisii* van Lidth de Jeude, 1905 (at present in *Lamprolepis* Fitzinger, 1843), *Lygosoma hallieri* van Lidth de Jeude, 1905 (at present in *Sphenomorphus*), *Tropidophorus iniquus* van Lidth de Jeude, 1905 and *T. micropus* van Lidth de Jeude, 1905. Many of the species reported are rare in collections, and some have not been collected since their original description.

Pieter BLEEKER (1819–1878), an army surgeon with the Dutch East Indian Army, based in Batavia, published extensively on both ichthyology and herpetology (see FRANSEN et al. 1997, for a biography). During his time in the East Indies (1842–1860), he reported on collections made by others from various parts of Dutch East Indies. For instance, he reported on herpetological (and ichthyological) collections made from the west coast of Dutch Borneo and on new species of snakes from Sintang and Sinkawang (BLEEKER 1857, 1859a, 1859b). Bleeker also did some travelling, including two years at Samarang, Surabaya and Ambarawa, as well as a voyage to the Celebes (Sulawesi) and Moluccas (Maluku) in 1856 and founded the Natuurkundige Vereeniging in Nederlansch Indië. BLEEKER (1859c) published a checklist of the herpetofauna of Borneo, which shows 82 reptile and eight amphibian species. Although his herpetological work is substantial, BLEEKER was primarily an ichthyologist, and of his 730 publications, 520 were on fishes (ROBERTS 1989). A herpetological contemporary of BLEEKER was Lieutenant A. C. J. EDELING (?–1895) of the Dutch Navy, who also reported on collections made by others (EDELING 1864a; 1864b). His 1864a paper described a number of new records, and some new species (including *Apterygodon vittatum* Edeling, 1864, a new genus and species of scincid lizard), based on collections from Banjarmasin made by M. BENJAMINS (?–?), an army physician of the Dutch East Indian Army.

4. EXPLORATIONS OF BRITISH BORNEO IN THE 1900S

Also collecting in British Borneo at the turn of the century was Harrison Willard SMITH (1872–?), a professor of Physics at Harvard College, USA. SMITH collected in Borneo during two visits (1909 and 1911–1912) and donated a large collection of vertebrates as well as insects to the Museum of Comparative Zoology at Harvard. BARBOUR (1921) and BARBOUR & NOBLE (1916) worked on the herpetological collection from Sarawak, which included four new species of amphibians and reptiles (two of which, the frog, *Calliglutus smithi* Barbour & Noble, 1916, now *Calluella smithi*, and the lizard, *Tropidophorus perplexus* Barbour, 1921, are still valid). SMITH collected from the then zoologically unknown regions of Limbang, the Madalam River districts,

Mt. Lundu, the Tinjar River districts and near Gunung Mulu.

Perhaps apprehensive of huge bands of overenthusiastic foreign collectors descending on Sarawak, Charles BROOKE (1906) issued an order (No. IV, 1906), directing collectors or exporters of plants and animals to apply for permits for "a limited quantity only of birds, animals or plants", which was to be issued by the Resident's Office in Kuching.

Meanwhile, the Sarawak Museum continued to flourish. Successive curators added much to its collections and wrote numerous papers describing new species and natural history notes. Equally important, several of them published memoirs of their time in Sarawak. Between 1898 and 1905, the Curator of the Museum was Robert Walter Campbell SHELFORD (1872–1912), who, besides writing a couple of taxonomic papers of herpetological interest, prepared a checklist of the reptiles of Borneo in 1901 (an addenda and corrigenda appeared in 1902). A total of 212 species was listed as occurring (deleting erroneous records and including new reports in SHELFORD's 1902 note), and localities were provided for the species listed. Doubtful specimens, including those Shelford thought were new to science, were sent on to BOULENGER at the British Museum to identify or verify, and the types of several new species described by BOULENGER (1900) were eventually donated to the British Museum. An account of the life of SHELFORD, including the history of his incomplete manuscript that was subsequently published as *A naturalist in Borneo* (1916), is in POULTON (1916).

John Coney MOULTON (1886–1926), during whose time (1908–1915) the Museum building was enlarged, made herpetological collections, but wrote no major papers specific to the subject. He was succeeded by Eric Georg MJÖBERG (1882–1938, born Hallands IAN) who served in this capacity 1922–1924. Although not a herpetologist, remarkable observations on the behaviour of reptiles were penned by MJÖBERG. Ever the adventurer and explorer, in his 1928 work, originally published in Swedish (translated into English in 1930), he wrote "Snakes and other reptiles find a paradise in Borneo, and there develop a beauty of form and splendour of colour which they seldom achieve elsewhere". MJÖBERG went on to describe and provide anecdotal information on many of Sarawak's local snakes and crocodiles. MJÖBERG's herpetological collections, particularly from montane regions (such as Gunung Murud, Gunung Gading, Gunung Penrissen and Gunung Pueh, including the adjacent Gunung Beremput) were studied by the British physician-herpetologist, Malcolm Arthur SMITH (1875–1958), who wrote a couple of long papers (1925a; 1925b), describing new species. He was to later (SMITH 1931) write an account of the herpetofauna of Gunung

Kinabalu, based on a collection of some 600 specimens (now mostly in the Raffles Museum of Biodiversity Research, National University of Singapore) made by Frederick Nutter CHASEN (1897–1942) and H. M. PENDLEBURY (?–?) to this mountains between April and May 1929 (PENDLEBURY & CHASEN 1932). Six new herpetological species were recognised based on this collection.

Edward BANKS (?–?) succeeded MJÖBERG in 1925, remaining during the war years (when he was interned by the Japanese Army) till 1947. BANKS' zoological emphasis was on mammals, and apart from a 1931 paper on crocodiles and a 1937 paper on sea turtles, did not publish on herpetology.

After the devastation of World War II, Tom Harnett HARRISSON (1911–1976) was hired as Government Ethnologist and Curator of the Museum in 1947. HARRISSON studied the nesting of sea turtles on the coast of Sarawak, reporting the laying of over 2 million eggs. Those harvested were sold at 2 cents apiece, the proceeds going to various religious and charitable purposes (ANONYMOUS 1949). HARRISSON wrote a series of papers on sea turtle biology in the *Sarawak Museum Journal* in 18 parts, becoming a prominent spokesperson for their conservation (CHIN 1976). He, his wife, Barbara Brünig HARRISSON née GUTTLER (1922–) and a colleague, the geologist Neville Seymour HAILE (1928–), also reported the rediscovery of *Lanthanotus borneensis*, till then known in Europe only from the holotype in Vienna and a specimen that was briefly viewed in London in 1899 (B. HARRISSON 1961, 1962; T. HARRISSON 1963; HARRISSON & HAILE 1961), and made specimens available to others, such as Robert Friedrich Wilhelm MERTENS (1894–1975) at the Senckenberg Museum in Frankfurt am Main, Germany, who wrote papers on its morphology and behaviour (MERTENS 1961, 1962, 1966, 1970), the Museum of Comparative Zoology at Harvard, the Field Museum of Natural History, in Chicago and the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, in Leiden. At the end of World War II, in 1948, HARRISSON visited the Kelabit Highlands, primarily to collect large mammals for exhibition in his museum (ANONYMOUS 1950), the incidentally collected herpetological material was worked on by Michael Willmer Forbes TWEEDIE (1907–1993) and reported in a paper published in 1949. Obituaries of HARRISSON have been written by SMYTHIES (1975) and MEDWAY (1976).

John Augustus GRISWOLD, Jr. (1912–?), an American collector, visited northern Borneo in 1937 as a member of the Asiatic Primate Expedition. Among other places, GRISWOLD worked at Mount Kinabalu in 1937 (SMYTHIES 1957). GRISWOLD's collection resulted in the description of *Calamaria griswoldi* Loveridge (1938), as well as several other new herpetofaunal spe-

cies (LOVERIDGE 1938, 1944) from this mountain range.

5. EXPLORATIONS OF DUTCH BORNEO IN THE 1900S

Although material, plants and animals, collected from its colony in the East Indies were taken back to Europe, and most of these deposited in either the collections at Amsterdam or Leiden, the need was felt for a zoological museum in Java. J. C. KONINGSBERGER (?-?), appointed as a government entomologist between 1898–1917, conceived the idea of a zoological museum which was established in Buitenzorg (Bogor). Zoölogisch Museum te Buitenzorg (at present, Muzium Zoologicum Bogoriense) was established in 1901, and the first herpetological collection received was that gathered by NIEUWENHUIS in Borneo (LIEFTINCK & BEMMEL 1941, 1945). The Museum's first periodical was *Contributions à la Faune des Indes Néerlandaises* (1915), which was replaced by *Treubia* in 1919. The collection was moved in 1999 to a modern building in the nearby town of Cibirong.

Carl Sofus LUMHOLTZ (1851–1922), the celebrated Norwegian explorer and ethnographer, collected zoological specimens incidental to his anthropological studies in central, southern and eastern parts of Dutch Borneo, between 1914–15. He died tragically of an insect sting before his ethnographic and other reports could be published, and the only writing left of his Bornean expedition is the 1920 account of his journey (KING 1991). LUMHOLTZ's zoological collections were dispersed, and were worked on by curators of different museums (see VOOUS 1961, for a list). The lizards and amphibians from LUMHOLTZ's collection were deposited in the Zoological Museum in Kristiania and reported on by ANDERSSON (1923), who described two new species—*Aeluroscolabotes longicaudatus* Andersson, 1924 (now treated as synonymous with *A. felinus* (Günther, 1864) and *Rana macrodon* var. *leporina* (Andersson, 1923) (at present *Limnectes leporinus*, the familiar Bornean giant river frog). The snake collection from the LUMHOLTZ expedition was deposited in the United States National Museum, Washington, D.C., and worked on by STEJNEGER (1922).

A collection of snakes and lizards was made in 1910 by a German collector, BRUEGEL, for the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart and the Zoologische Staatssammlung des Bayerischen Staates, Munich, from unspecified localities in "Central-Borneo". BRUEGEL's material was worked on by MERTENS (1924), who described a new genus, *Hylagama* Mertens, 1924 (at present synonymous with *Harpesaurus* Boulenger, 1885) and a new species, *H. borneensis* (Mertens, 1924) of lizard, and a new species of snake, *Calamaria bruegeli*

Mertens, 1924 (at present a synonym of *C. lumbricoidea* H. Boie in F. Boie, 1827).

A small collection of amphibians and reptiles was made from eastern Borneo in 1925 by the Dutch ornithologist, Hendrik Cornelis SIEBERS (1890–1949) of the "Uitgave van het Indisch Comité voor wetenschappelijke onderzoekingen", and staff of the Zoölogisch Museum te Buitenzorg in charge of vertebrates during the "Midden-Oost-Borneo Expeditie, 1925" (BUIJS et al. 1927). The collections made were from localities in Kalimantan, including Long Petah, Long Hoek, Narak and Marah, and were presented to the Dutch Zoological Museum, Amsterdam and the Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden. The reptile specimens were reported on by Jan Kornelis DE JONG (1928), who replaced SIEBERS at the Zoölogisch Museum te Buitenzorg and BRONGERSMA (1928), and the amphibians by BRONGERSMA (1937). They included five lizard, 17 snake and 10 amphibian species, none of which was considered new to science, but provide new localities and range extensions of several poorly known species. DE JONG (1930) later reported on a smaller collection of reptiles in the Museum collection, including the description of a new species – *Japalura nasuta* de Jong, 1930 (at present synonymous with *Aphaniotis ornata*) and *Elapoidis fusca* Boie, 1827 (a new record for the island, to be reported again by VOGEL & KÖHLER, 1996), both from unspecified localities in North Borneo. Americans who collected in Dutch Borneo include William Louis ABBOTT (1860–1936), who visited Borneo and Sumatra in his own vessel manned by Malay and Chinese crew. ABBOTT's collection was deposited in the United States National Museum, and was worked on by COCHRAN (1923, 1926), resulting in the description, among others, of a new megophryid, *Leptobrachium abbotii* (Cochran, 1926), from Balikpapan.

6. THE POST-COLONIAL PERIOD

Following independence of the countries within Borneo (Sarawak, Sabah and Brunei from British rule and Kalimantan from Dutch rule), herpetological research and explorations increased in Sarawak and Sabah, due, in no small measure, to the efforts of a single man – Robert Frederick INGER (1920–) of the Field Museum of Natural History, Chicago. Within the larger portion of Borneo (the Indonesian Kalimantan Province), herpetological research almost ceased, apart for a few concentrated collecting efforts made recently.

The story of discoveries of remarkable new amphibians and reptiles from Borneo is far from over- virtually every sampling continues to yield new species and even new genera and family for the island. BACON (1967); DAS & BAUER (1998); DAS & HAAS (2003), DAS & LIM (2003), DRING (1983a, 1983b, 1987); DE GRUIJS (1937);

GÜNTHER & MANTHEY (1995); HAILE & INGER (1959); HIKIDA (1982; 1990); INGER (1957, 1958a, 1958b, 1966, 1967, 1989); INGER et al. (1995, 1996); INGER & FROGNER (1980); INGER & GRITIS (1983); INGER & LEVITON (1961); INGER & STUEBING (1991, 1994, 1996); ISKANDAR (1978); KIEW (1984a, 1984b); MALKMUS (1992; 1996); MALKMUS & MATSUI (1997); MALKMUS & REIDE (1996); MANTHEY & STEIOF (1998); MATSUI (1986); OTA & HIKIDA (1988, 1991); OTA et al. (1996); STUEBING (1994); STEUBING & WONG (2000) and WALLACH & GÜNTHER (1998), all reported on new taxa in the last few decades. Although illustrated field guides to most of the herpetofauna are now available – INGER & STUEBING (1996) for anuran amphibians, STUEBING & INGER (1999) for snakes, DAS (2004) for lizards, and LIM & DAS (1999) for turtles, there remains much to be learned of the amphibians and reptiles of this large island.

Acknowledgements. Curators, other research staff and librarians of many institutions permitted me to examine historical specimens, refer to literature, and were most generous with their time and attention. These include: Ned Gilmore, The Academy of Natural Sciences, Philadelphia; Charles Myers, American Museum of Natural History, New York; Colin John McCarthy, Natural History Museum, London; Robert Frederick Inger, Alan Resetar and Harold Knight Voris, Field Museum of Natural History, Chicago; Adria Katz, Oceanic Collection, University Museum, University of Pennsylvania, Philadelphia; José Rosado and Van Wallach, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA; Edouard-Raoul Brygoo and Patrick David, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Marinus Charles Hoogmoed, Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden; Ulrich Manthey, Society for Southeast Asian Herpetology, Berlin; Charles Leh, Sarawak Museum, Kuching; Kelvin Kok Peng Lim, Peter Kee Lin Ng and Chang Man Yang, Raffles Museum of Biodiversity Research, National University of Singapore; Ronald Ian Crombie and George Robert Zug, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.; and Leobertus van Tuijl, Zoological Museum, Amsterdam. Kraig Adler, Aaron M. Bauer, Patrick David, Siegfried Eck, Uwe Fritz, Robert Frederick Inger, Ulrich Manthey, Tyson Roberts, Robert Butler Stuebing and Van Wallach provided information and/or comments on the manuscript.

Manuscript preparation was supported by UNIMAS, and I thank Prof. Ghazally Ismail, Fatimah Abang, Andrew Alek Tuen and my other colleagues at the Institute of Biodiversity and Environmental Conservation, for their support.

LITERATURE

ANDERSSON, L. G. (1923): Some reptiles and batrachians from central Borneo. *Meddelelser fra det Zoologiske Museum Kristiana* 7: 120–125.
 ANONYMOUS. (1898): Death of Mr. Alfred Hart Everett. *Sarawak Gazette* July, 1898: 136–137.

ANONYMOUS. (1899): [Proceedings of the Society.]. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1899: 596–597.
 ANONYMOUS. (1949): Annual report on Sarawak for the year 1948. Sarawak Museum, Kuching. [3] + 94 pp.
 ANONYMOUS. (1950): Annual report on Sarawak for the year 1949. Sarawak Museum, Kuching. [3] + 115 pp.
 BACON, J. P. (1967): Systematic status of three scincid lizards (genus *Sphenomorphus*) from Borneo. *Fieldiana Zoology* 51: 63–76.
 BANKS, E. (1931): Some measurements of the estuary crocodile (*Crocodylus porosus*) from Sarawak. *Journal of the Bombay Natural History Society* 33: 1086–1088.
 BANKS, E. (1937): The breeding of the edible turtle (*Chelonia mydas*). *Sarawak Museum Journal* 4: 523–532.
 BANKS, E. (1983): Reminiscence of a Curator. *Sarawak Museum Journal, new series* 32: 59–60.
 BARBOUR, T. (1904a): A new species of flying lizard from Sarawak, Borneo. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 16: 59–60.
 BARBOUR, T. (1904b): A new batrachian from Sarawak, Borneo. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 17: 51–52.
 BARBOUR, T. (1921): A new Bornean lizard. *Proceedings of the New England Zoological Club* 7: 87–89.
 BARBOUR, T. & NOBLE, G. K. (1916): New amphibians and a new reptile from Sarawak. *Proceedings of New England Zoological Club* 6: 19–2, pl. II.
 BARTLETT, E. (1894a): Notes on the chelonians; tortoises and turtles, found in Borneo and the adjacent islands. *Sarawak Gazette* 24: 187–188.
 BARTLETT, E. (1894b): Notes on the batrachians, or frogs and toads of Borneo and the adjacent islands. *Sarawak Gazette* 24: 202–204.
 BARTLETT, E. (1895a): Notes on tortoises. No. 2. *Sarawak Gazette* 25: 29–30.
 BARTLETT, E. (1895b): Notes on tortoises. No. 3. *Sarawak Gazette* 25: 83–84.
 BARTLETT, E. (1895c): Notes on the snakes of Borneo and the adjacent islands. *Sarawak Gazette* 25: 160–162.
 BARTLETT, E. (1895d): Notes on the snakes of Borneo and the adjacent islands. Part II. *Sarawak Gazette* 25: 182–184.
 BARTLETT, E. (1895^e): The crocodiles and lizards of Borneo in the Sarawak Museum, with descriptions of supposed new species, and the variation of colours in the several species during life. *Journal of the Straits Branch of the Royal Asiatic Society* 1895(28): 73–96.
 BARTLETT, E. (1896a): Notes on the snakes of Borneo and the adjacent islands. Part III. *Sarawak Gazette* 26: 153–157.
 BARTLETT, E. (1896b): Notes on tortoises. No. 4. *Sarawak Gazette* 26: 113.
 BARTLETT, E. (1896c): Notes on the snakes. Part IV. *Sarawak Gazette* 26: 241.
 BARTLETT, E. (1896d): The ethnological, zoological, and botanical note book of Sarawak. Domingo J. J. Rodrigues, Government Printer, Kuching. 238 pp.
 BASTIN, J. (1986): Introduction. pp: vii–xxvii in: WALLACE, A. R. *The Malay Archipelago. The land of the orang-utan and the bird of paradise*. Oxford University Press, Kuala Lumpur.
 BAKER, D. B. (2001): Alfred Russel Wallace's record of his consignments to Samuel Stevens, 1854–1861. *Zoologisches Mededelingen* 75(16):251–341.

- BAUER, A. M., GÜNTHER, R. & KLIPFEL, M. (1995): The herpetological contributions of Wilhelm C. H. Peters (1815–1883). Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York. 714 pp.
- BECCARI, O. (1902): Nelle foreste di Borneo: viaggi e ricerche di un naturalista. Tipografia di Salvador Landi, Firenze. xvi + 667 pp, 13 pls., 4 maps. [Reprinted 1921, Fratelli Alinari Società Anonima, Istituto di Edizioni Artistische, Firenze. xvi + 469 pp, 70 pls.; English translation by E. H. GIGLIOLO, edited by F. H. H. GUILLEMARD, 1904, Wanderings in the great forests of Borneo. Travels and researches of a naturalist in Sarawak. Archibald Constable & Co. Ltd., London. vxxiv + 424. Reprinted, 1986, 1989, Oxford University Press, Singapore].
- BLEEKER, P. (1857): Berigt omtrent eenige reptiliën von Sumatra, Borneo, Batjan en Boero. Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië uitgegeven door de Koninklijke Natuurkundige Vereeniging Nederlandsch Indie **13**: 470–475.
- BLEEKER, P. (1859a): Eene verzameling reptilien en visschen van Sinkawang (wetkust van Borneo). Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië uitgegeven door de Koninklijke Natuurkundige Vereeniging Nederlandsch Indie **16**: 188–189.
- BLEEKER, P. (1859b): Reptiliën van Sintang. Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië uitgegeven door de Koninklijke Natuurkundige Vereeniging Nederlandsch Indie **20**: 200–201.
- BLEEKER, P. (1859c): Verslag van reptiliën en visschen van Westlijk Borneo, aangeboden door J. H. A. B. Sonnemann Rebentisch. Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië uitgegeven door de Koninklijke Natuurkundige Vereeniging Nederlandsch Indie **16**: 433–441.
- BOULENGER, G. A. (1887): On new reptiles and batrachians from North Borneo. Annals and Magazine of Natural History (5)**20**: 95–97.
- BOULENGER, G. A. (1891): Remarks on the herpetological fauna of Mount Kina Baloo, North Borneo. Annals and Magazine of Natural History (6)**7**: 341–345.
- BOULENGER, G. A. (1892): An account of the reptiles and batrachians collected by Mr. C. Hose on Mt. Dulit, Borneo. Proceedings of the Zoological Society of London **1892**: 505–508.
- BOULENGER, G. A. (1893): Descriptions of new reptiles and batrachians obtained in Borneo by Mr. A. Everett and Mr. C. Hose. Proceedings of the Zoological Society of London **1893**: 522–528.
- BOULENGER, G. A. (1895a): Descriptions of two new snakes of the genus *Calamaria*. Annals and Magazine of Natural History (6)**16**: 17.
- BOULENGER, G. A. (1895b): Descriptions of four new batrachians discovered by Mr. Charles Hose in Borneo. Annals and Magazine of Natural History (6)**16**: 169–171.
- BOULENGER, G. A. (1896): Descriptions of two new batrachians obtained by Mr. A. Everett on Mount Kina Balu, North Borneo. Annals and Magazine of Natural History (6)**17**: 449–450.
- BOULENGER, G. A. (1899): Descriptions of three new reptiles and a new batrachian from Mount Kina Balu, North Borneo. Annals and Magazine of Natural History (7)**4**: 451–454.
- BOULENGER, G. A. (1900): Descriptions of new reptiles and batrachians from Borneo. Proceedings of the Zoological Society of London **1900**: 182–187; pls. XIV–XVII.
- BOULENGER, G. A. (1906): Reptiles and batrachians. pp: 517–531 in: The history of the collections contained in the Natural History Departments of the British Museum. Vol. II. Separate historical accounts of the several collections included in the Departments of Zoology. British Museum, London.
- BRONGERSMA, L. D. (1928): Neue Reptilien aus dem Zoologischen Museum Amsterdam. Zoologischen Anzeiger **1928**: 251–157.
- BRONGERSMA, L. D. (1937): On a small collection of Amphibia from central east Borneo. Zoologische Mededelingen **20**: 6–9, pl. I.
- BROOKE, C. (1906): Order No. IV, 1906. Collectors. Sarawak Gazette July, **1906**: 157.
- BROWN A. E. (1902): A collection of reptiles and batrachians from Borneo and the Loo Choo Islands. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **54**: 175–186.
- BUIJS, D. W., WITKAMP, H., ENDERT, F. H. SIEBERS, H. C. & BOSCH, F. D. K. (1927): Midden-Oost-Borneo Expeditie 1925. Uit comite voor Wetenschappelijke onderzoekingen met medewerking van de Heeren D. W. Buijs, kapitein der Infanterie, H. Witkamp, particulier geoloog, F. H. Endert, opperhoutvester, en H. C. Siebers, assistent bij het Zoölogisch Museum te Buitenzorg en Dr. D. F. K. Bosch, Hoofd van den oudheidkundigen Dienst, met 155 illustraties naar foto's, 21 pen-teekeningen en 4 kaarten. Kolff, Weltevreden. [iii] + [1] + 423 pp., 1 folding map.
- CAPOCACCIA, L. (1957): Catalogo dei tipi di anfibi del Museo Civico di Storia Naturale di Genova. Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova **69**: 208–222.
- CAPOCACCIA, L. (1961): Catalogo dei tipi di rettili del Museo Civico di Storia Naturale di Genova. Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova **72**: 86–111.
- CHAPER, M. (1894a): Voyage à Borneo. Annales de Géographie **3**: 371–381.
- CHAPER, M. (1894b): Huit cents kilometres à l'intérieur de l'île de Borneo. Bulletin de la Société de Géographie Commerciale de Paris **16**: 266–297.
- CHIN, L. (1976): Tom Harrisson and the green turtles of Sarawak. Borneo Research Bulletin **8**(2): 63–69.
- COCHRAN, D. M. (1923): Two new species of *Calamaria* from Borneo. Proceedings of the Biological Society of Washington **36**: 91–92.
- COCHRAN, D. M. (1926): A new pelobatid batrachian from Borneo. Journal of the Washington Academy of Sciences **16**: 446–447.
- COWAN, C. F. (1968): Sir Hugh Low, G.C.M.G. (1824–1905). Journal of the Society for the Bibliography of Natural History **4**(7): 327–343.
- CRANBROOK [Lord]. (1986): Introduction. pp: v–ix in: BECCARI, O. Wanderings in the great forests of Borneo by Odoardo BECCARI. Oxford University Press, Singapore, Oxford and New York. [Reprinted 1993].
- CRANBROOK [Earl of] & LEH, C. (1983): A history of zoology in Sarawak. Sarawak Museum Journal new series **32**(53): 15–33, 6 pls.

- DAS, I. (2000): Herpetological contributions of Edward Bartlett (ca. 1836–1908), pioneering herpetologist in Borneo. Newsletter and Bulletin of the International Society for the History and Bibliography of Herpetology **2**(1): 17–19.
- DAS, I. (2004): A pocket guide: Lizards of Borneo. Natural History Publications (Borneo) Sdn Bhd., Kota Kinabalu. vi + 83 pp.
- DAS, I. & BAUER, A. M. (1998): Systematics and biogeography of Bornean geckos of the genus *Cnemaspis* STRAUCH, 1887 (Sauria: Gekkonidae), with the description of a new species. Raffles Bulletin of Zoology **46**(1): 11–28.
- DAS, I. & HAAS, A. (2003): A new species of *Kalophrynus* (Anura: Microhylidae) from the highlands of north-central Borneo. Raffles Bulletin of Zoology **51**(1): 109–113.
- DAS, I. & LIM, K. K. P. (2003): Two new species of *Dibamus* (Squamata: Dibamidae) from Borneo. Raffles Bulletin of Zoology **51**(1): 143–147.
- DAVIES, K. C. & HULL, J. (1976): The zoological collections of the Oxford University Museum, Oxford. vii + 136 pp.
- DRING, J. C. (1983a): Some frogs from Sarawak. Amphibia-Reptilia **4**: 103–115.
- DRING, J. C. (1983b): Frogs of the genus *Leptobrachella* (Pelobatidae). Amphibia-Reptilia **4**: 89–102.
- DRING, J. C. (1987): Bornean treefrogs of the genus *Philautus* (Rhacophoridae). Amphibia-Reptilia **8**: 19–47.
- DURRANS, B. (1993): Introduction. pp. viii–xli in: Hose, C. & McDougall, W. The pagan tribes of Borneo. Volume One. Oxford University Press, Singapore. [Reprint of the original 1912 edition].
- EARL, G. W. (1837): The eastern seas, or voyages and adventures in 1832–33–34, comprising a tour of the island of Java—visits to Borneo, the Malay Peninsula, Siam & c., also an account of the present state of Singapore, with observations on the commercial resources of the Archipelago. Wm H. Allen and Co., London. xii + 461 pp., 2 folding maps.
- EDELING, A. C. J. (1864a): Recherches sur la faune herpétologique de Bornéo. Nederlandsch Tijdschrift voor de Dierkunde **2**: 200–204.
- EDELING, A. C. J. (1864b): Reptiliën van Batavia en Bornéo's westkust. Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië uitgegeven door de Koninklijke Natuurkundige Vereeniging Nederlandsch Indië **26**: 433.
- FISCHER, J. G. (1885): Ueber eine kollektion von Amphibien und Reptilien aus Sudost-Borneo. Archiv für Naturgeschichte **51**: 41–72.
- FRANSEN, C. H. J. M., HOLTHIUS, L. B. & ADEMA, J. P. H. M. (1997): Type-catalogue of the decapod Crustacea in the collections of the Nationaal Natuurhistorisch Museum, with appendices of pre-1900 collectors and material. Zoologische Verhandlungen **311**: i–xvi + 1–344.
- FURNESS, W. H. (1897): Glimpses of Borneo. Proceedings of the American Philosophical Society **35**: 309–320.
- GALLOP, A. T. (1995): Early views of Indonesia: drawings from the British Library. University of Hawai'i Press, Honolulu. 128 pp.
- GOOR, J. VAN. (1995): A. W. Nieuwenhuis (1864–1953). Explorer of central Borneo. Pp. 229–280 in: King, V. T. (ed.) Explorers of south-east Asia. Oxford University Press, Kuala Lumpur.
- GRIJS, P. DE. (1937): Eine neue Eidechse aus Nord-Borneo: *Calotes kinabaluensis*. Zoologische Anzeiger **117**: 136–138.
- GULLICK, J. M. (1993): Introduction. pp. vii–xix in: HORNADAY, W. T. The experiences of a hunter and naturalist in the Malay Peninsula and Borneo. Oxford University Press, Kuala Lumpur. [Reprint of the second part of the work by W. T. HORNADAY, 1885].
- GÜNTHER, A. C. L. (1872): On the reptiles and amphibians of Borneo. Proceedings of the Zoological Society of London **1872**: 586–600, pls. XXXV–XXXX.
- GÜNTHER, R. & MANTHEY, U. (1995): *Xenophidion*, a new genus with two new species of snakes from Malaysia (Serpentes, Colubridae). Amphibia-Reptilia **16**: 229–240.
- HAILE, N. S. & INGER, R. F. (1959): Two new frogs from Sarawak. Sarawak Museum Journal new series **9**: 13–14.
- HANITSCH, R. (1900): An expedition to Mount Kinabalu, British North Borneo. Journal of the Straits Branch of the Royal Asiatic Society **34**: 49–88.
- HARLOW, V. (1955): Early British pioneers in Borneo. Sarawak Museum Journal, new series **6**: 443–451.
- HARRISSON, B. (1961): *Lanthanotus borneensis* – habits and observations. Sarawak Museum Journal **10**: 17–18.
- HARRISSON, B. (1962): Beobachtungen am lebenden Taubwaran *Lanthanotus borneensis*. Natur und Museum **92**(2): 38–45.
- HARRISSON, T. (1961): Second to none: our first Curator (and others). Sarawak Museum Journal, new series **10**: 17–29; pls. II–V.
- HARRISSON, T. (1963): *Lanthanotus borneensis*: the first 30 live ones. Sarawak Museum Journal, new series **11**: 299–301.
- HARRISSON, T. & HAILE, N. S. (1961): A rare earless monitor lizard from Borneo. Nature **190**(4782): 1213.
- HIKIDA, T. (1982): A new limbless *Brachymeles* (Sauria: Scincidae) from Mt. Kinabalu, North Borneo. Copeia **1982**: 840–844.
- HIKIDA, T. (1990): Bornean gekkonid lizards of the genus *Cyrtodactylus* (Lacertilia: Gekkonidae) with descriptions of three new species. Japanese Journal of Herpetology **13**: 91–107.
- HORNADAY, W. T. (1885): Two years in the jungle. The experiences of a hunter and naturalist in India, Ceylon, the Malay Peninsula and Borneo. Charles Scribner's Sons, New York. 510 pp., 50 pls., 2 folding maps.
- HORSFIELD, T. (1821–1824): Zoological researches in Java, and the neighbouring islands. Black, Kingsbury, Parbury & Allen, London. 291 pp., 71 pls.
- HUSSON, A. M. & HOLTHIUS, L. B. (1955): The dates of publication of “Verhandelingen over de Natuurlijke Geschiedenis der Nederlandsche Overzeesche Bezittingen” edited by C. J. Temminck. Zoologische Mededelingen **34**: 17–24.
- INGER, R. F. (1957): A new gecko of the genus *Cyrtodactylus* with a key to the species from Borneo and the Philippines islands. Sarawak Museum Journal, new series **8**: 261–264.
- INGER, R. F. (1958a): A new toad from Sarawak. Sarawak Museum Journal, new series **8**: 476–478.

- INGER, R. F. (1958b): Three new species related to *Sphenomorphus variegatus* (Peters). *Fieldiana Zoology* **39**: 257–268.
- INGER, R. F. (1966): The systematics and zoogeography of the Amphibia of Borneo. *Fieldiana Zoology* **52**: 1–402.
- INGER, R. F. (1967): A new colubrid snake of the genus *Stegonotus* from Borneo. *Fieldiana Zoology* **51**(5): 77–83.
- INGER, R. F. (1989): Four new species of frogs from Borneo. *Malayan Nature Journal* **42**: 229–243.
- INGER, R. F., BOEADI & TAUFIK, A. (1996): New species of ranid frogs (Amphibia: Anura) from Central Kalimantan, Borneo. *Raffles Bulletin of Zoology* **44**(2): 363–369.
- INGER, R. F. & FROGNER, K. J. (1980): New species of narrow-mouth frogs (genus *Microhyla*) from Borneo. *Sarawak Museum Journal, new series* **27**: 311–322.
- INGER, R. F. & GRITIS, P. A. (1983): Variation in Bornean frogs of the *Amolops jerboa* species group, with description of two new species. *Fieldiana Zoology* **19**: 1–13.
- INGER, R. F. & LEVITON, A. E. (1961): A new colubrid snake of the genus *Pseudorabdion* from Sumatra. *Fieldiana Zoology* **44**: 45–57.
- INGER, R. F. & STUEBING, R. B. (1991): A new species of frog of the genus *Leptobranchella* SMITH (Anura: Pelobatidae) with a key to the species from Borneo. *Raffles Bulletin of Zoology* **39**: 99–103.
- INGER, R. F. & STUEBING, R. B. (1994): First record of the lizard genus *Pseudocalotes* (Lacertilia; Agamidae) in Borneo, with description of a new species. *Raffles Bulletin of Zoology* **42**: 961–965.
- INGER, R. F. & STUEBING, R. B. (1996): Two new species of frogs from southeastern Sarawak. *Raffles Bulletin of Zoology* **44**: 543–549.
- INGER, R. F. & STUEBING, R. B. (1997): A field guide to the frogs of Borneo. *Natural History Publications (Borneo) Sdn. Bhd., Kota Kinabalu*. x + 205 pp.
- INGER, R. F., STUEBING, R. B. & TAN, F. L. (1995): New species and new records of anurans from Borneo. *Raffles Bulletin of Zoology* **43**: 115–131.
- ISKANDAR, D. T. (1978): A new species of *Barbourula*: First record of a discoglossid anuran from Borneo. *Copeia* **1978**: 564–566.
- JENKINS, D. V. (1996): The first hundred years. A short account of the expeditions to Mt. Kinabalu 1851–1950. pp: 41–67 in: WONG, K.-M. & PHILLIPPS, A. (eds.) *Kinabalu. Summit of Borneo*. Sabah Society/Sabah Parks, Kota Kinabalu.
- JONG, J. K. DE. (1928): Beiträge zur Kenntnis der Reptilienfauna von Niederländisch-ost-Indien. *Treubia* **10**(2–3): 145–151.
- JONG, J. K. DE. (1930): Notes on some reptiles from the Dutch-East-Indies. *Treubia* **12**(1): 115–119.
- KATZ, A. H. (1988): Borneo to Philadelphia. The Furness-Hiller-Harrison collections. Expedition, University Museum Magazine of Archaeology/Anthropology, University of Pennsylvania **30**: 65–72.
- KIEW, B. H. (1984a): A new species of burrowing frog (*Calluella flava* sp. nov.) from Borneo. *Malayan Nature Journal* **37**: 163–166.
- KIEW, B. H. (1984b): A new species of frog (*Kalophrynus baluensis* n. sp.) from Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Malayan Nature Journal* **38**: 151–156.
- KING, V. (1991): Introduction. pp: iii–xviii in: LUMHOLTZ, C. *Through central Borneo. An account of two years' travel in the land of the head-hunters between the years 1913 and 1917*. Oxford University Press, Singapore.
- KINNEAR, N. B. (1953): The history of Indian mammalogy and ornithology. *Journal of the Bombay Natural History Society* **50**: 766–778, pls. I–III.
- LEH, C. (1993): Development of the Sarawak Museum 1886–1993. *Sarawak Gazette* **70**: 16–20.
- LIDTH DE JEUDE, T. W. VAN. (1893): On reptiles from North Borneo. *Notes from the Leyden Museum* **15**: 250–257.
- LIDTH DE JEUDE, T. W. VAN. (1905): Zoological results of the Dutch scientific expedition to central Borneo. The reptiles. Part I. Lizards. *Notes from the Leyden Museum* **25**(16): 187–202.
- LIEFTINCK, M. A. & VAN BEMMEL, A. C. V. (1941): Het Zoölogisch Museum te Buitenzorg Veertig Jaar. *Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië uitgegeven door de Koninklijke Natuurkundige Vereeniging Nederlandsch Indië* **101**: 249–257.
- LIEFTINCK, M. A. & VAN BEMMEL, A. C. V. (1945): The development of the Zoological Museum at Buitenzorg. pp: 226–231 in: HONIG, P. & VERDOORN, F. (eds.) *Science and scientists in the Netherlands Indies*. Board for the Netherlands Indies, Surinam and Curaçao, New York.
- LIM, B.-L. & DAS, I. (1999): *Turtles of Borneo and Peninsular Malaysia*. Natural History Publications (Borneo) Sdn Bhd., Kota Kinabalu. xii + 151 pp.
- LOVERIDGE, A. (1938): New snakes of the genera *Calamaria*, *Bungarus* and *Trimeresurus* from Mount Kinabalu, North Borneo. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **51**: 43–46.
- LOVERIDGE, A. (1944): A new elapid snake of the genus *Maticora* from Sarawak, Borneo. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **57**: 105–106.
- LOW, H. (1848): *Sarawak. Its inhabitants and productions being notes during a residence in that country with His Excellency Mr. Brooke*. Richard Bentley, London. xxiv + 416 pp. [Reprinted 1990 by Pustaka Delta Pelajaran Sdn Bhd., Petaling Jaya].
- LUMHOLTZ, C. (1920): *Through central Borneo. An account of two years' travel in the land of the head-hunters between the years 1913 and 1917*. Charles Scribner's Sons, New York. xix + 467 pp., 1 folding map.
- MAITLAND, G. (1998): Sarawak Museum, the museum of Borneo. *Sarawak Museum Journal, new series* **53**(74): 95–107.
- MALKMUS, R. (1992): *Leptolalax pictus* sp.n. (Anura: Pelobatidae) vom Mount Kinabalu/Nord-Borneo. *Sauria, Berlin* **14**(3): 3–6.
- MALKMUS, R. (1996): *Leptobranchium gunungensis* sp. n. (Anura: Pelobatidae) vom Mount Kinabalu, Nord-Borneo. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **72**: 297–301.
- MALKMUS, R. & MATSUI, M. (1997): *Megophrys kobayashii*, ein neuer pelobatider Frosch vom Mount Kinabalu. *Sauria, Berlin* **19**(1): 31–37.
- MALKMUS, R. & REIDE, K. (1996): Die Baumfrösche der Gattung *Philautus* vom Mount Kinabalu – Teil I: Überblick und die *aurifasciatus*-Gruppe mit Beschreibung einer neuen Art (*Philautus saueri* n. sp.). *Sauria, Berlin* **18**(1): 27–37.

- MANTHEY, U. & GROSSMANN, W. (1997): Amphibien & Reptilien Südostasiens. Natur und Tier, Münster. 512 pp.
- MANTHEY, U. & STEIOF, C. (1998): *Rhacophorus cyanopunctatus* sp. n. (Anura: Rhacophoridae), ein neuer Flugfrosch von der Malaiischen Halbinsel, Sumatra und Borneo. *Sauria*, Berlin **20**(3): 37–42.
- MARSDEN, W. (1811): The history of Sumatra, containing an account of the government, laws, customs, and manners of the native inhabitants, with descriptions of the natural productions, and a relation of the ancient political state of that island. Third edition. Oxford University Press, London. viii + 479 (+ 8) pp., pls. I–XIX, 1 folding map.
- MATSUI, M. (1986): Three new species of *Amolops* from Borneo (Amphibia: Anura, Ranidae). *Copeia* **1986**: 623–630.
- MEDWAY [Lord]. (1965): Mammals of Borneo. Field keys and an annotated checklist. Monograph of the Malaysian Branch Royal Asiatic Society, Singapore. xiv + 193 pp.
- MEDWAY [Lord]. (1976): Tom Harrisson the ornithologist, and Bornean ornithology. *Borneo Research Bulletin* **8**(2): 69–73.
- MERTENS, R. (1924): Über einige Reptilien aus Borneo. *Zoologischen Anzeiger* **60**: 155–159.
- MERTENS, R. (1961): *Lanthanotus*: An important lizard in evolution. *Sarawak Museum Journal* **10**: 283–285.
- MERTENS, R. (1962): *Lanthanotus*: eine Stammesgeschichtlich bedeutsame Eidechse? *Natur und Tier* **92**(2): 35–37.
- MERTENS, R. (1966): The keeping of Borneo earless monitor (*Lanthanotus borneensis*). *Sarawak Museum Journal* **14**: 320–322.
- MERTENS, R. (1970): Zum Ernährungsproblem des Taubwarans, *Lanthanotus borneensis*. *Salamandra* **6**: 133–134.
- MJÖBERG, E. (1928): I Tropikernas villande urskogar. Bokförlaget Natur och Kultur, Stockholm. 212 pp., index, 1 map. [English translation by A. BARWELL, 1930, *Forest life and adventures in the Malay Archipelago*. George Allen & Unwin Ltd., London. 201 pp. + 1 folding map].
- MOCQUARD, F. (1890): Recherches sur la faune herpétologique des Iles de Bornéo et de Palawan. *Nouvelles Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle Ser. 3* **2**: 115–168.
- MOCQUARD, F. (1892): Voyage de M. Chaper a Borneo. Nouvelle contribution a la faune herpétologique de Borneo. *Mémoires de la Société Zoologique de France* **5**: 190–206, pl. VII.
- MOTLEY, J. & DILLWYN, L. L. (1855): Contributions to the natural history of Labuan and adjacent coasts of Borneo. John van Voorst, London. 62 pp., 12 pls.
- MOULTON, J. C. (1914): Hand-list of the birds of Borneo. *Journal of the Straits Branch of the Royal Asiatic Society* **67**: 125–191.
- MÜLLER, S. (1838): Waarnemingen over de Indische krokodillen en beschrijving van enne nieuwe soort. *Tijdschrift voor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie* **5**: 61–87.
- MÜLLER, S. & SCHLEGEL, H. (1844): Over de Krokodillen van den Indischen Archipel. In: C. J. TEMMINCK (ed.). *Verhandlingen over de Natuurlijke Geschiedenis der Nederlandsche Overzeesche Bezittingen, door de Leden der Natuurkundige Commissie in Ost-Indië en Andere Schrijvers*. Zoologie. Luchtmans & van der Hoek, Leiden. 70 pp., 3 pls.
- NIEUWENHUIS, A. W. (1900): In centraal Borneo. Reis van Pontianak naar Samarinda. Brill, Leiden. viii + 308 pp., pls. I–XLVI.
- NUTTALL, G. H. F. (1927): The contributions to science of Charles Hose, Hon. Sc. D. (Cantab.) (1887–1927). pp: 272–287 in: HOSE, C. *Fifty years of romance and research or a jungle-wallah at large*. Hutchinson & Co. (Publishers) Ltd., London.
- OTA, H. & HIKIDA, T. (1988): A new species of *Lepidodactylus* (Sauria: Gekkonidae) from Sabah, Malaysia. *Copeia* **1988**(3): 616–621.
- OTA, H. & HIKIDA, T. (1991): Taxonomic review of the lizards of the genus *Calotes* CUVIER 1817 (Agamidae: Squamata) from Sabah, Malaysia. *Tropical Zoology* **4**: 179–192.
- OTA, H., SENGOKU, S. & HIKIDA, T. (1996): Two new species of *Luperosaurus* (Reptilia: Gekkonidae) from Borneo. *Copeia* **1996**: 433–439.
- PENDLEBURY, H. M. & CHASEN, F. N. (1932): A zoological expedition to Mt. Kinabalu, British North Borneo (1929). *Journal of the Federated Malay States Museum* **17**: 1–38.
- PERACCA, M.-G. ("1899" 1900): Reptiles et batraciens de l'Archipel Malais. *Revue Suisse de Zoologie* **7**: 321–330. [Reprinted 1907, *Reptiles et batraciens de l'Archipel Malais*. pp. 491–500 in: *Voyage de M.M. M. Bedot et C. Pictet dans l'Archipel Malais*. Tome 1. Imprimerie W. Kündig & Fils, Genève].
- PETERS, W. C. H. (1861): Eine zweite Übersicht (vergl. Monatsberichte 1859 p. 269) der von Hr. F. Jagor auf Malacca, Java, Borneo und den Philippinen gesammelten und dem Kgl. zoologischen Museum übersandten Schlangen. *Monatsberichte der Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin* **1861**: 683–691.
- PETERS, W. C. H. (1862): Präparate vor zur craniologischen Unterscheidung der Schlangengattung *Elaps* und über eine neue Art der Gattung *Simotes*, *S. semicinctus*. *Monatsberichte der Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin* **1862**: 635–638.
- PETERS, W. C. H. (1871): Über neue Reptilien aus Ostafrika und Sarawak (Borneo), vorzüglich aus der Sammlung des Herrn. Marquis J. Doria zu Genua. *Monatsberichte der Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin* **1871**: 566–581.
- PETERS, W. C. H. (1872): Übersicht der von den Herren M. G. Doria und D. O. Beccari in Sarawak auf Borneo von 1865 bis 1868 gesammelten Amphibien. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova* **3**: 27–45.
- PETERS, W. C. H. & DORIA, G. (1878): Catalogo dei rettili e dei batraci raccolti da O. Beccari, L. M. D'Albertis e A. A. Bruijn nella sotto-regione Austro-Malese. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova* **13**: 323–450.
- POULTON, E. B. (1916): Editor's introduction – biographical and general. pp: xiii–xxii in: SHELFORD, R. W. C. *A naturalist in Borneo*. T. Fisher Unwin Ltd., London. xxvii + [1] + 331 pp., pls. I–XXXII.
- RAFFLES, T. S. (1817): The history of Java, 2 Vols. East India Company and John Murray, London. lviii + 479 pp., 25 pls.; viii + 291 + cclx pp., 36 pls. [Reprinted 1965, Oxford University Press, Kuala Lumpur].
- RAFFLES, T. S. (1822): Second part of the descriptive catalogue of a zoological collection made in the island of

- Sumatra and its vicinity. Transactions of the Linnean Society of London **13**(2): 277–340.
- RITCHIE, J. & JONG, J. (2002): Man-eating crocodiles of Borneo. With chapters, "The natural history of crocodiles" (pp. 1–4) and "A bibliography of the crocodiles of Borneo" (pp. 112–117) by I. DAS. Natural History Publications (Borneo), Sdn. Bhd., Kota Kinabalu. [6] + 118 pp.
- ROBERTS, T. R. (1989): The freshwater fishes of Western Borneo (Kalimantan Barat, Indonesia). Memoirs of the California Academy of Sciences **14**: i–xii + 1–210.
- ROSS, C. A. (1990): *Crocodylus raninus* S. Müller and Schlegel, a valid species of crocodile (Reptilia: Crocodylia) from Borneo. Proceedings of the Biological Society of Washington **103**: 955–961.
- SAID, S. (1999): The history of Sarawak: where do we begin? Sarawak Museum Journal **54**: 211–224.
- SAINTE, M. (1987): Wallace, Becarri (sic) and Bishop McDougall. Sarawak Gazette **113**: 30–31.
- SCHLEGEL, H. (1837a): Essai sur la physionomie des serpens. Vol. 1. Kips, Hz and van Stockum, Amsterdam and Arnz & Comp., Leide [Leiden]. xxviii + 251 pp.
- SCHLEGEL, H. (1837b): Essai sur la physionomie des serpens. Vol. 2. Kips, Hz and van Stockum, Amsterdam and Arnz & Comp., Leide [Leiden]. 606 + xiii pp.
- SHELFORD, R. W. C. (1901a): A list of the reptiles of Borneo. Journal of the Straits Branch of the Royal Asiatic Society **35**: 43–68.
- SHELFORD, R. W. C. (1901b): On two new snakes from Borneo. Annals and Magazine of Natural History (7)**8**: 516–517.
- SHELFORD, R. W. C. (1902): A list of the reptiles of Borneo – Addenda et corrigenda. Journal of the Straits Branch of the Royal Asiatic Society **38**: 133–135.
- SHELFORD, R. W. C. (1905a): A new lizard and a new frog from Borneo. Annals and Magazine of Natural History (7)**15**: 208–210.
- SHELFORD, R. W. C. (1905b): "Wanderings in the great forests of Borneo" by Odardo Beccari. Sc. D., F.L.M.S., C.M.Z.S. etc. Sarawak Gazette July, **1905**: 160–161.
- SHELFORD, R. W. C. (1906): A note on "flying" snakes. Proceedings of the Zoological Society of London **1906**: 227–230.
- SHELFORD, R. W. C. (1916): A naturalist in Borneo. T. Fisher Unwin Ltd., London. xxvii + 331 pp.
- SMITH, M. A. (1921): Two new batrachians and a new snake from Borneo and the Malay Peninsula. Journal of the Federated Malay States Museum **10**: 197–199, pl. II.
- SMITH, M. A. (1925a): On a collection of reptiles and amphibians from Mt. Murud, Borneo. Sarawak Museum Journal **3**(1): 5–14.
- SMITH, M. A. (1925b): Contribution to the herpetology of Borneo. Sarawak Museum Journal **3**(8): 15–34.
- SMITH, M. A. (1931): The herpetology of Mt. Kinabalu, North Borneo, 13,455 ft. Bulletin of the Raffles Museum **5**(1): 3–32.
- SMYTHIES, B. E. (1955): "A Borneo Livingstone" (Dr. A. W. Nieuwenhuis). Sarawak Museum Journal, new series **6**: 493–509.
- SMYTHIES, B. E. (1957): An annotated checklist of the birds of Borneo. Sarawak Museum Journal, new series **7**: xi–xv, 523–818, 1 folding map.
- SMYTHIES, B. E. (1975): Obituary (of Tom Harrisson). Sarawak Museum Journal, new series **23**: 311–312; 1 pl.
- STEINDACHNER, F. (1877): Über zwei neue Eidechsen-Arten aus Süd-Amerika und Borneo. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, Wien **38**: 93–96, pls. I–II.
- STEJNEGER, L. H. (1922): List of snakes collected in Bulungan, northeast Borneo by Carl Lumholtz, 1914. Nyt Magazin for Naturvidensk **60**(2): 77–84.
- STONE, W. (1900): Description of a new rabbit from the Liu Kiu Islands and a new flying squirrel from Borneo. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **1900**: 460–463.
- STUEBING, R. B. (1985): Batang Lupar crocodiles: happy bachelors, lovesick behemoths, or nasty brutes? Malayan Naturalist **39**(1/2): 43–46.
- STUEBING, R. B. (1994): A new species of *Cylindrophis* (Serpentes: Cylindrophiiidae) from Sarawak, western Borneo. Raffles Bulletin of Zoology **42**: 967–973.
- STUEBING, R. B. & INGER, R. (1999): A field guide to the snakes of Borneo. Natural History Publications (Borneo) Sdn Bhd., Kota Kinabalu. viii + 254 pp.
- STUEBING, R. B., ISMAIL, G. & SALLIH, K. (1985): On the possible causes of crocodile attacks in Batang Lupar, Sarawak. Report to the Faculty of Science and Natural Resources, Universiti Kebangsaan Malaysia- Sabah Campus, Kota Kinabalu. 45 pp.
- STUEBING, R. B., & WONG, A. (2000): A new species of frog, *Philautus erythrophthalmus* (Rhacophoridae) from southwestern Sabah, Malaysia. Raffles Bulletin of Zoology **48**: 293–296.
- SUÁREZ, T. (1999): Early mapping of southeast Asia. Periplus Editions (HK) Ltd., Singapore. 280 pp.
- TWEEDIE, M. W. F. (1949): Reptiles of the Kelabit Plateau. Sarawak Museum Journal **5**: 154–155.
- VOGEL, G. & KÖHLER, G. (1996): Notes on the occurrence of *Elapoidis fusca* BOIE 1827 on Borneo (Reptilia: Serpentes: Colubridae). Senckenbergiana Biologica **76**: 61–63.
- VOOUS, K. (1961): Birds collected by Carl LUMHOLTZ in eastern and central Borneo. Meddelelser fra det Zoologiske Museum, Oslo (71): 127–180.
- WALLACE, A. R. (1869): The Malay Archipelago: the land of the orangutan and the bird of paradise. Macmillan and Co., London. 638 pp.
- WALLACH, V. & GÜNTHER, R. (1998): Visceral anatomy of the Malaysian snake genus *Xenophidion*, including a cladistic analysis and allocation to a new family (Serpentes: Xenophidionidae). Amphibia-Reptilia **19**: 385–404.
- WHITEHEAD, D. J. (1893): The exploration of Mount Kina Balu. Gurney & Jackson, London. xii + 317 pp., 31 pls.
- WONG, K.-M. (1995): A brief history of botanical collecting and documentation in Borneo. pp: XXI–XLI in SOEPADMA, E. & WONG, K.-M. (eds.) Tree flora of Sabah and Sarawak. Volume One. Forest Research Institute Malaysia, Kuala Lumpur.
- WRIGHT, L. R. (1970): The origin of British Borneo. University of Hong Kong Press, Hong Kong. x + 237 pp.

Author's address: Dr. Indraneil DAS, Institute of Biodiversity and Environmental Conservation, Universiti Malaysia Sarawak, 94300 Kota Samarahan, Sarawak, Malaysia. E-mail: idas@ibec.unimas.my

The HORN Expedition (1894) to Central Australia: New Directions in Australian Herpetology

Glenn M. SHEA

Faculty of Veterinary Science, University of Sydney, NSW, Australia

Abstract. The 1894 HORN Expedition to Central Australia was pivotal to the development of Australian herpetology, both in turning interests to the central Australian fauna, and in emphasising the importance of field observations of habitat, behaviour, life colouration, reproduction, and tadpole morphology. Brief biographies of the biological collector, Walter Baldwin SPENCER, the two authors of the reptile account in the expedition report, Arthur LUCAS and Charles FROST, and of Joseph FLETCHER, who was closely associated with all three, are provided. All had herpetological research interests (although the subsequent careers of three diverged from this path), and the interactions between the four were vital to the development of their herpetological careers, and to the success of the HORN Expedition itself. The current status of the herpetological collections made by the HORN Expedition is summarised, and modern reidentifications of the species covered in the expedition report are provided.

Key words. Herpetology, history, Australia, Joseph FLETCHER, Baldwin SPENCER, Arthur LUCAS, Charles FROST.

1. INTRODUCTION

Herpetology as a biological science has usually been seen to be the poor cousin of other branches dealing with vertebrates (STRAHAN 1985). Although knowledge of the Australian bird and mammal fauna was well advanced by the middle of the nineteenth century, herpetological knowledge was severely limited by access to much of the continent, the availability of material, and vast differences in relative interest in obtaining different groups of organisms. An understanding of the history of Australian herpetology has similarly lagged. While there have been whole volumes devoted to the history and bibliography of Australian ornithology (WHITTELL 1954) and entomology (MUSGRAVE 1932), and great attention has been paid to manuscript fragments of field notes regarding Australian mammals (e.g., CALABY 1966; WHITTELL & CALABY 1954) (some of this due to the sorry history of extinction of the Australian bird and mammal fauna), the history of Australian herpetology has largely been limited to more comprehensive, though less detailed, studies (e.g., WHITLEY 1970, 1975; FINNEY 1984).

In the fifty-six years between the first published descriptions of Australian reptiles and amphibians (in WHITE 1790) and the publication of GRAY's (1845) catalogue of British Museum lizards, some 209 names currently representing about 136 species had been proposed for herpetological specimens from Australia (COGGER et al. 1983). All were described by systematists based in Europe from material sent from Australia, and most were known only from coastal localities (Fig. 1). Exploration of the interior of the continent was constrained by long distances, limitations of animal transport and the dry, hot climate, with an emphasis on traversing the conti-

continent as fast as possible and on personal survival. As a result, collections of preserved reptiles and amphibians were mostly restricted to sea-based European expeditions and the limits of settlement.

The second half of the nineteenth century saw the first Australian-based herpetological systematists, with publications by Gerard KREFFT and William John MACLEAY in Sydney, Frederick MCCOY in Melbourne, and Charles Walter DE VIS in Brisbane. However, despite all four being locally-based, and in the case of KREFFT, with some field experience (KREFFT 1863, 1866a,b), there was still a bias towards collections from settled or sea-accessible areas (Fig. 2).

The last decade of the nineteenth century, with KREFFT, MACLEAY and MCCOY gone or having ceased herpetological publication, and DE VIS' output in decline, finally saw the first herpetological studies of the deserts of central Australia, initially by the ELDER Expedition of 1891–92, and then by the HORN Expedition of 1894, together with a new generation of herpetologists in Australia. Although the multi-volume Report of the HORN Expedition is well-known, its importance in Australian science the subject of a recent volume (MORTON & MULVANEY 1996), and extensive biographical details are available on its biologist and editor, Walter Baldwin SPENCER (MULVANEY & CALABY 1985), the pivotal role of this Expedition and its Report on the development of Australian herpetology have not previously been explored. Further and conversely, the vital role of herpetology in the development of the careers of SPENCER and the authors of the chapter on reptile collections from the expedition, Arthur LUCAS and Charles FROST, with which a fourth herpetological fig-

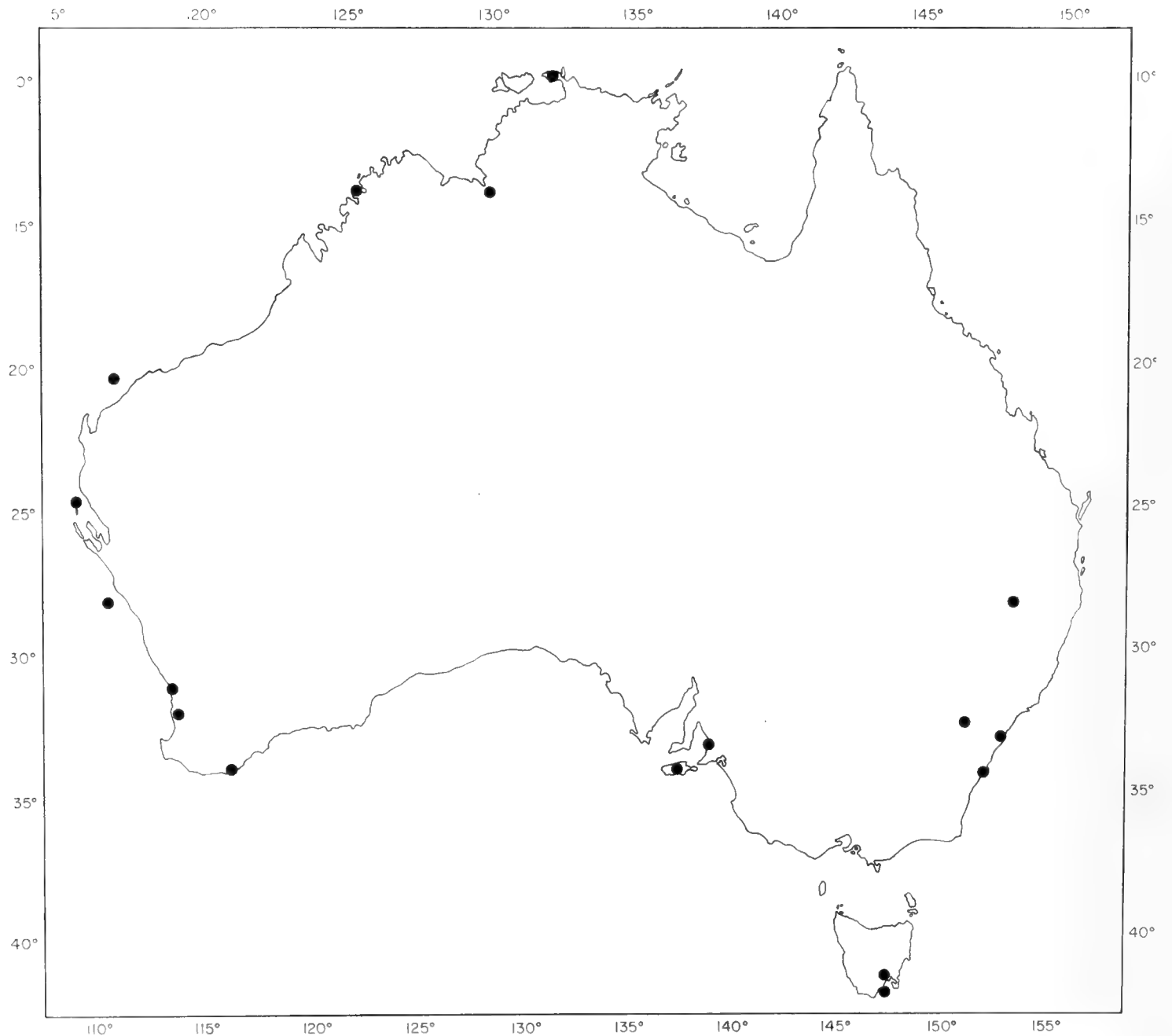


Fig. 1: Type localities of Australian reptiles and amphibians described between 1790 and 1845.

ure, Joseph FLETCHER, is inextricably linked, has not been previously identified.

This paper attempts to document these aspects of Australian herpetological history, and also provides documentation of the extant herpetological collections made on the HORN Expedition, updating the identifications provided in the HORN Expedition Report.

2. FOUR HERPETOLOGISTS

2.1. Joseph James FLETCHER (1850–15.v.1926)

Although FLETCHER was not directly associated in print with the HORN Expedition, he was an important catalyst, involved in turning LUCAS' thoughts to amphibians and reptiles and to field observations, and SPENCER's thoughts to amphibian systematics and biogeography.

Much of the detail of FLETCHER's life is provided in obituaries by SPENCER (1927, including a photograph) and FERGUSON (1927), a list of his publications (ANONYMOUS 1929), and a subsequent memoir by LUCAS (1930) (see also WALSH 1981 for a summary and additional shorter obituaries).

FLETCHER was born in Auckland, the son of a Methodist minister, Joseph Horner FLETCHER, and arrived in Australia in 1860. His father was initially sent to Brisbane and Ipswich, then in 1865 became President of Newington College, a recently-established Methodist school in Sydney (MACMILLAN 1963). Joseph Horner had some experience in this area, having previously established a Methodist college at Auckland. His son, Joseph James, was educated at Ipswich Grammar, Newington, then at the University of Sydney, obtaining a

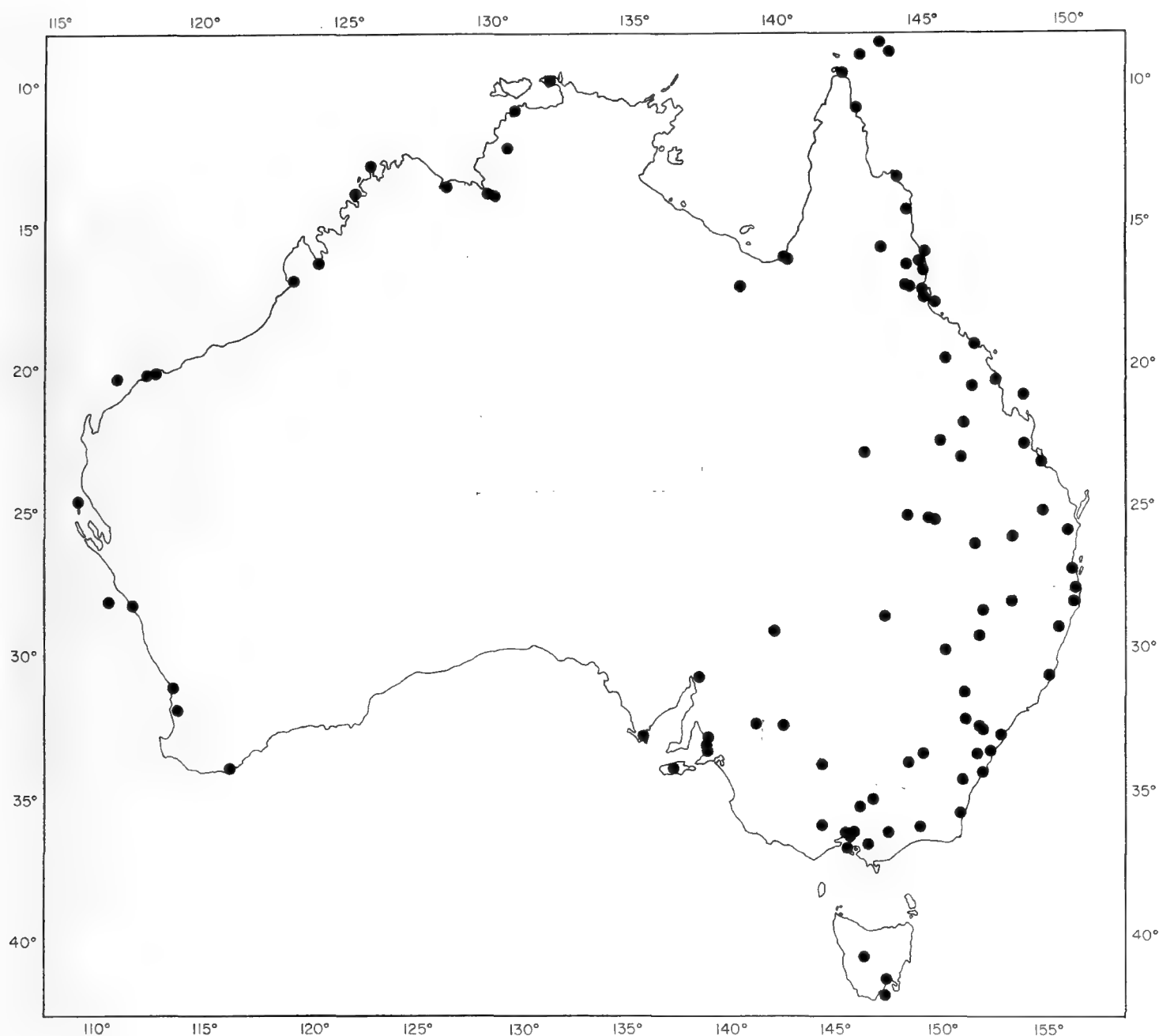


Fig. 2: Type localities of Australian reptiles and amphibians described between 1846 and 1890.

B.A. in 1870. On graduation, he taught at Wesley College in Melbourne, simultaneously reading for an M.A., before departing for London in 1876 on receipt of his second degree.

In London, he worked in Thomas HUXLEY's laboratory, and gained a second Bachelor's degree, a B.Sc. from the University of London, as Australian universities did not offer Science degrees at the time. During this period, he was invited to spend three months at Cambridge, working on embryology with Francis Maitland BALFOUR, where he met the biologist Arthur Milnes MARSHALL.

While in England, he published a single paper, co-authored with Joseph Jackson LISTER, on marsupial genital anatomy (LISTER & FLETCHER 1882), and began

to compile a bibliography on Australian marsupials and monotremes.

On returning to Australia, he taught at Newington (still under his father's presidency) from 1881–1885, during which period he was acting headmaster for a short period in 1883/84. While teaching, he continued his research on marsupial anatomy (FLETCHER 1882, 1883a, 1883b), and completed his bibliography (FLETCHER 1884). In 1885, he was offered an administrative position as Director and Librarian of the Linnean Society of New South Wales by the Society's founder and benefactor, William John MACLEAY, and left teaching, beginning his new career in 1886. He remained with the Linnean Society of New South Wales until 1919, although his title later changed to Secretary. During this period,

he also edited the Society's publications. Even after retirement, he was unable to leave the service of the Society, being elected President in 1919–20 and 1920–21, and Vice-President after that.

Although FLETCHER's early work (1881–1885) was on marsupials, he published a single herpetological paper at this time, reporting viviparity in a lizard (FLETCHER 1883c; the species involved, identified as *Hinulia elegans* in the paper (presumably *H. elegans* Gray, 1838), is probably *Eulamprus heatwolei* (Wells & Wellington, 1984), based on reported size of the female and the fauna present at Burrawang, the locality cited). Between 1886 and 1898, he changed research direction. Extensive fieldwork experience in the Sydney area and surrounding ranges led him to work on earthworm, terrestrial planarian and onychophoran systematics, and amphibian biology. His first paper in amphibian biology (FLETCHER 1889) dealt with reproductive ecology and habitat preferences of the local Sydney frog fauna, and was a major improvement on the only previous paper on this topic (KREFFT 1863¹). However, he soon developed an interest in determining the distribution of Australian frogs. Previous European workers describing Australian species had been content with broad locality descriptions, such as New South Wales, or even Australia. FLETCHER, his interest kindled by his local experiences of discrete habitat preferences, began to accumulate frog collections from around Australia, developing an extensive network of informants and collectors. This led to a series of five papers (FLETCHER 1891a,c, 1892, 1894a, 1898) on the distribution of Australian frogs, and in turn to some thoughts on distribution patterns and broad faunal elements. Inevitably, some specimens obtained represented new species. At first uncertain of the status of these taxa, he sent material to George BOULENGER at the British Museum, who described them (BOULENGER 1888, 1890, 1893, including the patronyms *Limnodynastes fletcheri* Boulenger, 1888 and *Lechriodus fletcheri* (Boulenger, 1890)), but later began to describe new species and varieties himself (FLETCHER 1891b, 1894b, 1894c, 1898). FLETCHER later shifted direction again, working almost exclusively on botany,

particularly on *Acacia*, *Grevillea* and eucalypts, after 1909.

2.2. Arthur Henry Shakespeare LUCAS (7.v.1853–10.vi.1936)

Knowledge of Arthur LUCAS' life is extensive. He wrote an autobiography (LUCAS 1937) and was the subject of two extended obituaries (CARTER 1937a,b), as well as several shorter accounts (DONOVAN 1938; DUCKER 1986, 1998). The autobiography and the longer of CARTER'S obituaries carry the same photograph of LUCAS in old age. A line drawing of a younger LUCAS is presented by ANONYMOUS (1899b) and a photograph of unknown age by DUCKER (1998).

Arthur LUCAS was born at Stratford-on-Avon in England, son of a Methodist minister. After a succession of schools for his early education (a legacy of his father's profession), he entered the New Kingswood School at Bath in 1862, run by the Methodists. His early life, with an ever-changing background, instilled in him an interest in natural history, particularly in geology and palaeontology. Similar interests developed in his older brother Thomas, who became interested in entomology and ornithology. LUCAS was awarded a Conference Scholarship (given to the head boy of the previous year) and spent an extra year at Kingswood, followed by six months as a pupil teacher, and won an exhibition to Balliol College, Oxford.

LUCAS went to Balliol in October 1870, and read for final Honours in Mathematics and Natural Sciences, with a view to studying medicine like his older brother. Stricken by a severe bout of pneumonia and pericarditis immediately prior to the examinations, he was given a special examination which allowed him to graduate with fourth class Honours in Mathematics. His Oxford period ended with winning the Burdett-Coutts Prize, an open University prize.

After beginning a medical apprenticeship with Thomas in London, Arthur began to study medicine at London Hospital, to which he gained an Entrance Science Scholarship. In his first year of study, he won the Gold Medal of the Apothecaries' Society in Botany, but was soon forced to give up his studies to support his brother's family when Thomas became ill. Thomas emigrated to Australia, leaving Arthur to support the children (LUCAS 1937: 103, 127, *contra* DUCKER 1998). In order to earn a living, Arthur began a teaching career, initially teaching mathematics and science at the Leys School, Cambridge. His interests in science education became apparent at this time, when he formed a school natural history society, an activity repeated later (see below). Among his students at The Leys was William S. DAY (LUCAS 1937: 111–112), later to become a significant collector of tropical Australian fauna (including

¹ It is possibly KREFFT's (1863) comment, dealing with the disappearance of *Litoria citropa* (DUMÉRIL & BIBRON, 1841) in summer ("I believe [it] frequents the high branches of the *Eucalypti* during the summer"), that led to a subsequent statement by MCCOY (1867) ("The Batrachia, are rarely seen or heard, – the true tree-frogs (*Hyla*) inhabiting the lofty gum-trees...") that in turn particularly aroused FLETCHER'S ire, as he is twice attributed (SPENCER, 1927; see also LUCAS, 1930) as repeatedly quoting "a sentence penned and published in an unlucky moment by a well known Professor of Natural Science who had never worked in the field, 'In Australia the Hylas inhabit the tops of the lofty gum trees'". If this is true, this judgement is too harsh – KREFFT was certainly familiar with the local fauna under field conditions, even if MCCOY misinterpreted KREFFT'S surmise as fact.

type material of the frog *Nyctimystes dayi* (Günther, 1897) and the gecko *Phyllurus lichenosus* Günther, 1897, a synonym of *Saltuarius cornutus* (Ogilby, 1892)). While in Cambridge, he worked at various university laboratories and museums, becoming associated with the biologist Arthur Milnes MARSHALL. Field research on the Isle of Wight and in the Channel Islands led to a Fellowship of the Geological Society.

In 1883, LUCAS followed his brother to Australia, where he became mathematics and science master at Wesley College in Melbourne, establishing another school natural history society. His interest in fieldwork continued, and within 12 months of arriving in Melbourne, he was collecting in southern Tasmania. In 1885, he joined J.B. GREGORY on an overland trek to Wilson's Promontory, collected giant earthworms with SPENCER in September 1887, and in 1890 joined an expedition to east Gippsland with Arthur DENDY and William HOWITT (HOWITT et al. 1891). He also collected around the Yarra Falls and Mt Baw Baw (LUCAS 1937: 152). With this interest in field studies, he soon became a member of the Field Naturalists' Club of Victoria (his brother had been one of the founders three years earlier) and was instrumental in initiating the Club's publication, the *Victorian Naturalist*, of which he was editor from the first issue (1884) to 1892. He was also elected to membership of the Royal Society of Victoria in 1885 (later issues of the *Proceedings of the Royal Society of Victoria* give his year of membership as 1895, in error).

Continuing his interest in science education, LUCAS took an *ad eundem* degree, which entitled him to sit on the Melbourne University Senate, from where he lobbied to improve science teaching facilities, to include science subjects in the matriculation requirements, and to establish a Chair in Biology. This latter was successful, leading to the appointment of Baldwin SPENCER (although LUCAS had also been one of the applicants for the chair; MULVANEY & CALABY 1985: 96).

LUCAS had a heavy workload during his years in Melbourne. In addition to his teaching duties at Wesley College, his administrative duties with the Field Naturalists' Club and the Royal Society, and his efforts on the University Senate, he also began tutoring at Ormond and Trinity Colleges of Melbourne University in 1885, and pushed for the establishment of the Methodist Queen's College. He later became one of its Senior Fellows, as well as tutoring in science there. His promotion of science also extended to lobbying the Government for the creation of a nature reserve on Wilson's Promontory (DUCKER 1998), and a Port Phillip Biological Survey. In both of these activities, he was successful in prodding the government to establish committees to look further at the proposals. Little wonder that LUCAS (1937: 151–152) described his daily activities during this period as:

“leaving home at eight in the morning and returning at eleven at night”, and that he rejected the additional offer from SPENCER of a lectureship in biology at the University.

In December 1892 LUCAS left Melbourne to become headmaster of Newington College, where he also taught English, mathematics and science (chemistry and geology), and initiated yet another Science Club, together with a zoo (MACMILLAN 1963). Almost immediately, he joined the Linnean Society of New South Wales, becoming a member of council in 1895 (he was president from 1907 to 1909, and vice-president from 1909 to 1916). In 1899, he left Newington to become senior mathematics and science master at Sydney Grammar School, where he stayed for 25 years, eventually becoming headmaster. He also presented geology lectures at the University of Sydney.

During the school vacations, he continued with fieldwork, both in the Sydney region (with FLETCHER and the geologist T.W. Edgeworth DAVID), as well as commencing some botanical research at the University of Sydney on a genus of conifers. In the hiatus between his two Sydney schools, he participated in a botanical expedition to Mt Kosciusko (with FLETCHER), during which he became temporarily separated from the main party, leading to illustrated headline stories in the Sydney press (ANONYMOUS 1899a, 1899b).

LUCAS finally retired from Sydney Grammar in 1923, at the age of 70, but accepted the offer of the Chair of Mathematics at the University of Tasmania, finally retiring from teaching at the end of 1925, to return to Sydney.

In his later years at Sydney Grammar, LUCAS developed an interest in marine algae (DUCKER 1998), and this interest flowered following his retirement, with over 20 papers on the group published between 1909 and 1935. This interest led to collecting expeditions to South Australia, Victoria, Tasmania, Queensland and Western Australia, including a month on the Low Islands in Queensland in 1931 (aged 78) and, two years later, fieldwork on Lord Howe Island. His final scientific publications were the two volumes on the Seaweeds of South Australia (LUCAS 1936; LUCAS & PERRIN 1947) the second volume of which was incomplete on his death, and completed by Florence PERRIN many years afterwards.

In addition to his skills in mathematics and biology, LUCAS was also multilingual. On top of the traditional formal schooling in Latin and classical Greek of the time, LUCAS was also fluent in French, German, Italian, Russian and Spanish. CARTER (1937b) suggested that he used to spend his summer vacations learning new languages in addition to fieldwork, and there are reports

(CARTER 1937a; MACMILLAN 1963) that he learnt Russian to read a paper on mating behaviour in lizards (although the identity of the paper has not been identified, and DONOVAN (1938) and DUCKER (1986) more generally stated that the relevant material was a book on “lizards”).

In keeping with his active life, LUCAS died while travelling from Melbourne to Sydney, due to pneumonia contracted while collecting seaweeds at Warrnambool.

LUCAS' name is perpetuated in herpetology by the generic name *Lucasium* Wermuth, 1965, and by the species name *Diplodactylus lucasi* Fry, 1914, the latter a junior synonym (APLIN & ADAMS 1998) of *Diplodactylus pulcher* (Steindachner, 1870).

At the time of his arrival in Australia, LUCAS had published only a single paper, on geology. Although he soon published several minor notes on a variety of topics in the Victorian Naturalist, his publications did not follow any one theme until he began to write on herpetological subjects. This research direction dominated his publications for the next decade and a half (FROST & LUCAS 1894; LUCAS 1890, 1892, 1897, 1898; LUCAS & FROST 1894, 1895a, 1895b, 1896a, 1896b, 1896c, 1897, 1900, 1901, 1902, 1903), either singly or in collaboration with Charles FROST, although this phase ended abruptly, with only two subsequent non-technical publications dealing with herpetology (LUCAS 1914; LUCAS & LE SOUEF 1909). LUCAS' first specifically herpetological work, on the distribution of Victorian frogs (LUCAS 1892) was clearly influenced by FLETCHER'S work on the distribution and biology of frogs in New South Wales (LUCAS 1930: 744). The relationship between the two also extends to parallels in their careers. Both FLETCHER and LUCAS taught at Wesley College and Newington College², although FLETCHER preceded LUCAS. The similarity surely relates to religion, with both being the sons of Methodist ministers, and both schools run by the Methodist Church. Undoubtedly, this common background facilitated their friendship. On LUCAS' transfer to Sydney in January 1893, he rapidly became a close friend of FLETCHER, who introduced him to the Linnean Society of New South Wales. LUCAS became a member in May 1893, reading his first paper only two months later (FROST & LUCAS 1894). Their friendship extended to shared fieldwork, including the Snowy Mountains expedition. LUCAS (1937: 159) recalled how he and FLETCHER, for LUCAS' introduction to the Blue Mountains, walked 16 km overnight from Bell railway

station to Mt King George, reaching the summit at 0600 hrs.

FLETCHER'S interest in aspects of the natural history of frogs, rather than the simple description of new taxa, also transferred to LUCAS, who included natural history data in species accounts in his second herpetological paper, “The Lizards Indigenous to Victoria” (LUCAS & FROST 1894), which was essentially an amalgamation of morphological descriptions from BOULENGER (1885–7) with new distributional data and natural history observations. This trend towards the documentation of field observations also continued to the HORN Expedition Report, and was a major factor in the effect of that Report on Australian herpetology.

2.3. Charles FROST (?1853–18.ix.1915)

FROST'S contributions to herpetology are almost exclusively linked to Arthur LUCAS, and he remains the least-known of the major contributors to Australian herpetology of the period, probably due to his non-institutional background.

Apart from his publications, FROST'S life is known only from a single obituary (ANONYMOUS 1915), several comments published in the Victorian Naturalist and in papers by others, and oral history at the Museum of Victoria. His obituary states that he died at the age of 62, giving a year of birth of 1853.

FROST first came to notice at the Field Naturalists' Club of Victoria in the late 1880s, when he occasionally exhibited specimens at meetings, including two snakes at a meeting in July 1888 (at the age of 35, making him a relatively late starter in science). He became a member of the Club's Committee in the 1889–90 year, was a Vice-President from 1891 to 1894, and Treasurer from 1894 to 1898. He was an enthusiastic attendee at Society field trips, participating in excursions to Fern Tree Gully in 1892 and 1893, Nar-Nar-Goon in 1893, and leading excursions to Sassafras Gully and Warrandyte in 1894. He was also a participant in three of the Club's major expeditions, to King Island (xi.1887), Croajingolong (xii.1888–i.1889) and Yarra Falls (xi.1890), the latter as leader.

FROST also made independent collecting trips. SPENCER (1901) noted that the first five specimens of the frog he described as *Phyllorhina frosti* were obtained by FROST while camped at Mt Baw Baw in 1898 (regurgitated by a tiger snake, *Notechis scutatus* (Peters, 1861)), and that FROST also collected the other two types on a later occasion.

Apart from reptiles, FROST'S early interests included spiders and birds. He contributed three papers on spiders to the Victorian Naturalist (FROST 1888, 1890, 1891), and read at least two others at meetings, and con-

2 It is also worthy of note that at least two other publishing herpetologists were educated at Newington: the present author, and the late Stephen J. COPLAND (1907–19.viii.1981) (Anonymous 1981), who published extensively on frog and skink systematics between 1946 and 1963.

tributed the bird list for the Croajingolong expedition report (FROST 1889).

During this period, Frederick MCCOY, Director of the National Museum of Victoria, was seen as the leading herpetologist in Victoria, primarily due to the continuing publication of his *Prodromus of the Zoology of Victoria* series. However, with the cessation of this series and the publication of LUCAS and FROST'S (1894) catalogue of the lizards of Victoria (read at the meeting of the Royal Society of Victoria on 13.iv.1893), MCCOY'S influence waned and FROST became the primary source of reptile identifications to members of the Field Naturalists' Club, contributing reptile lists to reports of fieldwork by others (FROST 1894a,b; FRENCH & FROST 1894).

FROST'S interests in herpetology were undoubtedly nurtured by LUCAS and SPENCER, who possessed the academic training and scientific writing skills lacked by FROST. All were members of the Field Naturalists' Club and members of the Club's Committee, LUCAS also editing the *Victorian Naturalist*. Curiously, however, although collaborative work between LUCAS and FROST began as early as 1892 (LUCAS 1892), their 12 joint papers (FROST & LUCAS 1894; LUCAS & FROST 1894, 1895a, 1895b, 1896a, 1896b, 1896c, 1897, 1900, 1901, 1902, 1903), together with FROST'S other solo herpetological paper (FROST 1895), were published (mostly in Victoria) after LUCAS left Melbourne for Sydney. Despite being the major Melbourne-based herpetologist of this period, FROST was not a member of the Royal Society of Victoria, but did become a Fellow of the Linnean Society on 3.xii.1891 (although he never used the Linnean Society's publications as an outlet for his own work). Why he became a member of a British scientific society and not the local equivalents is not known, although the British Fellowship did allow him to append the letters F.L.S. to his name in publications, and may have been encouraged by LUCAS and SPENCER in lieu of formal academic qualifications.

Oral history at the Museum of Victoria (J. COVENTRY, Melbourne, pers. comm.) is that FROST worked on the Museum of Victoria herpetology collections on a voluntary basis, which is in agreement with most of the type material of species that LUCAS and FROST described being in that institution, and the lack of any other person experienced with herpetology on staff during the period. It was presumably because of FROST'S presence that a collection of reptiles was sent from the Western Australian Museum to the Museum of Victoria for identification in 1901 (LUCAS & FROST 1902; J. COVENTRY, Melbourne, pers. comm.).

Despite the geographic separation of FROST'S activities at the Museum of Victoria and LUCAS' life as a teacher in Sydney, it is clear that both actively participated in

their joint research activities. LUCAS (1892) wrote that MCCOY had "afforded (him) all facilities for examining the specimens which are preserved in the National Museum", prior to his departure for Sydney, and his later autobiography (LUCAS 1937: 140) reported similar access to the lizard collections. After his departure, LUCAS returned regularly to Melbourne for holidays (LUCAS 1937; CARTER 1937a), and was present in Melbourne in July 1894 and July 1895, when he attended meetings of the Field Naturalists' Club. It was presumably during the latter period that he and FROST worked together on the HORN Expedition report, although he also examined material while in Sydney, including the collections of the MACLEAY Museum (LUCAS & FROST 1896a: 116), which were unavailable to FROST.

Charles FROST'S activities after ceasing writing in 1903 are poorly-known, although he continued to live in Kew, a Melbourne suburb, maintaining a collection of preserved reptiles which were donated to the Museum of Victoria after his death from heart attack, by his brother Jack. Unfortunately, locality data were not provided for much of this material (J. COVENTRY, Melbourne, pers. comm.).

FROST is honoured herpetologically by the patronyms *Lerista frosti* (Zietz, 1920) and *Phyloria frosti* Spencer, 1901.

Curiously, despite the close association between FROST and LUCAS, which extended in later years to FROST'S provision of photographs of live snakes and lizards for LUCAS' popular book on Australian fauna (LUCAS & LE SOUEF 1909), LUCAS makes almost no mention of him in his autobiography (LUCAS 1937), referring only to "my dear friend Charles FROST" on one occasion (p. 152).

2.4. Walter Baldwin SPENCER (23.vi.1860–14.vii.1929)

SPENCER'S life has been thoroughly documented by MULVANEY & CALABY (1985), from which much of the following account is derived.

Walter Baldwin SPENCER was born in Manchester, the son of a textile manufacturer and merchant. He was educated at Old Trafford School (1872–1878). Although passing both Oxford and Cambridge Local Examination, and fulfilling the University of London matriculation requirements, he initially studied briefly at the Manchester School of Art, then at Owen College (later Manchester University) in medicine (a subject which, though studied at Manchester, was examined in London), beginning in 1879. Here he came under the influence of Arthur Milnes MARSHALL, the newly-appointed Professor of Zoology, who also worked with FLETCHER and later LUCAS at Cambridge. MARSHALL, known herpetologically for his frequently reprinted monograph

(MARSHALL 1882) on the frog, proved inspirational to the young SPENCER. By the end of his second undergraduate year, SPENCER had collaborated with MARSHALL on a paper (MARSHALL & SPENCER 1881) on the cranial nerves of the dogfish. At about this time, he also won the DALTON Prize in Natural History (PESCOTT 1954: 90). Following this, SPENCER transferred to Oxford, entering Exeter College in October 1881. Here, he was influenced in his zoological studies by Henry Nottridge MOSELEY, Professor of Anatomy (recently returned from the Challenger Expedition, which had visited Australia) and E. Ray LANKESTER, MOSELEY's successor. SPENCER's burgeoning interests in biology and comparative anatomy detracted from his medical studies, and he failed his medical examinations at the University of London in 1883. However, in 1884 he graduated from Oxford with a first in Biology.

The following year, SPENCER became assistant to MOSELEY, demonstrating in practical classes and lecturing comparative anatomy, and in 1886, he became the inaugural Fellow in Biology at Lincoln College. Between 1884 and 1886, he wrote eight papers, five of which were on herpetological subjects (SPENCER 1885a, 1885b, 1886a, 1886b, 1887), including frog embryology and the pineal eye of squamates. The final paper of this latter project, published in the Quarterly Journal of Microscopical Science, featured hand-coloured plates, all 1500 copies of which were tinted by SPENCER, his fiancée, and his friend Gilbert BOURNE in a one-week period, and is still considered a major contribution to the subject (EAKIN 1973).

In 1886, the Chair of Biological Science at the University of Melbourne was advertised. A very strong field applied, including T.J. PARKER and W.A. HASWELL (later to write a standard zoology text of the period: PARKER & HASWELL 1897). SPENCER's selection from this field is thought to have been on the basis of his strong publication record and good testimonials from (among others) MARSHALL, MOSELEY and LANKESTER, as well as colleagues in other fields and students. He was appointed to the Chair in January 1887, departing England on 18.ii.1887 and arriving in Melbourne 30.iii.1887, at the age of 26.

SPENCER's activities rapidly developed close parallels with LUCAS, who soon became a close friend, and was given a key to SPENCER's rooms (LUCAS 1937:153). Although SPENCER's biological studies in England had been laboratory-based, he quickly developed an interest in field studies on arrival in Australia, and within seven months was hunting giant earthworms with LUCAS in Gippsland. Two months later, in November 1887, he joined the King Island expedition of the Field Naturalists' Club of Victoria, along with Charles FROST. SPENCER wrote and illustrated the narrative of this ex-

pedition (SPENCER et al. 1888), which collected six species of snakes and lizards (LE SOUEF 1888; one additional species of snake recorded, *Pseudonaja textilis* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), does not occur on the island, and is presumably a misidentification of one of the other three species collected). Other major expeditions followed, including those to Croajingolong and Yarra Falls with the Field Naturalists, both trips also attended by FROST. In September–October 1891, he mounted a major expedition (SPENCER 1892) to Gayndah in Queensland in search of eggs and embryos of the Queensland Lungfish (*Neoceratodus forsteri* (Kreffft, 1870)). Although this was unsuccessful, his visit coincided with that of the German biologist Richard SEMON (who had the same aim), and led to an invitation to contribute a paper on the lungs of *Neoceratodus* to the report of SEMON's Australian expedition (SPENCER 1898), and to visit SEMON in Jena. One year after the Queensland expedition, SPENCER collected around Dimboola and the Wimmera River, followed by a visit in the summer vacation of 1892/93 to Lake St Clair in Tasmania, where he collected the specimens that provided FROST and LUCAS' first reptile description (the skink *Hemisphaeriodon tasmanicum* Frost & Lucas, 1894, later to prove synonymous with *Cyclodomorphus casuarinae* (Duméril & Bibron, 1839)).

In early 1888, the year following his arrival, SPENCER became a council member of the Royal Society of Victoria, becoming secretary/editor the following year. The year 1888 also saw SPENCER's first Australian trip outside of Victoria, when he attended the inaugural meeting of the Australasian Association for the Advancement of Science meeting in Sydney as the Society's delegate. It was at this meeting that he met Joseph FLETCHER for the first time and the two rapidly developed a close friendship (MULVANEY et al. 2001: 273, 402, 482), which extended in later years to SPENCER staying with FLETCHER during annual visits to Sydney en route to holidays in New Zealand. Also in his first three years in Melbourne, SPENCER formed a Science Club at the University, he and LUCAS were members of the same government committees enquiring into the establishment of a Port Phillip Biological Survey and the reservation of Wilson's Promontory, and SPENCER was general secretary for the second AAAS meeting in Melbourne. In 1893, he visited Europe, and on his return to Australia in 1894, he began writing popular articles on science for the local press, in addition to his teaching and administrative duties.

In 1894, SPENCER was invited to participate in the HORN Expedition (see below), and subsequently edited the report of that expedition.

The combination of winter and a drought season during the expedition resulted in SPENCER's dissatisfaction

with the collections made. Consequently, he returned to Charlotte Waters in February 1895, making further collections after rain. The observations made during this visit, together with collections sent to him by Frank GILLEN, Patrick Michael ("Pado") BYRNE and Charles Ernest COWLE between 1895 and 1896 (MULVANEY et al. 2000, 2001), were incorporated in the Horn Expedition Report.

Recalcitrance on the part of Edward STIRLING, the expedition's official anthropologist, led to GILLEN producing, at SPENCER's request, an anthropological memoir for the report, initiating a series of SPENCER-GILLEN collaborations. Between mid-November 1896 and 8 January 1897, SPENCER revisited Alice Springs to work with GILLEN in documenting a series of aboriginal ceremonies, and took the opportunity to make further biological collections. These, however, were too late for inclusion in the HORN Expedition Report, and the anthropological studies became the basis for their first major monograph, "The Native Tribes of Central Australia" (SPENCER & GILLEN 1899).

In 1895, soon after his return from central Australia, SPENCER was appointed a member of the Board of Trustees of the Public Library, Museums and National Gallery of Victoria, a blanket administrative umbrella for the major public institutions. By 1899, he had become Vice-President, and with MCCOY's death in the same year, also became simultaneously President of the Museum Committee and Director of the National Museum of Victoria. He immediately began lobbying for new museum buildings, new exhibitions, and transfer of the existing collections to new accommodation.

In 1901, a further period of fieldwork ensued. The SPENCER-GILLEN Expedition left from Oodnadatta on 19.iii.1901, travelling through Charlotte Waters and Alice Springs, before moving to new collecting grounds at Barrow Creek, Tennant Creek, Powell Creek and Borroloola. The onset of the wet season led to the party becoming trapped at Borroloola for three months before being evacuated by boat to Normanton, departing from there for Brisbane on 1.iii.1902. As with previous expeditions, the anthropological results became the basis for a major book (SPENCER & GILLEN 1904), which also incorporated the results of a brief visit to tribes north of Lake Eyre in August 1903. Although no coordinated zoological report resulted from the SPENCER-GILLEN Expedition (SPENCER's focus in this and subsequent fieldwork was primarily anthropological), the zoological collections made did include a new varanid, *Varanus spenceri*³, named by LUCAS & FROST (1903), while one

of the skink specimens was subsequently (STORR 1969) nominated as the holotype of *Ctenotus robustus*.

Between 1903 and 1911, SPENCER was heavily involved in administrative duties, becoming President of the Professorial Board and a member of the University of Melbourne Council, coinciding with a Royal Commission into the University's finances and activities. He was also appointed to a variety of Government Committees into education in general.

At the end of 1911, SPENCER visited the Top End of the Northern Territory between June and August, collecting and making anthropological observations at Melville Island, Pine Creek, Katherine and Roper Bar, although based mostly in Darwin. This visit led to his being appointed Chief Protector of Aborigines, spending the whole of 1912 in the Top End at this task. Some time was set aside for fieldwork, including six weeks in March to April on Melville and Bathurst Islands, the period June to July at Oenpelli, a pioneering car-based overland trek from Darwin to Borroloola between August and September, and a return to Bathurst Island in December. Again, the anthropological observations led to a book (SPENCER 1914).

In addition to his scientific interests, SPENCER became a major patron of the arts, and visited England in 1916 on behalf of the National Gallery of Victoria. He also served as President of the Victorian Football League between 1919 and 1926.

Finally worn out by his workload, SPENCER retired from the University in June 1920, although he still retained his position at the National Museum. He revisited Alice Springs in winter 1923 to report on aboriginal welfare, and again in 1926. This was his last Australian fieldwork. He travelled to England in mid-1927, ostensibly for a short visit, but stayed for the next year and a half, writing his final book, "Wanderings in Wild Australia" (SPENCER 1928), a popular narrative of his field expeditions. On 19.ii.1929, he left England for an anthropological expedition to Tierra del Fuego with his companion Jean HAMILTON. Overworking himself in the cold, wet climate, he died there on 14.vii.1929.

Although SPENCER's later scientific career and fame was primarily in anthropology, he published about 50 papers in biology (MULVANEY & CALABY 1985). Of these, nine were herpetological in nature or had herpetological relationships. Apart from the five written prior to moving to Australia, which undoubtedly played a major role in obtaining the position that launched his career, he wrote two papers on frogs (SPENCER 1896c, 1901) and two on pentastomids obtained from the lungs of the copperhead snake (*Austrelaps superbus* (Günther, 1858)), including material collected on his visit to King Island with FROST and the Field Naturalists' Club

3 Two other herpetological patronyms honour Spencer: the frogs *Limnodynastes spenceri* Parker, 1940, and *Litoria spenceri* Dubois, 1984.

(SPENCER 1888, 1893). In addition to the herpetological work of SPENCER himself, he was also instrumental in establishing the careers of Arthur DENDY (1865–1925; see below) and Georgina SWEET (1875–1946). The latter began as his assistant demonstrator at the University, and later became the University's first woman associate professor, teaching in biology and veterinary science (MACCALLUM 1990). SWEET published a few papers on amphibian anatomy and vertebrate parasitology, including reptile parasites (SWEET 1897, 1908a,b, 1909, GILRUTH et al. 1910), among a wide range of topics.

Despite the quality of his work on the pineal eye of lepidosaurs, SPENCER is best remembered in zoological circles today for his biogeographical interpretations. This work, first expounded in the HORN Expedition report (SPENCER 1896b), recognised the distinction between arid, tropical and cool climate faunas in Australia, and applied the names Eyrean, Torresian and Bassian to these faunas. However, it has its roots in earlier work, notably by FLETCHER, who had recognised similar patterns in the Australian frog fauna. The account of the reptile fauna of the HORN Expedition provided by LUCAS & FROST (1896a) also provided much of the detail used by SPENCER in devising his scheme. FLETCHER also played a more direct role in SPENCER's herpetological output, providing advice for the HORN Expedition amphibian report (SPENCER 1896c) and encouraging SPENCER to write his second amphibian systematics paper (SPENCER 1901).

In summary, at the beginning of 1894, when the HORN Expedition was initiated, SPENCER was ensconced as Professor of Biology at the University of Melbourne, his thoughts turned towards herpetological matters by association with MARSHALL in England, and later by FROST and LUCAS in Australia, and towards biogeography by FLETCHER's work on frog distributions, and with a love of fieldwork nurtured by LUCAS and FROST. LUCAS, who had been instrumental in creating the position that caused SPENCER to move to Australia, and who had started to write on herpetological systematics (stimulated by FLETCHER and FROST), had moved to Sydney one year before, becoming closely associated with FLETCHER, while FROST, who had guided SPENCER in fieldwork, and collaborated with LUCAS in his herpetological studies, was becoming a significant figure in the Field Naturalists' Club of Victoria, and the major herpetologist remaining in Victoria.

The close relationship between these four figures extends not only to herpetology, but to a common interest in earthworms, planarians and onychophorans (also shared with Arthur DENDY, SPENCER's laboratory assistant, who subsequently became Professor of Zoology at Canterbury College in New Zealand and later at the University of Cape Town and King's College, London

(SMITH 1981), and would further extend SPENCER's pioneering work on the pineal eye and brain of *Sphenodon*, as well as publishing on the embryology of the genus; DENDY 1899a, 1899b, 1909, 1910, 1911). As illustration of this association, not only did SPENCER, FLETCHER and DENDY publish on these invertebrate groups, but each of the five had a planarian named after them, DENDY (1889, 1890) naming *Geoplana spenceri*, *G. lucasi* and *G. fletcheri*, and SPENCER (1891) naming *G. frosti* and *G. dendyi*.

3. THE HORN EXPEDITION (5.V.–7.VIII.1894) TO CENTRAL AUSTRALIA, A NEW GEOGRAPHIC DIRECTION IN AUSTRALIAN HERPETOLOGY

On 8.iii.1894, the wealthy pastoralist and mining magnate William Austin HORN (1841–1922), who had been a member of the South Australian House of Assembly between 1887 and 1893, wrote to the South Australian Premier offering to fund a scientific expedition to central Australia, and inviting the Premier to nominate two scientists to accompany the expedition, and further to request the Premiers of New South Wales and Victoria to nominate one additional scientist each. HORN's underlying motives in proposing the expedition are unknown, but have been suggested to be the desire for a knighthood, like Sir Thomas ELDER, the pastoralist who had financed the ELDER Expedition only three years before, or the possibility of discovery of gold or gemstones, although both were explicitly denied by HORN (BROWN 1983; MULVANEY & CALABY 1985: 116, 118; MULVANEY 1996: 4).

The offer was promptly accepted, with the South Australian Government appointing Professor Edward STIRLING (1848–1919) of the South Australian Museum as anthropologist and medical officer, and Professor Ralph TATE (1840–1901) of the University of Adelaide as botanist and palaeontologist (MULVANEY & CALABY 1985). The New South Wales Government nominated John Alexander WATT (1868–1958), a recent geology graduate from the University of Sydney (possibly through the intervention of his major professor, T.W. Edgeworth DAVID) to serve as geologist and petrologist (BRANAGAN 1996), and the University of Melbourne was asked on 5.iv.1894 to release Baldwin SPENCER from his duties to allow him to participate as biologist and photographer (MULVANEY 1996: 4). Within a month, the expedition had been fitted out, and departed from Oodnadatta, the northern railhead.

Unlike all previous expeditions, the HORN Expedition aimed not to explore previously uncharted territory, but to record the geology, biology and anthropology of an area which had not only previously been traversed several times, but was even then gradually becoming settled (albeit sparsely) by Europeans. Many of the collect-

ing sites of the expedition were stations on the overland telegraph line, police outposts or remote cattle grazing properties. Further, the short time available for the expedition (limited in part by SPENCER's three-month release from duties; WINNECKE 1897: 61) restricted the possibility of more extensive explorations.

Travelling by camel, the expedition left Oodnadatta on 5.v.1894. The published journal of Charles WINNECKE, the experienced bush traveller who was appointed field guide to the party of scientists, as well as surveyor, mapmaker and meteorologist (MULVANEY 1996: 5), provides the most accurate account of collecting sites and dates (WINNECKE 1897). The following summary of the movements of the expedition emphasises the known collecting sites reported in the herpetological accounts of the report (LUCAS & FROST 1896a; SPENCER 1896c). Although a number of sites were visited, most collections were made over remarkably short time periods, from hours to a few days. The vast majority of the duration of the expedition was spent travelling on the backs of camels (MULVANEY & CALABY 1985: 120), exasperating SPENCER, who was unable to stop to collect the lizards seen (SPENCER 1896a: 3).

Initially, the expedition mostly followed the Alice Springs track north, stopping briefly at Storm Creek at midday on 6.v.1894 (*Heteronotia binoei* (Gray, 1845) noted in the report), Dalhousie Springs for an hour of collecting during the day on 9.v.1894 (three lizard species, including one of the types of *Tympanocryptis tetraporophora* Lucas & Frost, 1895b, were reported by LUCAS & FROST 1896a), and Opossum Creek on 10.v.1895 (five species reported by LUCAS & FROST 1896a), and camping overnight at several creek crossings and waterholes, including Adminga Creek on 11.v.1895 (Camp 7), where the other type of *T. tetraporophora* was obtained. WINNECKE (1897: 7) notes "additions to the ornithological, botanical, biological, and geological collections have been made, not only at this point, but at every camp and on every possible opportunity during the journey". The Expedition arrived at Charlotte Waters Telegraph Station on 12.v.1894 at about sundown, and camped about one mile north, near a large waterhole on Coglin Creek (Camp 8, misnumbered as 7 in WINNECKE's Journal). On the following day, the expedition departed about midmorning⁴. It is clear from the short period of time spent at Charlotte Waters that the large number of species listed from that locality by LUCAS & FROST (1896a) were derived almost exclusively from SPENCER's subsequent visit to the

quent visit to the region in February 1895, and from collections made by Patrick Michael (Pado) BYRNE (1856–1932), the local telegraph operator, customs officer, artesian bore operator, Justice of the Peace and amateur geologist (MULVANEY & CALABY 1985: 121; CALABY 1996; MULVANEY et al. 2000), who had evidently been impressed by SPENCER's zeal, despite the brevity of their first meeting.

After Charlotte Waters, the party travelled along the Goyder River, spending one day (15.v.1894) collecting around Camp 10 on the Goyder, during which one of the types of *Ablepharus lineocellatus* var. *ruficauda* Lucas & Frost, 1895b, reported from the Goyder, was presumably collected. On the following day, the main party, including SPENCER, departed for Crown Point Station, arriving there that night, and collecting around this locality on the following two days, departing on 19.v.1894. Three species of reptile (the common gecko *Heteronotia binoei* and two snakes) were reported from Crown Point by LUCAS & FROST (1896a). In the meantime, a party consisting of WINNECKE, WATT and one of the aboriginal assistants, travelled further west, arriving at the rendezvous point, Horseshoe Bend Station, Enkoordina (Camp 15), on 20.v.1894, where they were re-joined by the main party later in the day. LUCAS & FROST (1896a) reported a single snake, *Furina ramsayi* Macleay, 1885, from Horseshoe Bend. On the following evening, the expedition camped on Sullivans Creek at Idracowra, near the old station buildings, 3.5 miles from the new station, and collected in the area on 22–23.v.1895. WINNECKE (1897: 17) reports that natives brought in a large snake, a thorny devil (*Moloch horridus* Gray, 1841) and several other lizards at this site, although LUCAS & FROST (1896a) report only "*Amphibolurus maculatus*" (Gray, 1831) (see below for current identification) and the holotype of *Varanus eremius* from this locality (specific localities were not provided for *Moloch*, nor for the bearded dragon ("*Amphibolurus barbatus*" (Cuvier, 1829); see below for current identifications) in the report).

From Idracowra, the expedition travelled along the Finke River, camping overnight at two sites (Camp 18, 24.v.1894; Camp 19, 25.v.1894). At the latter site, WINNECKE (1897: 18) reported the collection of "a new kind of lizard". Although LUCAS & FROST (1896a) recorded two snakes from the Finke River, and three species of lizard from Finke Gorge (the latter locality presumably refers to Camp 42; SPENCER 1896a: 108), none were described as new. The party reached Henbury Station on 26.v.1895, spending the next day at this site, although no reptiles were reported from this locality. On the following night (28.v.1894), they camped on the Finke again (Camp 21). On 30.v.1894, they camped at Illamurta Police Camp, collecting around this site on the following day (one lizard species and two frog species

4 SPENCER (1896a:28) reports that the departure from Charlotte Waters was on 15.v.1894, implying a stay of several days. This date would seem to be erroneous in light of the dates in WINNECKE's Journal, unless the Expedition split at this point, with WINNECKE leading to the next camp, and SPENCER following several days later.

are reported from this locality in the report). On 2.vi.1894, SPENCER, TATE and STIRLING departed from the main Expedition, arriving at Tempe Downs Station (Camp 26) that evening, while the main party took a more circuitous route, arriving at Tempe Downs two days later. Four species of lizard, including the type of *Rhodona tetradactyla* Lucas & Frost, 1895b, are reported from this locality. The Expedition camped at a waterhole at the entrance to the gorge of Bagot's Creek (Camp 29) on the evening of 8.vi.1894, and collected at this locality for the following day. Five species of lizard were reported from Bagot's Creek in the report, including one of the types of *Ablepharus lineocellatus* var. *ruficauda*. After another day's travelling, the expedition collected at Reedy Creek (Camp 30) in the George Gill Ranges (at a waterhole at the foot of high perpendicular rocks). Four species of lizard and a snake were reported from Reedy Creek, Reedy Hole and the George Gill Ranges by LUCAS & FROST (1896a). While at Reedy Creek, WINNECKE (1897: 30) reported the arrival of a "rare lizard" sent from Tempe Downs (probably the unique specimen of *Rhodona tetradactyla*).

After Reedy Creek, the party split again, with SPENCER, WATT, the taxidermist BELT, E.C. COWLE, the Illamurta police representative, and the aborigine Larry, journeying to Ayer's Rock (now Uluru) and Mt Olga, departing on 13.vi.1894 and rejoining the main party at Glen Helen Station on 26.vi.1894. Few herpetological specimens are reported from this side trip, SPENCER (1896c) reporting only a few frogs and tadpoles. In contrast, the main party had more success. On 3.vi.1894, the main party travelled to Laurie's Creek (Camp 31), collecting around there on the next day, during which WINNECKE (1897: 32) reported the receipt from an aboriginal family of three lizards and a number of frogs (the skink *Egernia "whitii"* (Lacépède, 1804) was reported by LUCAS & FROST, 1896a). On 15.vi.1894, the party travelled to Glen Edith Station (Camp 32), collecting on the way a snake, *Pseudonaja muchalis* Günther, 1858 (LUCAS & FROST 1896a), and on the following day, moved to Deering Creek (Camp 33), where one of the aborigines (Mennawurta) collected "a new species of tree lizard" (WINNECKE 1897: 34; presumably one of the syntypes of *Varanus gilleni*, recorded from between Glen Edith and Deering Creek by LUCAS & FROST 1896a). After several days more travelling about the area (including whole days spent collecting near Stokes Pass, and at Oondoomoola Waterhole), the main party rejoined the Ayer's Rock group at Mt Zeil, one and a half miles from Glen Helen Station, on the appointed day. A single lizard species was reported from Glen Helen by LUCAS & FROST (1896a), probably collected by SPENCER's group while waiting for the main party.

Together again, the expedition camped at Mt Sonder (Camp 40) on the evening of 26.vi.1894, and collected

around this locality for the next two days. WINNECKE (1897: 46) reported the collection of "an enormous carpet snake, fully 8 ft in length" by the prospectors, presumably the specimen of *Aspidites melanocephalus* (Krefft, 1864) [= *A. ramsayi* (Macleay, 1882), see below] mentioned by SPENCER (1896a: 109) from near here, although no such snake is listed by LUCAS & FROST (1896a) from this locality. The next campsite was in the Mereenie Valley (Camp 41), through which flows Darwent Creek. Two lizard species were reported from Darwent Creek (LUCAS & FROST 1896a). From here, the expedition travelled to Hermannsburg Mission Station (Camp 43), arriving on the evening of 2.vii.1894, after a further day's collecting at another site (Camp 42) on the Finke River. The Expedition stayed in the vicinity of this camp until 9.vii.1894, although during this period, a day trip to Bagot's Creek was reported, and SPENCER and TATE spent three days at Palm Creek. LUCAS & FROST (1896a) recorded ten lizard species from this locality, although SPENCER (1896a: 117) reports eleven species, listing ten, one of which (*Morethia ruficauda*, as "a new red-tailed variety of *Ablepharus lineocellatus*") was not listed by the former authors (curiously, LUCAS & FROST give only two localities, Goyder River and Bagot's Creek, for this species, while SPENCER describes it as "somewhat widely spread, being found from Alice Springs in the north to the Goyder River in the south"). One of the lizards, and an additional snake, were also recorded from Hermannsburg (LUCAS & FROST 1896a).

On 10.vii.1894, the party again divided, with the main group travelling to Alice Springs via Owen Springs, reaching their destination on 12.vii.1894. The smaller party, of WINNECKE, SPENCER, BELT and two other men, detoured to Paisley's Bluff in the MacDonnell Ranges. This was reached on 12.vii.1894. Only a single lizard species is recorded in the report from this site. This group subsequently reached Alice Springs on 15.vii.1894, the expedition camping near the Police Station at Heavitree Gap (Camp 50). Although the expedition departed on 18.vii.1894 for Oodnadatta (including evening campsites at Crown Point Station (26.vii), the Goyder River (27.vii), Charlotte Waters (29.vii), Adminga Creek (30.vii) and near Storm Creek (4.viii), arriving at Oodnadatta on 5.viii.1894), SPENCER elected to remain at Alice Springs until 4.viii.1894, when he caught the mail coach to Oodnadatta and rejoined the others. The expedition left Oodnadatta by rail for Adelaide on 7.viii.1894.

The long period of time at Alice Springs not only allowed SPENCER the opportunity to make more extensive biological collections (17 species of reptiles and amphibians are specifically reported from this locality in the report, the largest number from a single site other than Charlotte Waters), but also resulted in a close

friendship developing between SPENCER and the telegraph station-master, Frank GILLEN (1855–1912). This friendship had two consequences. Firstly, it turned SPENCER's interests towards anthropology, a direction that was to consume much of his subsequent time and publication output, as well as influence his subsequent fieldwork, and it stimulated GILLEN to act as a biological collector for SPENCER (CALABY 1996; MULVANEY et al. 2001).

4. THE REPORT OF THE HORN EXPEDITION, FURTHER NEW DIRECTIONS IN AUSTRALIAN HERPETOLOGY

On returning to Melbourne, the reptile collections were placed in the hands of LUCAS and FROST for further study, while SPENCER himself worked on the amphibians. The first preliminary paper on the reptile collections (LUCAS & FROST 1895b), describing six new lizards, was read at the Royal Society of Victoria meeting on 13.xii.1894, only four months after the return of the expedition. The second taxonomic paper (LUCAS & FROST 1896b), describing three new species, was read at the same society on 9.iv.1895. However, delays in the issuing of the next issue of the Proceedings of the Royal Society of Victoria (published April 1896) meant that the full account of these latter species, including new material received from SPENCER in 1895, that was published in the report (dated February 1896; MULVANEY & CALABY 1985: 134) antedated the intended description. The third taxonomic paper on reptiles obtained via SPENCER (LUCAS & FROST 1897), in which *Diplodactylus conspicillatus* and *Ophidiocephalus taeniatus* were described, is based on material sent by BYRNE to SPENCER. This paper, a preliminary version of which (describing the gecko only), was read at the Royal Society of Victoria on 13.viii.1896, was again delayed in publication, being issued in March, 1897 (the holotype of *Ophidiocephalus* is presumably the "worm-like snake" sent by BYRNE on 30.iv.1896; the previous package of lizards sent by BYRNE on 6.ii.1896 had included geckos (and hence possibly the holotype of *D. conspicillatus*), which had been specifically sought by searching with lanterns by night; MULVANEY et al. 2000: 230, 234). Thus, the mention of both species in the addendum to the Zoology Report (ANONYMOUS 1896), issued September, 1896, constitutes the first mention of these species in the literature⁵.

The four volume published Report of the HORN Expedition contains five accounts of herpetological interest. In the narrative, SPENCER (1896a) includes a number of field observations on the reptiles and amphibians seen.

SPENCER (1896b), in summarising the results of the expedition, also includes biogeographic and natural history comments additional to the two formal herpetological chapters, on reptiles (LUCAS & FROST 1896a) and amphibians (SPENCER 1896c). Finally, several additional herpetological records are provided in an appendix to the first volume (ANONYMOUS 1896).

Until the HORN Expedition, accounts of the herpetological findings of Australian expeditions, both locally-based and European-funded, had primarily concentrated on description of new species. Undoubtedly part of the reason for this is that the collectors on the expeditions were not the describers of the new taxa, while those systematists, such as the DUMÉRILS, John Edward GRAY, Albert GÜNTHER, George BOULENGER and Wilhelm PETERS, who ultimately described the species, only received the preserved material several months later, via a variety of routes. Documentation of the collections was often sadly lacking, with no indication of dates of collection, precise localities or habitats (often the only localities have been subsequently shown to be shipping ports for the collections). Dissection of the collected specimens was rarely performed, probably due to a combination of lack of interest in reproduction or diet, and the perception of damage to the few available specimens of each species.

In contrast, probably due to SPENCER's prior training in anatomical dissection, no such restrictions were placed on the HORN Expedition herpetological collections⁶. LUCAS & FROST's (1896a) lizard account includes reproductive data, both clutch sizes and more importantly seasonality, data derived from dissection of specimens. It is noteworthy that most of the reproductive data (*Lialis burtonis* Gray, 1835, "*Amphibolurus maculatus*", "*A.*" *reticulatus* (Gray, 1845), "*A.*" *pictus* Peters, 1866, *Diporiphora winneckeii* Lucas & Frost, 1896a, "*Physignathus*" *longirostris* (Boulenger, 1883), *Moloch horridus*; see below for current generic and species identifications for some of these) indicate late summer breeding, and hence are derived from the collections made during SPENCER's second, post-HORN visit to Charlotte Waters. Dietary data are also given for one species (*Diporiphora winneckeii*), although it is not known if this is derived from SPENCER's field observations or dissection of stomach contents. Data on reproduction on Australian reptiles were extremely scanty prior to the HORN Expedition, and largely anecdotal (e.g., NIND 1832; MOORE 1884: 87, 149; GÜNTHER 1858: 211, 214, 216, 217; KREFFT 1866a, 1866b, 1869, 1871; HAACKE 1883, 1885, with some additional data

5 The description of the latter species also constitutes the earliest Australian record of the use of radiography to investigate skeletal structure of reptiles of which I am aware.

6 SPENCER firmly believed in the importance of anatomical dissection for teaching and research, and developed his own collection at the University of Melbourne for this purpose (MULVANEY & CALABY 1985: 244). Some of his central Australian collections at the University were later dissected by SWEET (1908a).

contributed by FLETCHER 1883c and LUCAS & FROST 1894). That most of these publications received little subsequent mention in contemporary literature perhaps indicates the lack of interest in such observations at the time; consequently these observations have been largely overlooked by more recent workers. Some of the unsubstantiated statements on clutch size provided by KREFFT (1866b, 1869) have subsequently been shown to be wildly incorrect (e.g., SHINE 1980, 1981, 1983, 1984, 1987, 1991), and must have been guesses.

The fact that a trained biologist with artistic abilities was the zoological collector on the expedition, a close collaborator with the authors of the reptile account, and the editor of the final work had two other happy consequences for the report.

Firstly, it allowed the inclusion of habitat data for many species. Previous herpetological publications had suffered by the lack of precise collecting localities (Sydney, Adelaide, Swan River, Tasmania, north-west Australia, and just Australia or New Holland, were the most common imprecise localities given by earlier accounts). The HORN Expedition Report not only included precise localities rather than just "central Australia", but also the microhabitats where the lizards were found. Although many species are recorded as found under logs and stones, several are specifically recorded as taken from burrows (*Varanus acanthurus* Boulenger, 1885, "*Egernia whitii*"), on trees, some under bark ("*Diplodactylus ciliaris*" Boulenger, 1885, *Gehyra variegata* (Duméril & Bibron, 1836), *Varanus gilleni*) or sheltering in piles of debris in creek beds ("*Physignathus longirostris*"), while others are noted as burrowing in sand (*Lialis burtonis*, "*Amphibolurus imbricatus*" Peters, 1876). For the first time, some indication was given of activity patterns, with comments on diurnal activity of some species, notably the agamids and *Ctenotus* species ("*Hinulia lesueurii*" (Duméril & Bibron, 1839)), and the comment that *Tiliqua "occipitalis"* (Peters, 1863) was not seen active during the day (crepuscular to nocturnal behaviour of the species concerned, *T. multifasciata* Sternfeld, 1919, has subsequently been confirmed; CHRISTIAN 1977). Although there had previously been some published information on habitat and microhabitat preferences of the Australian herpetofauna, notably by KREFFT (1863, 1866a, 1866b, 1869), it is clear that FLETCHER's interest in frog ecology provided the direct stimulus to SPENCER, LUCAS and FROST in this respect.

Secondly, it allowed the inclusion of detailed colouration notes on sexual dimorphism and breeding colours, liberally illustrated with colour plates. Both the notes and plates in the report are derived, at least in part, from sketches and preliminary paintings prepared in the field by SPENCER (MULVANEY 1996: 7), an advantage not

available to previous herpetologists. Most previous illustrations of Australian reptiles had been monochrome (the illustrations in some copies of KREFFT 1869, are a notable exception), while almost all previous illustrations were derived from dead museum specimens that had often discoloured.

These new themes in Australian herpetological literature are most pronounced in SPENCER's (1896c) amphibian account. Here, he was not working via others, but was free to include all his field observations. His observations on the frogs include not only detailed comments on habitat and microhabitat preferences, but seasonal and ontogenetic changes in colouration, comments on calls, burrowing behaviour and diet. These field observations contribute the greater part of the amphibian account. In addition, SPENCER introduces a further new direction to Australian herpetology, detailed descriptions of tadpole morphology of three of the species encountered. Similarly, SPENCER's (1896a) Narrative also includes many casual observations on the herpetofauna encountered, including a number not otherwise published in the formal accounts, and includes otherwise unpublished data on egg incubation times for the frog *Litoria aurea* (Lesson, 1829) (probably *L. raniformis* (Keferstein, 1867)) supplied by Alexander SUTHERLAND (pp. 19–20).

While these new directions in Australian herpetology were initiated or developed in the HORN Expedition Report, the question remains as to whether they had a lasting influence on the discipline. Certainly, they had little lasting effect on the authors themselves in herpetology. SPENCER's only subsequent paper on amphibians, and the later work of LUCAS and FROST on herpetology, reverted back to the more traditional morphological descriptive style of earlier authors. This may have been partly due to the loss of access to fresh material. The next generation of Australian herpetologists, LONGMAN, WAITE, FRY, ZIETZ and KINGHORN, were mostly traditional herpetological systematists, mostly based at museums. However, they did attempt to incorporate field observations where possible (e.g., ZIETZ 1914, 1915, 1917; WAITE 1915, 1917, 1925, 1927, 1929; LONGMAN 1916, 1918; KINGHORN 1921, 1923, 1924, 1931, 1932). Tadpole morphology was not touched again until MOORE's (1961) monographic study of Australian frogs, although HARRISON (1927: 284) indicated he had begun work on a monograph of Australian tadpoles, never published⁷.

Several of the other themes developed by the HORN Expedition and its Report did take root, though slowly. The theme of publication of field observations on habi-

7 HARRISON died unexpectedly early in 1928, at the age of 48, from cerebral haemorrhage while on holiday (WALSH, 1983).

tat and behaviour was carried on, initially in the Victorian Naturalist and later in the Proceedings of the Royal Zoological Society of New South Wales and the Western Australian Naturalist by a variety of amateurs, and also in more formal publications by Tom EADES (KEL-LAWAY & EADES 1929), Edgar WAITE (1925, 1927, 1929), Donald THOMSON (1933, 1934, 1935) and J.A. TUBB (1938). Herpetological exploration of central Australia continued via expeditions and collections by S.A. WHITE (ZIETZ 1914, 1915; WAITE 1915), Edgar Ravenswood WAITE (WAITE 1917; ZIETZ 1917), Carl STREHLOW (STERNFELD 1919, 1925⁸), Ellis leGeyt TROUGHTON and J.H. WRIGHT (KINGHORN 1924), H.H. FINLAYSON (LOVERIDGE 1938), and Cecil T. MADIGAN (KINGHORN 1945), the published reports often including field observations. Reproductive biology of reptiles, again including fieldwork in some cases, was continued by Thomas FLYNN, Launcelot HARRISON and Hazel Claire WEEKES at the University of Sydney (FLYNN 1923; HARRISON & WEEKES 1925; WEEKES 1927, 1929, 1930, 1933, 1935). FLETCHER and SPENCER's pioneering studies of the ecology of Australian frogs were continued by ENGLISH (1910), DAKIN (1920), BLANCHARD (1929), and particularly Launcelot HARRISON (HARRISON 1921, 1922, 1927) over the next few decades.

5. THE FATE OF THE HERPETOLOGICAL COLLECTIONS OF THE HORN EXPEDITION

Although the report of the HORN Expedition notes specific localities for all species that were not ubiquitous, the collections on which the report is based sadly now lack much data, with a high proportion being simply registered as "Central Australia". Further, because of the frequent lack of precise dates, and the registration of many specimens many years after the expedition's return, there are difficulties in unequivocally linking material with the HORN Expedition rather than one of SPENCER's subsequent central Australian journeys. However, as the report fully incorporates the material collected by SPENCER in February 1895, and the Appendix lists material sent to SPENCER from GILLEN, COWLE and BYRNE prior to his December 1896 Alice Springs expedition, this material can also be considered

as contributing to the Horn Expedition discoveries. Thus, the difficulty is reduced to distinguishing this material from collections made by SPENCER in December 1896, during the SPENCER-GILLEN expedition of 1901, his Top End trips of 1911 and 1912, and final Alice Springs trips of 1923 and 1926, together with specimens sent from SPENCER's contacts post-September 1896, when the report was published. The recent publication of the numerous extant letters to SPENCER from COWLE, BYRNE and GILLEN (MULVANEY et al. 2000, 2001) provides useful indications of the extent and timing of herpetological collections sent from those sources to SPENCER: COWLE refers to sending frog and reptile specimens from Illamurta on 14.xi.1894 and 18.ii.1895, BYRNE sent frogs and reptiles from Charlotte Waters on 16.xii.1894, 24.v.1895, 21.vii.1895, 2.viii.1895, 20.xii.1895 (the latter included *Varanus gilleni*, *V. eremius*, *Diporiphora winneckeii*, "*Egernia whitii*", *Eremiascincus fasciolatus* (Günther, 1867) and *Ctenotus* sp.; MULVANEY et al. 2000: 281), 6.ii.1896 and 30.iv.1896, and GILLEN sent frogs and reptiles from Alice Springs on 12.x.1894, 2.ii.1895, 9.iii.1895, 7.xi.1895, 20.xii.1895, 31.i.1896, 14.vii.1896, 23.iii.1897, 18.vi.1897, 30.vii.1897, 10.ix.1897 and vi.1898 (GILLEN left the Alice Springs Telegraph Office in April 1899, transferred to Moonta, South Australia).

The bulk of the HORN Expedition and subsequent material was lodged in the Museum of Victoria and among SPENCER's own collection at the University of Melbourne, with material from the latter collection subsequently incorporated into the Museum of Victoria (COVENTRY 1970). COVENTRY suggested that as the expedition included representatives from South Australia and New South Wales the remainder of the HORN Expedition material may have been divided between Sydney and Adelaide. I have been able to locate HORN Expedition material in the Australian Museum, Sydney, but Adelaide does not seem to have received a share. Only two herpetological specimens in the South Australian Museum are possibly linked to the HORN Expedition: R1965 (*Nephrurus levis* de Vis, 1885, no locality, Dr ELLIOTT, HORN Expedition 1891) and R6663 (*Suta suta* (Peters, 1863), central Australia, no collector, but registered as *Hoplocephalus stirlingi* Lucas & Frost, 1896a). In both cases, the evidence is very slim. In the former case, the 1891 date does not accord with the HORN Expedition, and I am unaware of any association of a Dr ELLIOTT with the HORN Expedition, although the medical officer for the ELDER Expedition of 1891–92 had that name (PEAKE-JONES 1985). In the latter case, the evidence is circumstantial: the initial identification of the specimen, together with the possibility of STIRLING, who was director of the South Australian Museum, being sent one of the specimens of the species bearing his name.

8 The collections from the vicinity of Hermannsburg Mission reported by STERNFELD were stated to have been obtained from Moritz Freiherr. von LEONHARDI. However, LEONHARDI, who was based in Frankfurt, was the editor of the anthropological memoirs of Carl STREHLOW (LEONHARDI 1907; STREHLOW 1907), who was in charge of the Hermannsburg Mission (LOHE 1977), and it is likely that he simply acted to transfer collections sent by STREHLOW to him, to the Senckenberg Museum. For this act, it is he, not STREHLOW, who is commemorated in herpetological nomenclature, by the skink *Ctenotus leonhardii* (Sternfeld, 1919). STREHLOW himself probably obtained the lizards from the aboriginal community at the Mission.

In contrast, the Australian Museum in Sydney does contain undoubted HORN Expedition material. Further, during recent visits to Europe and America, material from SPENCER and HORN, potentially from the HORN Expedition, were encountered in the collections of the Natural History Museum, London, the Zoologisches Museum, Berlin and the American Museum of Natural History, New York.

5.1. Australian Museum, Sydney

HORN and SPENCER material in the Australian Museum comes from four sources. The first is a series of 36 specimens (R2092–2127) presented by W. HORN and registered between 4–11.xii.1896. All specimens in this series bear the locality central Australia only. As this material was registered prior to SPENCER's return from his third central Australian trip, and as there is no reason to assume that HORN was sent subsequent material from central Australia, it is presumed to be HORN Expedition material.

A second small series of specimens (R2141–2149) consists of three species, all presented by SPENCER and registered 1.ii.1897. This collection contains at least one species which could not have come from the expedition: two *Varanus gilleni* from Tennant Creek, a locality not visited by the expedition. Hence, it is presumed that this material postdates the expedition and other collections that were incorporated in the report.

The third source of material is the extensive herpetological collections of LUCAS, which were registered sporadically into the Australian Museum between 1907–1910. The central Australian material amongst these is: R3855 (*Lucasium damaeum* (Lucas & Frost, 1896a), Charlotte Waters), R4045–49 (*Ctenophorus isolepis* (Fischer, 1881), central Australia), R4052 (*Pogona* sp., central Australia), R4874–75 (*Ctenophorus caudicinctus* (Günther, 1875), Alice Springs, annotated as “specimens D,E HORN Expedition”) and R4882–92, a series of 15 agamids of four species from central Australia, all annotated as “HORN Expedn specimens?”). These specimens are probably reference samples taken by LUCAS to Sydney when writing up the reptile report.

Finally, there are 13 frogs (R7440–45, R7552, R7557) with locality central Australia, all species reported by SPENCER (1896), among the frog collections of J.J. FLETCHER, registered into the Australian Museum on 1.ii.1922. As SPENCER acknowledged FLETCHER for assistance in preparing his frog chapter, and as FLETCHER was keen to obtain material from a variety of localities, these probably represent a reference sample sent from SPENCER to FLETCHER.

5.2. Natural History Museum, London

There are two series of herpetological specimens related to SPENCER and HORN in this collection. The series 97.1.20.1–37 and 97.1.20.64–68 are registered (20.i.1897) as presented by W.A. HORN Esq., West Park, Damerham, Salisbury, mostly with locality central Australia, although a few (97.1.20.4–5, *Gehyra variegata*, 97.1.20.28, *Cyclorana platycephala* (Günther, 1873), all three Charlotte Waters, 97.1.20.27, *Pseudonaja modesta* (Günther, 1872), Crown Point; 97.1.20.8, *Ctenophorus caudicinctus*, Alice Springs) have more precise localities. The *Pseudonaja* uniquely fits one of the HORN Expedition records, and the entire collection is probably from the expedition.

A second batch of specimens, 97.10.27.51–69, were presented by SPENCER and registered 27.x.1897. All specimens either have localities Charlotte Waters or Alice Springs. As this collection contains a specimen of *Varanus gilleni* from Charlotte Waters, of which only one specimen from this locality was available for the HORN Report (and this in the Museum of Victoria), it is probably that at least some of this collection, if not all, is derived from SPENCER's 1896 trip, which visited both localities, or includes some of the material sent by BYRNE and GILLEN.

5.3. Zoologisches Museum, Berlin

Four series of at least 30 herpetological specimens from central Australia presented by SPENCER are in this collection (registration numbers 11387, 13355–73, 13954–57 (this series with the locality Charlotte Waters) and 14003, some numbers with several specimens included, and not all registered specimens found). Dating of this collection is difficult, but 13310 has the date 1897 associated with it, and hence the SPENCER collection must be of about the same period or later. As it includes a *Varanus gilleni*, it may, like the SPENCER specimens in London, be derived from his 1896 expedition or the collections of BYRNE and GILLEN.

5.4. American Museum of Natural History, New York

The American Museum of Natural History holds almost 50 specimens with locality Central Australia (less commonly Alice Springs) received from W.A. HORN. These are registered, mostly by family or genus, among the early registrations in the current registration system (5, 11–12, 29, 43–50, 52, 54, 56–57, 409–14, 622–23, 626, 696–97, 724–25, 744, 1199–1203, 1222–23, 1979–80, 2134–35, 2593–94) and hence presumably represent material that was present in the collection at the time the registration system began. It is all presumed to be HORN Expedition material, as with specimens in other collections obtained from HORN.

5.5. Museum of Victoria, Melbourne

Although the Museum of Victoria houses the largest component of the HORN Expedition herpetological collections, differentiation of the 1894–95 material from subsequent SPENCER collections is made especially difficult in this collection because the modern registration system did not commence until 1933 (SHEA 1999) and because the variety of early dates associated with the specimens may represent dates of collection, donation or registration into previous registration systems. Reregistration of material into the modern database occurred haphazardly in many cases, although there are some blocks of specimens. Conversely, identification of HORN Expedition material is facilitated by documentation of receipt of certain material between 1894 and 1907 (MCCOY 1896, 1897, 1898, KERSHAW 1901, 1907) in the Annual Reports of the Museum, with detailed lists of specimens donated, and some additional documentation of dates of receipt of SPENCER's collections by PESCOTT (1954). Because of the difficulties in marrying the early lists with the modern registration system, I have not attempted to identify every HORN Expedition specimen in this collection, but indicate the major blocks containing this material. I also exclude from discussion those SPENCER specimens that are unequivocally from his later expeditions (1901 and later)

The first block of specimens is the series D159–D289 ($n = 131$). Two dates are associated with all specimens in this series: 1896 and 23.vi.1916. The first part of the block has the locality Alice Springs ($n = 43$), and the first date more precisely given as xii.1896. A few specimens ($n = 17$) have other localities (Charlotte Waters, Bagot Creek, Oodnadatta, Finke Gorge, Derwent Creek, Tempe Downs, Hermannsburg, Palm Creek, Camp 11, Camp 23, Camp 25) while the rest simply have the locality central Australia. I interpret this material as follows: the date xii.1896 and locality Alice Springs in combination suggest that the first specimens are derived from SPENCER's 1896 expedition to Alice Springs in December of that year, and are hence not linked with the HORN Expedition or its Report. Further evidence for this interpretation comes from the inclusion in this series of several specimens of *Lophognathus gilberti centralis* (Loveridge, 1933), a taxon which was not recorded in the HORN Expedition Report. However, the few specimens with camp numbers are clearly derived from the HORN Expedition, while the other localities listed are also HORN Expedition localities. The date 1896 cannot be a date of donation, as the Annual Report for that year (MCCOY 1897) lists only 11 herpetological specimens received from SPENCER (some of which are unequivocally registered in other blocks). Instead, the date 23.vi.1916 is probably the date of first registration, as PESCOTT (1954) states that SPENCER donated about 300 reptiles, including his central Australian material,

on 23.vi.1916 (although MULVANEY & CALABY 1985: 451 corrected the year to 1919, without providing evidence for this). Thus, some of this series is probably from the HORN Expedition, with the date 1896 erroneously applied sometime in the years between collection and donation.

The second block of material is D407–D478 and D492–D520, 101 specimens. Like the previous block, this series has two dates for each specimen, the later of which is 23.vi.1916. It probably represents the rest of the material SPENCER donated in that year. The first 44 specimens in this block have the locality central Australia and earlier date 1896, like the later part of the first block, and similarly cannot be excluded from identification as HORN Expedition material. The next 31 specimens have the locality Illamurta, collector E.C. COWLE and earlier date vi.1897 or vii.1897. This series presumably represents material sent by COWLE to SPENCER after the report's publication (MULVANEY et al. 2000; see also CALABY 1996 for comments on COWLE's mammals). The final 26 specimens variously have the localities Charlotte Waters, Alice Springs and central Australia, and lack a first date. This series may be HORN Expedition material.

A further 43 specimens within the series D1144–D1190 just bear the locality central Australia, and date 23.vi.1927. There is no collector associated with this series, and the donor is reported as "G. HORNE". Although STORR (1969) attributed three specimens from this series to the HORN Expedition, I am unaware of any link between a G. HORNE and the HORN Expedition, and believe that this material is unlikely to be part of the HORN Expedition collections.

The next significant block of SPENCER central Australian material is a series of eight, D1938–45, from Alice Springs with dates 1896 or xii.1896. I consider this post-HORN Report material, as for the first part of the first block.

Several early-registered specimens have dates in 1895 (D3256–57, D3259–60, D3263, D3283, D3381, D3399–401, D3412, D3421, D3424–25, D3556, D3566, D5416–19, D5703–04, D5708–10, D5727, i.e., 26 specimens). These specimens closely match a list of 27 specimens donated by SPENCER in 1895 (MCCOY 1896), and the dates are considered accurate. Hence this material was available for the HORN Report.

Similarly, there are 17 non-type specimens (D3264–66, D3427, D3501–03, D3542–43, D3557, D3559, D3567, D3583, D3601, D5705–07) with dates in 1897 and locality central Australia, which closely correspond to the list of central Australian specimens donated by SPENCER in 1897 (MCCOY 1898). The other central Australian specimens donated by SPENCER in 1897 are identified as

HORN Expedition types in this list, and the rest of this material is likewise treated as potentially HORN Expedition. Several specimens fit unique HORN Expedition specimens of those species. The data for two other specimens, D3313–14 (central Australia, HORN, 1897), agree with the two specimens of “*Rhodona gerrardii*” GRAY, 1864 listed by MCCOY (1898) as donated by HORN in 1897, although I am unable to identify five *Gehyra variegata*, one *Tympanocryptis cephalus* GÜNTHER, 1867 and one *Menetia greyi* GRAY, 1845 donated by HORN in the same year.

A few other specimens are identified as from HORN, or HORN Expedition (D883, D3541, D3624) or are identified in the registers as types of HORN Expedition species (D7528, D7533, D7701, D9136, D11226, D10155–56, D11756–59, D11761)(see COVENTRY 1970, for the latter, with previous registration numbers).

A number of other individual specimens registered prior to D10000 also have localities commensurate with a HORN Expedition origin (Charlotte Waters, Alice Springs, Illamurta, Finke River, Palm Creek, or just central Australia), either with dates between 1896–97, or lacking any date, and may be HORN Expedition material, but only one (D540, *Strophurus ciliaris* complex, Mt Sonder, 1894, SPENCER) has a strong claim.

Finally, there are two series of more recent specimens, D12575–87 and D12676–91, which include 27 SPENCER specimens donated by the Melbourne University Zoology Department on 27.v.1968. These have localities Charlotte Waters and central Australia, and include some specimens which do not correspond to the limitations on numbers given in the HORN Report (e.g., three *Nephrurus amya* COUPER, 1994, yet the HORN Report lists only two specimens of this species). Thus, at least some of this material is not from the HORN Expedition.

6. A REVISED LIST OF THE HERPETOLOGICAL COLLECTIONS OF THE HORN EXPEDITION

Although KERLE & FLEMING (1996) have attempted to update the nomenclature of most of the species listed in the HORN Report, they did not examine specimens, and their list is incorrect or incomplete in several respects. Hence, I provide a new list of the HORN Expedition collections, based in part on personal examination of the material. Species are listed in the order they are presented by SPENCER (1896c) and LUCAS & FROST (1896a), with the additional records from the Appendix (ANONYMOUS 1896) listed after each family. Species described in the HORN Report (or by LUCAS & FROST 1895b, 1897) are asterisked.

Amphibia

Cystignathidae (now Myobatrachidae)

1. *Limnodynastes ornatus* (Gray, 1842): Now *Limnodynastes spenceri* Parker, 1940, described from SPENCER material.

2. *Chiroleptes platycephalus* Günther, 1873: Now *Cyclorana platycephala* and the genus transferred to the family Hylidae.

3. *Chiroleptes brevipalmatus* Günther, 1876: Although SPENCER (1896c) reported the collection of eight specimens, none have been identified among the extant material. From the description provided, the species is probably *Cyclorana maini* Tyler & Martin, not described until 1977.

4. *Heleioporus pictus* (Peters, 1863): Material from SPENCER contributed to the description of *Neobatrachus centralis* (Parker, 1940). Recent studies (ROBERTS 1997) have suggested that this species is conspecific with *Neobatrachus sudelli* (Lamb, 1911).

Hylidae

5. *Hyla rubella* Gray, 1842: Now *Litoria rubella*.

*6. *Hyla gilleni* Spencer, 1896c: Now *Litoria gilleni*.

Reptilia

Geckonidae (now Gekkonidae)

1. *Nephrurus asper* Günther, 1876: Central Australian material formerly ascribed to this species was recently recognised as a new species, *N. amya* Couper, 1994, by COUPER & GREGSON (1994).

2. *Nephrurus levis* de Vis, 1886: Although the plate in the HORN Report clearly shows *N. levis*, it is possible that an additional species was among the specimens (which numbered at least four, from the localities provided, though measurements of only three are given). AM R2105, MV D883, D3542 are *N. levis*, D3543 is identified in the registers as *N. vertebralis* Storr, 1963, a species not known from areas visited by SPENCER (and possibly misidentified; I have not examined this specimen), and a later SPENCER specimen, D2603 (Alice Well, v.1923) is *N. laevis* Mertens, 1958. The identification of BMNH 97.1.20.1, listed in registers as *N. levis*, has not been checked. Recognition of *N. laevis* as distinct from *N. levis* was delayed until the 1950s.

3. *Rhynchoedura ornata* Günther, 1867: No change. Only one specimen was obtained, which has not been identified among extant collections.

*4. *Ceramodactylus damaeus* Lucas & Frost, 1896a: Now referred to the genus *Lucasium* by most authors, although there is evidence (KLUGE 1967) that this monotypic genus should be transferred to *Diplodactylus*. Although the original description was based on two specimens, the Appendix notes the receipt of several additional specimens, and there are a number of speci-

mens of this species among SPENCER material. Also among the SPENCER collections are several specimens (AM R2146, MV D2270, both Charlotte Waters, and MV D1428, D2333, both central Australia) of *D. stenodactylus* Boulenger, 1896, a superficially very similar species (KLUGE 1967) not otherwise reported in the expedition report, which may have been confused with *Diplodactylus damaeus*. SPENCER was interested in *D. damaeus* because of the biogeographic anomaly of a central Australian species being assigned to the Arabian genus *Ceramodactylus* (MULVANEY et al. 2000: 207). He encouraged BYRNE to collect additional material (MULVANEY et al. 2000: 281; letter of 6.i.1896); BYRNE had asked the local aboriginals to search for them as early as December 1895 (MULVANEY et al. 2000: 225), and reported sending material on 6.ii.1896 (MULVANEY et al. 2000: 228).

5. *Heteronota binoei* Gray, 1845: Generic name now emended to *Heteronotia*.

*6. *Ebenavia horni* Lucas & Frost, 1895b: now *Crenadactylus ocellatus horni*.

7. *Diplodactylus ciliaris* Boulenger, 1885: Now placed by many in the genus *Strophurus*. The *S. ciliaris* complex in central Australia consists of more than one species (R. SADLER, Sydney, pers. comm., 2002), the taxonomy of which is yet to be resolved (see STORR 1988, for resolution of the Western Australian species). Two of the three specimens from the HORN Expedition are probably MV D540 and D3503.

*8. *Diplodactylus byrnei* Lucas & Frost, 1896a: No change.

9. *Gehyra variegata* (Duméril & Bibron, 1839): Although at least some of the material is of this species, the plate clearly shows a member of the *G. punctata* (Fry, 1914) complex, of which *G. montium* Storr, 1982 is the only described species from localities visited by the HORN Expedition. Some possible HORN Expedition material in the Museum of Victoria is also of the *G. punctata* complex (D261, D266, D268). It is also possible that the HORN Expedition material includes *G. purpurascens* Storr, 1982 (e.g., ZMB 13360, which on superficial examination appears to be this species), as this species has not been separated from *G. variegata* in many institutional collections. Neither *G. montium* nor *G. purpurascens* was recognised as distinct until 1982.

Appendix, a: *Diplodactylus tessellatus* (Günther, 1875): No change.

*Appendix, b: *Diplodactylus conspicillatus* Lucas & Frost, 1897: No change.

Appendix, c: *Oedura tyroni*: Misspelling of *O. tryoni* de Vis, 1884. This species does not occur in central Australia, and the material reported, from Alice Springs, is presumably one of the several color varieties of *O. marmorata* Gray, 1842. Among the SPENCER material in the Museum of Victoria are three specimens (D3427, D12676–77) labelled *O. tryoni* from central Australia. I

have not had the opportunity to check the identifications of these specimens.

Appendix, d: *Oedura marmorata* Gray, 1842: No change.

Pygopodidae

10. *Delma fraseri* Gray, 1831: The single "young" specimen from Alice Springs is possibly *Delma borea* Kluge, 1974 (MV D174, collected later by SPENCER from the same locality, is this species), *D. tinctoria* de Vis, 1884 or *D. nasuta* Kluge, 1974 all of which occur in the area (SHEA 1991). The only *Delma* specimen identified among the extant HORN Expedition material is AMNH 29, a *D. australis* Kluge, 1974 from Central Australia. The latter species does not occur at Alice Springs, but does occur in the region covered by the early part of the expedition (SHEA 1991). All four species were only recognised as distinct from *D. fraseri* in 1974.

11. *Lialis burtonis* Gray, 1835: No change.

*Appendix, e: *Ophidiocephalus taeniatus* Lucas & Frost, 1897: No change.

Agamidae

12. *Amphibolurus maculatus* (Gray, 1831): Now *Ctenophorus isolepis gularis* (Sternfeld) not described until 1925.

13. *Amphibolurus imbricatus* Peters, 1876: Now *Ctenophorus caudicinctus slateri* (Storr) not described until 1967.

14. *Amphibolurus reticulatus* (Gray, 1845): Now in the genus *Ctenophorus*. Among the numerous specimens originally identified as this species in HORN Expedition collections are specimens of both true *Ctenophorus reticulatus* (e.g., MV D445, D514–20) and the larger *Ctenophorus nuchalis* (de Vis, 1884) (e.g., MV D217, D219–20, D495–96). These two species were not confirmed as being distinct until 1966 (STORR 1966).

15. *Amphibolurus pictus* Peters, 1866: Now *Ctenophorus pictus*.

16. *Amphibolurus barbatus* (Cuvier, 1829): Two species in this complex are now recognised from central Australia, although the more common is *Pogona vitticeps* (Ahl, 1926), which is represented among the HORN material. WITTEN (1994) identified two specimens of *P. minor* (Sternfeld, 1919) (MV D493–94) among the subsequent material from Illamurta collected by COWLE and donated by SPENCER (although assigning individuals from this single locality to two different subspecies!), and it is possible that the HORN Expedition *Pogona* also included this species. Neither species was described until after the report.

17. *Tympanocryptis lineata* Peters, 1863: Species boundaries in this genus are currently being revised (HOUSTON & HUTCHINSON 1998). LUCAS & FROST

(1895b) described *T. tetraporophora* from two specimens. In the subsequent report, LUCAS & FROST (1896a) repeated their formal description, but noted the receipt of eight specimens from the same area which they assigned to *T. lineata*, apparently on colour pattern, but which had the extra pair of pores of *T. tetraporophora*. On the basis of these additional specimens, they regarded the two species as only variably distinct. However, subsequent work indicates that only *T. tetraporophora*, which shows much variation in colour pattern, from muted to strong, occurs in the region from which SPENCER's specimens came (HOUSTON & HUTCHINSON 1998), and therefore the specimens listed as *T. lineata* are *T. tetraporophora* Lucas & Frost, 1895b.

18. *Tympanocryptis cephalus* Günther, 1867: The single specimen listed from Oodnadatta belongs to an isolated population which is only tentatively retained in this species, pending further work (HOUSTON & HUTCHINSON 1998).

*19. *Tympanocryptis tetraporophora* Lucas & Frost, 1895b: No change.

*20. *Diporiphora winneckei* Lucas & Frost, 1896a: No change.

21. *Physignathus longirostris* (Boulenger, 1883): Now placed in either *Lophognathus* or *Amphibolurus*.

22. *Moloch horridus* Gray, 1841: No change.

Varanidae

23. *Varanus giganteus* (Gray, 1845): No change. The single specimen is presumably MV D3559.

24. *Varanus gouldii* (Gray, 1838): No change.

25. *Varanus punctatus* (Gray, 1838): now *Varanus tristis* (Schlegel, 1839).

26. *Varanus acanthurus* Boulenger, 1885: No change.

*27. *Varanus gilleni* Lucas & Frost, 1895b: No change. Although described from two specimens collected during the HORN Expedition, SPENCER was sent additional material of this species by BYRNE (MULVANEY et al. 2000: 225, BYRNE letter of 20.xii.1895; MULVANEY et al. 2001: 91, GILLEN letter of 20.xii.1895) and by GILLEN (MULVANEY et al. 2001: 152, GILLEN letter of 23.iii.1897), although only the former could have reached SPENCER in time for the HORN Expedition report.

*28. *Varanus eremius* Lucas & Frost, 1895b: No change. Described from a single specimen, additional material of this species was sent by BYRNE in December 1895 (MULVANEY et al. 2000: 225) and GILLEN in March 1897 (MULVANEY et al. 2001: 152).

Scincidae

29. *Egernia whitii* (Lacépède, 1804): LUCAS & FROST (1896a) describe several discrete "variations" in coloration, and illustrate two of these. Of the specimens illustrated, Plate 11 fig. 3 is now *Egernia slateri virgata* Storr, 1968 while fig. 4 is *Egernia inornata* Rosén,

1905. Among the HORN Expedition material in the Natural History Museum, London, are four specimens labelled "*Egernia whitii*" (97.1.20.16–19). These four specimens represent four taxa: respectively *E. slateri slateri* Storr, 1968, *E. margaretae* Storr, 1968, *E. slateri virgata* and *E. inornata* (Fig. 3). *Egernia slateri virgata* has previously been known only from the two types, one of which (MV D273) is also probably a HORN Expedition specimen. Unfortunately, this third specimen, like the others, lacks a precise locality. Of the four taxa represented in the HORN Expedition collections, *E. inornata* was described in 1905, while the other three were not described until 1968.



Fig. 3: Horn Expedition specimens of the *Egernia whitii* species-group in the Natural History Museum, London. From left to right: *Egernia slateri slateri* (97.1.20.16), *Egernia margaretae* (97.1.20.17), *Egernia slateri virgata* (97.1.20.18) and *Egernia inornata* (97.1.20.19).

30. *Egernia stokesii* (Gray, 1845): No change. KERLE & FLEMING (1996) suggested that the identification of this species provided by LUCAS & FROST (1896a) was erroneous, and that the species was one of the *E. whitii* species-group members, either *E. margaretae* or *E. slateri*. They based their argument on the unsuitability of the habitat at the cited locality (Oodnadatta). However, not only is it unlikely that two experienced herpetologists could confuse the spiny, short-tailed *E. stokesii* with the smooth, long-tailed *whitii*-group species, but there is at least one *E. stokesii* among the possible HORN Expedition material (MV D272). Although the open stony plains at Oodnadatta are not typical habitat for this species, it does occur in low numbers in similar habitats in north-western New South Wales, where it inhabits dead eucalypts and acacias associated with drainage channels.

31. *Tiliqua occipitalis* (Peters, 1863): From the description provided by LUCAS & FROST (1896a), both specimens collected are *Tiliqua multifasciata* Sternfeld, 1919. Two specimens, one in London (97.1.20.20) and one in New York (1203) are identifiable as the latter species, not described until 1919.

32. *Himulia lesueurii* (Duméril & Bibron, 1839): Now in the genus *Ctenotus*. The specimens of *Ctenotus* collected by the Horn Expedition are now identifiable as belonging to at least seven species: *C. alacer* Storr, 1969 (e.g., MV D277), *C. brooksi aranda* Storr, 1969 (e.g., MV D199, D207, AMNH 1201), *C. leonhardii* (Sternfeld, 1919) (e.g., MV D271, D274, BMNH 97.1.20.22, AMNH 1199), *C. quattuordecimlineatus* (Sternfeld, 1919) (MV D281), *C. saxatilis* Storr, 1969 (e.g., BMNH 97.1.20.21, AMNH 1200, 1202), *C. schomburgkii* (Peters, 1863) (e.g., MV D279, BMNH 97.1.20.23) and *C. strauchii varius* Storr, 1981 (e.g., MV D280, D946, AM R2094). Recognition of the species diversity in desert *Ctenotus* did not occur until the 1960s.

33. *Himulia fasciolata* Günther, 1867: Now in the genus *Eremiascincus*. Both *E. fasciolatus* and *E. richardsoni* (Gray, 1845) are present among the HORN Expedition collections, although the distinction between the two species was not confirmed until 1974.

*34. *Rhodona tetradactyla* Lucas & Frost, 1895b: Now *Lerista frosti* (Zietz, 1920), a replacement name necessary because of the homonymy caused when the species was at one stage transferred to *Lygosoma*.

35. *Rhodona gerrardii* Gray, 1864: Now *Lerista desertorum* (Sternfeld), a species not described until 1919, and not generally recognised until 1971.

36. *Rhodona bipes* Fischer, 1882: Now in the genus *Lerista*, but the specimens could be either *Lerista bipes* or *L. labialis* Storr, 1971, both of which occur in broad sympatry in the area (HORNER 1991). No specimens have been located to verify the identification.

37. *Ablepharus boutonii* (Desjardin, 1831): Now *Cryptoblepharus plagiocephalus* (Cocteau, 1836). Curiously, while only a single specimen, from Palm Creek, was reported by LUCAS & FROST (1896a), the only located specimen is from Camp 23 (D283), which is at Illamurta.

38. *Ablepharus lineo-ocellatus* (Duméril & Bibron, 1839): Now *Morethia*, probably *M. boulengeri* (Ogilby, 1890), which is the only *Morethia* other than *M. ruficauda* occurring in the southern Northern Territory (HORNER 1991). Although there are three specimens of *M. adelaidensis* (Peters, 1874) (MV D1181, D1183–84) among possible HORN Expedition collections, only two specimens of *A. lineo-ocellatus* were reported in the Report, casting further doubt over the identification of these specimens and the block of specimens to which they belong as being from the expedition (see also p. 261, above).

*39. *Ablepharus lineo-ocellatus* var. *ruficaudus* Lucas & Frost, 1895b: Now *Morethia ruficauda ruficauda*. Spencer (1896a: 26) referred to this taxon as *Ablepharus ruficaudatus*, an unjustified emendation and change in status.

40. *Ablepharus greyii* (Gray, 1845): Now *Menetia greyii*.

Appendix, f: *Ablepharus elegans* (Gray, 1845): Although no specimen has been located to confirm the identification, the combination of features given (like *elegans*, but with 18 midbody scales, and the dorsal scales with a central black dot) suggest that the species is *Lerista xanthura* Storr, which has the two latter features and is tetradactyle like *elegans*. *Lerista xanthura* was not described until 1976.

Typhlopidae

Appendix, g: *Typhlops polygrammicus* (Schlegel, 1839): Probably *Ramphotyphlops endoterus* (Waite, 1918), yet to be described at the time. One specimen of the latter is among the SPENCER collections (MV D1962, Charlotte Waters), agreeing with one of the localities given. The record from Alice Springs is also most likely to be the same species. Although two other species, *R. bituberculatus* (Peters, 1863) and *R. diversus* (Waite, 1894), are among SPENCER collections from Alice Springs (D1941, D1944, both xii.1896), it is unlikely that SPENCER or FROST (LUCAS was probably too far away to have seen the later specimens reported in the Appendix) would have confused the very distinctive lobed snout of *R. bituberculatus* with *R. polygrammicus*, while *R. diversus* has only 20 midbody scales, fewer than *R. polygrammicus* and *R. endoterus* (both 22). CALABY (1996) notes that the Alice Springs typhlopoid listed in the HORN Report was sent by GILLEN on 31.i.1896.

Boidae

41. *Liasis childreni* Gray, 1842: Now *Antaresia stimsoni orientalis* (Smith), not described until 1985.

42. *Python spilotes* (Lacépède, 1804): The single specimen collected is now *Morelia spilota bredli* (Gow), not described until 1981.

43. *Aspidites melanocephalus* (Krefft, 1864): From the colouration description, this specimen is *Aspidites ramsayi* (Macleay, 1882).

Elapidae

44. *Diemenia reticulata* (Gray, 1842): Now *Demansia reticulata cupreiceps* Storr, a subspecies not described until 1978.

45. *Pseudonaja nuchalis* Günther, 1858: Unchanged.

46. *Pseudonaja affinis* Günther, 1872: The specimen has not been located, and the morphological data (21 midbody scale rows) do not fit any *Pseudonaja* species occurring in the vicinity of the locality cited (Reedy Creek). Although this count is typical of Northern Territory *Pseudonaja guttata* (Parker, 1926), that species does not occur in the southern Northern Territory (GILLAM 1979). The only species of snake occurring in this

region which may have 21 midbody scales is *Suta suta* (Peters, 1863), a species which LUCAS & FROST (1896a) described under the name *Hoplocephalus stirlingi*. Consequently, the identity of this record remains a mystery.

47. *Pseudechis australis* (Gray, 1842): Of the two specimens described, the first is undoubtedly *P. australis*. However, the second specimen, which had only a single anterior temporal and most of the subcaudals paired, may have been *Pseudonaja textilis* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), although the specimen cannot be located for confirmation.

48. *Furina ramsayi* Macleay, 1885: Now *Pseudonaja modesta* (Günther, 1872).

49. *Vermicella annulata* (Gray, 1841): The description of colouration as "bright orange" suggests that the single specimen was *Simoselaps anomalus* (Sternfeld), which was not described until 1919.

*50. *Hoplocephalus stirlingi* Lucas & Frost, 1896a: Now *Suta suta* (Peters, 1863).

*51. *Hornea pulchella* Lucas & Frost, 1896a: Now *Simoselaps fasciolatus fasciata* (Stirling & Zietz, 1893). It is curious that LUCAS & FROST (1896a) did not recognise that they had described the same taxon as described by STIRLING & ZIETZ (1893) from the ELDER Expedition of 1891–92, particularly when a clear illustration of the latter species was included in the description, and STIRLING was a member of the HORN Expedition. It is possibly an indicator that ZIETZ, not STIRLING, did most of the work in preparing the herpetological results of the ELDER Expedition.

52. *Acanthophis antarcticus* (Shaw & Nodder, 1802) [as WAGLER]: Now *Acanthophis pyrrhus* Boulenger, 1898, described only two years after the report.

Of the 65 reptile and amphibian species recorded in the HORN Expedition Report, 14 were described as new, of which all except the two snakes are still recognised. The high success rate in recognition of new species is probably mostly a reflection of the previous lack of collections from the areas surveyed, although it is curious that there was not more overlap with the results of the ELDER Expedition, which collected to the west and south. That expedition collected 42 species of reptiles and amphibians, six described as new, all of which are still considered distinct. However, based on the author's reidentifications of the ELDER Expedition collection, only 17 species were collected by both expeditions.

Despite the number of new species still recognised from the HORN Expedition, it is now evident that the species diversity and discovery of new species by the expedition was much greater than immediately apparent from the report. On the basis of this study, the HORN Expedition collected 78 species, of which 39 (50%) were yet to be described at the time of collection.

7. THE CONTINUING VALUE OF THE HERPETOLOGICAL COLLECTIONS OF THE HORN EXPEDITION AND BALDWIN SPENCER

Although the HORN Expedition collections were described by LUCAS & FROST (1896a), their value as representative collections from central Australia persists. A number of subsequent taxonomic revisions have used non-type specimens from these collections, sometimes without recognising this. In several cases, HORN/SPENCER material has subsequently been nominated as type material of new species.

The myobatrachid frogs in the HORN and SPENCER collections in the Natural History Museum (London) were used by PARKER (1940), who described *Limnodynastes spenceri* (holotype BMNH 97.10.27.68, paratypes BMNH 97.10.27.60–67) and *Neobatrachus centralis* (paratypes BMNH 97.1.20.32–33) from among them.

Of the gecko material, the paratypes of *Nephrurus amya*e Couper (in COUPER & GREGSON 1994) include SPENCER material (MV D12684–85), while there are several *Diplodactylus* specimens in the AM, AMNH, MV and BMNH collections that were examined by KLUGE (1967).

Pygopods from the 1896 Alice Springs collection and the HORN Expedition in the Museum of Victoria (D169–74) and the American Museum of Natural History (29) were examined by KLUGE (1974). Until recently, the holotype of *Ophidiocephalus taeniatus* remained the only specimen known of this monotypic genus, although it has since been rediscovered at several sites (EHMANN & METCALFE 1978; EHMANN 1981; DOWNES et al. 1997).

Among agamids, the 1896 Alice Springs *Lophognathus* material among SPENCER's later collections in the Museum of Victoria was listed by STORR (1974a), who largely based his redescription of *Lophognathus gilberti centralis* on them, while HOUSTON (1977) examined two SPENCER *Diporiphora winnecke*i specimens (AM R2143–45). STORR (1974a) also nominated two Charlotte Waters specimens (MV D2691, D2695) from the 1901–02 SPENCER-GILLEN Expedition as paratypes of *Diporiphora lalliae*. MITCHELL (1948) examined HORN/SPENCER *Tympanocryptis* material in the Australian Museum and Museum of Victoria for his revision of the genus.

The HORN/SPENCER skink collections have received the greatest attention in subsequent studies (not surprisingly, given the number of new skinks described from central Australia in the last three decades). The concept of a single variable species *Hinulia lesueurii* was exploded by STORR's revisions of the genus *Ctenotus*, which now numbers over 90 species. HORN and SPENCER specimens (including some from later expedi-

tions) have become paratypes of *Ctenotus alacer* Storr, 1969 (MV D202–03, D208, D277), *C. saxatilis* STORR, 1969 (MV D167, D198, D205, D469, D2070) and *C. strauchii varius* Storr, 1981 (AM R2094, MV D280), while other material collected or donated by SPENCER has been subsequently reidentified as *C. brooksi aranda*, *C. leonhardii*, *C. quattuordecimlineatus* and *C. schomburgkii* (STORR 1969, 1971, 1980). Similarly, STORR (1968) distinguished six species and subspecies of the *Egernia whitii* species-group in central Australia. One of the 1896 central Australian specimens, MV D273, is the only paratype of *Egernia slateri virgata* Storr, 1968, a subspecies of uncertain distribution – no precise localities are associated with either of the types, and no more recent material has come to light (but see above). HORN/SPENCER specimens of *Eremiascincus* and *Morethia* in the Museum of Victoria have also been examined by STORR (1974b) and RAWLINSON (1976) respectively.

Among the few snakes reported by the expedition, SMITH (1985) nominated MV D3601 as a paratype of the python *Liasis stimsoni orientalis*.

Acknowledgments. I thank Colin McCarthy (London), Rainer Günther (Berlin), Linda Ford (New York) and Ross Sadlier (Sydney) for allowing me access to museum collections in their care. I particularly thank John Coventry (Melbourne) for allowing me access to Museum of Victoria collections and registration data, and his prompt responses to my numerous queries on this major repository of Spencer's collections.

LITERATURE

- ANONYMOUS (1896): Supplement to the Zoological Report. Additions to the Fauna. Pp. 210–211 in: SPENCER, [W.]B. (ed.) Report on the Work of the Horn Scientific Expedition to Central Australia. Part I. – Introduction, Narrative, Summary of Results, Supplement to Zoological Report, Map. Dulau & Co., London and Melbourne, Mullen & Slade, Melbourne.
- ANONYMOUS (1899a): Lost on Mount Kosciusko. An Australian alpine incident. Mr A. H. Lucas missing. Search parties out. Daily Telegraph (Sydney) **14.i.1899**: 9.
- ANONYMOUS (1899b): The Australian alpine incident. Mr Lucas found. Now at the Observatory. Daily Telegraph (Sydney) **16.i.1899**: 6.
- ANONYMOUS (1915): The late Mr. Charles Frost, F.L.S. Victorian Naturalist **32**: 86.
- ANONYMOUS (1929): List of papers by the late J.J. Fletcher. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **54**: 686–687.
- ANONYMOUS (1981): Death of former police reporter. Sydney Morning Herald **21.viii.1981**: 8.
- APLIN, K.P. & ADAMS, M. (1998): Morphological and genetic discrimination of new species and subspecies of gekkonid and scincid lizards (Squamata: Lacertilia) from the Carnarvon Basin region of Western Australia. Journal of the Royal Society of Western Australia **81**: 201–223.
- BLANCHARD, F.N. (1929): Re-discovery of *Crinia tasmaniensis*, with notes on this and other Tasmanian frogs. Australian Zoologist **5**: 324–328.
- BOULENGER, G.A. (1885–1887): Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History). 3 Vols. Trustees of the British Museum, London. xii + 436 pp., 32 pls.; xiii + 497 pp., 24 pls.; xii + 575 pp., 40 pls.
- BOULENGER, G.A. (1888): Descriptions of two new Australian frogs. Annals and Magazine of Natural History (6)**2**: 142–143.
- BOULENGER, G.A. (1890): Description of a new genus of cystignathoid frogs from New South Wales. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**5**: 593–594.
- BOULENGER, G.A. (1893): Description of a new tree frog from New South Wales. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**7**: 403.
- BRANAGAN, D.F. (1996): John Alexander Watt: geologist on the Horn Expedition. Pp. 42–58 in: MORTON, S.R. & MULVANEY, D.J. (eds.), Exploring Central Australia: Society, the Environment and the 1894 Horn Expedition. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- BROWN, J.M. (1983): Horn, William Austin. Australian Dictionary of Biography **9**: 367–369.
- CALABY, J.H. (1966): Mammals of the Upper Richmond and Clarence Rivers, New South Wales. CSIRO Division of Wildlife Research Technical Paper (10): 1–55.
- CALABY, J.H. (1996): Baldwin Spencer's post-Horn Expedition collectors in central Australia. Pp. 188–208 in: MORTON, S.R. & MULVANEY, D.J. (eds.) Exploring Central Australia: Society, the Environment and the 1894 Horn Expedition. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- CARTER, H.J. (1937a): Arthur Henry Shakespeare Lucas 1853–1936. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **62**: 243–252 + pl. xii.
- CARTER, H.J. (1937b): Arthur Henry Shakespeare Lucas, M.A. (Oxon. and Melb.). Australian Naturalist **10**: 7–10.
- CHRISTIAN, T. (1977): Notes on Centralian Bluetongues (*Tiliqua Multifasciata* [sic]). Newsletter of the Victorian Herpetological Society (1): 8–9.
- COGGER, H.G., CAMERON, E.E. & COGGER, H.M. (1983): Zoological Catalogue of Australia. Vol. 1. Amphibia & Reptilia. Australian Government Publishing Service, Canberra. vi + 313 pp.
- COUPER, P.J. & GREGSON, R.A.M. (1994): Redescription of *Nephrurus asper* Günther, and description of *N. amyae* sp. nov. and *N. sheai* sp. nov. Memoirs of the Queensland Museum **37**: 67–81.
- COVENTRY, A.J. (1970): Reptile and amphibian type specimens housed in the National Museum of Victoria. Memoirs of the National Museum of Victoria **31**: 115–124.
- DAKIN, W.J. (1920): Notes on the habits and reproduction of the Great Western Burrowing Frog, *Heleioporus albobunctatus*. Australian Zoologist **1**: 241–244.
- DENDY, A. (1889): The anatomy of an Australian land planarian. Transactions of the Royal Society of Victoria **1**: 50–95 + pl. 7–10.
- DENDY, A. (1890): On the Victorian Land Planarians. Transactions of the Royal Society of Victoria **2**: 65–80 + pl. 7.
- DENDY, A. (1899a): Outlines of the Development of the Tuatara, *Sphenodon (Hatteria) punctatus*. Quarterly

- Journal of Microscopical Science (new series) **42**: 1–87 + pl. 1–10.
- DENDY, A. (1899b): On the Development of the Parietal Eye and Adjacent Organs in *Sphenodon* (*Hatteria*). Quarterly Journal of Microscopical Science (new series) **42**: 111–153 + pl. 11–13.
- DENDY, A. (1909): The Intracranial Vascular System of *Sphenodon*. Philosophical Transactions of the Royal Society Series B **200**: 403–426 + pl. 31.
- DENDY, A. (1910): On the structure, development and morphological interpretation of pineal organs and adjacent parts of the brain in the tuatara (*Sphenodon punctatus*). Anatomischer Anzeiger **37**: 453–462.
- DENDY, A. (1911): On the Structure, Development and Morphological Interpretation of Pineal Organs and Adjacent Parts of the Brain in the Tuatara (*Sphenodon punctatus*). Philosophical Transactions of the Royal Society Series B **201**: 227–331 + pl. 19–31.
- DONOVAN, K. (1938): A great educator. Australian Quarterly **10**: 77–80.
- DOWNES, S., FOSTER, R. & MOLNAR, C. (1997): New insights into the distribution and habitat of the vulnerable Bronzeback Legless Lizard *Ophidiocephalus taeniatus*. Herpetofauna **27**(1): 11–13.
- DUCKER, S.C. (1986): Lucas, Arthur Henry Shakespeare. Australian Dictionary of Biography **10**: 163–164.
- DUCKER, S.C. (1998): An Early Overland Expedition to Wilsons Promontory. Victorian Naturalist **115**: 292–295.
- EAKIN, R.M. (1973): The Third Eye. University of California Press, Berkeley. xi + 157 pp.
- EHMANN, H. (1981): The Natural History and Conservation of the Bronzeback (*Ophidiocephalus taeniatus* Lucas and Frost)(Lacertilia, Pygopodidae). Pp. 7–13 in: BANKS, C.B. & MARTIN, A.A. (eds.) Proceedings of the Melbourne Herpetological Symposium. Zoological Board of Victoria, Melbourne.
- EHMANN, H. & METCALFE, D. (1978): The rediscovery of *Ophidiocephalus taeniatus* Lucas and Frost (Pygopodidae, Lacertilia) the Bronzeback. Herpetofauna **9**(2): 8–10.
- ENGLISH, T.M.S. (1910): Some Notes on Tasmanian Frogs. Proceedings of the Zoological Society of London **1910**: 627–634 + pl. li.
- FERGUSON, E.W. (1927): Presidential address. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **52**: i–xxviii.
- FINNEY, C.M. (1984): To Sail Beyond The Sunset. Natural History in Australia 1699–1829. Rigby, Adelaide. x + 206 pp.
- FLETCHER, J.J. (1882): On the existence after parturition of a direct communication between the median vaginal cul-de-sac, so-called, and the urogenital canal, in certain species of kangaroos. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **6**: 796–811.
- FLETCHER, J.J. (1883a): On some points in the anatomy of the urogenital organs in females of certain species of kangaroos. – Part I. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **7**: 640–659.
- FLETCHER, J.J. (1883b): On some points in the anatomy of the urogenital organs in females of certain species of kangaroos. – Part II. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **8**: 6–11.
- FLETCHER, J.J. (1883c): Note on a Viviparous Lizard (*Hinulia elegans*). Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **8**: 215–217.
- FLETCHER, J.J. (1884): Catalogue of papers and works relating to the mammalian orders, Marsupialia and Monotremata. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **9**: 809–863.
- FLETCHER, J.J. (1889): Observations on the oviposition and habits of certain Australian batrachians. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**4**: 357–387.
- FLETCHER, J.J. (1891a): Contributions to a more exact knowledge of the geographical distribution of Australian Batrachia. No. I. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**5**: 667–676.
- FLETCHER, J.J. (1891b): Description of a supposed new cystignathoid frog. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**6**: 275–276.
- FLETCHER, J.J. (1891c): Contributions to a more exact knowledge of the geographical distribution of Australian Batrachia. No. II. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**6**: 263–274.
- FLETCHER, J.J. (1892): Contributions to a more exact knowledge of the geographical distribution of Australian Batrachia. No. III. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**7**: 7–19.
- FLETCHER, J.J. (1894a): Contributions to a more exact knowledge of the geographical distribution of Australian Batrachia. No. IV. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**8**: 524–533.
- FLETCHER, J.J. (1894b): Description of a new cystignathoid frog from New South Wales. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**8**: 229–236.
- FLETCHER, J.J. (1894c): Description of a new cystignathoid frog from New South Wales. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**8**: 522–523.
- FLETCHER, J.J. (1898): Contributions to a more exact knowledge of the geographical distribution of Australian Batrachia. No. V. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **22**: 660–684.
- FLYNN, T.T. (1923): On the occurrence of a true allanto-placenta of the conjoint type in an Australian lizard. Records of the Australian Museum **14**: 72–77.
- FRENCH, C. & FROST, C. (1894): Excursion to Warrandyte. Victorian Naturalist **10**: 187–189.
- FROST, C. (1888): Experiments with the Victorian “Katipo”. Victorian Naturalist **5**: 56–57.
- [FROST, C.] (1889): [untitled bird list]. In: [W.]B. SPENCER & C. FRENCH, Trip to Croajingolong. Victorian Naturalist **6**: 33–34.
- FROST, C. (1890): Notes on the habits and senses of spiders. Part I. Victorian Naturalist **6**: 147–152. [second part presented at May 1894 meeting, but not published]
- FROST, C. (1891): Notes on the poisonous bite of *Latrodectus scelio*. Victorian Naturalist **7**: 140–143.
- FROST, C. (1894a): Reptilia. In: J. GABRIEL, Report of expedition to Furneaux Group. Victorian Naturalist **10**: 183.
- FROST, C. (1894b): Lizards. In: D. LE SOUEF, A trip to North Queensland. Victorian Naturalist **11**: 29.
- FROST, C. (1895): On a snake new for Victoria. Victorian Naturalist **11**: 146–147.
- FROST, C. & LUCAS, A.H.S. (1894): On a new skink lizard from Tasmania. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2)**8**: 227–228.

- GILLAM, M.W. (1979): The genus *Pseudonaja* (Serpentes: Elapidae) in the Northern Territory. Territory Parks and Wildlife Commission Research Bulletin (1): 1–28.
- GILRUTH, J.A., SWEET, G. & DODD, S. (1910): Notes on Blood Parasites. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series) **23**: 231–241.
- GRAY, J.E. (1845): Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum. Edward Newman, London. xxviii + 289 pp.
- GÜNTHER, A. (1858): Catalogue of colubrine snakes in the collection of the British Museum. British Museum, London. xvi + 281 pp.
- HAACKE, W. (1883): Zur Naturgeschichte der Stummelschwanzzeichsen. Der Zoologischer Garten **24**: 225–227.
- HAACKE, W. (1885): Über eine neue Art uterinaler Brutpflege bei Reptilien. Zoologischer Anzeiger **8**: 435–439.
- HARRISON, L. (1921): Note on the pigmentation of frogs' eggs. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **46**: 370–373.
- HARRISON, L. (1922): On the breeding habits of some Australian frogs. Australian Zoologist **3**: 17–34.
- HARRISON, L. (1927): Notes on some Western Australian frogs, with descriptions of new species. Records of the Australian Museum **15**: 277–287.
- HARRISON, L. & WEEKES, H.C. (1925): On the occurrence of placentation in the scincid lizard *Lygosoma entrecasteauxi*. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **50**: 470–486.
- HORNER, P. (1991): Skinks of the Northern Territory. Northern Territory Museum, Darwin. 174 pp.
- HOUSTON, T.F. (1977): A new species of *Diporiphora* from South Australia and geographic variation in *D. winnecki* Lucas & Frost (Lacertilia: Agamidae). Transactions of the Royal Society of South Australia **101**: 199–206.
- HOUSTON, T.[F.] & HUTCHINSON, M. (1998): Dragon Lizards and Goannas of South Australia (2nd Edn.). South Australian Museum, Adelaide. 87 pp.
- HOWITT, A.W., LUCAS, A.H.S. & DENDY, A. (1891): A visit to Lake Nigothoruk and the Mount Wellington district, Gippsland. Victorian Naturalist **8**: 17–42.
- KELLAWAY, C.H. & EADES, T. (1929): Further notes on the common Australian venomous snakes. Medical Journal of Australia **1929(2)**: 249–257.
- KERLE, J.A. & FLEMING, M.R. (1996): A history of vertebrate fauna observations in central Australia: their value for conservation. Pp. 341–366 in: MORTON, S.R. & MULVANEY, D.J. (eds.), Exploring Central Australia: Society, the Environment and the 1894 Horn Expedition. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- KERSHAW, J.A. (1901): Schedule A. Donations to the National Museum for the Year 1900. Pp. 34–38 in: Report of the Trustees of the Public Library, Museums, and National Gallery of Victoria for 1900, with a statement of income and expenditure for the financial year 1899–1900. Government Printer, Melbourne.
- KERSHAW, J.A. (1907): Schedule A. – Donations to the National Museum for the Year 1906. 2. – Specimens (Zoology). Pp. 35–38 in: Report of the Trustees of the Public Library, Museum, and National Gallery of Victoria, for 1906 with a statement of income and expenditure for the financial year 1905–6. Government Printer, Melbourne.
- KINGHORN, J.R. (1921): Studies in Australian reptiles. No. 2. Records of the Australian Museum **13**: 143–154 + pl. xxv–xxvi.
- KINGHORN, J.R. (1923): A new genus of elapine snake from north Australia. Records of the Australian Museum **14**: 42–45.
- KINGHORN, J.R. (1924): Reptiles and batrachians from south and south-west Australia. Records of the Australian Museum **14**: 163–183.
- KINGHORN, J.R. (1931): Herpetological notes. No. 2. Records of the Australian Museum **18**: 85–91.
- KINGHORN, J.R. (1932): Herpetological notes. No. 4. Records of the Australian Museum **18**: 355–363.
- KINGHORN, J.R. (1945): The Simpson Desert Expedition, 1939. Scientific Reports: No. 3, Biology – Reptiles and Batrachians. Transactions of the Royal Society of South Australia **69**: 3–9.
- KLUGE, A.G. (1967): Systematics, phylogeny, and zoogeography of the lizard genus *Diplodactylus* Gray (Gekkonidae). Australian Journal of Zoology **15**: 1007–1108.
- KLUGE, A.G. (1974). A taxonomic revision of the lizard family Pygopodidae. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan **147**: 1–221.
- KREFFT, G. (1863): On the Batrachians occurring in the Neighbourhood of Sydney, with Remarks upon their Geographical Distribution. Proceedings of the Zoological Society of London **1863**: 386–390.
- KREFFT, G. (1866a): On the Vertebrated Animals of the Lower Murray and Darling, their habits, economy, and geographical distribution. Transactions of the Philosophical Society of New South Wales **1862–65**: 1–33.
- KREFFT, G. (1866b): On Snakes Observed in the neighbourhood of Sydney. Transactions of the Philosophical Society of New South Wales **1862–65**: 34–60.
- KREFFT, G. (1869): The Snakes of Australia; an illustrated and descriptive catalogue of all the known species. Government Printer, Sydney. xxv + 100 pp., 12 pls.
- KREFFT, G. (1871): Australian Vertebrata – fossil and recent. Government Printer, Sydney. 96 pp.
- LE SOUEF, D. (1888): Reptilia. In: A.J. CAMPBELL (ed.), Expedition to King Island, November, 1887. Victorian Naturalist **4**: 138–139.
- LEONHARDI, M.F. VON (1907): Über einige religiöse und totemistische Vorstellungen der Aranda und Loritja in Zentralaustralien. Globus **91**: 285–290.
- LISTER, J.J. & FLETCHER, J.J. (1882): On the Condition of the Median Portion of the Vaginal Apparatus in the Macropodidae. Proceedings of the Zoological Society of London **1881**: 976–996.
- LOHE, M. (1977): A mission is established at Hermannsburg. Pp. 6–41 in: LESKE, E. (ed.) Hermannsburg: A Vision and a Mission. Lutheran Publishing House, Adelaide.
- LONGMAN, H.A. (1916): Snakes and lizards from Queensland and the Northern Territory. Memoirs of the Queensland Museum **5**: 46–51 + pl. vi.
- LONGMAN, H.A. (1918): Notes on some Queensland and Papuan reptiles. Memoirs of the Queensland Museum **6**: 37–44 + pl. xi.
- LOVERIDGE, A. (1938): On some reptiles and amphibians from the central region of Australia. Transactions of the Royal Society of South Australia **62**: 183–191.

- LUCAS, A.H.S. (1890): Zoology: Vertebrata. Pp. 56–73 in: SPENCER, W.B. (ed.) Handbook of Melbourne. For the use of members of the Australasian Association for the Advancement of Science, Melbourne Meeting, 1890. Spectator Publishing Company, Melbourne.
- LUCAS, A.H.S. (1892): Note on the Distribution of Victorian Batrachians with Descriptions of Two New Species. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)4: 59–64.
- LUCAS, A.H.S. (1897): On some Facts in the Geographical Distribution of Land and Fresh-water Vertebrates in Victoria. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series) 9: 34–53.
- LUCAS, A.H.S. (1898): Contributions to a knowledge of the fauna of British New Guinea No. I. i. Lacertilia and Batrachia. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 23: 357–359.
- LUCAS, A.H.S. (1914): The reptiles and amphibia. Pp. 314–321 in: British Association for the Advancement of Science, 1914. Handbook for New South Wales. New South Wales Committee and Edward Lee & Co., Sydney.
- LUCAS, A.H.S. (1930): Joseph James Fletcher, an idealist secretary. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 55: 738–750.
- LUCAS, A.H.S. (1936): The Seaweeds of South Australia. Part I. Introduction and the Green and Brown Seaweeds. Government Printer, Adelaide. 106 pp.
- LUCAS, A.H.S. (1937): A.H.S. Lucas Scientist. His own story. Angus & Robertson, Sydney. frontispiece, xxxii + 198 pp.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1894): The Lizards indigenous to Victoria. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series) 6: 24–92 + pl. II.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1895a): The lizards (Lacertilia) indigenous to New Zealand. Transactions of the New Zealand Institute 29: 264–280.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1895b): Preliminary notice of Certain Species of Lizards from Central Australia. [incorrectly cited as “Preliminary notice of a certain species of lizard from central Australia” in many publications]. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)7: 264–269.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1896a): Reptilia. Pp. 112–175 in: SPENCER, [W.]B. (ed.) Report on the work of the Horn Scientific Expedition to central Australia. Part II. – Zoology. Dulau & Co., London and Melville, Mullen & Slade, Melbourne.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1896b): Further Preliminary Notice of Certain New Species of Lizards from Central Australia. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series) 8: 1–4.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1896c): Description of a new species of *Ablepharus* from Victoria, with critical notes on two other Australian lizards. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 21: 281–283.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1897): Descriptions of two new Species of Lizards from Central Australia. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series) 9: 54–56.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1900): Description of a New Lizard from Northern Queensland. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series) 12: 145–146.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1901): A census of Australian lizards. Reports of the Australasian Association for the Advancement of Science 8: 256–261.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1902): Descriptions of some new lizards from Western Australia. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series) 15: 76–79.
- LUCAS, A.H.S. & FROST, C. (1903): Description of two new Australian lizards, *Varanus spenceri* and *Diplodactylus bilineatus*. Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series) 15: 145–147.
- LUCAS, A.H.S. & LE SOUEF, W.H.D. (1909): The Animals of Australia. Mammals, Reptiles and Amphibians. Whitcombe & Tombs, Melbourne. Frontispiece, xi + 327 pp.
- LUCAS, A.H.S. & PERRIN, F. (1947): The Seaweeds of South Australia. Part II. The Red Seaweeds. Government Printer, Adelaide. 352 pp.
- MACCALLUM, M. (1990): Sweet, Georgina. Australian Dictionary of Biography 12: 149–150.
- MACMILLAN, D.S. (1963): Newington College 1863–1963. Newington College and Halstead Press, Sydney. 168 pp.
- MARSHALL, A.M. (1882): The Frog: an introduction to Anatomy and Histology. J.E. Cornish, Manchester and Smith, Elder & Co., London. iv + 86 pp.
- MARSHALL, A.M. & SPENCER, W.B. (1881): Observations on the Cranial Nerves of *Scyllium*. Quarterly Journal of Microscopical Science (new series) 21: 469–499.
- M[C]’COY, F. (1867): On the Recent Zoology and Palaeontology of Victoria. Annals and Magazine of Natural History (3)20: 175–202.
- MCCOY, F. (1896): Schedule A. Donations to the National Museum during the Year 1895. Pp. 30–31 in: Report of the Trustees of the Public Library, Museum, and National Gallery of Victoria, for 1895, with a statement of income and expenditure for the financial year 1894–5. Government Printer, Melbourne.
- MCCOY, F. (1897): Schedule A. Donations to the National Museum during the Year 1896. Pp. 28–30 in: Report of the Trustees of the Public Library, Museums, and National Gallery of Victoria, for 1896, with a statement of income and expenditure for the financial year 1895–6. Government Printer, Melbourne.
- MCCOY, F. (1898): Schedule A. Donations to the National Museum during the Year 1897. Pp. 32–35 in: Report of the Trustees of the Public Library, Museum, and National Gallery of Victoria, for 1897, with a statement of income and expenditure for the financial year 1896–7. Government Printer, Melbourne.
- MITCHELL, F.J. (1948): A Revision of the Lacertilian Genus *Tympanocryptis*. Records of the South Australian Museum 9: 57–86.
- MOORE, G.F. (1884): Diary of Ten Years Eventful Life of an Early Settler in Western Australia and also A Descriptive Vocabulary of the Language of the Aborigines. M. Walbrook, London. xi + [1] + 423 + [1] pp.; xi + [3] + 119 + [1] pp.
- MOORE, J.A. (1961): The frogs of eastern New South Wales. Bulletin of the American Museum of Natural History 121: 149–386 + pl. 27–46.
- MORTON, S.R. & MULVANEY, D.J. (1996): Exploring Central Australia. Society, the Environment and the 1894 Horn Expedition. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. x + 398 pp.
- MULVANEY, D.J. (1996): “A splendid lot of fellows”: achievements and consequences of the Horn Expedi-

- tion. Pp. 3–12 in: MORTON, S.R. & MULVANEY, D.J. (eds.) *Exploring Central Australia: Society, the Environment and the 1894 Horn Expedition*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- MULVANEY, D.J. & CALABY, J.H. (1985): 'So Much That is New' Baldwin Spencer 1860–1929. A biography. University of Melbourne Press, Melbourne. 492 pp.
- MULVANEY, D.J., MORPHY, H. & PETCH, A. (2001): 'My Dear Spencer' The letters of F.J. Gillen to Baldwin Spencer. Hyland House, Flemington. xvii + 554 pp., 24 pls.
- MULVANEY, D.J., PETCH, A. & MORPHY, H. (2000): *From the Frontier. Outback letters to Baldwin Spencer*. Allen & Unwin, St Leonards. xiv + 338 pp.
- MUSGRAVE, A. (1932): *Bibliography of Australian entomology 1775–1930 with biographical notes on authors and collectors*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney. viii + 380 pp.
- NIND, S. (1832): Description of the Natives of King George's Sound (Swan River Colony) and adjoining Country. *Journal of the Royal Geographical Society of London* **1**: 21–51.
- PARKER, H.W. (1940): The Australasian frogs of the family Leptodactylidae. *Novitates Zoologicae* **42**: 1–106.
- PARKER, T.J. & HASWELL, W.A. (1897): *A Text-book of Zoology*. 2 Vols. MacMillan & Co., London. [xi] + 839 + [1] pp.; xx + 728 pp.
- PEAKE-JONES, K. (1985): The Elder Scientific Exploration Expedition, 1891: a study of incompatibles. *Proceedings of the Royal Geographical Society of Australasia (South Australian Branch)* **85**: 54–67.
- PESCOTT, R.T.M. (1954): *Collections of a Century. The History of the First Hundred Years of the National Museum of Victoria*. National Museum of Victoria, Melbourne. frontispiece, x + 186 pp.
- RAWLINSON, P.A. (1976): The endemic Australian lizard genus *Morethia* (Scincidae: Lygosominae) in southern Australia. *Memoirs of the National Museum of Victoria* **37**: 27–41.
- ROBERTS, J.D. (1997): Geographic Variation in Calls of Males and Determination of Species Boundaries in Tetraploid Frogs of the Australian Genus *Neobatrachus* (Myobatrachidae). *Australian Journal of Zoology* **45**: 95–112.
- SHEA, G.M. (1991): Revisionary notes on the genus *Delma* (Squamata: Pygopodidae) in South Australia and the Northern Territory. *Records of the South Australian Museum* **25**: 71–90.
- SHEA, G.M. (1999): Waite's Blind Snakes (Squamata: Scolecophidia: Typhlopidae): Identification of Sources and Correction of Errors. *Records of the Australian Museum* **51**: 43–56.
- SHINE, R. (1980): Ecology of Eastern Australian Whipsnakes of the Genus *Demansia*. *Journal of Herpetology* **14**: 381–389.
- SHINE, R. (1981): Venomous Snakes in Cold Climates: Ecology of the Australian Genus *Drysdalia* (Serpentes: Elapidae). *Copeia* **1981**: 14–25.
- SHINE, R. (1983): Arboreality in Snakes: Ecology of the Australian Elapid Genus *Hoplocephalus*. *Copeia* **1983**: 198–205.
- SHINE, R. (1984): Reproductive Biology and Food Habits of the Australian Elapid Snakes of the Genus *Cryptophis*. *Journal of Herpetology* **18**: 33–39.
- SHINE, R. (1987): Food Habits and Reproductive Biology of Australian Snakes of the Genus *Hemiaspis* (Elapidae). *Journal of Herpetology* **21**: 71–74.
- SHINE, R. (1991): Strangers in a Strange Land: Ecology of the Australian Colubrid Snakes. *Copeia* **1991**: 120–131.
- SMITH, B.J. (1981): Dendy, Arthur. *Australian Dictionary of Biography* **8**: 279–280.
- SMITH, L.A. (1985): A Revision of the *Liasis childreni* species-group (Serpentes: Boidae). *Records of the Western Australian Museum* **12**: 257–276.
- SPENCER, W.B. (1885a): On the fate of the Blastopore in *Rana temporaria*. *Zoologische Anzeiger* **8**: 97–98.
- SPENCER, W.B. (1885b): Some Notes on the Early Development of *Rana temporaria*. (1) Fate of the blastopore; (2) Some points connected with the early development of the cranial nerves. *Quarterly Journal of Microscopical Science (new series)* **25** (supplement): 123–137.
- SPENCER, W.B. (1886a): The parietal eye of *Hatteria*. *Nature* **34**: 33–35.
- SPENCER, W.B. (1886b): Preliminary Communication on the Structure and Presence in *Sphenodon* and other Lizards of the Median Eye, described by von Graaf in *Anguis fragilis*. *Proceedings of the Royal Society of London* **40**: 559–565.
- SPENCER, W.B. (1887): On the Presence and Structure of the Pineal Eye in Lacertilia. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **27**: 165–238.
- SPENCER, W.B. (1888): On the presence of a Pentastomum parasitic in the Lung of the Copper-head Snake (*Hoplocephalus superbus*). *Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)* **1**: 110–111.
- SPENCER, W.B. (1891): Notes on some Victorian Land Planarians. *Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)* **3**: 84–92.
- SPENCER, W.B. (1892): A trip to Queensland in search of *Ceratodus*. *Victorian Naturalist* **9**: 16–32.
- SPENCER, W.B. (1893). The Anatomy of *Pentastomum teretiunculum* (Baird). *Quarterly Journal of Microscopical Science (new series)* **34**: 1–73.
- SPENCER, [W.]B. (1896a): Through Larapinta Land. A narrative of the Horn Expedition to Central Australia. Pp. xiii–xviii + 1–136 in: SPENCER, [W.]B. (ed.) *Report on the Work of the Horn Scientific Expedition to Central Australia. Part I. – Introduction, Narrative, Summary of Results, Supplement to Zoological Report, Map*. Dulau & Co., London and Melville, Mullen & Slade, Melbourne.
- SPENCER, [W.]B. (1896b): Summary of the Zoological, Botanical and Geological Results of the expedition. Pp. 137–199 in: SPENCER, [W.]B. (ed.) *Report on the Work of the Horn Scientific Expedition to Central Australia. Part I. – Introduction, Narrative, Summary of Results, Supplement to Zoological Report, Map*. Dulau & Co., London and Melville, Mullen & Slade, Melbourne.
- SPENCER, [W.]B. (1896c): Amphibia. Pp. 152–175 in: SPENCER, [W.]B. (ed.) *Report on the Work of the Horn Scientific Expedition to Central Australia. Part II. – Zoology*. Dulau & Co., London and Melville, Mullen & Slade, Melbourne.
- SPENCER, W.B. (1898): Der Bau der Lungen von *Ceratodus* und *Protopterus*. *Denkschriften der Medicinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena* **4**: 51–58.

- SPENCER, [W.]B. (1901): Two new species of frogs from Victoria. *Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)* **13**: 175–178.
- SPENCER, [W.]B. (1914): *Native Tribes of the Northern Territory of Australia*. MacMillan & Co., London. xx + 516 + [2] pp., 36 pls., 1 folding map.
- SPENCER, W.B. (1927): Joseph James Fletcher. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* **52**: xxxiii–xlii + pl.
- SPENCER, [W.]B. (1928): *Wanderings in Wild Australia*. 2 Vols. MacMillan & Co., London. xxviii + 455 + [1] pp., 16 pls., 4 folding maps, 1 folding diagram; xiv + pp. 457–930 + [2] pp.
- SPENCER, W.B., CAMPBELL, A.J. & CORNWALL, E.M. (1888): Narrative of the expedition. In: CAMPBELL, A.J. (ed.) *Expedition to King Island, November, 1887*. *Victorian Naturalist* **4**: 146–162.
- SPENCER, [W.]B. & GILLEN, F.J. (1899): *The Native Tribes of Central Australia*. MacMillan & Co., London. xx + 671 pp., 9 pls.
- SPENCER, [W.]B. & GILLEN, F.J. (1904): *The Northern Tribes of Central Australia*. MacMillan & Co., London. xxxv + 784 + [2] pp., 2 folding pls., 1 folding table, 1 folding map.
- STERNFELD, R. (1919): Neue Schlangen und Echsen aus Zentralaustralien. *Senckenbergiana* **1**: 76–83.
- STERNFELD, R. (1925): Beiträge zur Herpetologie Inner-Australiens. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* **38**: 221–251.
- STIRLING, E.C. & ZIETZ, A. (1893): Vertebrata. *Transactions of the Royal Society of South Australia* **16**: 154–176.
- STORR, G.M. (1966): The *Amphibolurus reticulatus* species-group (Lacertilia, Agamidae) in Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia* **49**: 17–25.
- STORR, G.M. (1968): Revision of the *Egernia whitii* species-group (Lacertilia, Scincidae). *Journal of the Royal Society of Western Australia* **51**: 51–62.
- STORR, G.M. (1969): The genus *Ctenotus* (Lacertilia, Scincidae) in the Northern Territory. *Journal of the Royal Society of Western Australia* **52**: 97–108.
- STORR, G.M. (1971): The genus *Ctenotus* (Lacertilia, Scincidae) in South Australia. *Records of the South Australian Museum* **16**: 1–15.
- STORR, G.M. (1974a): Agamid lizards of the genera *Caimanops*, *Physignathus* and *Diporiphora* in Western Australia and Northern Territory. *Records of the Western Australian Museum* **3**: 121–146.
- STORR, G.M. (1974b): Revision of the *Sphenomorphus richardsonii* species-group (Lacertilia, Scincidae). *Records of the Western Australian Museum* **3**: 66–70.
- STORR, G.M. (1980): Ten new *Ctenotus* (Lacertilia: Scincidae) from Australia. *Records of the Western Australian Museum* **9**: 125–146.
- STORR, G.M. (1988): The *Diplodactylus ciliaris* complex (Lacertilia: Gekkonidae) in Western Australia. *Records of the Western Australian Museum* **14**: 121–133.
- STRAHAN, R. (1985): Opening remarks to the Australasian Herpetological Conference. Pp. iii–iv in: GRIGG, G., SHINE, R. & EHMANN, H. (eds.) *Biology of Australasian Frogs and Reptiles*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- STREHLOW, C. (1907): Einige Sagen des Arandastammes in Zentral-Australien. *Globus* **92**: 123–126.
- SWEET, G. (1897): On the variations in the spinal nerves of *Hyla aurea*. *Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)* **9**: 264–296 + tables A–N.
- SWEET, G. (1908a): *The Anatomy of Some Australian Amphibia*. Part I. A. – The Openings of the Nephrostomes from the Coelom. B. – The Connection of the Vasa Efferentia with the Kidney. *Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)* **20**: 222–249.
- SWEET, G. (1908b): Variations in the Anatomy of *Hyla aurea*. *Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)* **21**: 349–364 + pl. xix–xx.
- SWEET, G. (1909): The Endoparasites of Australian Stock and Native Fauna. *Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)* **21**: 454–502.
- THOMSON, D.F. (1933): Notes on the Australian snakes of the genera *Pseudechis* and *Oxyuramus*. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1933**: 855–860.
- THOMSON, D.F. (1934): A new snake from north Queensland. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1934**: 529–531.
- THOMSON, D.F. (1935): Preliminary notes on a collection of snakes from Cape York Peninsula. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1935**: 723–731.
- TUBB, J.A. (1938): The Sir Joseph Banks Islands. Reports of the expedition of the McCoy Society For Field Investigation and Research 11. Reptilia, Part 1: General. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* **50**: 383–393.
- WAITE, E.R. (1915): Mammalia and Ophidia. In: WHITE, S.A. et al. *Scientific Notes on an Expedition into the North-Western Regions of South Australia*. *Transactions of the Royal Society of South Australia* **39**: 735–739.
- WAITE, E.R. (1917): Mammalia and Ophidia. In: WAITE, E.R. et al. *Results of the South Australian Museum Expedition to Strzelecki and Cooper Creeks, September and October, 1916*. *Transactions of the Royal Society of South Australia* **41**: 430–440.
- WAITE, E.R. (1925): Field Notes on some Australian Reptiles and a Batrachian. *Records of the South Australian Museum* **3**: 17–32.
- WAITE, E.R. (1927): The fauna of Kangaroo Island, South Australia. No. 3. – The reptiles and amphibians. *Transactions of the Royal Society of South Australia* **51**: 326–329.
- WAITE, E.R. (1929): The reptiles and amphibians of South Australia. Government Printer, Adelaide. 270 pp.
- WALSH, G.P. (1981): Fletcher, Joseph James. *Australian Dictionary of Biography* **8**: 525–526.
- WALSH, G.P. (1983): Harrison, Launcelot. *Australian Dictionary of Biography* **9**: 217–218.
- WEEKES, H.C. (1927): A note on reproductive phenomena in some lizards. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* **52**: 25–32.
- WEEKES, H.C. (1929): On placentation in reptiles. No. i. 1. *Denisonia superba* and *D. suta*; 2. *Lygosoma (Liolepisma) weekesae*. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* **54**: 34–60.
- WEEKES, H.C. (1930): On placentation in reptiles. II. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* **55**: 550–576.
- WEEKES, H.C. (1933): On the distribution, habitat, and reproductive habits of certain European and Australian snakes and lizards, with particular regard to their adop-

- tion of viviparity. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **58**: 270–274.
- WEEKES, H.C. (1935): A Review of Placentation among Reptiles with particular regard to the Function and Evolution of the Placenta. Proceedings of the Zoological Society of London **1935**: 625–645.
- WHITE, J. (1790): Journal of a Voyage to new South Wales with Sixty-five Plates of Non descript Animals, Birds, Lizards, Serpents, curious Cones of Trees and other Natural Productions. J. Debrett, Picadilly. [16] + 299 + [41] pp., 65 pls.
- WHITLEY, G.P. (1970): Early history of Australian zoology. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney. [iv] + 75 pp.
- WHITLEY, G.P. (1975): More early history of Australian zoology. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney. 92 pp.
- WHITTELL, H.M. (1954): The literature of Australian birds: a history and a bibliography of Australian ornithology. Patterson Brokensha, Perth. frontispiece, xi + 116 + 788 pp., 31 pls.
- WHITTELL, H.M. & CALABY, J.H. (1954): John Gilbert's notebook on marsupials. Western Australian Naturalist **4**: 104–114.
- WINNECKE, C. (1897): Journal of the Horn Scientific Exploring Expedition, 1894, together with maps and plans; and Report of the Physical Geography of central Australia, by Professor R. Tate and J.A. Watt, B.Sc. Government Printer, Adelaide. frontispiece, 86 pp., 23 pls., 3 folding charts, 1 folding map.
- WITTEN, G.J. (1994): Taxonomy of *Pogona* (Reptilia: Lacertilia: Agamidae). Memoirs of the Queensland Museum **37**: 329–343.
- ZIETZ, F.R. (1914): Lacertilia. In: WHITE, S.A. et al. Scientific Notes on an Expedition into the Interior of Australia carried out by Capt. S.A. White, M.B.O.U., from July to October, 1913. Transactions of the Royal Society of South Australia **38**: 440–444.
- ZIETZ, F.R. (1915): Lacertilia. In: WHITE, S.A. et al. Scientific Notes on an Expedition into the North-Western Regions of South Australia. Transactions of the Royal Society of South Australia **39**: 766–769.
- ZIETZ, F.R. (1917): Lacertilia. In: WAITE, E.R. et al. Results of the South Australian Museum Expedition to Strzelecki and Cooper Creeks. September and October, 1916. Transactions of the Royal Society of South Australia **41**: 469–472.

Author's address: Dr. Glenn M. SHEA, Faculty of Veterinary Science, University of Sydney, NSW 2006, Australia. E-mail: gshea@mail.usyd.edu.au

America's First Herpetological Expedition: William BARTRAM's Travels in Southeastern United States (1773–1776)

Kraig ADLER

Department of Neurobiology and Behavior, Cornell University, Ithaca, New York, USA.

Abstract. William BARTRAM (1739–1823), author of the epic *Travels Through North & South Carolina, Georgia, East & West Florida* (1791), was the first native-born American naturalist to gain international recognition. He was trained by his father – John BARTRAM, King GEORGE III's "Royal Botanist in North America" – who took him on his first expedition at the age of 14. Although William, too, was primarily a botanist, he developed a special interest in turtles. He visited Florida in 1765–1767 and North Carolina in 1761–1762 and 1770–1772.

William BARTRAM's expedition of 1773–1776, through eight southeastern colonies, was undertaken with the patronage of British sponsors. It began on the eve of America's War of Independence but, when the Revolutionary War commenced in 1775, it became America's first herpetological (and natural history) survey.

At least 40 different kinds of amphibians and reptiles are recorded in "BARTRAM's *Travels*", most of them identifiable to species. BARTRAM applied Latin names to only two of them (both turtles) but since the nomenclature used in his *Travels* was not uniformly binominal, his authorship is not accepted today for any scientific names. Nevertheless, early naturalists (F.-M. DAUDIN, C. S. RAFINESQUE, J. G. SCHNEIDER) based new species names on BARTRAM's descriptions, of which two are valid today (*Gopherus polyphemus*, *Pituophis melanoleucus*).

BARTRAM's most famous herpetological observations were on the alligator, a species then largely unknown to naturalists in America and Europe. Although his descriptions of this animal's behavior were regarded as exaggerated and even incredulous by later writers, BARTRAM's notes are more credible today, now that the complex social behavior of alligators has become known.

This paper reproduces many previously unpublished BARTRAM drawings of amphibians and reptiles.

Key words. Amphibians, reptiles, drawings, history of herpetology eastern United States.

1. INTRODUCTION

William BARTRAM (1739–1823) (Fig. 1), author of the epic *Travels Through North & South Carolina, Georgia, East & West Florida . . .* (1791) which is widely known today as "BARTRAM's *Travels*", was the first native-born American naturalist to receive international recognition. BARTRAM was not a herpetologist, of course, because no one was so narrowly specialized before the 20th century. He made well-known contributions to literature and to ethnology, but we will deal here with the importance and accuracy of his natural history observations, specifically those on amphibians and reptiles, which were made during a lifetime of exploration in eastern North America. First and foremost, BARTRAM was a botanist, especially a horticulturalist, but he was a keen ornithologist as well and, beginning as a boy, he had a special interest in turtles.

BARTRAM was trained largely by his father, John BARTRAM, an American horticulturist once called the "greatest natural botanist in the world" by Carl LINNAEUS. His Majesty King GEORGE III appointed him "Royal Botanist in North America", in order to explore the natural products of the king's dominions there. In actual fact, John was supported by several English patrons – among them Peter COLLINSON and John

FOTHERGILL – who wished to introduce new ornamental plants to the British Isles. William was encouraged and educated in natural history pursuits, including the drawing of natural history objects, by COLLINSON and FOTHERGILL.

William accompanied his father on two expeditions (to the Catskill Mountains of New York in 1753 and to East Florida in 1765–1767) and spent extended periods with an uncle in North Carolina (1761–1762, 1770–1772). The practical experience gained during these trips and an apprenticeship at his father's botanical garden in Philadelphia were put to good use during his celebrated travels during 1773–1776 through eight southeastern colonies, later states (Fig. 2), begun on the eve of America's War of Independence. After the American Declaration of Independence and while BARTRAM was already in the field, his expedition forthwith became an American one, but ironically it was funded by his English patrons. BARTRAM's *Travels*, first published in Philadelphia in 1791, was the most widely-read contemporary account of America and is primarily a work of literature and of history, but it contains numerous observations on plants and animals. It provides the focus for the present analysis of his herpetological acumen. There were also editions of the book published in London and Dublin and translations into French, German, and Dutch.



Will. Bartram.

Fig. 1: William BARTRAM (1739–1823). BARTRAM was not a herpetologist per se, but he conducted the first extensive herpetological survey in southeastern United States, coincident with his primarily botanical work.

BARTRAM's observations and drawings of amphibians and reptiles have had mixed reviews over time but deserve wider recognition, both for their insight into life histories and the fact that they provided the first reasonably detailed information on the herpetofauna of southeastern United States. Of necessity, one must evaluate BARTRAM's contributions against the contemporary state of knowledge in herpetology. Not a single scientific paper or book on amphibians or reptiles had yet been published in America. The first Linnaean catalogue of North American animals – that is, in the binomial system introduced by Carl LINNAEUS – was published by John R. FORSTER in 1771 in London, shortly before BARTRAM departed for the Southeast. FORSTER's list of reptiles occupies a scant three pages; there are no descriptions provided and even references to illustrations in CATESBY, EDWARDS, or PENNANT are given for only 17 of the 56 species listed. At that time, reptiles were not separated taxonomically from amphibians, and, together, these two groups comprised the Class Amphibia. Crocodylians were then considered to be a kind of lizard, and the salamanders were not differentiated from lizards and other reptiles until 1800 (ADLER 2003), although the validity of these distinctions was

not widely accepted for another generation more. Legless lizards were, not surprisingly, regarded as a kind of serpent. Bartram was not a taxonomist, and the groupings used in his published works simply reflect the commonplace acceptance in America of classifications developed by Europeans (ADLER 1978).

The significance of BARTRAM's observations, especially their influence on his contemporaries and successors, is a complicated matter. When his *Travels* was published, its contents were widely accepted; after all, America was a largely unexplored wilderness and there was little else with which to compare BARTRAM's veracity. William WINTERBOTHAM, in his account of the reptiles and amphibians of America (1796), listed many of the frogs, lizards, and snakes apparently on BARTRAM's authority and extracted a large section about the alligator from his *Travels*. Later authors made occasional reference to BARTRAM's work, including John Edwards HOLBROOK in the two editions of his great *North American Herpetology* (1836–1840, 1842), but thereafter, citations waned. This resulted from two primary reasons. Later writers, particularly HOLBROOK, had provided more comprehensive and authoritative accounts of the Eastern species of amphibians and reptiles. Perhaps equally important, there was a growing consensus that BARTRAM's observations were flawed. Specific accusations (and evaluations) are discussed below, but criticism was primarily directed at BARTRAM's lengthy report on the alligator. TRUE (1893) remarked that BARTRAM's "description [of the alligator] seems overdrawn" and that his recollection of the animal's voice was "most evident hyperbole!" Even HOLBROOK (1840, vol. 4, p. 15), while praising BARTRAM's honesty, saw fit to call him a "somewhat overcredulous naturalist". Later authors were less sparing in their criticism. For example, KELLOGG (1929), referring to BARTRAM's claim as to the maximum length which alligators attain, said "The accumulated testimony of travelers and naturalists does not support BARTRAM's statement".

Yet BARTRAM's good reputation has survived these and other criticisms; indeed, his work deserves greater recognition and acceptance. Although he unquestionably made occasional errors in his observations of amphibians and reptiles and in interpretations of their habits, it is also equally true that biologists had largely underestimated what a complex life history the alligator has. The most detailed modern account of the alligator's habits (MCILHENNY 1935) received a similarly disbelieving reception, but there is now, finally, acceptance of the fact that crocodylians possess the most complicated behaviors of all living reptiles (CARR 1976). Nevertheless, BARTRAM did exaggerate and embellish parts of the alligator account, though, as we now know, not to the degree previously thought. These inaccuracies overshadowed BARTRAM's other observations, and, as a

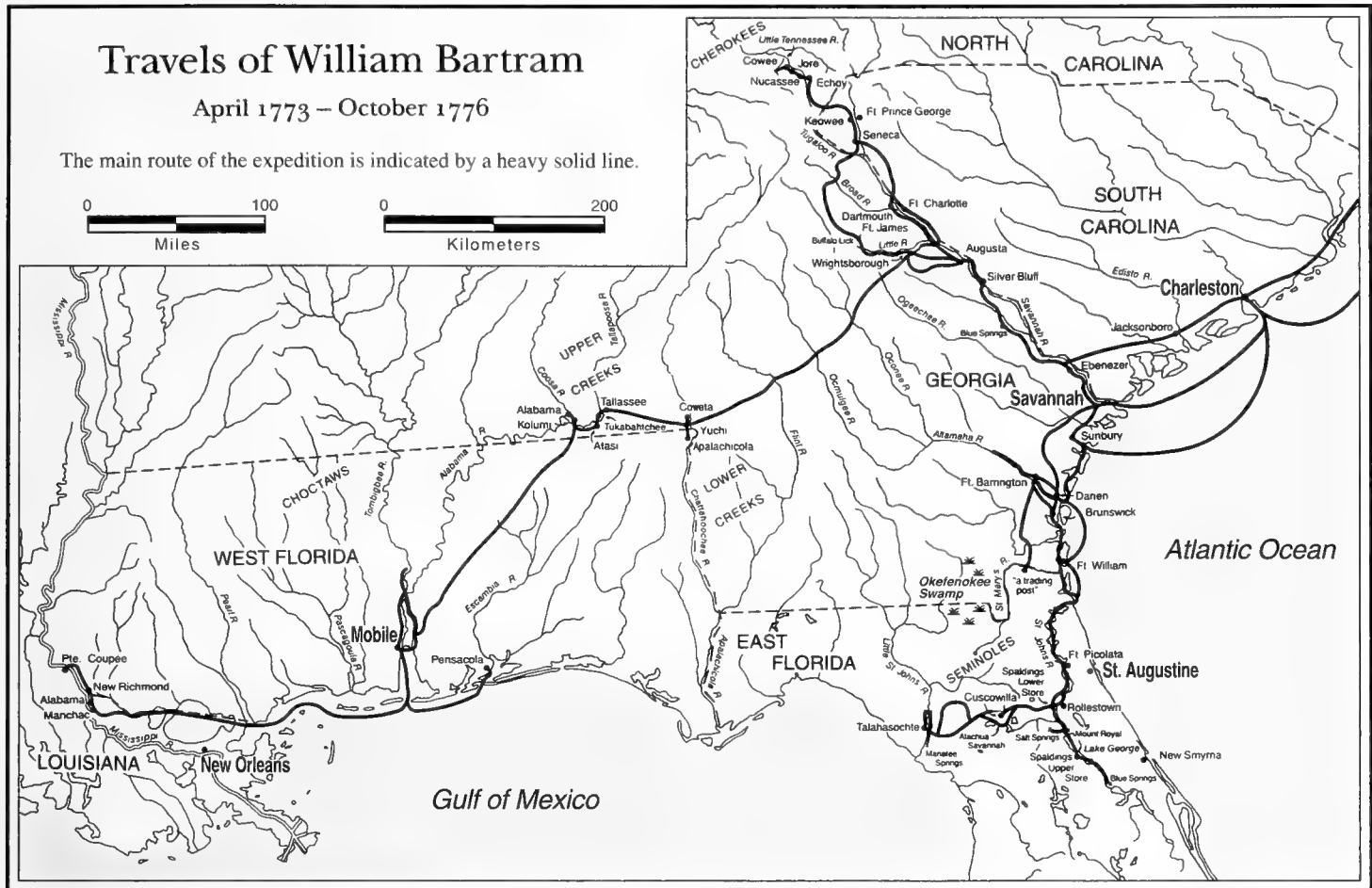


Fig. 2: Main route of William BARTRAM's expedition through southeastern United States (1773–1776) (modified from HARPER 1958).

result, he has not been given proper credit for the information which, for its time, was original, generally perceptive, and largely correct. Doubtless this accounts in part for the fact that BARTRAM has not been accorded the usual tributes given other, and even lesser, naturalists, such as the naming of new forms in his honor. In herpetology, only three such names have been proposed, and one of them in error! *Testudo bartrami* was inadvertently named in 1801 by DAUDIN who mistakenly thought that SCHOEPFF had used it earlier. SCHOEPFF (1792–1801) quotes extensively from BARTRAM but calls the species *Testudo (ferox?) verrucosa*. DAUDIN's turtle name today is considered a synonym of *Apalone ferox* (SCHNEIDER, 1783), the Florida Softshell (Table 2). RAFINESQUE (1832) gave the name *Mesodeca bartrami* to the same species, based on BARTRAM's description. It is not completely clear whether RAFINESQUE's use of the epithet *bartrami* was independent, but nowhere in his article does he mention DAUDIN. The other patronym, *Pseudacris crucifer bartramiana*, was given by Francis HARPER in 1939 to the Southern Spring Peeper, a frog indigenous to the very parts of Georgia and Florida first explored by BARTRAM. Surely we are more in BARTRAM's debt than this, as I hope this detailed review of his herpetological observations will demonstrate.

Tab. 1: Species Described or Illustrated by William BARTRAM.

"Actual fauna" is equivalent to the common species known today to inhabit the regions in which BARTRAM traveled during his journey (1773–1776). Although he was unable to identify salamanders, he recognized most of the turtle species; perhaps his long interest in turtles enabled him to distinguish them more accurately.

Group	BARTRAM	Actual fauna
Frogs	10	(40%)
Salamanders	0	(0%)
Turtles	14	(74%)
Lizards	5	(50%)
Snakes	18	(49%)
Crocodylians	1	(100%)
Total	48 (40%)	120 species

2. AMPHIBIANS AND REPTILES OBSERVED BY BARTRAM IN SOUTHEASTERN UNITED STATES

BARTRAM recorded at least 40 different kinds of amphibians and reptiles during his southeastern excursion, but, as the following species accounts show, it is difficult to be certain of a few of the identifications. This

task has been greatly facilitated by the published writings of Francis HARPER, himself an excellent naturalist and the leading student of William BARTRAM. HARPER's extensively annotated republication of BARTRAM's *Travels*, referred to as the "naturalist's edition" (HARPER 1958), is an indispensable aid for anyone interested in the history of natural history studies in America. A necessary complement to the *Travels* itself is BARTRAM's two-volume report on his travels in Georgia and Florida during 1773–1774, prepared for his chief patron, John FOTHERGILL, a prominent London physician and amateur botanist. Here again we are indebted to HARPER who, in 1943, published an annotated version of this report. The importance of BARTRAM's report to FOTHERGILL cannot be overestimated since, according to HARPER (1943, p. 172), BARTRAM's original field journal has never been located and the FOTHERGILL report often gives valuable insight into the identification of species mentioned in the *Travels*. Indeed, several species discussed in the FOTHERGILL report are nowhere to be found in *Travels*, suggesting that BARTRAM's field notes were more extensive than either of the two accounts extant today.

In addition to these descriptive accounts, many of BARTRAM's drawings have been published: in the *Gentleman's Magazine* (London) by COLLINSON, by HARPER (1943, 1958), and in the album of drawings sent to FOTHERGILL (EWAN 1968). Several of BARTRAM's herpetological drawings remain as yet unpublished in the collection of the American Philosophical Society and in that of the Earl of DERBY; reproductions of all of these are provided with this paper.

In the following account, references to BARTRAM's *Travels* are taken from the original edition (Philadelphia, 1791). As can be readily noted below, BARTRAM observed and often illustrated many of these species before they had received a formal scientific name. Of the 48 species he found, 21 had not yet been formally described and named. Indeed, had he been better versed in taxonomic procedures, many of our commonest Eastern amphibians and reptiles would bear his authorship.

Amphibians

Frogs and Toads

Acris gryllus (Le Conte, 1825)

Southern Cricket Frog

Travels, p. 278 ("Little grey speckled frog").

The call of this frog, as described by BARTRAM, is unmistakably that of *Acris*, although these tiny frogs more typically inhabit lowlands. HARPER (1943, p. 205) also referred the "striped green and white" frog, mentioned in BARTRAM's report to FOTHERGILL, to *A. gryllus*, but I think it is more likely to be *Pseudacris* (see below).

Bufo terrestris (Bonnaterre, 1789)

Southern Toad

Travels, pp. 195, 279–280 ("land frogs", "red toad", "black toad").

The red and black toads, which BARTRAM thought were separate species, are doubtless both referable to this species which is highly variable in coloration (CONANT & COLLINS 1998, p. 515). Furthermore, the description given does not fit the only other toad known from the coastal regions (*B. quercicus*). In the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 59), BARTRAM failed to mention a red variety but instead listed another toad "smaller & speckled" which could be construed as *B. quercicus*, except that the description of the call is inappropriate for that species.

Hyla cinerea (Schneider, 1799)

Green Treefrog

Hyla gratiosa (Le Conte, 1856 [1857])

Barking Treefrog

Travels, p. 277 (*H. cinerea*, "bell frog"; *H. gratiosa*, "beautiful green frog")

I deal with these two species together since it is not always possible to be certain to which species BARTRAM refers in a specific instance. The distinctive calls of both species are well described by BARTRAM. HARPER (1943, pp. 205, 225) referred several of the names in BARTRAM's report to FOTHERGILL to *H. cinerea*, specifically the "large green & Yellow [sic] frog", "little luced green frog", and the "silver col'd treefrog". A BARTRAM painting in the FOTHERGILL album has been referred to *H. cinerea* by HARPER (1943, fig. 36; see also Ewan 1968, pl. 53), but I think this drawing is actually that of a specimen of *Rana clamitans*.

Hyla squirella (Bosc. in DAUDIN, 1800)

Squirrel Treefrog

Travels, p. 278 ("less green frog").

The habit of this frog to call before showers, as noted by BARTRAM, gives this species the local name "rain frog" (CONANT & COLLINS 1998, p. 535). BARTRAM's name may refer to the fact that this species is less bright green than is *H. cinerea*.

Pseudacris ocularis (Bosc & Daudin in SONNINI & LATREILLE, 1801)

Little Grass Frog

Travels, p. 278 ("savanna crickets").

In spite of BARTRAM's vernacular name, his description of the frog's size and call suggest *P. ocularis* rather than that we call cricket frog today (*Acris*). In the report to FOTHERGILL (vol. 2, p. 59), BARTRAM apparently re-

ferred to this species (“... not bigger than a Creeket & make noise like them ...” [sic]) but did not give a common name.

***Pseudacris ornata* (Holbrook, 1836)
Ornate Chorus Frog**

Not mentioned in *Travels*.

In the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 59), BARTRAM referred to a “striped green & whit[e] frog” which HARPER (1943, p. 205) thought was *Acris*. However, BARTRAM's description of the animal's color pattern, its pine forest and pond habitat, and its call (“like chickens”), taken together, seem better associated with this species; however, the call of *Bufo quercicus* sounds more like baby chicks than any other frog in the Southeast (J. W. GIBBONS, Aiken, pers. comm. 2003).

***Rana clamitans* Latreille in SONNINI & LATREILLE, 1801
Green Frog**

Not mentioned in *Travels*.

Although no descriptions in *Travels* or in the FOTHERGILL report are clearly referable to this species, I believe that a drawing in the FOTHERGILL album (HARPER 1943, fig. 36; also EWAN 1968, pl. 53) probably represents this species because of the large, prominent tympanum, the yellow lips, and especially the rather conspicuous dorsolateral fold.

**?*Rana grylio* Stejneger, 1901
Pig Frog**

Travels, pp. 276–277 (“largest frog known in Florida”).

It is possible that this frog, in BARTRAM's sense, was a composite of several species including also *R. catesbeiana* and *R. heckscheri*, but the coloration generally and especially the call (“... resembling the grunting of a swine ...”) point to *R. grylio*. In the report to FOTHERGILL (vol. 2, p. 59), this frog was simply referred to as the “largest Species” and a locality was given (“St. Johns River”) which is lacking in the *Travels*.

***Rana sphenocephala* Cope, 1886
Southern Leopard Frog**

Travels, pp. 278–279 (“shad frog”).

Possibly the “brown & black speckled frog” and the “large dark green & speckled frog”, briefly mentioned in BARTRAM's report to Dr. FOTHERGILL, are also referable to this species, as suggested by HARPER (1943, p. 205). This species was long thought to be a race of the common leopard frog, under the name *R. pipiens sphenocephala*, and then was made a separate species that for a short time was called *R. utricularia*. The draw-

ings of a frog being eaten by a snake in the FOTHERGILL album (EWAN 1968, pls. 22 and 59) may represent this species.

Reptiles

Crocodylians

***Alligator mississippiensis* (Daudin, 1801)
American Alligator**

Travels, pp. 46, 71, 78, 88–90, 106, 117–130, 134–136, 138, 140, 145, 150, 153, 166–168, 174–175, 190, 193, 205–206, 231, 238, 250, 408, 424, 426, 445 (“crocodile”, “alligator”, “allegator”, “crocadiles”).

As noted by BARTRAM himself (*Travels*, p. 90, footnote), he used the terms alligator and crocodile interchangeably, claiming that the former was its “country name”. BARTRAM probably never saw a true crocodile on his trip, since that species in North America today is confined to the southern tip of the Florida peninsula. In the FOTHERGILL report, alligator references are given in both volume 1 (pp. 63, 76, 80–81, 90–94, 97, and 100) and volume 2 (pp. 2, 4, 11, 13, 18, 21, 23, 29, 31, and 33–34). An early extract from BARTRAM's *Travels* on the alligator was published in Dublin (ANONYMOUS 1793).

There are several BARTRAM drawings of the alligator. In the FOTHERGILL album, there are two: one showing an alligator at a sink hole (HARPER 1943, fig. 30; also EWAN 1968, pl. 47) and the other, a rather dramatic representation (HARPER 1943, fig. 24; also EWAN 1968, pl. 49 and ADLER 1978, fig. 3). The American Philosophical Society possesses another, previously unpublished, drawing which is the best of the three (Fig. 3).

Lizards

***Anolis carolinensis* (Voigt, 1832)
Green Anole**

Travels, pp. 275, 280 (“green lizard”, “little green chameleon”).

In the FOTHERGILL report (vol. 2, pp. 48, 51, 53, 59), the anole was also referred to as “cammelion”.

***Eumeces* sp.
Skinks**

***Cnemidophorus sexlineatus* (Linnaeus, 1766)
Six-lined Racerunner**

Travels, pp. 172, 280–281 (“striped lizard”, “scorpion”, “copper coloured lizard”, “slender [lizard] of a fine blue colour”).



Fig 3: American Alligator, *Alligator mississippiensis*, as drawn by BARTRAM. Although some parts of the animal are stylized, overall it is a remarkably good likeness for its time. The original painting is uncolored. (American Philosophical Society, B. S. BARTON collection [B:B284d]).

As HARPER (1958, p. 554) noted, BARTRAM probably confused several species of skinks (*E. fasciatus*, *E. inexpectatus*, and *E. laticeps*) and the racerunner. The local name scorpion is, at least today, used for skinks in that region, but the swiftness and long tail (*Travels*, p. 172) seem more applicable to the racerunner. The young of all three kinds of skinks are striped and thus superficially resemble the racerunner. It is possible that BARTRAM never actually had the different species in hand at one time to make a careful comparison, especially since skinks and racerunners are found in separate habitats and are all swift and difficult to catch.

In the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 51), BARTRAM referred to a “large Red Bellied” lizard; presumably this was a *lapsus* for the large red heads possessed by adult skinks. In the FOTHERGILL album (EWAN 1968, pl. 22), the lizard lurking in the foliage may be a *Eumeces*.

***Ophisaurus* sp.
Glass Lizard**

Travels, pp. 7, 46, 195–196, 280 (“glass snake”).

BARTRAM’s remarks could refer to any of the three species of glass lizard (*O. ventralis*, *O. compressus*, and *O. attenuatus*) found in the region he visited, although the

one reference giving color information (p. 280, “like bluish green glass”) is doubtless *O. ventralis*. Glass lizards were also mentioned in the FOTHERGILL report (vol. 1, p. 56; vol. 2, p. 52).

***Sceloporus undulatus* (Bosc & DAUDIN in SONNINI & LATREILLE, 1801)**

Eastern Fence Lizard

Travels, p. 280 (“blue bellied squamous lizard”).

This species was also mentioned in the report to Dr. FOTHERGILL (vol. 2, p. 51).

Snakes

***Agkistrodon contortrix* (Linnaeus, 1766)**

Copperhead

Travels, pp. 273–276 (“Moccasin”).

HARPER (1958, p. 629) referred BARTRAM’s “moccasin” to *Lampropeltis triangulum*, yet the size and coloration noted by BARTRAM seem to me to fit the copperhead better. However, BARTRAM stated that they do not possess poison fangs. Either BARTRAM’s “moccasin” was in fact a composite of *Agkistrodon* and *Lampropeltis* or, because of the rarity of deaths attributed to copperhead

bites (and possibly related to BARTRAM by residents), BARTRAM assumed that they were non-venomous. BARTRAM remarked that his animal may be the same as the “wampom snake” (=wampum) of Pennsylvania and Virginia, but it is clear that he confused several species under this name (see *Coluber*, below).

In the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 52), BARTRAM referred to what is apparently this same species as the “high land Mocazin”; HARPER (1943, p. 213) suggested instead that this might be *Elaphe guttata*.

***Agkistrodon piscivorus* (Lacepède, 1789)
Cottonmouth**

Travels, pp. 273–274 (“Moccasin snake”).

In the report to Dr. FOTHERGILL (vol. 2, pp. 51–52), this was called the “Great Mockazin Snake”. The head of this species was also illustrated by BARTRAM (HARPER 1943, fig. 41; also EWAN 1968, pl. 50).

**?*Coluber constrictor* Linnaeus, 1758
Eastern Racer**

Travels, p. 276 (“black snake”).

Since, in *Travels*, this snake was mentioned by name only, it is possible that this reference may in fact be to *Drymarchon couperi*; indeed, the description in the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 52) seems more applicable to *Drymarchon* (see below).

BARTRAM illustrated what appears to me to be a juvenile *Coluber* (EWAN 1968, pl. 58, shown swallowing a *Storeria*), although other authorities (in EWAN 1968, p. 84) suggested that this snake is *Lampropeltis triangulum* or *Elaphe guttata*. However, the color pattern, especially that on the head, seems more like that in young *Coluber* which are well known for their snake-eating habits.

***Crotalus adamanteus* Palisot de Beauvois, 1799
Eastern Diamond-backed Rattlesnake**

***Crotalus horridus* Linnaeus, 1758
Timber Rattlesnake**

Travels, pp. 7, 46, 260–272 (“Rattle snake”).

BARTRAM confounded these two species as one, hence they are here treated together. Specific localities given by BARTRAM allow allocation of some references to one or the other species. That in the Catskills of New York would have been *C. horridus*, but only *C. adamanteus* is today found on Sapelo Island, off the Georgia coast (MARTOF 1963). In the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 51), a “great Rattle Snake” was mentioned which may be *C. adamanteus*.

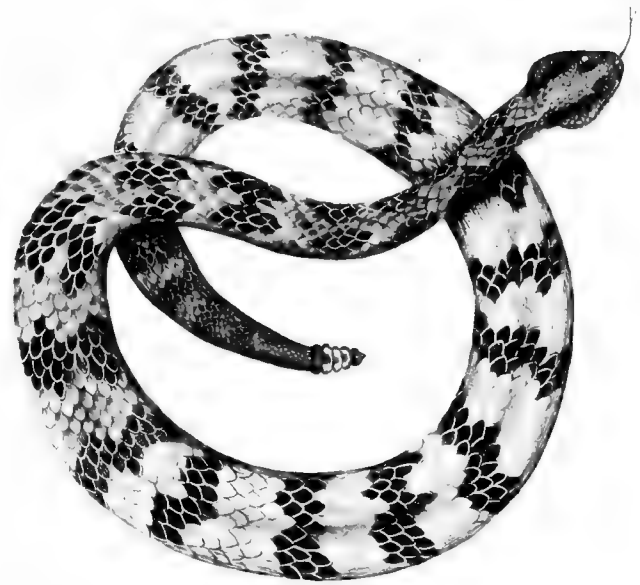


Fig. 4: Timber Rattlesnake, *Crotalus horridus*. The locality referred to in BARTRAM's handwritten caption (“G. Egharber River”) is, as noted by EWAN (1968, p. 23), the Great Egg Harbor River in New Jersey. (Lord DERBY's collection, BARTRAM no. 127).

BARTRAM illustrated both species: *C. adamanteus* (HARPER 1943, fig. 41; also EWAN 1968, pl. 50) and *C. horridus* (previously unpublished, in the collection of the Earl of DERBY; see Fig. 4).

***Diadophis punctatus* (Linnaeus, 1766)
Ring-necked Snake**

Travels, p. 276 (“ring neck”).

**?*Drymarchon couperi* (Holbrook, 1842)
Eastern Indigo Snake**

Apparently not mentioned in *Travels*.

Although HARPER (1943, p. 221) referred the “Great Black Snake” in BARTRAM's report to Dr. FOTHERGILL (vol. 2, p. 52) to *Coluber constrictor*, the description given by BARTRAM seems to more closely fit this species.

***Elaphe obsoleta quadrivittata* (Holbrook, 1836)
Yellow Ratsnake**

Travels, pp. 275–276 (“chicken snake”).

BARTRAM also gave a good description of this species, as the “Great Chicken Snake”, in the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 53). Earlier in that report (vol. 1, p. 82), he discussed a “Rat catcher” which may also refer to this species, although the red sides and venter described by BARTRAM are rarely present. It is possible that BARTRAM had instead a specimen of *E. guttata*, but he probably would have noted the checkered belly and realized its distinctness from *E. obsoleta*.

What appears to be the young of this species was drawn by BARTRAM (HARPER 1942, fig. 36; also EWAN 1968, pl. 53), although by giving it the name “little black & red speckled Snake” (EWAN 1968, p. 81) it is apparent he did not realize that it was the young of the chicken snake. This is an understandable error because, at that time, it was not known that color patterns change so drastically in this snake as it matures.

***Heterodon* sp.
Hog-nosed Snake**

Travels, p. 276 (“two or 3 varieties of vipers”).

Although given only the above brief mention in the *Travels*, in his report to FOTHERGILL (vol. 2, p. 52), BARTRAM wrote about two types, a “yellow & brown spotted Viper” and the “black Viper”. The latter is probably *H. platirhinos* since a black phase is known in that species, but the other reference could be either *H. platirhinos* or *H. simus*.

**?*Lampropeltis triangulum elapsoides* (Holbrook, 1838)
Scarlet Kingsnake**

Travels, p. 275 (“ribband snake”).

BARTRAM’s description is certainly not applicable to the present-day ribbon snake of the region (*Thamnophis sauritus*). HARPER (1943, p. 222) and EWAN (1968, p. 24) suggested that BARTRAM’s “ribband snake” was *Micrurus*, yet BARTRAM emphasized the very small head. Later, HARPER (1958, p. 629) suggested that it may be the scarlet kingsnake, which seems to be the best assignment. Unlike *Cemophora*, which has an unpatterned white belly, that of *Lampropeltis triangulum elapsoides* is banded, and BARTRAM remarked that the bands or rings were “wound round the creature’s body”.

***Masticophis flagellum* (Shaw, 1802)
Coachwhip**

Travels, pp. 7, 218–220 (“coach-whip snake”).

BARTRAM gave a good description of this species in *Travels*, but in his FOTHERGILL report (vol. 2, p. 52) implied that the two color varieties he observed were separate species. HARPER (1958, p. 629) suggested that BARTRAM’s “switch snakes” were also referable to *Masticophis*, but the description is simply too deficient to be sure. BARTRAM drew a beautiful likeness of a juvenile of this species, reproduced by HARPER (1943, fig. 42; also EWAN 1968, pl. 29). It is perhaps the most accurate of all of his drawings of amphibians and reptiles.

**?*Nerodia erythrogaster* (Forster, 1771)
Plain-bellied Watersnake**

Travels, p. 276 (“copper belly”).

***Nerodia* sp.
Watersnake**

Travels, p. 276 (“water snake”).

HARPER (1958, p. 629) suggested *N. fasciata* simply on the basis of probability. BARTRAM’s “small species of the Mocazin” (FOTHERGILL report, vol. 2, p. 52) may also be a *Nerodia*. Two BARTRAM drawings include what I believe may be *Nerodia* (EWAN 1968, pls. 22 and 59), although it is suggested in EWAN’s report that they may be *Cemophora*. The color patterns and food habits mentioned by BARTRAM seem more applicable to some species of *Nerodia*.

***Opheodrys aestivus* (Linnaeus, 1766)
Rough Greensnake**

Travels, p. 275 (“green snake”).

Also listed in the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 53).

***Pituophis melanoleucus* (Daudin, 1803)
Pinesnake**

Travels, p. 276 (“pine or bull snake”, “horn snake”).

As noted by HARPER (1958, p. 628), BARTRAM’s “ash coloured snake” may also be referable to this species. In the earlier report to FOTHERGILL (vol. 2, p. 53), BARTRAM noted this snake’s loud hissing and the sounds produced by the tail vibrating in dry leaves (see below); here he gave an additional name, “The Thunderer”.

***Sistrurus miliarius* (Linnaeus, 1766)
Pygmy Rattlesnake**

Travels, pp. 274–275 (“Bastard rattle snake”, “ground rattle snake”).

HARPER (1958, p. 609) noted that BARTRAM’s description on p. 274 suggested a confusion of *Sistrurus* with the hog-nosed snake, *Heterodon*, as the upturned snout is applicable instead to the latter. The flattening of the body in *Sistrurus* was also mentioned in the report to FOTHERGILL (vol. 2, p. 51).

***Storeria dekayi* (Holbrook, 1836)
DEKAY’S Brownsnake**

Not mentioned in *Travels*.

There is a BARTRAM drawing of this species, showing an individual halfway down the gullet of a juvenile *Coluber* (EWAN 1968, pl. 58).

**?*Thamnophis* sp.
Gartersnake**

Travels, p. 276 (“garter snake”).

HARPER (1958, p. 628) referred BARTRAM's garter snake to *Micrurus*, apparently on the basis of HALTER's (1923) comment that, in Florida, coral snakes are commonly referred to as "garter snakes". Since it is thought that BARTRAM's name "ribband snake" refers to *Lampropeltis* (see above), his name "garter snake" presumably referred to some member of the genus *Thamnophis* which I believe is more likely the case than HARPER's referral to *Micrurus*. It would be difficult to imagine that BARTRAM did not encounter a specimen of *Thamnophis* on such an extensive journey.

Turtles

**?*Caretta caretta* (Linnaeus, 1758)
Loggerhead Seaturtle**

**?*Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766)
Hawksbill Seaturtle**

**?*Lepidochelys kempii* (Garman, 1880)
Kemp's Ridley Seaturtle**

Not specifically mentioned in *Travels*.

In the report to FOTHERGILL (vol. 2, p. 51), BARTRAM notes "... several Species of Sea Turtle" in addition to the green turtle (see below). Doubtless he was familiar with one or more of the species listed above or, though less likely, with the Leatherback Seaturtle, *Dermochelys coriacea*.

***Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758)
Green Seaturtle**

Not mentioned in *Travels*.

Referred to in the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 51) as "green turtle".

***Pseudemys concinna floridana* (Le Conte, 1830)
Coastal Plain Cooter**

Travels, p. 281 ("[large] fresh-water tortoises").

BARTRAM's description of a turtle of large size with a high-domed carapace seems to apply best to this species, although there are also other large freshwater turtles in the area surveyed by BARTRAM (*Pseudemys c. concinna*, *P. nelsoni*, and, less likely, *Trachemys scripta*).

***Pseudemys nelsoni* (Carr, 1938)
Florida Red-bellied Cooter**

Not specifically mentioned in *Travels*.

Noted in BARTRAM's report to Dr. FOTHERGILL (vol. 2, p. 51) as "Redbellied Turapin".

**?*Pseudemys* sp.
Cooter**

**?*Deirochelys reticularia* (Latreille in SONNINI & LATREILLE, 1801)
Chicken Turtle**

Travels, p. 281 ("[small] fresh-water tortoises").

Although HARPER (1958, p. 647) referred this BARTRAM name to *Deirochelys*, it seems equally likely that it may refer to one or more species of *Pseudemys*.

***Clemmys guttata* (Schneider, 1792)
Spotted Turtle**

Not mentioned in *Travels*.

BARTRAM did not list this species in his report to FOTHERGILL, but he made a beautiful drawing for FOTHERGILL (EWAN 1968, pl. 58). COLLINSON (1758b) published an earlier drawing of this species by BARTRAM (Fig. 5).

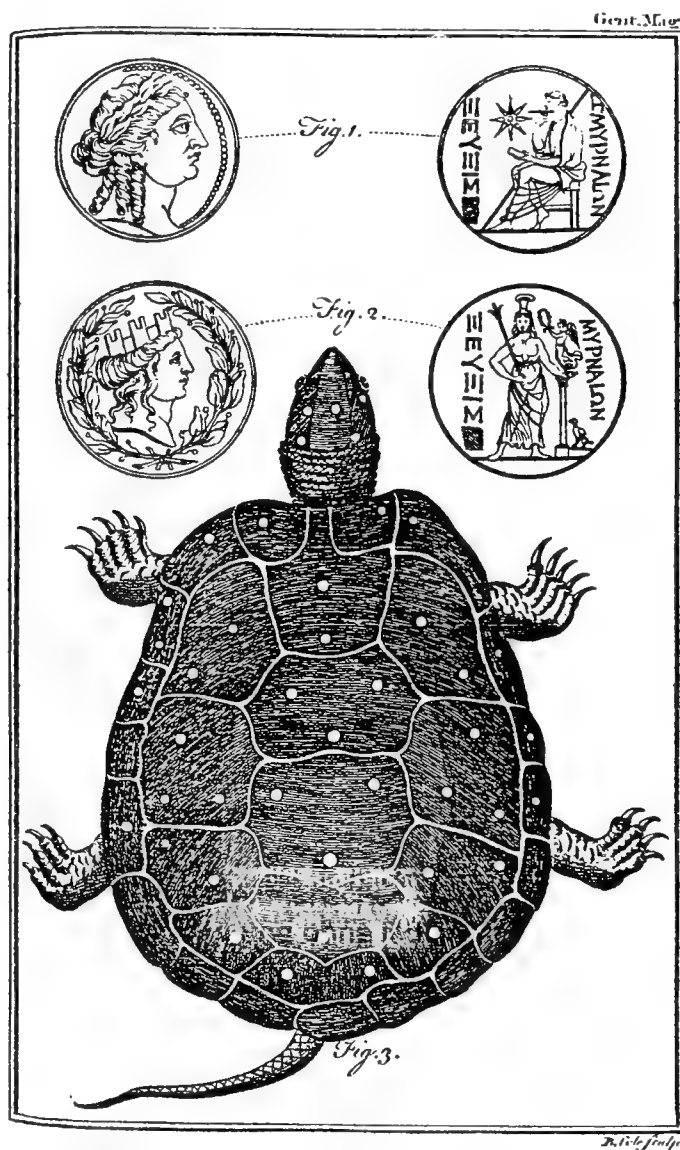
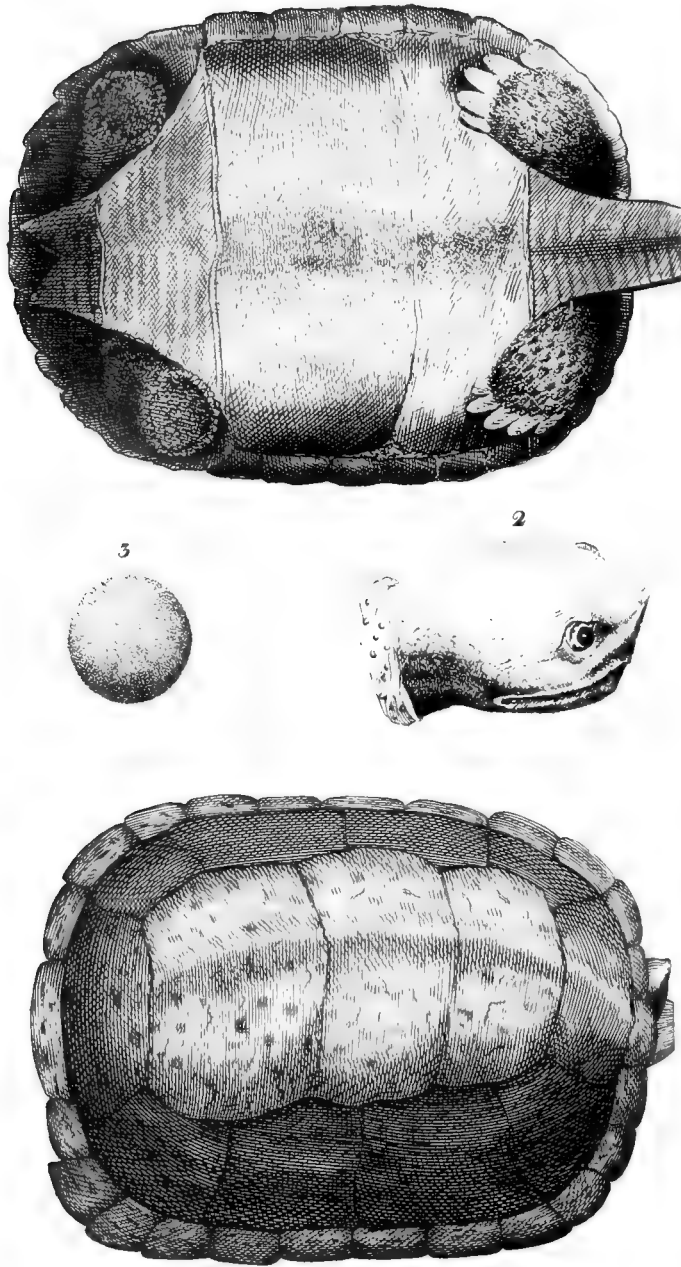


Fig. 5: Spotted Turtle, *Clemmys guttata*. The original from which this drawing was engraved was drawn by BARTRAM when he was probably 18 or 19 years old. (From COLLINSON 1758b.)

FIG. 1



tion of the binding and the offsetting on adjacent pages and plates. Copies of both engravings are also present in the B. S. BARTON collection in the American Philosophical Society Library, although these have lines at the bottom (“W. Bartram Delin. T[=F?]renchard Sculp”) which are absent on the Cornell copies. These two plates are reproduced here (Fig. 6) and also in ADLER (1978).

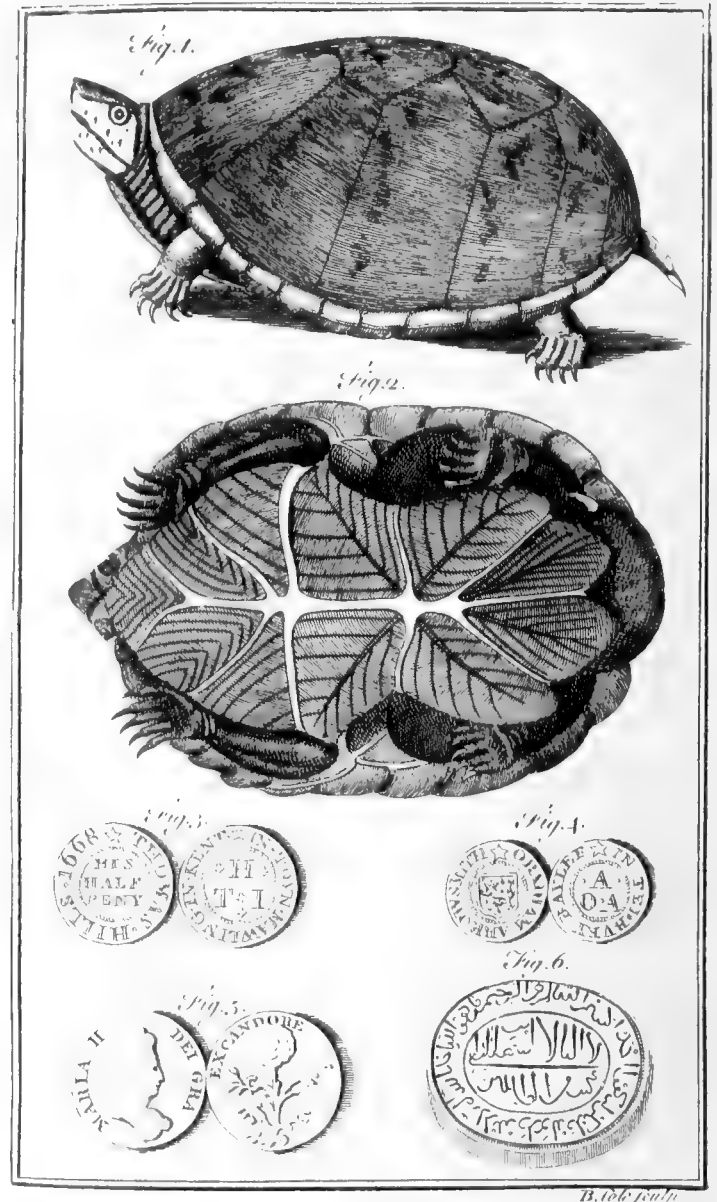


Fig. 6: Gopher Tortoise, *Gopherus polyphemus*. Two “extra” engraved plates inserted into the copy of BARTRAM’s *Travels* (Philadelphia, 1791) in the collection of Cornell University Library (Rare Book Collection). The missing part of the gulars is due to unfortunate cropping of the Cornell copy.

Fig. 7: Mud Turtle, *Kinosternon subrubrum*. Compare to original BARTRAM drawings in Figures 8–10. (From COL-LINSON 1758a.)

***Gopherus polyphemus* (Daudin, 1802)**
Gopher Tortoise

Travels, pp. 18, 182–183 (“Great land-tortoise”, “Gopher”, “*Testudo Polyphaemus*”)

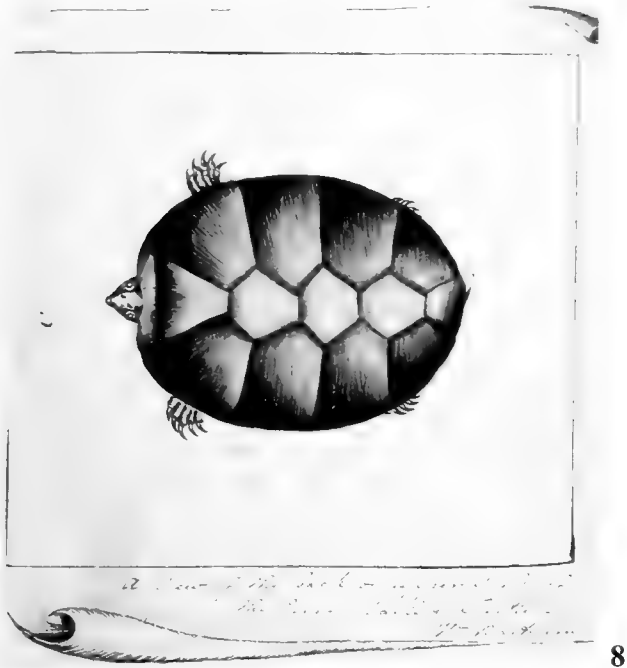
DAUDIN’s description and, indeed, even his proposed scientific name came from BARTRAM (see below). Two excellent engraved plates depicting this turtle, taken from drawings by BARTRAM, are inserted in the Cornell University copy of *Travels* (Philadelphia, 1791 edition) but these seem to be lacking in all other copies known to me. These plates were apparently bound into the book at the same time with the others, as indicated by my examina-

?*Kinosternon* sp.
American Mud Turtle

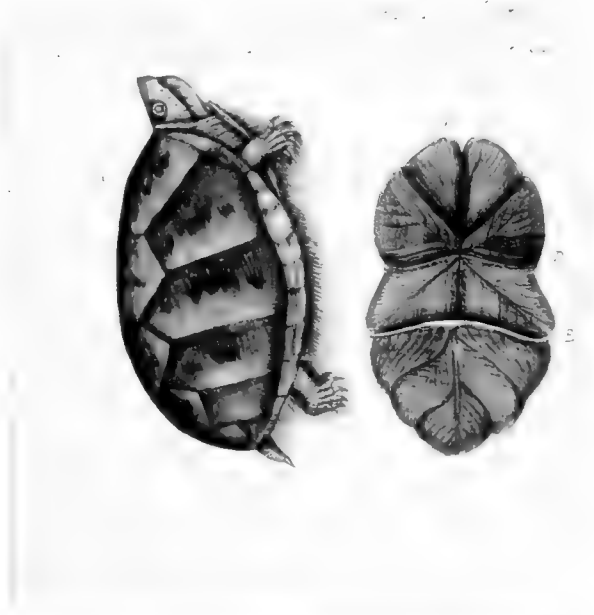
?*Sternotherus* sp.
Musk Turtle

Not listed in *Travels*.

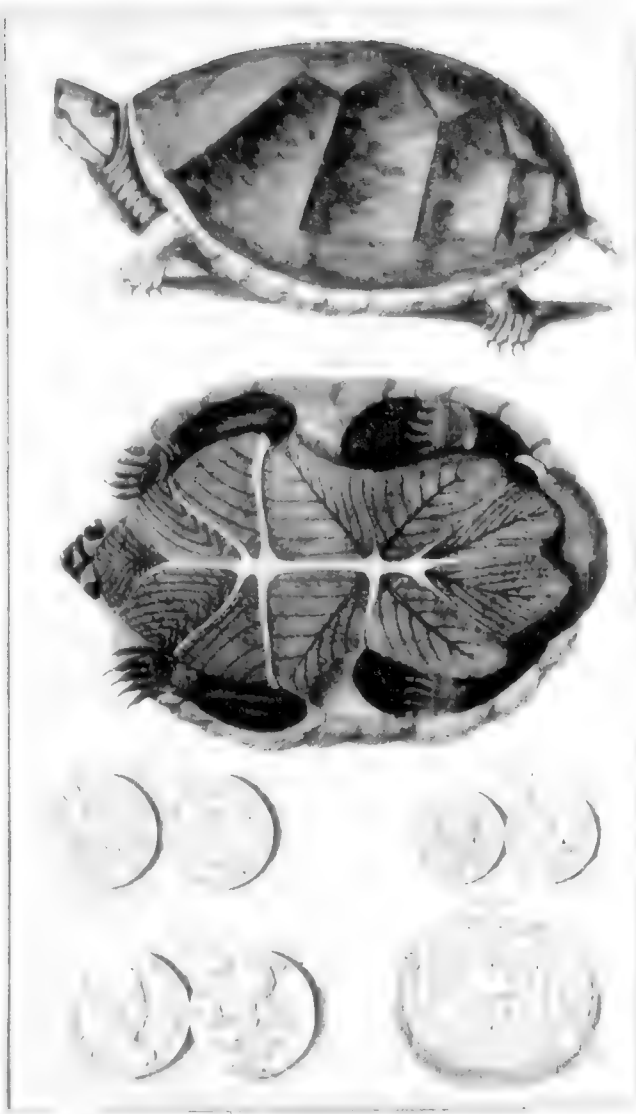
Mentioned by BARTRAM in the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 51) as “the little muskey Tortoise”, which could refer to one or more species in these two genera. These turtles are all noted for the musky secretion which they



8



9



10

Figs. 8-10: Mud Turtle, *Kinosternon subrubrum*. The drawings in Fig. 8-9 are rather lifeless, but that in Fig. 10 (left) is quite good; BARTRAM wrote "This is most exact" at the top). These provided the basis for the engraving published by COLLINSON (1758a); see Fig. 7. However, a comparison of the originals to the published version shows that BARTRAM's watercolors were more accurate; note the correct inclusion of webbing between toes on the forefoot in Fig. 9, lacking in both the published version (Fig. 7) and in a curiously nearly-identical copy of the published plate, also in Lord DERBY's collection (Fig. 10, right). That these two copies of the published plate are different is indicated by the positioning of the animal's hind feet in the plastral view, as well as the lettering on some of the coins at the bottom of the plate. (Lord DERBY's collection, BARTRAM nos. 122, 123, and 126, respectively).

often exude on capture. COLLINSON (1758a) published two of BARTRAM's earlier drawings of *Kinosternon* (Fig. 7); the originals of these BARTRAM drawings exist in the collection of Lord DERBY and are reproduced here (Figs. 8–10).

***Terrapene carolina* (Linnaeus, 1758)
Eastern Box Turtle**

Travels, p. 281 (“small land tortoise”).

Also listed in the report to FOTHERGILL (vol. 2, p. 51) as “Little land Turapin”.

***Apalone ferox* (Schneider, 1783)
Florida Softshell**

Travels, pp. 177–179 (“Great soft shelled tortoise”, “*Testudo naso cylindracea elongato, truncato*”).

BARTRAM gave a good description of this turtle's habits and anatomy in his *Travels*, including two engraved plates. This distinctive animal was also noted in the FOTHERGILL report (vol. 2, p. 51) and illustrated by BARTRAM in the FOTHERGILL album (EWAN 1968, pls. 24 and 55; the first of these plates was also reproduced in HARPER 1943, fig. 40).

3. ACCURACY OF BARTRAM'S OBSERVATIONS ON AMPHIBIANS AND REPTILES

Considering the dearth of reliable scientific information then available, the observations BARTRAM made during his travels in 1773–1777 are surprisingly good. Up to that time, about half of the animals seen by BARTRAM were largely unknown even to European naturalists, except for a handful of common species minimally described by LINNAEUS only a few years earlier. There was then only one illustrated book covering the fauna and flora of the Southeast, Mark CATESBY's *Natural History of Carolina, Florida and the Bahama Islands*, which had been published in London during the years 1731–1747. CATESBY included only about 30 species of amphibians and reptiles in his classic atlas and it seems clear that BARTRAM was familiar with CATESBY's work, using some of the same species common names in his *Travels* and, moreover, seeming to attempt to complement CATESBY's already-existing drawings with his own watercolors sent to Dr. FOTHERGILL (EWAN 1968, p. 22). So there was very little of a published nature to assist BARTRAM in determining the identities of the forms he encountered, and he was, thus, very much on his own, although doubtless his earlier experience in North Carolina, and especially his expedition to East Florida with his father in 1765–1767, served to introduce him to the fauna and flora of the Southeast.

Despite these handicaps, BARTRAM produced a relatively complete catalogue of the amphibians and reptiles of the region he visited – at least most of the widespread species – and, even by modern standards, provided credible observations on their habits. Indeed, the reprinting of BARTRAM's herpetological notes (*in* ADLER 1978) testifies to their continuing interest and value. To his credit, he did not perpetuate some of the commonest superstitions about snakes, lizards, and toads. He dismissed as a “vulgar fable” the notion that glass lizards can rejoin after being broken into several pieces (*Travels*, p. 196). However, he did (p. 267) repeat the notion that snakes fascinate their prey, but did not claim to have witnessed such an act himself. Actually, the so-called “hypnotizing” ability of certain snakes has been reexamined by behaviorists who think it may be an example of predatory mimicry whereby a snake enhances its attractiveness to the prey and thus lures them within striking range (GOODMAN & GOODMAN 1976). BARTRAM provided especially accurate observations on the habits and appearance of the softshell turtle, the gopher tortoise, and several species of frogs and snakes, especially the pinesnake and coachwhip. He correctly separated the cottonmouth from the non-venomous watersnakes, a distinction not often made by the early naturalists. Furthermore, he had the insight to emphasize vocalizations and was able to distinguish a large proportion of the frog and toad species (no doubt his earlier interest in birds served to point up the usefulness of such calls in species' recognition).

BARTRAM made a number of original and quite accurate observations of snake behavior, as noted in the species accounts above. He observed and illustrated the ophiophagus eating habits of *Coluber constrictor*, noted the sounds produced by the tail of *Pituophis melanoleucus* when it is vibrated in dry leaves, and remarked on the puffing up of *Heterodon* and body flattening behavior in *Sistrurus* when they are disturbed. Surprising as it seems to be, BARTRAM was apparently the first person to describe hissing in print, a phenomenon that is known in at least five families of snakes. He remarked in *Travels* that *Pituophis melanoleucus* had “a terrible hiss, resembling distant thunder” that can be heard from as far away as 150 feet.

BARTRAM also made some errors in identification and interpretation. He gave contradictory information about the common myth that snakes can attain great speed of movement (pp. 219–220, 264). He sometimes confused two separate species as one (as in the rattlesnakes, *Crotalus*) or thought that more than one species was represented when in fact he had observed only color varieties of the same species (as with toads, coachwhips, and probably also with hognosed snakes). In other instances, he got the characteristics of several species rather hopelessly confused (racerunner and probably several spe-

cies of skinks; pygmy rattlesnake, hognosed snake, and probably the cottonmouth), apparently because he was unaware of certain ontogenetic color changes or the existence of melanistic color phases, respectively. He also failed to note that the young of certain snakes (ratsnake, for instance) are patterned differently from the adults. But all of these mistakes are understandable in view of contemporary knowledge and given the fact that BARTRAM was obliged to travel, thus not permitting him to undertake lengthy, detailed studies at a given site.

BARTRAM's description of the softshell turtle, although generally good, included some information that is probably exaggerated. He cited (p. 176) a shell length of up to 30 inches, yet CONANT & COLLINS (1998, p. 199) record the largest *Apalone ferox* at not quite 25 inches. Also, the presence or absence of tubercles or warts on the chin varies greatly in BARTRAM's several drawings of softshells. In general, the earlier drawings (i.e., those drafted for FOTHERGILL during 1773–74) are more accurate than those published years later in the *Travels*. Is it possible that BARTRAM drew those later ones largely from memory after having sent the original drawings to FOTHERGILL nearly 20 years earlier? However, in *Travels*, BARTRAM correctly illustrated the softshell as having five claws on both the fore- and hindlimbs, yet in the FOTHERGILL album (HARPER 1943, fig. 40, also EWAN 1968, p. 24) he showed four claws on the forelimbs and five on the hind.

Finally, we come to BARTRAM's most controversial claims, those concerning the alligator. Unquestionably, BARTRAM was sometimes wrong in his statements but so, too, are some of his severest critics, including NEILL (1971, pp. 18–27, 35, 54–55, and 257–258). A few of the most criticized misstatements were, I believe, the result of over-zealous writing to which was added some poetic license. This does not excuse BARTRAM's lack of objectivity, but it does help us to understand when we remember that he was also considered a man of literature. Certainly his comments about "clouds of smoke" pouring forth from the nostrils falls into this category. That this is simple hyperbole is obvious from BARTRAM's words 12 pages later, when he says ". . . vapour ascending from his nostrils like smoke" (emphasis added). When alligators bellow, smoke-like water vapor can be expelled from the nostrils. BARTRAM's comment that the earth trembled with the alligator's "thunder" is another example, but it is known that the ground can vibrate at considerable distances from a vocalizing alligator due to the pressure waves of their low-frequency calls. So too we might also include those observations that seem merely to be exaggerations – records of BARTRAM's being attacked on all sides and, perhaps, his claim of having personally seen a 20-foot specimen (although CONANT & COLLINS 1998, p. 143, record a maximum length of more than 19 feet and one can pre-

sume that large alligators were more common in BARTRAM's day before intensive hunting began). HARPER's (1930) evaluation of BARTRAM's account of the alligator is surely too generous and uncritical.

The more serious claims and counterclaims concern the alligator's nesting habits and their parental behavior. NEILL (1971, p. 18) correctly noted that BARTRAM's observations on the nest are wrong, as MCILHENNY (1935) long ago discovered in his own research on the alligator. The eggs are not laid in mud-and-grass-separated tiers, nor are the eggs nearly so numerous as BARTRAM thought. In *Travels* (p. 127), BARTRAM said that the eggs numbered from 100–200 per nest, yet in his report to Dr. FOTHERGILL (vol. 1, p. 93) this number was increased to 200–300. The largest egg complement noted by MCILHENNY was 88. As NEILL pointed out, BARTRAM apparently transferred some of the legends about nestbuilding in the Nile crocodile to the alligator. Given BARTRAM's fear of the alligator, I suggest that he, in fact, never excavated a nest (which is usually closely guarded by a sometimes belligerent female) and simply guessed. How else can we explain so great an error, both qualitative and quantitative, in an otherwise fairly careful observer?

J. Whitfield GIBBONS (Aiken, pers. comm. 2003) suggests some alternative explanations. Some turtles (*Sternotherus*, *Pseudemys nelsoni*) lay eggs in alligator nests and, moreover, female alligators sometimes reuse nests which can have old egg shells accumulated around them. Either or both of these phenomena could have resulted in a higher egg count. Moreover, GIBBONS suggests, if alligators did live longer and got larger two centuries ago, the largest females may have laid more eggs than are recorded today.

Parental behavior, however, is highly developed in crocodilians, including the alligator (see MCILHENNY 1935, and the references included in the reprint edition, 1976). The mother alligator does assist the emerging young from the nest, and the hatchlings are cared for by her for several months thereafter. It has even been observed in many species of crocodilians that one of the parents transports the hatchlings in their mouth from their nest to water; in the alligator, this is a maternal behavior. In short, as noted by LANG (1976), "complex and prolonged parental care of the young may well prove to be a universal trait among crocodilians". Consider some of BARTRAM's observations on alligator social behavior: "The monster . . . passed close by the side of my boat, when I could distinctly see a young brood of alligators to the number of 100 or more, following after her in a long train. They kept close together in a column without straggling off to the one side or the other". Two pages later, he goes on: ". . . the young are not left to shift for themselves, . . . the female alligator, leading about the

about the shore her train of young ones, just like a hen does her brood of chickens, and she is equally assiduous and courageous in defending the young, which are under her care. . . With her brood around her, you may hear the young ones continually whining and barking, like young puppies". BARTRAM's observations on parental behavior, made more than two hundred years ago, apparently represent the first *published* record of a sophisticated behavior that is only now being accepted as fact. BÖHME & NICKEL (2000), however, note that the earliest human documentation of parental behavior in crocodylians (and reptiles) are the rock engravings of a mother and juvenile crocodile from Wadi Mathendus in Libya, made by Neolithic inhabitants more than 10,000 years ago. BARTRAM's labors here are, thus, mostly vindicated.

4. AMPHIBIANS AND REPTILES DESCRIBED BY BARTRAM

BARTRAM made uneven attempts to officially describe and name a few reptiles. In his *Travels*, he suggested the binomial name *Testudo Polyphaemus* for the gopher tor-

toise (p. 18, footnote). He provided a non-binomial name to the softshell turtle, *Testudo naso cylindracea elongato, truncato* (p. 177, footnote). Here as elsewhere in his book, BARTRAM was not uniformly binomial in his application of scientific names in *Travels*, and zoologists have historically declined, therefore, to use any of his names, even though the first of these names satisfies that requirement. COUES (1875) made an impassioned plea on BARTRAM's behalf, noting that he was "systematically binomial on principle, with occasional lapses", but the question of acceptance has been definitively settled by a ruling of the International Commission on Zoological Nomenclature (HEMMING 1957). The Commission has rejected, for nomenclatural purposes, all English-language editions of BARTRAM's *Travels* (*Official Index of Rejected and Invalid Works in Zoological Nomenclature*, 1958, titles 52–54) and, by implication, all translations as well. Neither MEYER (1793) nor WINTERBOTHAM (1796), both of whom extracted from BARTRAM in their own writings, provided valid scientific names which could be construed to give BARTRAM authorship for any of the many new species he first discovered. So dictate the strict rules of taxonomy.

Tab. 2: New Herpetological Taxa Based on BARTRAM's Descriptions.

Bionomial names were introduced by J. G. SCHNEIDER (1799), F.-M. DAUDIN (1801–1803), and C. S. RAFINESQUE (1832). Although DAUDIN (1801) mentions BARTRAM's discussion of the alligator in his description of *Alligator mississippiensis*, DAUDIN's holotype was provided by the French botanist MICHAUX who collected it along the Mississippi River. DAUDIN (1802) also described *Rana grunniens* and incorrectly included BARTRAM's description of a frog called "La plus grande grenouille" in the French edition of BARTRAM's book. DAUDIN's animal is a valid species native to Indonesia, whereas BARTRAM's frog, which he called "the largest frog known in Florida and on the sea coast of Carolina", is now known as *Rana grylio* STEJNEGER, 1901.

Bartram's name	Binomial name (Author, date: page)	Current scientific name (Author, date) Common name
"Red toad" (in the German edition, "Kröten . . . rothe")	<i>Bufo Rufus</i> * (Schneider, 1799: 267)	<i>Bufo terrestris</i> (Bonnaterre, 1789) Southern Toad
<i>Testudo Polyphaemus</i> "Great land-tortoise"	<i>Testudo polyphemus</i> (Daudin, 1801: 2: 256)	<i>Gopherus polyphemus</i> (Daudin, 1801) Gopher Tortoise
<i>Testudo naso cylindracea elongato, truncato</i> "Great soft shelled tortoise"	<i>Testudo Bartrami</i> (Daudin, 1802: 2: 74)	<i>Apalone ferox</i> (Schneider, 1783) Florida Softshell
"Pine or bull snake"	<i>Coluber melanoleucus</i> (Daudin, 1803: 6: 409)	<i>Pituophis melanoleucus</i> (Daudin, 1803) Eastern Pine Snake
<i>Testudo naso cylindracea elongato, truncato</i> "Great soft shelled tortoise"	<i>Mesodeca bartrami</i> (Rafinesque, 1832: 65)	<i>Apalone ferox</i> (Schneider, 1783) Florida Softshell

* Not equivalent to *Bufo rufus* (Garman, 1877), a valid species native to southern South America. Even though the GARMAN name is a primary junior homonym of SCHNEIDER's name, it is the species name used today (FROST 1985).

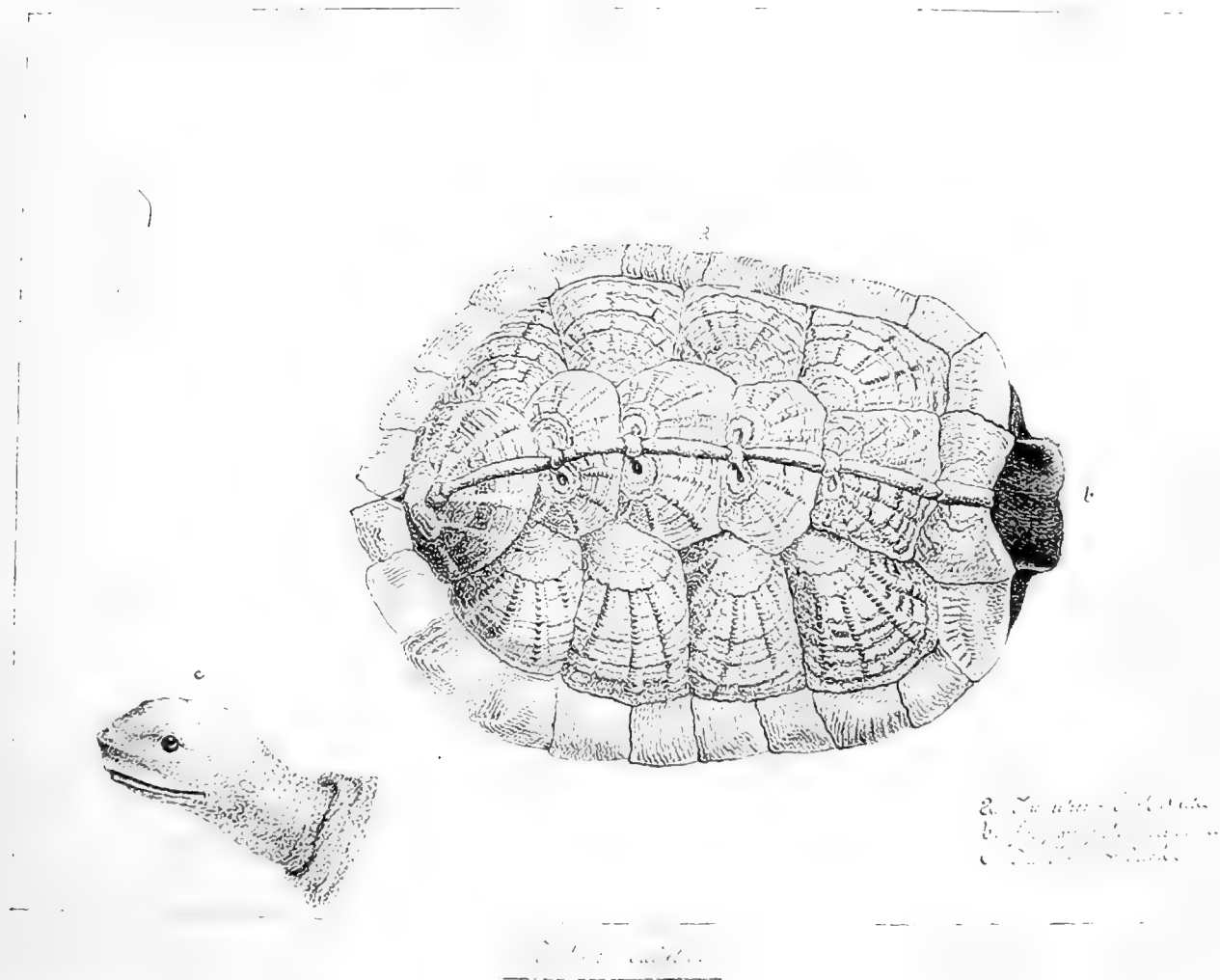


Fig. 11: Wood Turtle, *Clemmys insculpta*. BARTRAM's given name, "*Testudo caelata*", seems never to have been published. The original painting is uncolored. (American Philosophical Society, B. S. BARTON collection [B:B284d]).

Nevertheless, the French naturalist François-Marie DAUDIN based his descriptions of two turtles and a snake on BARTRAM's notes published in one of the French editions (1799 or 1801) of *Travels*. These species are as follows: *Testudo Bartrami* Daudin, 1801 [= *Apalone ferox* (Schneider, 1783)]; *Testudo polyphemus* Daudin, 1801 [= *Gopherus polyphemus* (Daudin, 1801)]; and *Coluber melanoleucus* Daudin, 1803 [= *Pituophis melanoleucus* (Daudin, 1803)] (see Table 2). HARPER (1940) provided further details. In addition, an earlier German naturalist, J. G. SCHNEIDER, based his name *Bufo rufus* (= *Bufo terrestris* [Bonnaterre, 1789]) on a description of the red-colored variety of a toad, as given in the 1793 German edition of BARTRAM's book. RAFINESQUE (1832) based his description of a new turtle, *Mesodeca bartrami* (= *Apalone ferox* [Schneider, 1783]), on a description in BARTRAM. Strictly speaking, no credit need be given to BARTRAM in the formal names for any of these species, yet I suggest that herpetologists might follow a solution taken by the American Ornithologists' Union (1957) to restore proper recognition to BARTRAM for several bird names.

tion to BARTRAM for several bird names. Following the technical name *Vultur atratus* (Bechstein, 1793), a line has been added: "Based on *Vultur atratus*, the black vulture or carrion crow of Bartram, *Travels*, p. 289". I think this format would be a fitting way to record the fact that these herpetological descriptions also originated with BARTRAM.

There is one other herpetological name that originated with BARTRAM, although I can find no evidence that it was ever published. There is a fine BARTRAM drawing of a turtle in the B. S. BARTON collection, American Philosophical Society, labelled "*Testudo caelata*" (Fig. 11). This depicts the shell and, separately, the head of a turtle now known as *Clemmys insculpta* (Le Conte, 1830); notes on the verso give the locality as Philadelphia. What leads me to think that this name might have been published in some obscure and as-yet unlocated place is the use of the name (twice) in a letter from Henry MUHLENBERG to William BARTRAM, dated 1792 (DARLINGTON 1849, p. 474).

5. BARTRAM'S SPECIMENS OF AMPHIBIANS AND REPTILES

Although inquiries to the likely museums have been made, no herpetological specimens have been located which originated from William or, for that matter, John BARTRAM. The collections checked include the Natural History Museum in London, the Liverpool Museum (which received the Earl of DERBY's natural history collections), the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris, and in Philadelphia, the American Philosophical Society, the Historical Society of Pennsylvania, and Academy of Natural Sciences. In BARTRAM's day, there simply were no public museums, and what materials he did supply were sent to private collectors and correspondents for their gardens or specimen cabinets. In the BARTRAM correspondence, happily saved from oblivion by DARLINGTON (1849), there are numerous remarks about specimens of turtles and frogs and possibly other herpetological items being sent to English correspondents (Peter COLLINSON, John FOTHERGILL, and George EDWARDS), yet none of these specimens has been located, if they survive at all.

6. AMPHIBIANS AND REPTILES ILLUSTRATED BY BARTRAM

William BARTRAM's drawings were not the first of reptiles and amphibians from North America. Two other artist-naturalists preceded him. In 1585–1587, John WHITE accompanied Sir Walter RALEIGH on a visit to the West Indies and to the ill-fated Roanoke Colony along the coast of Virginia. White was a keen observer and an accomplished artist, but his herpetological watercolors (three turtles, one snake, one lizard) were presumably unknown to BARTRAM and, indeed, they remained unpublished until the 20th century (HULTON & QUINN 1964). Mark CATESBY spent the years 1712–1719 in eastern Virginia, and, during his second visit to America in 1722–1726, he accumulated the sketches and observations that were to comprise his classic *Natural History of Carolina, Florida and the Bahama Islands*, published over the period 1731–1747. As noted earlier, William BARTRAM was familiar with CATESBY's atlas and, in his own work, even attempted to supplement what CATESBY had already illustrated.

With the guidance of his father, William BARTRAM made his first drawing (a bird) at the age of 14 (EWAN 1968, p. 34); later he preferred to sketch plants, but, at least by 1756, he also drew some turtles. "Terrapins", as the English call freshwater turtles, became a primary object of William's artistry, largely because John BARTRAM's English patron, Peter COLLINSON, had a special interest in them. COLLINSON had earlier asked John to send him live turtles, the first such request of record being in 1735 (DARLINGTON 1849, p. 70). John obliged by

sending live turtles and their eggs, which COLLINSON placed in his private garden. COLLINSON's interest in turtles continued to occupy a prominent place in his regular correspondence with John (DARLINGTON 1849), thus it was only natural that he asked to have "Billy" draw some for him. Apparently William's first drawings were sent to COLLINSON in 1753 (DARLINGTON 1849, p. 193), although there is no information about the kind of subjects drawn. In 1755, John proposed to have William, now age 16, draw all the local Philadelphia turtles, and also some frogs and lizards, a proposition which COLLINSON accepted. On one occasion, in 1756, COLLINSON asked to have one turtle redrawn: ". . . I wish he would paint the Pond Turtle [painted turtle, *Chrysemys picta*] over again. It is the most indifferently performed; the shell is made almost white, – whereas it is black" (DARLINGTON 1849, p. 205). This drawing still exists, in the collection of Lord DERBY (Fig. 12); COLLINSON was quite correct about its inaccuracies. But, in the same letter, COLLINSON gave the helpful advice to also include drawings of the plastron, "for there is always something remarkable there". This long-distance tutelage by COLLINSON increased BARTRAM's clarity of observation and perhaps also his abilities to discriminate species.

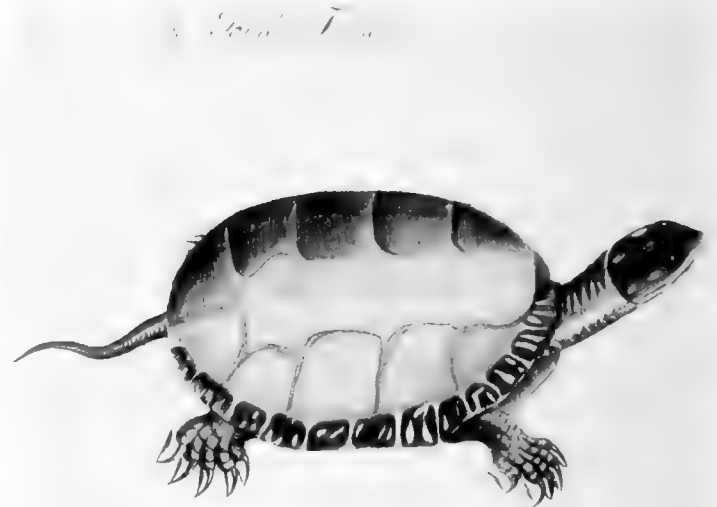


Fig. 12: Painted Turtle, *Chrysemys picta*. Probably drawn about 1756 (see text). (Lord DERBY's collection, BARTRAM no. 125.)

COLLINSON published three of William's turtle drawings in *Gentleman's Magazine* (COLLINSON 1758a, 1758b). COLLINSON gave each species a technical name, but neither was binomial, and, therefore, they have not been adopted. The first he called *Testudo Pennsylvanica cauda cornu armata*, and represents the mud turtle (*Kinosternon subrubrum*, officially described by LACEPÈDE in 1788). By the standards of the day, these drawings (Fig. 7) are excellent, clearly showing the main diagnostic features of this species. The overall shape of the shell

and of the various plates is quite accurate, and the relative proportions of the head, limbs, and tail are correct. However, the shape of the animal's head is not accurate and, particularly, the sculpturing of the ventral scutes is too stylized. A comparison of the published version with the original watercolors drawn by BARTRAM, however, shows that, although BARTRAM's originals were sometimes rather simply drawn, most of the inaccuracies were introduced by the artist who copied BARTRAM's figures in order to engrave them for publication in *Gentleman's Magazine* (see Figs. 8–10).

George EDWARDS, the contemporary English artist-naturalist, promptly criticized BARTRAM's published mud turtle drawings as "... a very incorrect figure" (EDWARDS 1760, p. 165) and then proceeded to illustrate the same kind of turtle even more incorrectly. EDWARDS's specimen came from BARTRAM, via COLLINSON, but was dead and, apparently, badly dried when EDWARDS first laid eyes on it, perhaps accounting for the improper inclusion of two additional rows of tiny marginal scutes. In my opinion, BARTRAM's original drawings are closer to the mark than are EDWARDS's, the originals of which are also present in Lord DERBY's collection. EDWARDS was a correspondent of William who sent him birds, snakes, and other natural history objects. In addition to the mud turtle, EDWARDS illustrated a snake ("Little Black and Red Snake", which I identify as *Storeria occipitomaculata*) sent to him alive by William about 1759.

The other turtle drawing published by COLLINSON is that of the spotted turtle (*Clemmys guttata*), which COLLINSON called the "golden studded tortoise of Pennsylvania, or *Testudo Pensylvanica* [sic], *clavis aureis ornata*". The drawing (Fig. 5) is also excellent, although the number of marginal scutes is a little too low and the nuchal scute is depicted incorrectly as being fused with the first vertebral scute, although abnormalities of this sort are not unknown in turtles. Unfortunately, BARTRAM's original drawing of this turtle has not been located and a comparison to the published version cannot be made, although BARTRAM correctly illustrated these features of this species in the figure prepared for Dr. FOTHERGILL (EWAN 1968, plate 58). Otherwise, this first published drawing of the spotted turtle is quite accurate, being superior to many of those of the same species published by others years later.

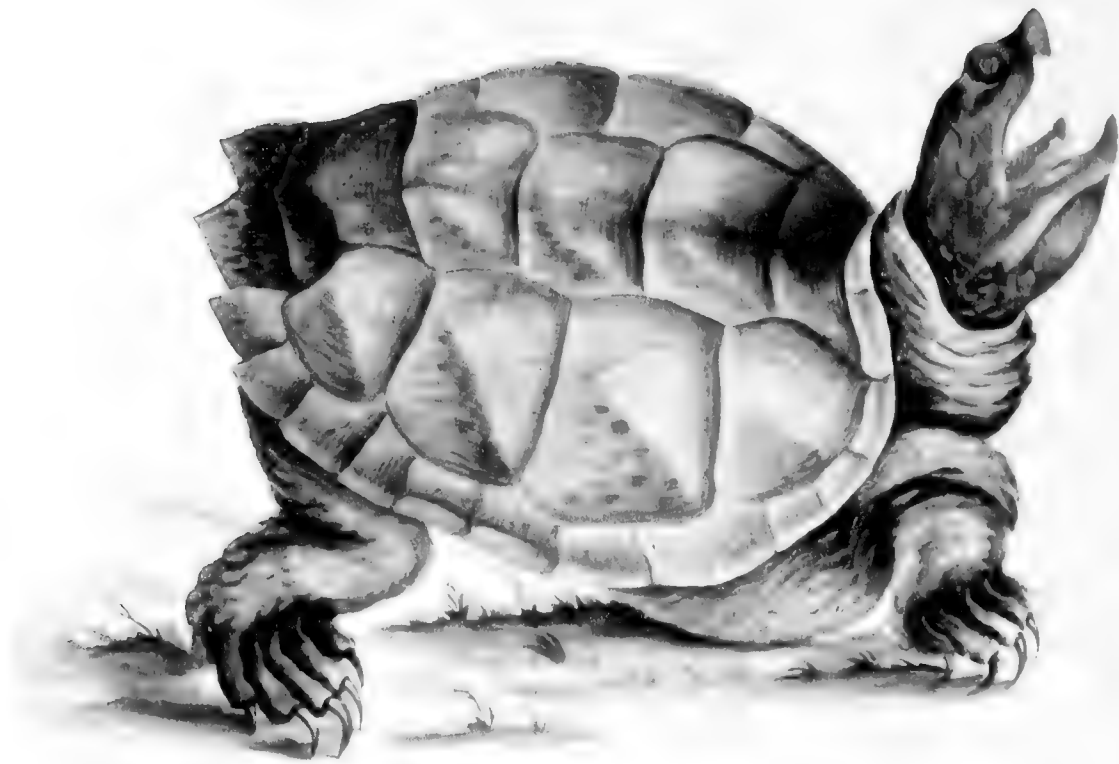
The only other BARTRAM reptile drawings published during his lifetime are those of turtles included in his *Travels* (1791). Two of them are of softshells (*Apalone ferox*) and, as mentioned earlier in the systematic section, include some inaccuracies. These bizarre turtles were unknown to CATESBY and the first illustrations of an American species were apparently those given by PENNANT (1771). Thus, BARTRAM may not have known

of this kind of turtle prior to his travels in the Southeast, and, if so, his drawings are all the more remarkable.

In addition to the two plates of *Apalone* included in copies of BARTRAM's *Travels*, there exist in the Cornell University Library copy two additional turtle plates, of the gopher tortoise (*Gopherus polyphemus*), as noted earlier. These renderings (Fig. 6) are generally excellent, showing the elephantine hind feet and the flattened claws on the forelegs, characteristic of this species, but the drawing of the head is somewhat crude and the nose is too pointed. The scutes on the carapace do not exhibit the conspicuous growth rings typically found in these tortoises, although the shell is that of an adult male (note the elongate gular buttress) and these rings are often worn down in old adults. Why BARTRAM (or his publishers) chose to omit these plates from most copies of his *Travels* is not known. Ironically, these are more accurately drawn than are those of the softshell turtle which have resulted in so much criticism.

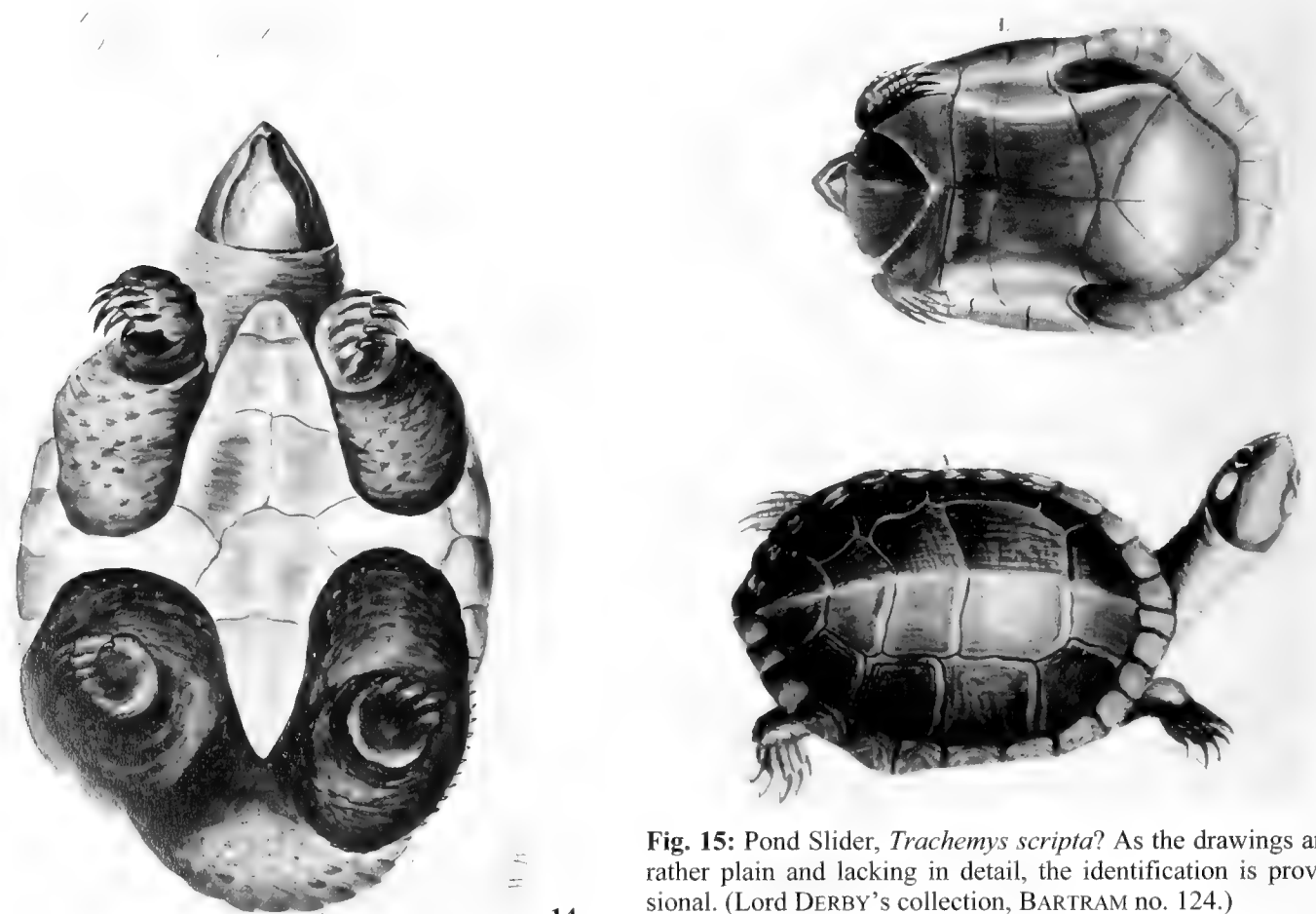
The only other BARTRAM drawings that have been published are those included in the FOTHERGILL album (published by HARPER 1943 and EWAN 1968). Eleven of these drawings include herpetological subjects. The snake drawings are generally good, with special attention given to color patterns, although scutellation is sometimes sketchy. Clearly, BARTRAM's best drawing of a serpent is that of a young coachwhip (EWAN 1968, plate 29), the artistry and accuracy of which being quite the equal of the fine illustrations commissioned by HOLBROOK in the 1830s. BARTRAM's frogs, on the other hand, are generally a sorry lot, but the subtle contours of these scaleless animals present a special challenge to artists even today (ADLER 2000). The alligator drawings in the FOTHERGILL collection are really poor, despite their notoriety, and none of them is as accurate as a heretofore unpublished drawing by BARTRAM (Fig. 3). The FOTHERGILL illustrations do not properly portray the alligator's body proportions, nor do they show the teeth, plated skin, or feet as they truly are.

The remainder of BARTRAM's drawings of reptiles and amphibians is unpublished. Several are present in the collection of the Earl of DERBY and are included with this report (Figs. 13–15). Those of the snapping turtle are both excellent, but the two figures of the pond slider are rather simple and lacking in detail. The American Philosophical Society possesses three other unpublished drawings containing herpetological subjects. One of these is of an alligator (Fig. 3) and is an excellent likeness, better in fact than any of the others by BARTRAM previously published. The body proportions are good and the details of the head, feet, and skin are excellent, although the scutes on the animal's back appear to be somewhat stylized. A second drawing is of the wood turtle (*Clemmys insculpta*) which BARTRAM named "*Testudo caelata*". The highly sculptured shell, charac-



13

Figs. 13–14: Snapping Turtle, *Chelydra serpentina*. (Lord DERBY's collection, BARTRAM nos. 117 and 119, respectively.)



14

Fig. 15: Pond Slider, *Trachemys scripta*? As the drawings are rather plain and lacking in detail, the identification is provisional. (Lord DERBY's collection, BARTRAM no. 124.)



Fig. 16: Wood Frog, *Rana sylvatica*. The drawing is dated 1794, thus representing BARTRAM's artistry in its maturity. He would then have been about 55 years old. (American Philosophical Society, B. S. BARTON collection [B:B284d]).

teristic of this species, is well illustrated (Fig. 11), and, in the notes accompanying the drawing, BARTRAM correctly describes the "... red or vermilion [sic] colour ..." of the skin. The drawing of the head, however, is poor; the contours are wrong and the external ear is incorrectly drawn. The third drawing depicts a wood frog (*Rana sylvatica*) (Fig. 16). This illustration, which BARTRAM drafted in 1794 at the age of about 55, is the best of BARTRAM's frogs, showing the proper shape of the head and body, although the hind legs are disproportionately small and the toes seem somewhat shrivelled.

It is possible that other BARTRAM drawings of reptiles and amphibians exist. EWAN (1968, p. 31 et seq.) discusses the fate of BARTRAM's drawings generally. Several drawings were apparently sent to Miss Jane COLDEN, an accomplished American artist and friend of John BARTRAM (DARLINGTON 1849, p. 401); there is no indication in the letter to COLDEN from John BARTRAM as to the nature of the drawings but this letter was written during the time (1757) when William was busily drawing turtles for COLLINSON. Perhaps some of the drawings sent to George EDWARDS were of reptiles,

since that naturalist was then in the process of publishing his illustrated compendium of animals.

In summary, William BARTRAM's drawings of snakes and turtles were generally good when compared to those of his contemporaries; at his best, he was almost unmatched for accuracy and artistry, but he had occasional lapses. His frogs, on the other hand, are generally poor and are not comparable to the best drawings of the day (for example, those of European frogs by Roesel VON ROSENHOF published in the 1750s). BARTRAM's reptilian and amphibian drawings, however, represent a distinct improvement over the crude, rather two-dimensional artistry of CATESBY, yet they still do not match the lifelike qualities of those done by John WHITE two centuries before. His drawings of fish were sufficiently accurate to allow CASHNER et al. (1992) to identify species and use this information as early evidence for a Tennessee River–Savannah River faunal exchange. BERRA (1997) regarded all of BARTRAM's fish illustrations as identifiable to species. One gets the impression that BARTRAM's artistic talents were limited, that he was capable of faithful, even accomplished likenesses, but

that he was simply too busy with more important matters to develop his artistic skills further.

Acknowledgements. I am indebted to Robert M. PECK, former technical director of the Bartram Trail Conference and now at the Academy of Natural Sciences in Philadelphia, for his advice and material aid. The authorities of several museums have kindly checked their collections for Bartramiana, including the American Philosophical Society (Murphy D. SMITH), Historical Society of Pennsylvania (Marc S. GALLICCHIO), Academy of Natural Sciences (Edmund V. MALNATE), Natural History Museum, London (A. F. STIMSON), National Museums Liverpool (Malcolm LARGEN and Clemency FISHER), and the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Rolande ROUX-ESTÈVE).

The Earl of DERBY has kindly supplied photographs and colored slides of the BARTRAM drawings of reptiles kept in the library at Knowsley, his seat in Prescot, England. I am indebted also to Lord DERBY's librarian, Diana KAY, for notes on the drawings. Hobart M. SMITH provided comments on the availability of BARTRAM's scientific names, the late Joseph EWEN gave commentary on BARTRAM, Robert G. WEBB provided information on softshell turtles, and George R. ZUG and Robert M. PECK read and commented on the manuscript. Esteban O. LAVILLA kindly brought to my attention SCHNEIDER's use of BARTRAM's description to name *Bufo rufus*.

LITERATURE

- ADLER, K. (1978): Herpetology in eastern North America during the "Naturalist's Period" (1725–1850). pp. 1–17 in: ADLER, K. (ed.) Early Herpetological Studies and Surveys in the Eastern United States. Arno Press / New York Times Publishing Co., New York. [Reprinted in ADLER 1979].
- ADLER, K. (1979): A brief history of herpetology in North America. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Herpetological Circular **8**: 1–40.
- ADLER, K. (2000): Myth versus reality: The challenges of illustrating amphibians and reptiles. pp. 5–15 in: HAINES, S., Slithy Toves, Illustrated Classic Herpetological Books at the University of Kansas in Pictures and Conversations. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology **16**.
- ADLER, K. (2003): Salamander classification and reproductive biology. An historical overview. pp. 1–29 in: SEVER, D. M. (ed.) Reproductive Biology and Phylogeny of Urodela. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. (1957): Check-list of North American birds, fifth edition. American Ornithologists' Union. Xiv + 691 pp.
- ANONYMOUS. (1793): Crocodiles and their nests. From Bartram's Travels, lately published. Anthologia Hibernica **1**: 259–260.
- BARTRAM, W. (1791): Travels through North & South Carolina, Georgia, East & West Florida. James & Johnson, Philadelphia. xxxiv + 522 pp., 8 pls., 1 map.
- BARTRAM, W. (1793): Reisen durch Nord- und Süd-Karolina, Georgien, Ost- und West-Florida. Voss, Berlin. xxvi + [501] pp., 8 pls.
- BARTRAM, W. (1793): Travels through North & South Carolina, Georgia, East & West Florida. J. Moore, W. Jones, R. M'Allister, and J. Rice, Dublin. Xxiv + 520 + (12) pp., 8 pls.
- BARTRAM, W. (1794): Reizen door Noord- en Zuid-Carolina, Georgia, Oost- end West-Florida. F. Bohn, Haarlem. (2) + xxvi + (2) + 695 + (1) pp.
- BARTRAM, W. (an VII = 1799): Voyage dans les Parties Sud de l'Amérique septentrionale savior: les Carolines septentrionale et méridionale, la Georgie, des Florides orientale et occidentale. Carteret et Brosson, Paris. 2 vols. (4) + 448 pp.; 436 + (1) pp., 4 pls. [Also an 1801 (= an IX) edition, published by Maradan, Paris].
- BERRA, T. M. (1997): William Bartram (1739–1823) and North American ichthyology. pp. 439–446 in: PIETSCH, T. W. and ANDERSON, W. D., Jr. (eds.) Collection Building in Ichthyology and Herpetology. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication 3.
- BÖHME, W. & NICKEL, H. (2000): Who was the first to observe parental care in crocodylians? British Herpetological Society, Herpetological Bulletin **74**: 16–18.
- CARR, A. (1976): Excerpts from the life of an alligator: a re-appraisal of "The Alligator's Life History". pp. v–x in: MCILHENNY, E. A., The Alligator's Life History, reprint edition. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio.
- CASHNER, R. C., BERRA, T. M., & CLOUTMAN, D. G. (1992): Reidentification of William Bartram's Savannah River Ambloplites, with early evidence for a Tennessee–Savannah faunal exchange. Proceedings of the Southeastern Fishes Council **26**: 11–14.
- COLLINSON, P. (1758a): [Description of a plate (=Kinosternon subrubrum, mud turtle)]. Gentleman's Magazine **28**: 7–8, 1 plate (2 figs.).
- COLLINSON, P. (1758b): [Description of a plate (=Clemmys guttata, spotted turtle)]. Gentleman's Magazine **28**: 478, 1 plate (1 fig.).
- CONANT, R. & COLLINS, J. T. (1998): A Field Guide to Reptiles & Amphibians. Eastern and Central North America, third edition, expanded. Houghton Mifflin Co., Boston. Xx + 616 pp., 48 pls.
- COUES, E. (1875): Fasti ornithologiae redivivi. – No. I. Bartram's 'Travels.' Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **27**: 338–358.
- CROTHER, B. I., BOUNDY, J., CAMPBELL, J. A., DE QUEIROZ, K., FROST, D. R., HIGHTON, R., IVERSON, J. B., MEYLAN, P. A., REEDER, T. W., SEIDEL, M. E., SITES, J. W., JR., TAGGART, T. W., TILLEY, S. G., AND WAKE, D. B. (2000) [2001]: Scientific and standard English names of amphibians and reptiles of North America north of Mexico, with comments regarding confidence in our understanding. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Herpetological Circulars **29**: 1–86.
- DARLINGTON, W. (1849): Memorials of John Bartram and Humphry Marshall. Lindsay & Blakiston, Philadelphia. xvi + pp. (17)–585. [Reprint edition, 1967, Hafner Publishing Co., New York, 1967].
- DAUDIN, F.-M. (1801–1803): Histoire Naturelle des Reptiles. Deterville, Paris, 8 vols.
- DAUDIN, F.-M. (1802): Histoire Naturelle des Rainettes, des Grenouilles et des Crapauds. Levraut, Paris, 108 pp. (quarto ed.), 38 pls.
- EDWARDS, G. (1760): Gleanings of Natural Nistory ... [part II]. Privately printed, London. (4), 109–220 pp.

- EWAN, J. (ed.) (1968): William Bartram botanical and zoological drawings, 1756–1788 reproduced from the Fothergill album in the British Museum (Natural History). *Memoirs of the American Philosophical Society* **74**: i–xii, 1–180.
- FORSTER, J. R. (1771): *A Catalogue of the Animals of North America*. B. White, London. 43 pp., 1 pl.
- FOTHERGILL, J. Album, see EWAN, J. (1968).
- FOTHERGILL, J. Report, see HARPER, F. (1943).
- FROST, D. R. (1985): *Amphibian Species of the World*. Allen Press and Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas. V + 732 pp.
- GOODMAN, J. D. & GOODMAN, J. M. (1976): Possible mimetic behavior of the twig snake, *Thelotornis kirtlandi kirtlandi* (Hallowell). *Herpetologica* **32**(2): 148–150.
- HALTER, C. R. (1923): The venomous coral snake. *Copeia* **123**: 105–107.
- HARPER, F. (1930): Alligators of the Okefinokee. *Scientific Monthly* **31**: 51–67.
- HARPER, F. (1939): A southern subspecies of the spring peeper (*Hyla crucifera*). *Notulae Naturae, Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **27**: 1–4.
- HARPER, F. (1940): Some works of Bartram, Daudin, Latreille, and Sonnini, and their bearing upon North American herpetological nomenclature. *American Midland Naturalist* **23**(3): 692–723.
- HARPER, F. (ed.) (1943): *Travels in Georgia and Florida, 1773–74 a report to Dr. John Fothergill*. *Transactions of the American Philosophical Society, new series* **33**(2): 121–242, frontispiece, 26 pls.
- HARPER, F. (ed.) (1958): *The Travels of William Bartram, Naturalist's Edition*. Yale University Press, New Haven. Lxii + 727 p., 29 figs., 4 maps.
- HEMMING, F. (1957): Rejection for Nomenclatorial Purposes of the . . . [English language editions of Bartram's *Travels*], (opinion 447). *Bulletin of Zoological Nomenclature* **15**(12): 211–224.
- HOLBROOK, J. E. (1836–1840): *North American Herpetology . . .* [first edition]. J. Dobson, Philadelphia. 4 vols.
- HOLBROOK, J. E. (1842): *North American Herpetology . . .* [second edition]. J. Dobson, Philadelphia, 5 vols. [Reprint edition, 1976, Society for the Study of Amphibians and Reptiles].
- HULTON, P. H. & Quinn, D. B. (1964): *The American Drawings of John White*. British Museum (Natural History), London, and University North Carolina, Chapel Hill.
- KELLOGG, R. (1929): The habits and economic importance of alligators. *United States Department of Agriculture, Technical Bulletin* **147**: 1–36, 2 pls.
- LANG, J. W. (1976): An index to the recent literature on the American alligator. pp. xi–xviii in: MCILHENNY, E. A. *The Alligator's Life History*, reprint edition. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio.
- MCILHENNY, E. A. (1935): *The Alligator's Life History*. Christopher Publishing House, Boston. 117 pp. [Reprint edition, 1976, Society for the Study of Amphibians and Reptiles].
- MARTOF, B. S. (1963): Some observations on the herpetofauna of Sapelo Island, Georgia. *Herpetologica* **19**(1): 70–72.
- MEYER, F. A. A. (1793): *Neue Thiere aus William Bertrams [sic] Reisen, durch Nord- und Südcarolina*. *Zoologische Annalen* **1**: 283–298 [Extracts from the German edition of Bartram, translated by E. A. W. Zimmerman and published in Berlin, 1793].
- NEILL, W. T. (1971): *The Last of the Ruling Reptiles / Alligators, Crocodiles, and Their Kin*. Columbia University Press, New York. xx + 486 pp.
- PENNANT, T. (1771): An Account of Two New Tortoises. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **61**: 266–273, 1 pl.
- RAFINESQUE, C. S. (1832): Description of Two New Genera of Soft Shell Turtles of North America. *Atlantic Journal and Friend of Knowledge* **1**(2): 64–65. [Reprint edition, 1962, Ohio Herpetological Society].
- SCHNEIDER, J. G. (1799): *Historiae Amphibiorum naturalis et literariae. Fasciculus Primus continens Ranas, Calamitas, Bufones, Salamandras et Hydros in genera et species descriptos notisque suis distinctos*. Friederici Frommanni, Jena. xiii + [1] + 264 + [2] pp, pls. 1–2. [Reprint edition, 1968, A. Asher, Amsterdam].
- SCHOEPFF, J. D. (1792–1801): *Historia Testudinum Iconibus Illustrata*. J. J. Palm, Erlangen, xii + 136 pp., 34 pls.
- TRUE, F. W. (1893): Useful aquatic reptiles and batrachians of the United States. pp. 141–162 in: *Fisheries and Fishery Industries of the United States*. Washington.
- WINTERBOTHAM, W. (1796): *Historical, Geographical, Commercial, and Philosophical View of the United States of America*. John Reid, New York, 4 vols. [Reptile section in vol. 4, pp. 402–408, 3 unnumbered plates].

Author's address: Prof. Dr. Kraig ADLER, Department of Neurobiology and Behavior, Cornell University, Seeley G. Mudd Hall, Ithaca, New York 14853–2702, USA. E-mail: kka4@cornell.edu

Bonner zoologische Beiträge	Band 52 (2003)	Heft 3/4	Seiten 297–309	Bonn, November 2004
-----------------------------	----------------	----------	----------------	---------------------

Thomas BARBOUR and the *UTOWANA* Voyages (1929–1934) in the West Indies

Robert W. HENDERSON¹⁾ & Robert POWELL²⁾

¹⁾ Milwaukee Public Museum, Milwaukee, Wisconsin, USA

²⁾ Department of Biology, Avila University, Kansas City, Missouri, USA

Abstract. Between 1929 and 1934, Thomas BARBOUR made four voyages on the research yacht *Utowana*, owned by Allison V. ARMOUR. Three of the four voyages were centered in the West Indies, with the Bahamas, Hispaniola, and the Lesser Antilles as primary geographic foci. Because of the ephemeral amount of time spent on any one island, many of the amphibian and reptilian specimens were accumulated by establishing “markets,” whereby the locals at a particular port were encouraged to collect and were subsequently paid for the specimens they brought to BARBOUR. Although this technique resulted in a rapid accumulation of specimens, it often precluded firsthand encounters with the herpetofauna. This subsequently led BARBOUR to make many misleading statements regarding the rarity of certain frogs and reptiles. Despite accumulating many valuable collections, the *Utowana* expeditions resulted in the discovery of only six currently recognized full species of West Indian frogs and squamate reptiles. This is a surprisingly low figure considering the number of species described subsequent to the *Utowana* voyages, but it undoubtedly reflects the method used for accumulating specimens.

Key words. Allison ARMOUR, amphibians, reptiles, history of herpetology.

I am quite overwhelmed with emotion and I have to master an overwhelming feeling of nostalgia which is engendered when I attempt to write about our voyages on the Utowana.

Thomas BARBOUR, 1945

I. INTRODUCTION

Nowhere in the Western Hemisphere has herpetological exploration had a longer history than in the West Indies. It began, albeit with a focus on other goals, with COLUMBUS'S first landfall in 1492, ostensibly on San Salvador (Watling's) Island in the Bahamas, where he undoubtedly observed reptiles that are no longer extant on that island (e.g., *Cyclura rileyi* Stejneger, 1903; OLSON et al. 1990). COLUMBUS'S writings (in MAJOR 1870; MORISON 1963) contained frequent references to turtles and iguanas (presumably marine turtles and *Cyclura* spp.), as do those of Gonzalo DE OVIEDO (in STOUDEMIRE 1959), who lived in the Caribbean during 1512–1557. Those early acknowledgments of the rich herpetological bounty of the West Indies set the stage for the subsequent systematic collecting that has been ongoing for about 300 years (WILLIAMS 1999), and which continues to the present day. New species are being discovered and described every year, especially on the Greater Antillean islands of Cuba and Hispaniola (HEDGES 1996; POWELL & HENDERSON 1999, 2003a).

Today, biologists intent on herpetological exploration can fly to virtually all of the major islands in the West Indies, and many of the lesser ones as well. Many Antil-

lean landfalls, however, still can be reached only by boat. Fifty and more years ago, however, herpetological exploration in the West Indies was dependent solely on boat transportation to reach all but a few large islands. Herein we appraise voyages made in 1929–1934 on, arguably, the most famous research vessel used in herpetological explorations of the West Indies, the means used to assemble the collections, and the man who assembled them.

EYERDAM (1954) provided the following account of field work in the West Indies in 1927: “He seldom carried more than . . . a machete, pocket knife, aneroid [barometer], and pack-sack; with blanket, a small pot to boil tea, and enough sugar and biscuits to last two or three days. For water, he depended mostly on what he could find in the forest or get from natives. He always spent the nights in native huts when in the mountains, and enjoyed the cheerful hospitality of the people. Sometimes he made the grievous mistake of not carrying enough water, when climbing a high mountain or traversing an arid district; and several times he suffered great hardship from this lack of precaution”. Although an accurate description of the travails that faced biologists working in the region during the early part of this century, EYERDAM was not describing the efforts of a herpetologist, but instead those of Eric EKMAN, the noted Swedish botanist. EKMAN was “fearless and daring,” “used to hard marches,” and came to know intimately “nearly every valley and . . . most of the mountains and islands of Haiti and Cuba. He knew the conditions and surroundings in detail”. EKMAN died in 1931 of malaria, contracted during his expeditions.

In stark contrast to EKMAN's Spartan approach to field work, picture, if you can, the opportunity provided by access to a 70-meter-long (230-foot) yacht with a crew of 30 and a sailing radius of 12,000 miles (22,000 km). Picture further this vessel on the amazingly blue waters of the Caribbean, going from the palm-lined shores of one sun-drenched island to those of another in search of amphibians and reptiles. Living conditions aboard the yacht are very comfortable, food is of gourmet quality, yet laboratory space for specimen preparation is available and an automobile is carried below deck for excursions on land. This was life on the *Utowana*, the ship on which Thomas BARBOUR (1884–1946) (Fig. 1), certainly the most influential herpetologist working in the West Indies during the first half of the 20th century, visited many islands between 1929 and 1934.



Fig. 1: Thomas BARBOUR (photograph courtesy of Kraig ADLER).

2. THOMAS BARBOUR AND WEST INDIAN HERPETOLOGY

Beginning with Samuel GARMAN (1843–1927), herpetology at Harvard College's Museum of Comparative Zoology (MCZ) has had a long history of field work in the West Indies. GARMAN accompanied Alexander

AGASSIZ to the West Indies on *The Blake* in 1879. Subsequently, during 1887 and 1888, he published a series of significant contributions to the herpetological literature of the area, describing 18 species of lizards (16) and snakes (2) that are recognized today (POWELL & HENDERSON 1996a). GARMAN, known primarily for his work in ichthyology (JORDAN & BARBOUR 1928), based his West Indian herpetological publications not only on material he collected himself while on *The Blake*, but also on specimens purchased from other collectors (GARMAN 1887). Thomas BARBOUR worked with GARMAN for many years, and considered him an extraordinary character, but did not realize “. . . what an oddity he really was until after his death when I found in a cupboard in his room a jar full of little stickers bearing his name and address which he had cut from each copy of the *Nation* . . . more unsavory was another jar, at least three feet high, which contained bits of bread, the uneaten corners of the sandwiches which [he] had brought for his lunches for years and years” (BARBOUR 1943).

The herpetological baton at Harvard passed from GARMAN to BARBOUR around 1910, and the latter figured prominently in the history of West Indian herpetology between 1910 and 1942 (POWELL & HENDERSON 1996; WILLIAMS 1999). He described 40 species of Antillean frogs (9), turtles (1), and squamates (30) recognized today.

Although BARBOUR's research was not limited to a West Indian focus (he published in excess of 350 papers on various aspects of biology; BIGELOW 1952), his Antillean publications are those most frequently cited today. His life has been given cursory examination in several obituaries (BIGELOW 1952; DUNN 1946; LOVERIDGE 1946) and historical overviews of West Indian herpetology (HENDERSON & POWELL 2003; POWELL & HENDERSON 1996a, 2003b; WILLIAMS 1999). Despite his significant contributions to herpetology, BARBOUR has sustained criticism, especially in the methods he employed in securing specimens during field work. He was born into wealth, maintained a comfortable lifestyle throughout his career, and perhaps it is only fitting that someone with BARBOUR's social status should have the opportunity to conduct some of his field work from the comfort of a yacht.

3. ALLISON ARMOUR AND THE RESEARCH YACHT *UTOWANA*

Born in Chicago on 18 March 1863, Allison ARMOUR (Fig. 2) received a B. A. degree from Yale in 1884. He was married in 1885, but his wife died in France in 1890. According to David FAIRCHILD (BARBOUR 1945), “Allison was the soul of courtesy towards ladies but I have always felt that the tragedy of his early marriage



Fig. 2: Allison ARMOUR (left) and Thomas BARBOUR on the deck of the *Utowana* (photograph used with the permission of Louisa B. PARKER).

prevented him from ever marrying again". Once, as FAIRCHILD and ARMOUR drove through Nice, ARMOUR pointed to a fashionable hotel on a cliff and remarked, "There is where the light of my life went out".

BARBOUR (1945) described ARMOUR as "formal, almost stiff, . . . and he moved and met people with a stately, rather old-fashioned dignity . . . He was never a man who told a smutty story or indulged in any evidence of vulgarity. He was nevertheless one of the wittiest men that I ever knew, a born *raconteur*, with a background of travel all over the world and a marvelously retentive memory . . . With all his apparent stiffness and formality, Allison had so warm a heart and such a deeply generous nature that he made friends everywhere. His apparent stiffness was really a defense reaction for Allison was essentially a shy man". BARBOUR's daughter Louisa, a member of the 1934 *Utowana* voyage, described ARMOUR as "terribly generous, anything you'd want, he'd get" (pers. comm. to RWH; 10 Aug 1999). Thomas BARBOUR considered him "a distinguished epicure, seriously interested in serving good food and good wine . . .", and Louisa BARBOUR (pers. comm. to RWH; 10 Aug 1999) observed that her father and ARMOUR "would eat anything". Despite an apparently fastidious nature, BARBOUR concluded that ARMOUR, "took a sincere interest in the somewhat messy pastimes which were an inevitable concomitant of the immediate presence of naturalists, and he was as keen to provide adequate facilities for the botanists as well as for the zoologists . . .". ARMOUR was an honorary member of the New York Academy of Sciences and in 1931 was awarded the Frank M. MEYER Medal by the American Genetic Association. He died on 7 March 1941.

During his lifetime, ARMOUR spent considerable time cruising on a series of boats, especially in European waters. Prior to World War I, he used a schooner-rigged vessel for archaeological research in North Africa. The yacht (Fig. 3) that carried BARBOUR on the West Indian



Fig. 3: The *Utowana* anchored off Castries, St. Lucia (Ernst MAYR Library of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University. © President and Fellows of Harvard College).

expeditions was originally a tramp steamer that ARMOUR had converted into a luxurious floating laboratory at Göteborg, Sweden. She was 70.1 m (230 feet) long by 10.3 m (33 feet 10 inches) at the beam, and her weight was 1,192,948 kg (1315 tons). She drew 3.35–3.66 m (11–12 feet) draft and was provided with two Atlas Diesel 500 H.P. engines capable of speeds of up to 10.5 knots/hour (FAIRCHILD 1930; BARBOUR 1943). According to BARBOUR (1945), the main deck was big and comfortable, with a "roomy lounge forward and an airy, cool, dining salon aft. Below there were nine very spacious cabins with baths, and aft . . . was the laboratory, thoroughly equipped for all sorts of scientific work. She was the last word in luxury in the sense that she was roomy and well furnished but there was nothing elaborate or gaudy about her equipment. She was built for work and not play. She carried a motorcar below the decks which could be hoisted out through the old cargo hatch . . . and let down upon a dock with only a few moments delay. As a means of collecting she was just about perfect although, of course, there were many localities where her depth kept her from getting near shore". FAIRCHILD (1930) recalled ARMOUR saying that, "he could victual her for a six months' cruise, that she had tanks carrying 200 tons of water and enough oil for a cruising radius of 12,000 sea miles, and that there was a crew on her of 30 men". FAIRCHILD considered her ". . . nothing short of a floating palace". This *Utowana* made its maiden voyage in 1925 when it was used in U. S. Department of Agriculture-sponsored research under the direction of David FAIRCHILD (a friend of ARMOUR's), cruising as far east as Ceylon (now Sri Lanka). Subsequent cruises took the *Utowana* and Armour to the Canary Islands and West Africa, again under the charge of FAIRCHILD and the U. S. Department of Agriculture for the purpose of botanical exploration. Some 1,400 varieties of plants were collected and brought back to the United States for study (ANONYMOUS 1941). Several expeditions via the *Utowana* were made specifically to search for plants that had the poten-

tial for use in the southeastern United States, and the *Utowana* made at least eight voyages in the service of the U. S. Department of Agriculture. As of 16 April 1933, the *Utowana* had traveled 201,341 km (108,657 miles) and had made a total of 369 stops at 199 ports in 56 countries (ANONYMOUS 1933).

BARBOUR's first experience on the *Utowana* apparently occurred in 1928, and it was brief. Nevertheless, he (BARBOUR 1945) "instantly saw the possibilities of the yacht for zoological, as well as botanical collecting". BARBOUR's first research voyage on the *Utowana* occurred in 1929 and, according to BARBOUR & SHREVE (1935), the boat went out of commission sometime after the 1934 West Indian cruise.

4. THE VOYAGES

Between 1929 and 1934, Barbour participated in four voyages on the *Utowana* in order that he and other biologists could collect, but only three had a primarily

West Indian focus. Because so many people participated in each of the voyages, it seems unlikely that any was arranged specifically for BARBOUR.

4.1. Voyage of 1929 (Fig. 4).

Although BARBOUR (1945) reported that his first voyage on the *Utowana* commenced at Nassau on 15 January, records at the Ernst MAYR Library at the MCZ state that the *Utowana* was in New London, Connecticut on 15 January 1929, did not stop at Nassau, and went directly from Miami to Havana. Regardless of the starting date and port, according to BARBOUR, "This enterprise was not to be strictly either botanical or zoological. Our mutual friend, Charles Francis ADAMS, then Secretary of the Navy, was anxious to obtain certain confidential information concerning some of the Lesser Antilles". Therefore, aside from ARMOUR, the crew, Armour's nephew, and some additional friends, BARBOUR's shipmates included Navy Lt. E. E. DUVAL.

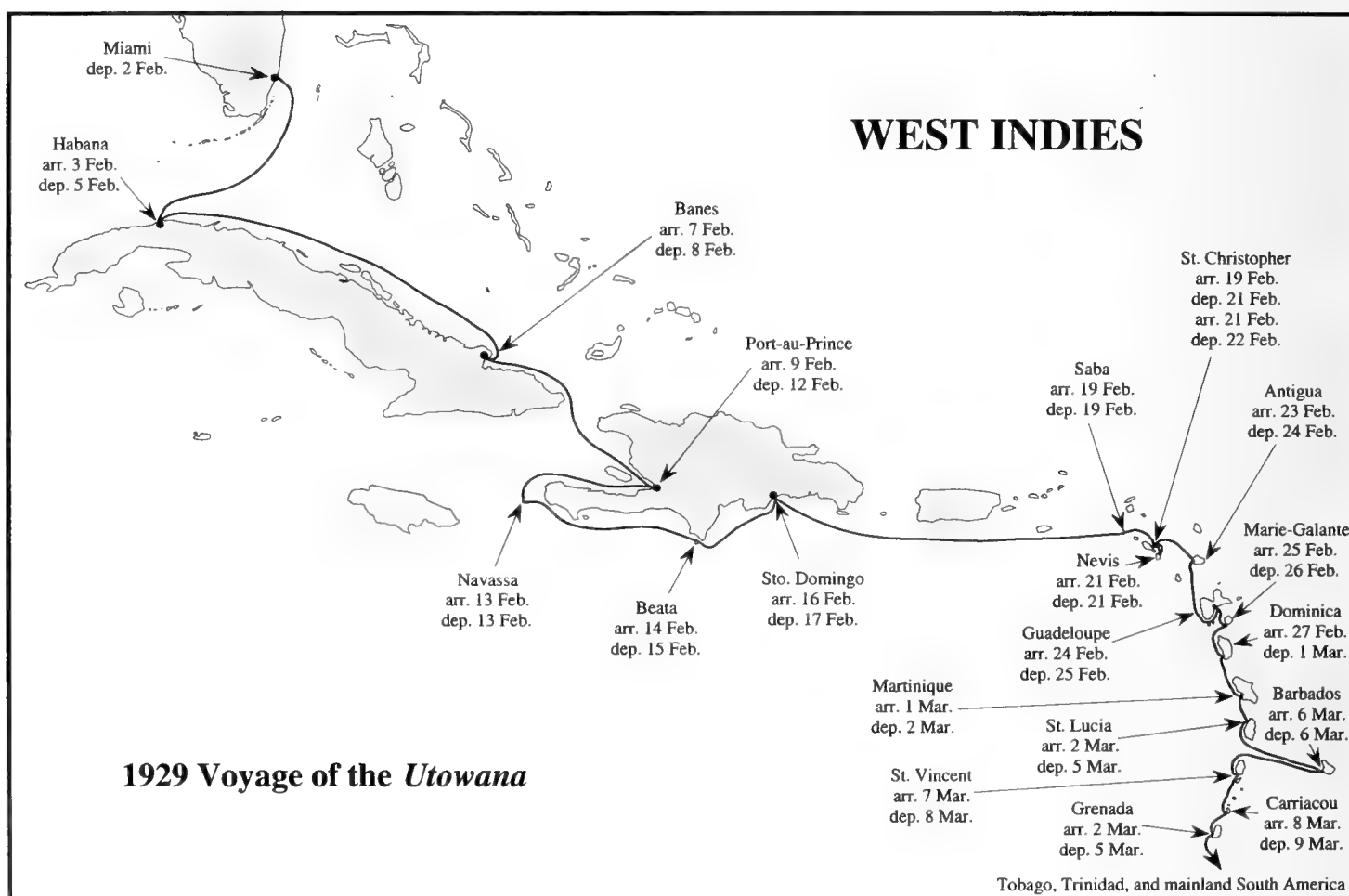


Fig. 4: Map of the route and itinerary of the 1929 *Utowana* West Indian voyage.

Five days were spent in Cuba before the *Utowana* proceeded to Hispaniola. Again a discrepancy exists between BARBOUR's (1945) account and that of the ARMOUR archives at the MCZ. According to BARBOUR, a landing at Navassa was attempted (and thwarted by

heavy seas) before going to Hispaniola, but the MCZ material states that the *Utowana* arrived in Port-au-Prince on 9 February, and Navassa on 13 February. In Port-au-Prince, BARBOUR, already enamored with the West Indies, was taken with the women going to mar-

ket, “. . . the impression that will stand out as long as I live will be the long lines of women, bearing incredible burdens on their heads, pad-padding along the dusty roads on their way to market. They came from unbelievable distances and look forward to much visiting and chaffering after reaching their destination”.

Two subsequent days, 14 and 15 February, were spent at Isla Beata, situated off the southwestern tip of the Bahama Peninsula in the Dominican Republic. Here BARBOUR collected *Cyclura cornuta* (Bonnaterre, 1789) and “. . . preserved several. I am glad we did, for observations made during the visit, and subsequent ones as well, forced the conclusion that they belong to a doomed race [see below: page 306]. No young individuals were to be found and tracks in the sand showed that feral cats, escaped from the camps of fishermen, who go to Beata to dry fish or catch turtles, were responsible” (BARBOUR 1945).

Following their sojourn on Hispaniola, the *Utowana* visited many ports in the Lesser Antilles (19 February–10 March). Despite not having previously collected on those islands, BARBOUR apparently did little collecting. His rationale was that the “. . . collections from the West Indies in the Museum of Comparative Zoology are extraordinarily rich and varied, so that in many localities there was nothing especially for me to do but see the sights. This always gave me the greatest possible enjoyment. Next to vigorous collecting in a new locality, nothing is so interesting to the naturalist as the opportunity to see those places from which he has studied material gathered by other collectors” (BARBOUR 1945). He was pleased, however, “to see the peculiar *Anolis* lizard [*Anolis saba-nus* Garman, 1887] of Saba in life [February 19] . . . I had sturdily held out for its distinctness on the basis of coloration, which I will confess fades considerably after preservation. The critter in life, however, fully justifies the assertion which I had made” (and which subsequent workers in the West Indies have supported).

On Marie Galante (25–26 February), an island in the Guadeloupean Archipelago, BARBOUR found *Anolis fer-reus* (Cope, 1864) “surprisingly abundant.. The types were in the Agassiz Museum and had been collected by Samuel GARMAN while he was in the West Indies on the Blake in 1879, with Alexander AGASSIZ. Our series of the specimens originally taken was somewhat depleted. A number of museums had sought examples of this most peculiar creature, which is naturally hard to get because Marie Galante is seldom visited. I took the opportunity to lay in a fresh supply” (BARBOUR 1945). BARBOUR found it “strange that so many of these little islands which at first sight appeared to be but recently separated from their larger neighbors should support so many extraordinarily distinct lizards. “The *Anolis* of Marie Galante is a truly beautiful lizard, and if there

were not other species which more or less intergrade with the general run of the species in this enormous genus, it might be set forth itself as being generically distinct” (BARBOUR 1943).

After departing the West Indies, the *Utowana* and BARBOUR headed for South and Central America. At Roatán in the Islas de la Bahía (Honduras), BARBOUR collected a series of an undescribed anole that he subsequently named *Anolis allisoni* Barbour, 1928 (now known also from Cuba), in honor of his host aboard the *Utowana*.

4.2. Voyage of 1931.

This voyage was largely devoted to working on the Central American mainland, but brief sojourns in the Bahamas, Cuba, and the Swan Islands provided some West Indian flavor. BARBOUR’s (1945) account of this voyage made no mention of herpetological collecting.

4.3. Voyage of 1933.

BARBOUR’s second voyage on the *Utowana* with a strong West Indian focus began from Nassau on 16 February. Besides BARBOUR, Armour, and crew, biologists David FAIRCHILD and James C. GREENWAY were aboard. This voyage visited six sites in the Bahamas (16–27 February), Haiti (28 February–4 March), Jamaica (5–11 March), Providencia (13–15 March), and San Andrés (15–16 March). After a stop in the Canal Zone (17–26 March), an ephemeral visit to Grand Cayman (29 March) preceded a sojourn on Cuba. According to BARBOUR (1945), “This was a wholly charming voyage. Most of the time the weather was ideal and as most of the localities we visited were remote and little known to naturalists, our booty was a rich one”. BARBOUR departed the *Utowana* at Cienfuegos, Cuba on 3 April, and remarked upon the conspicuous “. . . daily thanksgiving by my shamelessly worldly self for the delicious cuisine for which the yacht was famed. I am ashamed to say I began to gain weight badly during this voyage . . .”. BARBOUR’s (1945) account of this voyage makes almost no mention of collecting herpetological material, but instead referred to Nye’s Woodpecker on San Salvador, land shells on Fortune, Crooked, and Mariguana (= Mayaguana) islands, rodents on East Plana Cay, birds on San Andres, “bullhorn acacias swarming with stinging ants” on Providencia, and “. . . a day collecting land shells to good advantage” on Grand Cayman. Only on Mayaguana did he allude to collecting “. . . more new lizards . . .”.

4.4. Voyage of 1934 (Fig. 5)

BARBOUR’s last voyage on the *Utowana* commenced in Nassau from 1–7 February. James C. GREENWAY was again on board, as was his wife Helen. The first landfall of herpetological significance was Great Inagua on 25–27 February. GREENWAY swam from the yacht’s launch

to Sheep Cay, just off Great Inagua, where he collected a new boa (*Epicrates relicquus* Barbour & Shreve, 1935, now *E. chrysogaster relicquus*) and a new racer (*Alsophis vudii utowanae* Barbour & Shreve, 1935), “. . . which no doubt once occurred on Inagua itself. Now that island is so completely overrun with feral dogs and cats that the extermination of the two new species he [GREENWAY] found still to exist on the Cay is not really surprising” (BARBOUR 1945). In 1943, he had

written, “I suspect that these [*Epicrates* and *Alsophis*] once were abundant all over Inagua and that they have been extirpated by the introduced vermin. At any rate as far as I know no one ever found them on the large island and it has been visited by a number of naturalists” (BARBOUR 1943). Despite BARBOUR’s gloomy view of Inagua, both the boa and the racer subsequently were collected there (SCHWARTZ & THOMAS 1975).

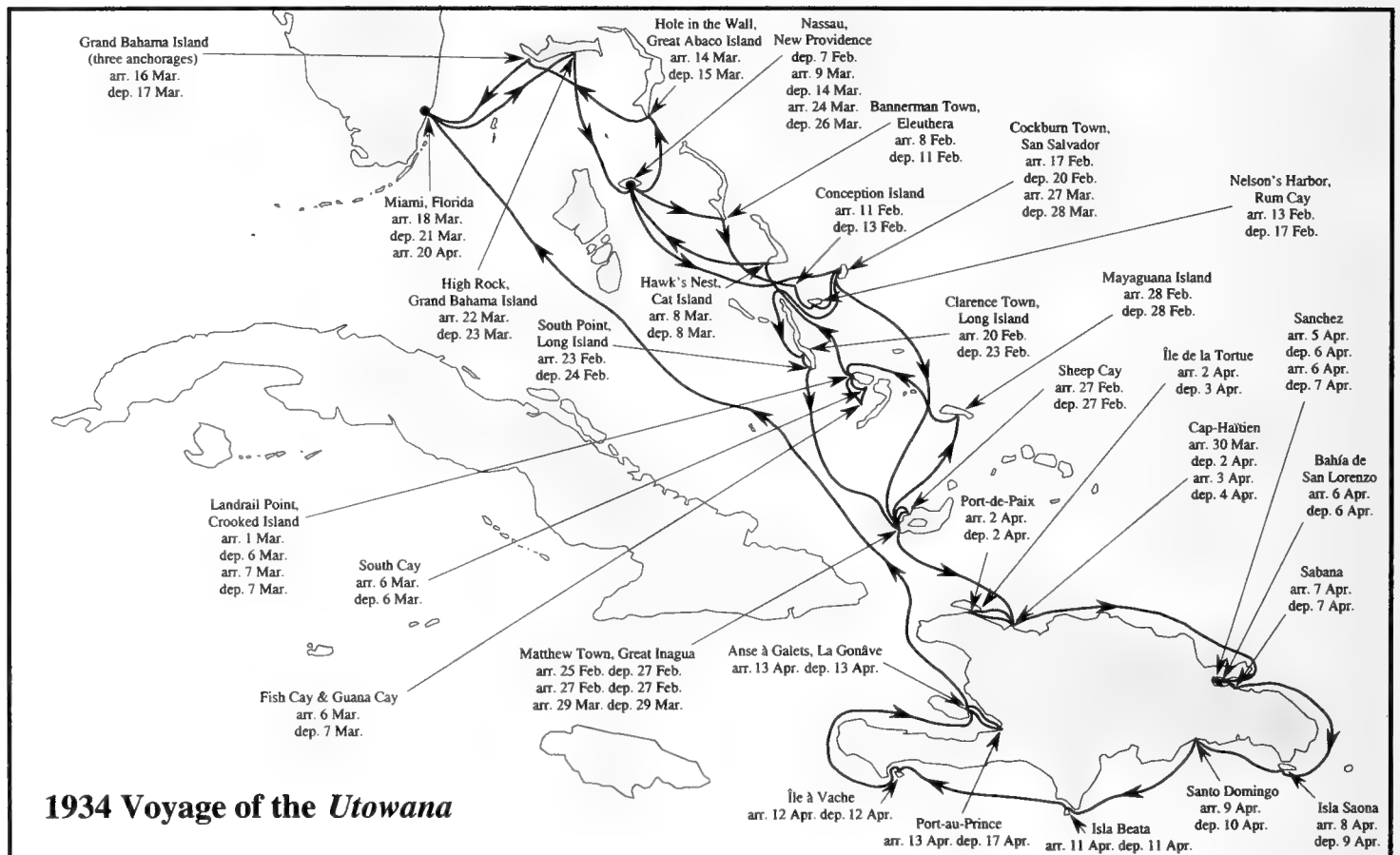


Fig. 5: Map of the route and itinerary of the 1934 *Utowana* West Indian voyage.

Apparently the locals on Mayaguana, Crooked Island, nearby South Cay, and Fish Cay (off Acklin’s Island) “turned out to be keen collectors, and we got enormous amounts of material. Birds, iguanas, and other lizards, butterflies, and land snails, fell to our ‘bow and spear’ in quantities” (BARBOUR 1945). Returning to Nassau on 9 March, the GREENWAYS, who, in BARBOUR’s (1945) words, were “. . . extremely efficient collectors”, departed the *Utowana*. ARMOUR and BARBOUR were then joined by Froelich RAINEY, an archaeologist from Yale’s Peabody Museum, BARBOUR’s wife Rosamond, and his daughters Julia and Louisa. “My daughters are not interested in collecting in any form and neither they nor their mother are really comfortable in hot weather, but in spite of all this, I know that the ensuing voyage remains for them a pleasant memory” (BARBOUR 1945). With the exception of a stop in Miami on 18–21 March, the *Utowana* remained in the Bahamas until 30 March,

revisiting several islands for the benefit of BARBOUR’s family.

After leaving the Bahamas, the yacht sailed south toward Hispaniola, stopping initially at Cap Haïtien (30 March). Subsequently, at Île de la Tortue (2 April), “. . . the people were most industrious collectors and we got an unbelievable number of snakes, several of which were new” (BARBOUR 1945). From there the expedition proceeded to Samana Bay (5 April) on the eastern coast of the Dominican Republic. BARBOUR waxed poetic about this site (“. . . an enchanting body of water, quite indescribable”), but made no mention of collecting. After Samana, the *Utowana* anchored at Isla Saona (8 April), off the southeastern coast of the Dominican Republic [although BARBOUR (1943) erroneously stated that it was “off the coast of Haiti”]. “It is a rather flat, uninteresting little island and I was not prepared for

what I found. I knew that there was a high degree of endemicity on all these islands around the [Hispaniolan] coast. I knew, also, that Saona had never been visited by anyone in search of reptiles, so I walked around the confines of a small garden patch, knowing that this was the sort of terrain where one might expect to find *Ameiva* lizards. Lizards of this genus have a way of splitting up, so novelties may be expected.

"I hunted a long time before I heard a noise in the dead leaves. *Ameiva* lizards are anteaters and scratch with their paws among the leaves, throwing them about in their search for the insects which may be below them. I approached the sound as stealthily as possible and could scarcely believe my eyes when I saw a perfectly typical *Ameiva*, and by the same token one utterly unlike any of which I had ever seen . . . It was lilac gray on the back, washed with fawn color on the head and turning to pale blue on the tail. A black band, beginning with the eyes, ran along the side of the body and the tail, which was azure blue beneath, while the undersurfaces of the body were glaucous blue, suffused anteriorly with cream color. The sides of the head were buff yellow. All in all, it was one of the most beautiful and strikingly colored reptiles which I have ever seen.

"I sent the specimen to Miss COCHRAN at the National Museum in Washington, . . . although I fairly itched to describe it myself. I realized it was new the second I saw it . . . and asked her if she would name it for my wife" (BARBOUR 1943). COCHRAN described *Ameiva rosamondae* Cochran, 1934 (now *A. taeniura rosamondae*; Fig. 6) in 1934, and noted that "Dr. BARBOUR saw but two individuals of this beautiful species. They were excessively shy and he secured the unique type with great difficulty on account of its being almost impossible to use a collecting gun in the very dense, thorny scrub".

After a brief stop in Santo Domingo, the *Utowana* proceeded to Isla Beata on 11 April. There BARBOUR (1945) "wanted to make another search to see if any but adult iguanas [*Cyclura cornuta*] could be found. We hunted for young individuals once more in vain and found the population of adults grown smaller". On 12 April the *Utowana* arrived at Île-à-Vache off Haiti's southern coast. "Here the natives again outdid themselves and the number of reptiles secured during the couple of days we spent in a pretty anchorage between Isle Vache and the mainland was most satisfying" (Barbour 1945). The departure from Île-à-Vache and arrival at Anse à Galets, Île de la Gonâve occurred on the next day. BARBOUR apparently left two buckets of alcohol with a local parish priest and then departed Gonâve the same day (13 April). After a sojourn in Port-au-Prince until 17 April, he returned to Gonâve and, upon arrival, ". . . found our two covered buckets of alcohol

full of lizards. We sat for awhile on the porch of the pitiful little rectory, conversing in our pretty poor French, and with difficulty reimbursed the priest for the money that he had dispensed among his flock for catching the lizards. We walked back down the hill, after a long and wonderful day which neither Rosamond nor I will ever forget. I then climbed the long gangway on board the *Utowana* for the last time. I left her in Miami on the 20th of April, 1934" (BARBOUR 1945).



Fig. 6: *Ameiva taeniura rosamondae* [Milwaukee Public Museum 18886] collected at Mano Juan, Isla Saona, Dominican Republic (photograph by Richard A. SAJDAK).

5. COLLECTING STRATEGY

The collecting strategy usually employed by BARBOUR during the *Utowana* expeditions has been criticized (e.g., CURTIS 1947), yet it was an extremely efficient means of accumulating long series of specimens of some species in short periods of time, and one that has been used to great advantage in the West Indies by many contemporary herpetologists. The technique was to establish "markets" at different ports. BARBOUR

(1946) described the protocol: "If the harbor where the *Utowana* came to anchor was uninhabited, there was nothing to do but scratch for ourselves . . . Many of these creatures [birds and lizards] were collected with a .22 rifle, the cartridges being loaded with dust shot. When, as was usually the case, we anchored off a village in the Bahamas or one of the islands about Haiti, we generally went ashore first to size up the population. You must remember that all people who met us for the first time were entirely convinced we were crazy. I always carried a sack of small coins, British or Haitian . . . These we would display freely and all and sundry would be informed that we would buy living creatures of the various groups of animals which we knew from long experience might reasonably be expected to be caught without doing the specimens too much damage. We would advise our helpers to roll stones over, and search under banana trash and driftwood, seeking out the little snakes and lizards that hide under such material.

"We carried cans, jars, and canvas sacks of various sizes to lend out as containers – and, I may add, the temptation to purloin these was often too great to withstand. Usually we picked out a youngster, either a boy or a bright young girl, who could head up the collectors. If they showed a willingness to scatter off into the brush and go to work right away [we would collect also] . . . If, however, . . . they simply persisted in standing about to stare, there was nothing to do but go back on the yacht . . . This, of course, was not what we most wanted to do, but the point was to get the largest amount of material in the shortest time possible.

... It is essential to buy everything which is brought to one by natives unless the quarry represents something which in the beginning you have said very definitely you did not want. If you do not do this, your [collectors] will think that you have not dealt fairly with them. They cannot tell perfect specimens from damaged specimens... When a laggard comes along with fifty additional specimens of some species you have found to be really common, the temptation is to say, 'No, I don't want any more.' To do this is a fatally bad practice.

It is well to pay two to three times the price originally offered for something which turns out to be really rare. Be careful, however, not to stress too much the searching for rarities when they are not reasonably easy to find. Discouragement often results . . ."

In Haiti, for example, BARBOUR (1943) explained, "We often had as many as a hundred people collecting for us. In this way, on the islands that were populated of course, it was possible to secure in a few days as much material as a single person could have gotten in a long stay, so that while we stopped at innumerable different localities during these voyages on the *Utowana* and never had very much time at one place, all around Haiti and the

Bahamas we got big collections. You can do this in Jamaica, but not in Cuba.

We stopped on one occasion at Isle Tortue. I went ashore in the morning and passed word around that we would be back in the latter part of the afternoon prepared to purchase what might be forthcoming, explaining what we wanted. I had a sack of Haitian five-cent pieces on board the yacht. We found that we got much better results from our collectors if we ourselves did not stay where they could watch us. It was so much more fun to stand and stare at strangers than it was to do anything else that the temptation was quite overwhelming. But if we went ashore in the morning and spread the news of what we were prepared to do, then disappeared on board and hauled up the gangway, by the middle of the afternoon we could go ashore and be overwhelmed by the rabble of men and women, boys and girls, with snakes and lizards dangling at the ends of dozens of little lassoes which they fashioned cunningly from shredded palm leaves". BARBOUR's daughter Louisa recalls going to Beata and Saona on "snake buying expeditions . . . We went in on the ship's 'port launch' which was shallow draughted enough for us to get close to the beach. Swarms of children immediately waded out – holding their shirts up almost over their heads, and obviously delighted at the prospect of being paid 1 cent a foot for any snake they brought out for us. We went back to the *Utowana* – had the usual absolutely delicious lunch – and then we returned to the beach. There were swarms of children – each clutching one or more sticks – to which were tied (with grass) a snake. My father of course was thrilled . . ." (in litt. to RWH; August 1999).

In the paper describing the material he obtained during the Bahamian portion of the 1934 voyage, BARBOUR elaborated on the market technique even more (BARBOUR & SHREVE 1935): "The repeated short visits to some of the Bahama Islands and La Gonave [Haiti] are accounted for by the fact that we knew of responsible persons at these points who were willing to take containers and distribute cash rewards for specimens off lists given them of forms especially desired. The Bahamian and Haitian natives are excellent observers and ingenious captors of lizards and the like. . . From every point of view this is the most fruitful, as well as the most economical method of collecting from a vessel".

This technique has been used very successfully by herpetologists working in the West Indies subsequent to BARBOUR, and it is used today. Mention of its effectiveness has been made in SCHWARTZ & HENDERSON (1991), DUELLMAN et al. (1993), and HENDERSON & POWELL (1999). One of us (RWH) was instructed in the most efficient methods for establishing reptile markets by Albert SCHWARTZ (1923–1992), the most prolific describer of West Indian frog and reptile taxa, and the

methods he described were virtually the same as those used by BARBOUR, especially stressing not staying in the immediate area after giving the locals instructions as to what animals were desired. In Haiti and the Dominican Republic, this method has produced dozens of vertebrate-eating snakes in a matter of hours (HENDERSON & POWELL 1999), and Schwartz was inundated with 955 *Typhlops pusillus* BARBOUR, 1914 in about 36 hours at a site in the Dominican Republic (SCHWARTZ & HENDERSON 1991). C. Rhea WARREN (in litt. and pers. comm.), collecting on behalf of SCHWARTZ, made four trips to Île de la Tortue between 1968 and 1971, 34–37 years after BARBOUR was there. A total of seven days was spent on Tortue during WARREN's four trips. The harvest consisted of 1,197 specimens of frogs and squamate reptiles, about half of which were products of markets. According to WARREN, the residents of Tortue would most often bring him those species that commanded the most money (snakes), and not necessarily those species that were more nondescript, were smaller and, therefore, more easily overlooked, but that would more likely prove to be new to science.

This technique, utilized effectively by BARBOUR and subsequent herpetologists, has today been appropriated by commercial collectors. High prices offered reinforce the already prevalent attitude of wildlife merely as a commodity to be exploited (POWELL 2003). Further, these recent developments complicate efforts by scientists seeking often vital assistance from local inhabitants by both driving up the price and causing responsible authorities, all too aware of the abuses, to hesitate when asked to issue scientific collecting permits to legitimate investigators (see also HEDGES & THOMAS 1991 and HEDGES 1999). At the time of the *Utowana* voyages, however, the threat of commercial exploitation was not yet a problem.

6. THE HERPETOLOGICAL LEGACY OF THE UTOWANA IN THE WEST INDIES

Underestimating BARBOUR's contributions to West Indian herpetology would be a disservice to BARBOUR and to his herpetological accomplishments. Two books focused on West Indian herpetology have appeared in recent years. That edited by POWELL & HENDERSON (1996b) featured 28 papers (each with a Literature Cited section) on a wide array of subjects, from history and biogeography to ecology and conservation, and nearly 30% of the papers cited one or more of BARBOUR's papers. The other volume (CROTHER 1999) had a single combined Literature Cited section, which included 21 papers by BARBOUR. Thus, nearly 60 years since the publication of his last technical paper dealing with the West Indian herpetofauna, his work still is read widely and cited routinely. Furthermore, as of this writing (November 2003), only Albert SCHWARTZ, E. D. COPE,

Richard THOMAS, S. Blair HEDGES, and Orlando GARRIDO have described more currently recognized species of West Indian frogs and reptiles (Table 1).

Tab. 1: The top ten describers (including co-descriptions) of currently recognized species of endemic West Indian frogs and reptiles, based on information in POWELL & HENDERSON (1996: Table 1; 1999; 2003).

Name (publication years)	An- urans	Turtles	Squa- mates	Total
A. SCHWARTZ (1957–1985)	44	0	43	87
E. D. COPE (1861–1895)	10	0	53	63
R. THOMAS (1965–)	10	0	42	52
S. B. HEDGES (1987–)	17	0	27	44
O. H. GARRIDO (1972–)	0	0	42	42
T. BARBOUR (1910–1942)	9	1	30	40
D. M. COCHRAN (1923–1942)	11	0	23	34
G. BIBRON (1836–1881)	3	0	29	32
A. M. C. DUMÉRIL (1836–1854)	3	0	26	29
B. SHREVE (1936–1968)	11	0	13	24

Conversely, WILLIAMS (1999) described BARBOUR as “a special mixture of the professional and the dilettante”. Based on his technical and popular writings, he did not seem to work terribly hard in the field or the lab. One gets the impression that once a project was initiated, he wanted to complete it as quickly as possible, and not necessarily as well as possible. WILLIAMS (1999) referred to him as the most conspicuous West Indian herpetologist of the first half of the 20th century, and he stated that “I use conspicuous in its invidious sense”. Benjamin SHREVE (1908–1985), a longtime colleague of Barbour's and co-author of several papers based on material collected during the *Utowana* expeditions, complained to WILLIAMS that he (SHREVE) “did the spade work, and BARBOUR did the florid introductions; Barbour was always the first author” (WILLIAMS 1999).

Based on BARBOUR's own accounts of his participation on the *Utowana* voyages, one gets the impression that he was concerned as much with his comfort as with the collecting of biological materials. During a stop in the Swan Islands in 1933, BARBOUR (1945) wrote that “I . . . put in my time shooting some white crowned pigeons for our larder. They were certainly most excellent to meet at table”. On the same voyage, in the Canal Zone, after quoting his daughter's reaction to eating *Iguana iguana* Linnaeus, 1758 for the first time, BARBOUR (1945) went on to say that, “This serves to show that we were nothing if not exploring gastronomically speaking. Allison and I had often enjoyed iguana stew before . . . It is as good as terrapin which it most resembles for all reptile meat tastes very good and all species are much alike in flavor”. The most blatant example of his con-

cern about the next main course followed immediately after his doomsday prediction regarding the demise of *Cyclura cornuta* on Isla Beata: "I may add that the fishing off the west coast of the island near our anchorage was splendid" (BARBOUR 1945).

The West Indian *Utowana* expeditions produced three "major" publications. Two were largely taxonomic (COCHRAN 1934; BARBOUR & SHREVE 1935) and the third (BARBOUR 1930b) was conservation oriented and fraught with misinformation (see below). The two taxonomic papers provided descriptions of only six currently recognized West Indian species (Table 2), a surprisingly low figure considering the number of new species that have been described subsequently from the Bahamas, Cuba, Hispaniola, and the Lesser Antilles. However, Doris M. COCHRAN (1898–1968), curator of herpetology at the National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), was in the process of writing "The Herpetology of Hispaniola" (1941), and BARBOUR generously turned the Hispaniolan material (17 frogs, 475 lizards, and 88 snakes) over to her. "It was most gratifying to find that when Dr. COCHRAN's paper appeared no less than one new genus and seven new species and subspecies had been found in this area which has been most intensively explored during the last decade" (BARBOUR & SHREVE 1935).

How can we explain the relative paucity of new species in BARBOUR's material? We believe that it can be attributed largely to the strategy of relying too extensively on reptile markets during ephemeral stops at islands, as opposed to making more prolonged visits involving more extensive explorations that would have generated many more opportunities to encounter the desired quarry firsthand. Of equal or greater importance as explanation for the dearth of new species was the fact that, by working from a boat, BARBOUR's markets were established at or near sea level. The herpetofauna at that low elevation had already been largely described, and the species-rich upland fauna on, for example, Hispaniola, was not sampled by BARBOUR's collectors. On the other hand, as one considers the itinerary of the *Utowana* in, for example, 1934 (the voyage BARBOUR considered the most productive; BARBOUR & SHREVE 1935), the number of ports that were visited, and the abbreviated stay at each of them (Figs. 4 and 5), the establishment of sea level markets may have been the only option for efficiently sampling the herpetofauna.

BARBOUR may nevertheless be faulted for sometimes using the market technique to the evident exclusion of personal encounters with the West Indian fauna. Much is to be said for seeing a creature in its natural surroundings and, if possible, spending some time observing it. Richard THOMAS (1996), speaking of Albert SCHWARTZ, noted that, "... the most important thing I

learned from Al was the importance of having first-hand knowledge of animals on which you work, including the habits, color in life, habitats, and physiography of the areas they inhabit" and that the "insight from this knowledge is extremely important for the resolution of taxonomic problems".

BARBOUR has been criticized for his obvious lack of hands-on field experience with particular species, subsequently declaring them rare or even on the brink of extinction without adequate, and certainly not personally acquired, evidence. For example, he considered the arboreal Hispaniolan colubrid *Uromacer catesbyi* (Schlegel, 1837) a "widespread but rather rare species" (BARBOUR 1930a, 1935, 1937). CURTIS (1947), correctly noting that *U. catesbyi* is both widespread and common, chastised BARBOUR explicitly for his collecting (or accumulating) techniques. Similarly, BARBOUR (1930a, 1935, 1937) stated that the boid *Epicrates striatus* (Fischer, 1856) on Hispaniola "seems to be really uncommon". Again, CURTIS (1947) indicated correctly that in many lowland areas, *E. striatus* is extremely common. CURTIS proceeded to explain that, "Many blacks here [Haiti] keep snakes in captivity, but seldom show them to strangers". Our work on Hispaniola over the past 25 years (1979–present) indicates that *E. striatus* and *U. catesbyi* remain widespread and common on the island.

BARBOUR (1945) several times discussed the status of *Cyclura cornuta* on Isla Beata, lamenting the paucity of juveniles, and forecasting the demise of the species on that island. RWH visited Isla Beata in 1988, nearly 60 years after BARBOUR's first visit. *Cyclura cornuta* was still extant on the island, and Dominican naval personnel stationed there informed him that the large colubrid snake *Alsophis anomalus* (Peters, 1863) preys on hatching iguanas as they emerge from nests on the beach. POWELL et al. (2000) went so far as to suggest that the population of *C. cornuta* on Isla Beata may be at or near pre-Columbian numbers.

BARBOUR (1930c) determined that the endemic Barbadian lizard *Anolis extremus* Garman, 1888, was "almost if not quite extinct". LAZELL (1972), noting that the species "is infradispersed, utterly ubiquitous, and exceedingly abundant all over Barbados", commented on BARBOUR's observation: "... that remark must certainly stand as one of the great verbal monuments of all time, but whether to a lizard's incredible fecundity, or a man's incredible myopia, I cannot be sure". In each of his three lists of Antillean amphibians and reptiles, BARBOUR (1930a, 1935, 1937) doubted that the endemic tree boa *Corallus cookii* Gray, 1842 still survived on St. Vincent, but efforts by RWH to collect the species on St. Vincent a half century later indicated that these snakes were widespread and locally abundant

Tab. 2: West Indian taxa the descriptions of which were based on specimens collected during the *Utowana* expeditions.

Taxon (current name)	Year of Expedition	Original Description	Patronym for
<i>Eleutherodactylus audanti</i> (unchanged)	1934	COCHRAN (1934)	André AUDANT
<i>Ctenosaura similis multipunctata</i> (<i>Ctenosaura similis</i>)	1933	BARBOUR & SHREVE (1934)	
<i>Audantia armouri</i> (<i>Anolis armouri</i>)	1934	COCHRAN (1934)	Allison V. ARMOUR
<i>Anolis allisoni</i> (unchanged)	1928	BARBOUR (1928)	Allison V. ARMOUR
<i>Anolis dominicensis juliae</i> (<i>Anolis distichus juliae</i>)	1934	COCHRAN (1934)	Julia BARBOUR
<i>Anolis fairchildi</i> (unchanged)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	David FAIRCHILD
<i>Anolis leucophaeus sularum</i> (<i>Anolis scriptus sularum</i>)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	
<i>Anolis smaragdinus</i> (unchanged)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	
<i>Ameiva chrysolema woodi</i> (unchanged)	1934	COCHRAN (1934)	Corey F. WOOD
<i>Ameiva rosamondae</i> (<i>Ameiva taeniura rosamondae</i>)	1934	COCHRAN (1934)	Rosamond BARBOUR
<i>Leiocephalus carinatus armouri</i> (unchanged)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	Allison V. ARMOUR
<i>Leiocephalus carinatus helenae</i> (<i>Leiocephalus punctatus</i>)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	Helen GREENWAY
<i>Leiocephalus carinatus picinus</i> (<i>Leiocephalus punctatus</i>)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	
<i>Leiocephalus greenwayi</i> (unchanged)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	James C. GREENWAY, Jr.
<i>Leiocephalus loxogrammus parnelli</i> (unchanged)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	Rev. Denis PARNELL
<i>Leiocephalus personatus louisae</i> (<i>Leiocephalus lunatus louisae</i>)	1934	COCHRAN (1934)	Louisa BARBOUR
<i>Epicrates reliquus</i> (<i>Epicrates chrysogaster reliquus</i>)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	
<i>Alsophis vudii aterrimus</i> (unchanged)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	
<i>Alsophis vudii raineyi</i> (unchanged)	1934	BARBOUR & SHREVE (1935)	Froelich RAINEY
<i>Alsophis vudii utowanae</i> (unchanged)	1934	BARBOUR & SHREVE, (1935)	the yacht, <i>Utowana</i>
<i>Dromicus parvifrons rosamondae</i> (<i>Antillophis parvifrons rosamondae</i>)	1934	COCHRAN (1934)	Rosamond BARBOUR

(HENDERSON 1998; 2002). In addition to his checklists, BARBOUR (1930b) produced a paper specifically describing faunistic changes in the Lesser Antilles. Despite the fact that he stated that “. . . these notes are based on as wide a personal acquaintance as is ever likely to fall to the good fortune of a single person”, the paper is remarkably misleading about a great many taxa. A species-by-species account of his three lists and the

faunistic paper would add many more examples of BARBOUR's misinformation regarding the rarity or abundance of specific amphibians and reptiles.

Considering the potential for what could have been accomplished by BARBOUR and his companions on the *Utowana* voyages, especially given the time of the expeditions and their itineraries, the results were disap-

pointing. With more time devoted to firsthand collecting, BARBOUR undoubtedly would have left the islands (especially those associated with Hispaniola) with a great many more new species, and a much more accurate perspective on the status of reptilian populations on each of the islands. The *Utowana* collections remain, nevertheless, extremely valuable. They contain long series of some species and therefore are useful in documenting geographic variation and acquiring ecological data (e.g., dietary analyses, reproductive biology).

Like EKMAN, BARBOUR returned from his trips with large numbers of specimens. Unlike EKMAN, however, he did not come to know the area in detail and, in fact, was occasionally guilty of drawing faulty conclusions about the natural history and relative abundance of species he never personally encountered in the field. Also unlike EKMAN, he did not die an untimely death as a consequence of his time in the West Indies. Instead, BARBOUR wisely may have taken advantage of a unique opportunity to explore relatively risk-free a but poorly known region of the world in a time before adequate, much less safe housing, ready access to healthy water, and modes of reliable land transportation were available. Consequently, detractors of BARBOUR's methods should pause before rendering their criticisms. His many contributions to West Indian herpetology are undeniable.

Acknowledgements. We have incurred many debts of gratitude during the preparation of this paper. Judith Turner, Head Librarian at the Milwaukee Public Museum, promptly filled many interlibrary loan requests. Robert Young and Dana Fisher of the Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Harvard University) provided critical archival documents. Similarly, Patrice Donoghue, Reference Archivist at Harvard University Archives, was very helpful. Breck Bartholomew and José Rosado supplied important pieces of literature. Blair Hedges offered a valuable suggestion to improve our analysis of Barbour's collecting strategy. C. Rhea Warren provided some insights on reptile markets in Haiti and the Bahamas. Kraig Adler was, as always, a source of useful information. He graciously provided a constructive review of an earlier version of this paper, in addition to a wonderful photograph of Barbour. We especially thank Louisa B. Parker, Thomas Barbour's daughter, and a member of the 1934 *Utowana* expedition. Via letter and telephone, Mrs. Parker graciously and enthusiastically shared 65-year-old memories of her father, Allison Armour, and the *Utowana*.

LITERATURE

- ANONYMOUS. (1933): Ports visited by "Yacht *Utowana*" from Oct. 27th [1932] to Apr. 16th 1933. Document in Ernst Mayr Library, Museum of Comparative Zoology (Harvard University), Cambridge, Massachusetts. [call no. bMu 100.50.3]
- ANONYMOUS. (1941): Allison V. Armour, noted yachtsman. *New York Times*, 8 March: 16.
- BARBOUR, T. (1930a): A list of Antillean reptiles and amphibians. *Zoologica (N.Y.)* **11**: 61–116.
- BARBOUR, T. (1930b): Some faunistic changes in the Lesser Antilles. *Proceedings of the New England Zoölogy Club* **11**: 73–85.
- BARBOUR, T. (1930c): The anoles. I. The forms known to occur on some neotropical islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College* **70**:105–144.
- BARBOUR, T. (1935): A second list of Antillean reptiles and amphibians. *Zoologica (N.Y.)* **19**: 77–141.
- BARBOUR, T. (1937): Third list of Antillean reptiles and amphibians. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College* **82**: 77–166.
- BARBOUR, T. (1943): *Naturalist at Large*. Atlantic, Little, Brown & Company, Boston, Massachusetts. Frontispiece, xii + 314 pp., 22 pls.
- BARBOUR, T. (1945): Allison Armour and the *Utowana*. Privately printed, Cambridge, Massachusetts. 65 pp., 4 pls.
- BARBOUR, T. (1946): *A Naturalist's Scrapbook*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. frontispiece, x + 218 pp.
- BARBOUR, T. & SHREVE, B. (1934): A new race of rock iguana. *Occasional Papers of the Boston Society of Natural History* **8**: 197–198.
- BARBOUR, T. & SHREVE, B. (1935): Concerning some Bahamian reptiles, with notes on the fauna. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* **40**: 347–366.
- BARBOUR, T. & SHREVE, B. (1937): *Novitates Cubanae*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College* **80**: 377–387.
- BIGELOW, H. B. (1952): Thomas Barbour 1884–1946. *U. S. National Academy Biographical Memoir* **27**: 13–45.
- COCHRAN, D. M. (1934): Herpetological collections made in Hispaniola by the *Utowana* Expedition, 1934. *Occasional Papers of the Boston Society of Natural History* **8**: 163–188.
- CROTHER, B. I. (ed.). (1999): *Caribbean Amphibians and Reptiles*. Academic Press, San Diego, California.
- CURTISS, A. (1947): Prevalence of snakes in Haiti. *Herpetologica* **3**: 224.
- DUELLMAN, W. E., THOMAS, R. & HENDERSON, R. W. (1993): Albert Schwartz 13 Sept. 1923–18 Oct. 1992. *Copeia* **1993**: 927–932.
- DUNN, E. R. (1946): Thomas Barbour 1884–1946. *Copeia* **1946**: 1–3.
- EYERDAM, W. J. (1954): With Dr. Eric Ekman in southern Haiti, in the summer of 1927. *Field & Laboratory* **22**: 85–106.
- FAIRCHILD, D. (1930): Exploring for plants. From Notes of the Allison Armour expeditions for the United States Department of Agriculture, 1925, 1926, and 1927. Macmillan Company, New York. frontispiece, xx + [1] + 591 pp., 1 pl.
- GARMAN, S. (1887): On West Indian reptiles in the Museum of Comparative Zoölogy, at Cambridge, Mass. *Proceedings of the American Philosophical Society* **1887**: 278–286.
- HEDGES, S. B. (1996): The origin of West Indian amphibians and reptiles. Pp. 95–128 in: POWELL, R. & HENDERSON, R. W. (eds.) *Contributions to West Indian Herpetology: A Tribute to Albert Schwartz*. Society for

- the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology, Vol. 12, Ithaca, New York.
- HEDGES, S. B. (1999): Distribution patterns of amphibians in the West Indies. Pp. 211–254 in: DUELLMAN, W. E. (ed.) Patterns of Distributions of Amphibians: A Global Perspective. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- HEDGES, S. B. & THOMAS, R. (1991): The importance of systematic research in the conservation of amphibian and reptile populations. Pp. 56–61 in: MORENO, J. A. (ed.), Status y Distribución de los Reptiles y Anfibios de la Región de Puerto Rico. Departamento de Recursos Naturales de Puerto Rico, Publicación Científica Miscelánea 1:1–67.
- HENDERSON, R. W. (1998): Back to the future: tree boas, collections, and history. *Lore* (Milwaukee Public Museum) 48(1): 4–11.
- HENDERSON, R. W. (2002): Neotropical Treeboas: Natural History of the *Corallus hortulanus* Complex. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida. 197 pp.
- HENDERSON, R. W. & POWELL, R. (1999): West Indian herpetoecology. Pp. 223–268 in: B. I. CROTHER (ed.), Caribbean Amphibians and Reptiles. Academic Press, San Diego, California.
- HENDERSON, R. W. & POWELL, R. (2003): Introduction. Pp. 3–8 in: HENDERSON, R. W. & POWELL R. (eds.) Islands and the Sea: Essays on Herpetological Exploration in the West Indies. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology, Vol. 20, Ithaca, New York.
- JORDAN, D. S. & BARBOUR, T. (1928): Samuel Garman – 1843–1927. *Science* 67: 232–233.
- LAZELL, J. D. (1972): The anoles (Sauria, Iguanidae) of the Lesser Antilles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 143: 1–115.
- LOVERIDGE, A. (1946): Thomas Barbour–Herpetologist. *Herpetologica* 3: 33–39.
- MAJOR, R. H. (transl. and ed.). (1870): *Select Letters of Columbus*. Hakluyt Society, London. xc + 240 pp.
- MORISON, S. E. (1963): *Journals and Other Documents on the Life and Voyages of Christopher Columbus*. Heritage Press, New York. Frontispiece, xvi + 417 + [ii] pp.
- OLSON, S. L., PREGILL, G. K., & HILGARTNER, W. B. (1990): Studies on fossil and extant vertebrates from San Salvador (Watling's) Island, Bahamas. *Smithsonian Contributions in Zoology* (508): 1–13.
- POWELL, R. (2003): As good as it gets. Pp. 169–183 in: HENDERSON, R. W. & POWELL R. (eds.) Islands and the Sea: Essays on Herpetological Exploration in the West Indies. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology, Vol. 20, Ithaca, New York.
- POWELL, R. & HENDERSON, R. W. (1996a): A brief history of West Indian herpetology. Pp. 29–50 in: POWELL, R. & HENDERSON, R. W. (eds.) Contributions to West Indian Herpetology: A Tribute to Albert Schwartz. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology, Vol. 12, Ithaca, New York.
- POWELL, R. & HENDERSON, R. W. (eds.) (1996b): Contributions to West Indian Herpetology: A Tribute to Albert Schwartz. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York. frontispiece, 457 pp.
- POWELL, R. & HENDERSON, R. W. (1999): Addenda to the checklist of West Indian amphibians and reptiles. *Herpetological Review* 30: 137–139.
- POWELL, R. & HENDERSON, R. W. (2003a): A second set of addenda to the checklist of West Indian amphibians and reptiles. *Herpetological Review* 34: 341–345.
- POWELL, R. & HENDERSON, R. W. (2003b): Some historical perspectives. Pp. 9–20 in: HENDERSON, R. W. & POWELL R. (eds.) Islands and the Sea: Essays on Herpetological Exploration in the West Indies. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology, Vol. 20, Ithaca, New York.
- POWELL, R., OTTENWALDER, J. A., INCHÁUSTEGUI, S. J., HENDERSON, R. W. & GLOR, R. E. (2000): Amphibians and reptiles of the Dominican Republic: species of special concern. *Oryx* 34: 118–128.
- SCHWARTZ, A. & HENDERSON, R. W. (1991): Amphibians and Reptiles of the West Indies: Descriptions, Distributions, and Natural History. University of Florida Press, Gainesville. frontispiece, xvi + 720 pp.
- SCHWARTZ, A. & THOMAS, R. (1975): A check-list of West Indian amphibians and reptiles. *Carnegie Museum of Natural History, Special Publication* (1): 1–216.
- STOUDEMIRE, S. A. (transl. and ed.). (1959): *Natural History of the West Indies*, by Gonzalo F. de OVIEDO. University of North Carolina Press, Chapel Hill. 140 pp.
- THOMAS, R. (1996): Recollections of Albert Schwartz. Pp. 16–18 in: POWELL, R. & HENDERSON, R. W. (eds.) Contributions to West Indian Herpetology: A Tribute to Albert SCHWARTZ. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology, Vol. 12, Ithaca, New York.
- WILLIAMS, E. E. (1999): Over 300 years of collecting in the Caribbean. Pp. 1–30 in: CROTHER, B. I. (ed.), Caribbean Amphibians and Reptiles. Academic Press, San Diego, California.

Authors' addresses: Robert W. HENDERSON, Section of Vertebrate Zoology, Milwaukee Public Museum, Milwaukee, Wisconsin 53233-1478, USA. E-mail: rh@mpm.edu; Prof. Dr. Robert POWELL, Department of Biology, Avila University, Kansas City, Missouri 64145-1698, USA.

The History of Herpetological Exploration in Mexico

Oscar A. FLORES-VILLELA¹⁾, Hobart M. SMITH²⁾ and David CHISZAR³⁾

¹⁾ Museo de Zoología, UNAM, México D.F., México

²⁾ Dept. of EPO Biology, University of Colorado, Boulder, Colorado, USA

³⁾ Department of Psychology, University of Colorado, Boulder, Colorado, USA

Abstract. The earliest recorded exploration of the herpetofauna of Mexico was that of Francisco HERNÁNDEZ, 1570–1577. No specimens are known to have been collected; his accounts, published in 1648, were strictly descriptive and pictorial, few are reliably identifiable. Two centuries later, 1788–1803, the much less publicized but botanically more important SÈSSÉ & MOCIÑO expedition from Spain secured incidentally a small amount of herpetological material, although none of it was reported. The earliest preserved collections were made by Ferdinand DEPPE in 1824–1825. Numerous scattered collections were made in subsequent decades, all shipped to foreign countries for study. Not until Alfredo DUGÈS started a collection at the University of Guanajuato in 1853–1910 was there much of an effort to develop domestic resources for herpetological study. Most work remained in foreign hands even then and well into the 20th century, but it was scattered and sporadic until 1892–1906, when NELSON and GOLDMAN initiated the most thoroughly organized, protracted survey of the country ever undertaken up to that time. GADOW followed with moderately extensive collections in 1902 and 1904. Between the 1930s and 1960s there was an explosion of foreign collecting in Mexico, reaching such magnitude that federal levies and permits were exacted to stem the flow. These actions were highly successful, and as a result relatively little foreign collecting now takes place. On the contrary, domestic activity has greatly increased. The approximate state of knowledge of the herpetofauna of each state is briefly reviewed. The limits of herpetozoan diversity and distribution in Mexico are not closely approached, however, even after five centuries of study, and will continue to attract attention for decades yet to come.

Key words. History of herpetology, scientific collections, museums.

1. INTRODUCTION

Nomenclaturally, knowledge of the amphibians and reptiles of Mexico began in 1758, when the 10th edition of LINNAEUS' *Systema Naturae* appeared. It was a very tentative start, because only one of the species treated by LINNAEUS in that work was explicitly from Mexico: a horned lizard, now *Phrynosoma orbiculare* (LINNAEUS, 1758), based in part on HERNÁNDEZ (1648). Even that species was made known through earlier descriptions, not from a preserved specimen.

2. THE ROOTS OF MEXICAN HERPETOLOGY

The first phase in the evolution of knowledge of the Mexican herpetofauna included representation of species or animal parts, like skins, claws, skulls and other hard parts. Public or private exhibits of exotic animals also began early, undoubtedly long preceding the growth of faunistic knowledge, by preservation of entire bodies, either stuffed or fluid-preserved. Even when preservation became feasible, the purpose was essentially to provide a sample of one or very few examples of each species. Intraspecific variation was, after all, a rudimentary or completely elusive concept in the early days of systematics, as species were regarded as essentially invariant (the "typological" species, or MAYR's [e.g., 1982]) "essentialistic" species), and anything dif-

ferent was regarded as a different species, again unworthy of large series.

Representative collections, built to document taxonomic diversity, not variability, were the rule as the study of nature began to advance, and they were the domain of the wealthy in much of the civilized world, mostly Europe. Private collections abounded and were the source of much published information. Unfortunately their longevity was not assured, and many were lost, but some others migrated into public institutions where perpetuity was more successfully pursued.

Reference collections, based on sufficient series to document variation, did not come into existence for Mexican herpetozoans (a collective term for amphibians and reptiles) for about a hundred and fifty years after the first name was proposed for one in 1758 by LINNAEUS. It took many years before it became generally apparent that species could be understood only as populations, not as individuals. With that understanding came the realization that knowing a species requires sizeable samples instead of one or two individuals, and with that realization came more intensive collecting than ever before.

The ground work for the study of Mexican herpetology was laid well before CORTEZ arrived in what is now the state of Veracruz in 1519. At least the Aztecs in the vi-

cinity of present Mexico City maintained one or more zoos in which reptiles and other animals from different parts of Mexico were exhibited (MARTÍN DEL CAMPO 1943, 1946a, 1946b, 1979, 1984; FLORES-VILLELA 1993a), and very likely similar exhibits were maintained by other Indian nations in Yucatán, Central America and elsewhere, although definitive evidence is lacking. Certainly there was a vast accumulation of superstition, legend, and knowledge of the native fauna by that time, as recorded in the great codices that were written and passed on to following generations by the several clerics who accompanied the Spanish conquerors (MARTÍN DEL CAMPO 1936b, 1938, 1941; FLORES-VILLELA 1993a). Snakes were especially frequently represented in adornment of temples, and were a very important foundation for extrapolation of a wide variety of religious, architectural and cosmic concepts (DÍAZ-BOLIO 1965; GUTIÉRREZ-SOLANA 1987).

3. EARLY SCIENTIFIC REPORTS

3.1. Francisco HERNÁNDEZ

Within historical times, the first notable contribution in the second phase of herpetoexploration in Mexico was that of the famed Francisco HERNÁNDEZ (1517–1587), a Spanish explorer naturalist who traveled in Mexico in 1570–1577. No herpetological specimens from those travels, if indeed any were collected, are extant, but in his great 1648 book on the natural history of Mexico he recorded 71 different species of amphibians and reptiles, of which nine were amphibians and 59 reptiles; three are totally unidentifiable, and some of the recognized species are uncertain (SMITH 1970, 1985, 1999; FLORES-VILLELA 1993a).

For his time, HERNÁNDEZ' travels were amazingly extensive, as far north as Guanajuato and Hidalgo, as far south as the coast in Oaxaca and Guerrero, eastward to Veracruz, and westward as far as Jiquilpan, near Lake Chapala, Jalisco-Michoacán. A modern interpretation of his works is in Comisión Editora de las Obras de Francisco HERNÁNDEZ (1985). His routes (Fig. 1) are depicted in a large scale map in SOMOLINOS-D'ARDOIS (1960). Not only must travel have been very rigorous at that time, but he left for Mexico when he was 53 years old – not a resilient youth. Writing assiduously as he traveled, he accumulated so much material so rapidly that he settled down in Mexico City in 1576 to finish his work and to earn his livelihood in the practice of medicine, since King PHILIP was unable to continue regular support. By September 1577 he had finished 16 folio volumes, written first in Latin, then translated into Spanish, and ultimately into the native Nahuatl. Immediately thereafter he left for Spain with the manuscript, compiling on board ship a publication budget including

notes for color illustrations. Arriving in Madrid, the manuscript was received gratefully and placed in the royal library where it remained without funds for publication. HERNÁNDEZ died 28 January 1587 without seeing his great work published. It was 1648 before the work was finally published, but in a severely abridged form. The original was destroyed in a fire in 1671.

Although of great interest historically, HERNÁNDEZ' (1648) work has had little effect upon modern herpetology, except perhaps for its indications of the origins of local folklore, much of which still persists. A conversion of Nahuatl names to possible current scientific names appeared in DUGÈS (1889) and SMITH (1970, 1985, 1999). Only one species name, *Phrynosoma orbiculare*, has been based at least in part on HERNÁNDEZ (1648).

3.2. The SESSÉ and MOCIÑO Expedition

Throughout the next several decades little new material from Mexico reached the hands of zoologists. References to Mexican species continued mostly to allude to the meager materials already available, with small additions periodically, like the axolotl in 1798. There was, however, a very important, although little noted in herpetological circles, second scientific expedition to “New Spain”, authorized in 1786 by King CARLOS III of Spain. Officially known as The Royal Botanical Expedition, but commonly referred to as the SESSÉ and MOCIÑO Expedition, it was active from 1788–1803. During that time members of the expedition collected very widely – in Central America, the West Indies, and as far north as Nootka Island in Vancouver, Canada, but most intensively in Mexico, including both coasts and Baja California (BELTRÁN 1968). Much botanical material was collected, and some zoological specimens, but none of the latter have survived to the present. What remains are huge numbers of paintings of mostly plants, but including some 200 of animals. Seven of the animal paintings depict amphibians and reptiles, and six of those are of Mexican species (MCCOY & FLORES-VILLELA 1985, 1988). The zoologist of the expedition was José Longinos MARTÍNEZ, who is credited with establishing museum collections in Guatemala City and Mexico City, although the material in the latter museum did not survive (BELTRÁN 1968).

4. THE POST-LINNEAN ERA TO 1900

LINNAEUS' *Systema Naturae* editions of 1758 and 1766, updated by GMELIN in 1789, engendered tremendous interest worldwide in discovery of new species (ADLER 1979). Collectors roamed far and wide, for their own benefit or that of their benefactors, in their eager searches for bizarre novelties. Thus the independence of Mexico, achieved in 1821, opened the door as

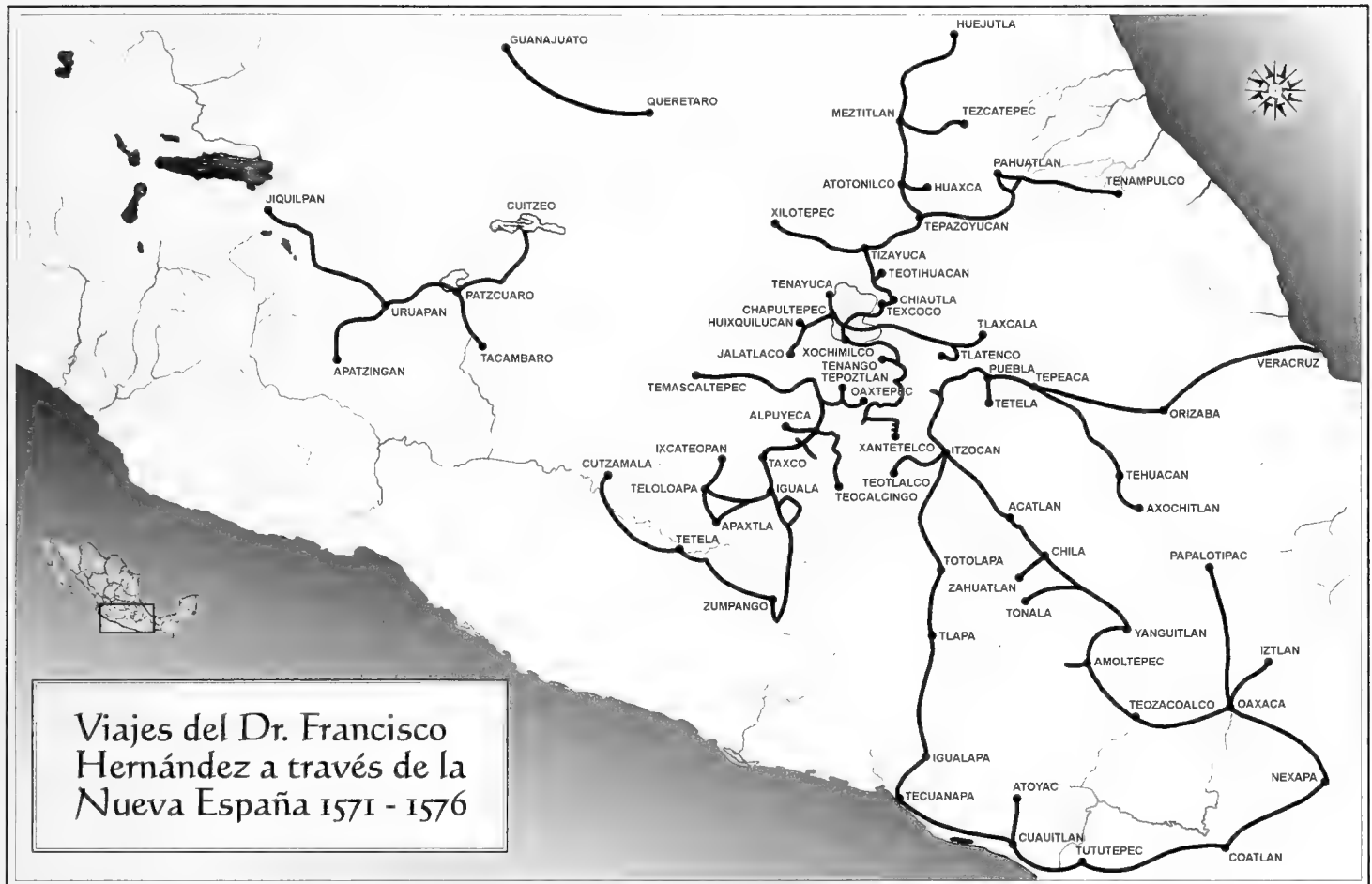


Fig. 1: The travels in Mexico of Francisco HERNÁNDEZ, 1570–1577. Redrawn from SOMOLINOS-D'ARDOIS (1960).

never before for collectors of any nationality to travel there, and send home whatever they could find.

4.1. Ferdinand DEPPE

The first significant collections from Mexico thereafter that found their way into permanent museums and thus persisted to the present time were obtained by two German collectors – Ferdinand DEPPE and Christian Julius Wilhelm SCHIEDE. DEPPE (1794–1861) was an intelligent and energetic young man employed in the Royal Gardens, but with a long, intimate connection to the Zoological Museum of Berlin University. He was thus recommended as the naturalist to accompany a wealthy nobleman, Count VON SACK, to Mexico to collect various organisms. He spent three years preparing himself for the job, learning English and Spanish and developing skills preparing mammals, birds, amphibians and reptiles. His emphasis was to be on birds above all other animals, although he preserved considerable numbers of reptiles, ultimately forming the basis for WIEGMANN's *Herpetologia Mexicana* (1834). The party left Berlin in August, 1824, and arrived in Alvarado, Veracruz, in mid-December, after delays and change of ships in London and Jamaica.

According to STRESEMANN (1954), DEPPE's itinerary was as follows. From 25 December 1824 to January 1825, he traveled from Alvarado to the swamps and lagunas near Tlacotalpan, Veracruz, and later in January 1825 he visited Xalapa, followed by a trip to Mexico City in February. In April he went from Mexico City to Temascaltepec, Estado de México, where he returned occasionally to the home of the son of William BULLOCK, a mining magnate. The son was a frequent companion on DEPPE's field trips. DEPPE returned to Mexico City on 10 May, remaining in that vicinity the rest of the month, during which he parted company with Count VON SACK.

In June and July 1825 DEPPE visited El Chico, Hidalgo, and Toluca, Estado de México. In the latter area he climbed the nearby Volcán Nevado de Toluca and visited Tlalpaxahua and Cimapan. On 26 August he started a long trip to Tehuantepec, taking the route through Puebla and Tehuacán, and reaching Ciudad Oaxaca on 6 September. Much time was spent in that vicinity, climbing the mountain range near the city and collecting at "Uchilacqua", and Villa Alta. He continued on his route on 22 October, reaching Tehuantepec on 28 October via San Bartolo. Early in November he proceeded to the Pacific at San Mateo and Santa María del Mar (= San

Mateo de Mar?). By 22 November he was back in Ciudad Oaxaca.

DEPPE left Oaxaca on 6 December 1825 to take a very difficult route through Valle Real direct to Alvarado, Veracruz (a route that has been exceptionally productive with respect to herpetozoans in recent decades), arriving on 22 December. He likewise had found Valle Real fruitful, and spent several weeks there beginning in early January, returning to Alvarado in March. From there he went to Ciudad Veracruz, and after a short stay left for Mexico City at the end of March. He collected mostly in that vicinity until July 16, with trips to El Chico and "Ixmiquitepec" (Ixmiquilpan?).

On 17 July 1826 DEPPE left for Rincón de Temascaltepec, from which he radiated out in various directions, to Tenancingo, Sacualpán, Real de Arriba, Jautepec and Cuernavaca. At the end of September he returned to Mexico City and prepared to return to Berlin, where he arrived on April 9, 1827.

DEPPE's collections during 1825 and 1826 were impressive: thousands of insects, quantities of reptiles, amphibians, fishes and snails, and 958 bird skins of 315 species. Hinrich LICHTENSTEIN of the Zoological Museum of Berlin bought everything, and DEPPE hoped to be rewarded with a position there or at some other institution. It was not to be, so he planned to return to Mexico with a friend, Wilhelm SCHIEDE (1798–1836), a botanist, to make their living selling zoological and botanical material to European museums and dealers.

They established headquarters in Xalapa, Veracruz, in July 1828, radiating out from there to collect in various parts of the state of Veracruz, including Mt. Orizaba, which they climbed nearly to the peak. Other visits were made to "Misantla" (Mizantla), Papantla, Ciudad Veracruz, and Laguna Huetulacán west of Cofre de Perote. Part of the material they had acquired up until 7 May 1829 was purchased by the museums of Berlin and Vienna, but the proceeds were far below expectation. They abandoned the business in 1830, SCHIEDE practicing medicine until his death in Mexico City, and DEPPE serving as an agent for merchants in various parts of the country, traveling rather widely in western and northern parts of Mexico. He soon tired of the commercial life and returned to Berlin in 1838, where he was still unable to obtain institutional appointment. He died in tragic oblivion.

Nevertheless, the contributions to Mexican herpetological exploration by DEPPE and SCHIEDE were the first of significant scientific magnitude. They were a result of the attainment of independence of the country, as well as of the concurrent burgeoning scientific growth in Europe and the pioneering zeal of two stalwart intellectuals. Their place in history was assured by the fact that

what they collected went to public institutions where it was soon studied and reported. Without such attention the historical place of even outstanding collections is greatly diminished.

4.2. Frederick Michael LIEBMANN

For example, the splendid herpetological collections of Frederick Michael LIEBMANN (1813–1856) have languished in the Zoological Museum in Copenhagen, Denmark, for over 150 years, never reported upon except for the holotypes of *Chersodromus liebmanni* Reinhardt, 1860 and *C. nigricans* Reinhardt, 1860. What treasures might lie therein remain unknown; certainly at the time they were collected they would have been of epochal importance had they been studied and reported. Unfortunately, the only locality data now available for the specimens is "Mexico".

LIEBMANN was a scientist of considerable botanical eminence, with numerous publications to his name. Yet he collected many animals as well as plants in his travels in Mexico, and his letters revealed that he was familiar with a wide variety of snakes, lizards, salamanders and anurans, some of which he no doubt included in his collections. In the event that his collections are ultimately studied, LIEBMANN's travels in Mexico would be of great importance. They were recorded as follows (paraphrased) in SMITH & BRAESTRUP (1963).

LIEBMANN arrived in Veracruz in February, 1841, with his assistant, C. Ludvig RATHSACK. On February 26 they left for Xicaltepec, 60 leagues away, in company with Baron KARWINSKY, taking the northern route via Antigua, Paso de Doña Juana, Laguna Verde, Morro, Santa Barbara and Colipa. They left KARWINSKY in Xicaltepec, and visited María de Tlepacojo (20 leagues south of Papantla), where they stayed three weeks.

Thence they went to Tezuitlán, 2050 m, remaining another three weeks, returning thereafter to Papantla, the northernmost goal of their journey. They then turned southward to Mirador, an hacienda created by C. SARTORIUS, where they established their base of operations for the next two years. Numerous forays were made from this base into adjacent territories.

Among the more important of those forays was a climb to the peak of Orizaba in September, 1841, in company with the Belgian naturalist GHIESBRECHT, another guest at Mirador. Later the same year he explored southward to Ciudad Orizaba, and thence over the edge of the plateau above Acultzingo to Tehuacán. Returning to Mirador, LIEBMANN sent RATHSACK home with the enormous collections accumulated up to that time: 50,000 specimens of dried plants, and 44 boxes of live plants, preserved reptiles, amphibians, molluscs and other miscellany.

In April, 1842, LIEBMANN again visited Tehuacán by the previous route, and continued on into Oaxaca. He ascended the 4000 m Mt. Zempoaltepec – an eminence even yet visited by very few collectors. After a considerable time at Hacienda Yavesia, near Ciudad Oaxaca, he continued southward to Pochutla (an area still very poorly known), where he remained several weeks. After making several forays into the coastal mountains and collecting marine life at “Playa de San Agustín”, and the harbor of Santa Cruz (near Puerto Angel), he followed the coast southeastward to Tehuantepec, returning via Oaxaca to Mirador, where he arrived in January, 1843. After a few weeks there he sailed home March 26 from Veracruz, with who knows how many potential herpetological prizes, now of little value.

4.3. Christian Wilhelm SARTORIUS

The headquarters LIEBMANN enjoyed at Mirador were shared by numerous other naturalists from time to time, thanks to the interest and generosity of Christian Wilhelm SARTORIUS (1796–1872), who changed his name in Mexico to Carlos. The locality thereby became famous as a collecting site for amphibians and reptiles in the mid- 1800s. According to LANGMAN (1949), SARTORIUS was born in Gunderhausen, near Darmstadt, Germany, and was educated in Darmstadt and at the University of Giessen. He was appointed in 1819 to a professorial position in Wetzlar, but fled to Mexico in about 1824 after having been arrested for reputedly subversive political activity. He settled on a small tract between Huatusco and Xalapa, where he constructed a small home, although he lived there only briefly. For a time he pursued the mining business near Zacualpan and later near Huautla and in the Estado de México. He was successful enough to return to Huatusco several years later, near where he acquired large tracts of land and established his famed Hacienda El Mirador, still in existence. Most notably he grew sugar cane, again quite successfully.

Having traveled widely in Mexico, SARTORIUS returned to Darmstadt in 1848, where he wrote extensively (e.g., SARTORIUS 1961) about Mexico, extolling its virtues and urging large-scale immigration. He returned to Mirador in 1852, remaining there the rest of his life. Although he hosted many naturalists of all interests, on his own and with his son Florentín he made extensive collections, mostly botanical but also importantly herpetological ones, that were donated to the Smithsonian Institution in Washington, D. C., to Berlin and to Kew Gardens in London. His own writings were mostly about the life, times and scenery of Mexico, which he regarded as the land of opportunity for the entrepreneur.

4.4. Francis SUMICHRAST

Auguste SALLÉ was another collector active in Mexico in the mid-1800s, although he was chiefly interested in birds. He collected some amphibians and reptiles near Córdoba, and it is known that he was at Tuxpan, Veracruz, with Adolphe BOUCARD, on April 16, 1855, where they also met Francis SUMICHRAST (1828–1882). All collected amphibians and reptiles, but Sumichrast was especially important, sending much material to the U. S. National Museum, where COPE reported on it, to Paris, where BROCCHI recorded it, and to museums in Switzerland, Germany, and England.

SUMICHRAST was born in Yvonne, Switzerland, and came to Mexico in 1855 with M. DE SAUSSURE. Political unrest made life so difficult that SAUSSURE returned to Switzerland in 1856, but SUMICHRAST remained in Mexico to devote his life to the study of natural history. He apparently lived his first few years in the state of Veracruz, but in 1868 centered his work on the Pacific slopes of the Isthmus of Tehuantepec, settling down ultimately at Santa Ifigenia, Oaxaca, where he died of cholera. He made numerous collecting trips to adjacent areas of Veracruz, Puebla, Oaxaca, Chiapas, and the Estado de México. His collections were among the most important from southern Mexico, in large part because they were promptly studied and reported by various authorities, including himself.

4.5. Darius Nash COUCH

In the northern part of Mexico, Darius Nash COUCH (1822–1897) made a very important collection of herpetozoans in 1853 in various localities in the states of Tamaulipas, Nuevo León and Coahuila, as detailed by CONANT (1968). The map accompanying the latter account is here reproduced (Fig. 2) and suffices as a summary of COUCH's itinerary. Few dates, and those mostly as months, are known, hence no attempt is made here to provide them. However, it should be noted that COUCH made the whole exploration at his own expense, and of his own volition – a major exception to the general rule. He was an army lieutenant at the time, on leave. How he developed an interest in natural history is unknown, and there are no records that he pursued it after this trip was completed. All of the material he obtained went to the U. S. National Museum.

One very notable acquisition by COUCH, at the very beginning of his trip, was the discovery of the BERLANDIER collection in Matamoros, Tamaulipas, where he purchased it from BERLANDIER's widow, subsequently sending most of it to the Smithsonian Institution along with his own collections. The collection included BERLANDIER's entire library – books, papers, manuscripts, herbarium, preserved animals and unpublished drawings.

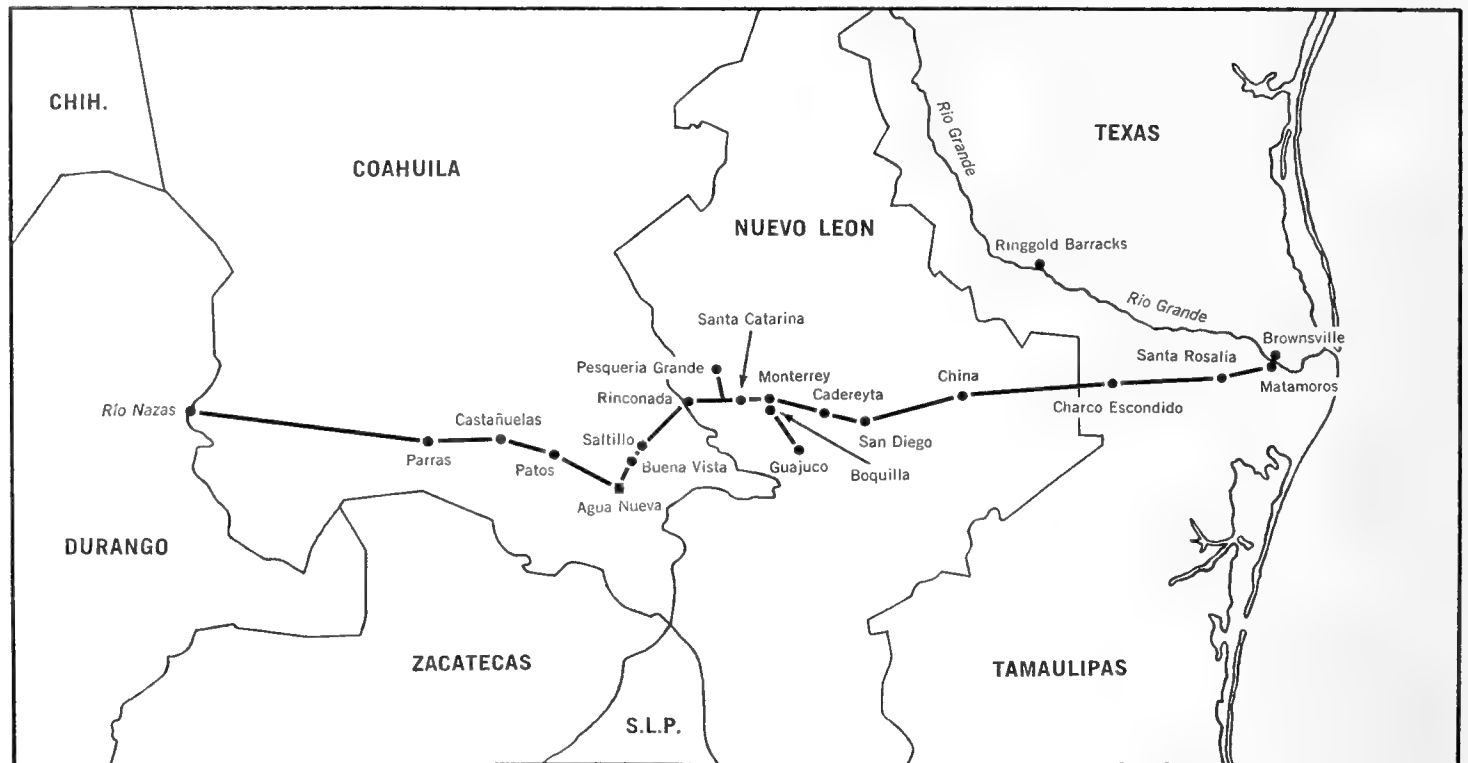


Fig. 2: The collecting sites in northern Mexico of Lieutenant Darius N. COUCH in 1853. Adapted from CONANT (1968).

4.6. Jean Louis BERLANDIER

According to GEISER (1937), Jean Louis BERLANDIER (1804?–1851) was born to an impoverished family in western France, and as an exceptionally apt student, came under the tutelage of Auguste-Pyrame DE CANDOLLE, a famed botanist. He studied in Geneva, learning Latin, Greek, botany, and scientific illustration. He was such a brilliant student that he was chosen to serve as a botanical collector on an international scientific Boundary Expedition exploring the then virtually unknown botanical wealth of what is now northern Mexico and southern Texas. He left Le Havre on 26 October 1826 and landed at Pánuco on 15 December, where he remained and collected for a short time. He then continued along the road from Huasteca to Pachuca, Tacubaya and Chapultepec. After collecting in the valleys of Toluca and Cuernavaca, he arrived in Mexico City and remained there, with occasional diversionary trips, until the Boundary Expedition departed 10 November 1827. The seven members were furnished with a small military escort, and followed the plateau route to Texas, through Querétaro, San Miguel, Guanajuato, Saltillo, Monterrey and Carrizal, reaching Laredo in 13 weeks.

BERLANDIER's work with the Boundary Commission continued, virtually all in present Texas, until September, 1829, when he abandoned the Commission in Matamoros, where he lived the rest of his life. The Commission dissolved, leaving BERLANDIER completely on his own. He married a Mexican woman, supported

his family through a pharmaceutical business, and became an eminent and much respected citizen in Matamoros, serving as a physician and maintaining a hospital there. Although he was severely criticized for having returned very little to his financiers in Geneva, a partial inventory of what he sent as a result of some three years of hard work under severe conditions, 1827–1830, was quite impressive: “188 packets of dried plants totaling some 55,077 specimens; 198 packets of plant seeds; 935 insects; 72 birds; 55 jars and bottles of material in alcohol; and more than 700 specimens of land and freshwater mollusks” (GEISER 1937).

Although his efforts on the Commission were scorned, BERLANDIER with difficulty salvaged his self-respect and continued the rest of his life collecting and studying both plants and animals as he explored widely in northern Mexico (SMITH et al. 2003). He never returned to Europe, but worked many years preparing illustrated manuscripts on the biota of northern Mexico and adjacent Texas, including at least one on reptiles and amphibians manuscripts that might well have been published were it not for his untimely death, drowning in a flood on the San Fernando River south of Matamoros. His was a sad life of frustration despite assiduous effort and superb talent.

4.7. Foreign collectors and surveys in northern Mexico

The earliest significant northern Mexican collections came from the United States and Mexican Boundary Survey commissions, 1851–1854. Three collectors were

especially important in that context: John H. CLARK, Arthur C. V. SCHOTT and Thomas H. WEBB. All of their collections went to the U. S. National Museum. According to KELLOGG (1932: 4), CLARK accompanied John Russell BARTLETT's party from Copper Mines, New Mexico, to Santa Cruz, Sonora, about 6 miles south of the United States border, from 28 August 1851 into October.

SCHOTT worked with at least three Boundary survey parties from 1851–1855, under Lieutenant A. W. WHIPPLE, Major William H. EMORY, and Lieutenant N. MICHLER. Most of his work in Mexico was along the Rio Grande (or Río Bravo del Norte).

WEBB served as a doctor and secretary for an exploration party under BARTLETT that traversed Chihuahua, Durango, Coahuila and Nuevo León in traveling from El Paso, Texas, to the vicinity of Laredo, Texas. The party left El Paso 7 October 1852, traveling southward through Guadalupe, Carrizal, Encinillas and Saucillo and arriving at Ciudad Chihuahua 22 October. WEBB's wagon broke down south of Laguna de Los Patos, and while it was being repaired the various members of the party occupied themselves collecting objects of natural history. They remained 10 days collecting in the vicinity of Ciudad Chihuahua, and left 1 November. Their route passed through northeastern Durango and Saucillo, La Cruz, Las Garzas, Santa Rosalía, Jiménez, Cerro Gordo, San Pedro del Gallo, Cuicamé and La Pefía, arriving 27 November at Parras, Coahuila. On 7 December they were in Saltillo, on 11 December in Santa Catarina, and on 12 December in Monterrey. Leaving the next day, they passed through Marín, Carrizitos and Cerralvo, arriving in Mier, Tamaulipas, on 19 December 1852. From there the party passed through Camargo on its way to Ringgold Barracks outside of Laredo, Texas.

One of the most important collections from northern Mexico received by E. D. COPE (and now in the U. S. National Museum and Academy of Natural Sciences of Philadelphia) was 500 or more specimens obtained by Edward WILKINSON, Jr., near Batopilas, Chihuahua, a mining region in the southwestern part of the state.

Aside from small collections received by the U. S. National Museum from John POTTS in 1854 and 1855, taken in Chihuahua, and others sent to the Museum of Comparative Zoology by Edward PALMER between 1878 and 1880 from Tamaulipas, San Luis Potosí and Coahuila, no further collections were made in northern Mexico until the early 1900s, and even then that area was to a considerable extent neglected as compared with other parts of the country. Although some areas have since then been explored herpetologically to a considerable extent, parts remain poorly known even today, especially in Coahuila, Chihuahua and Sonora.

The only notable early herpetological exploration in Baja California was the result of appointment of Louis John XANTUS DE VESEY, a Hungarian, in charge of a tidal station of the United States Coast Survey at Cape San Lucas, 1859–1861 (KELLOGG, 1932). He sent much material to the U. S. National Museum from there, reported by BAIRD and COPE. He was good enough at accumulating natural history material in general that he was appointed in 1863 as U. S. consul in Colima, where he continued to live up to his reputation as a collector. Questionable dealings terminated his appointment in less than a year, but he stayed on several months in Manzanillo and continued collecting.

From nearby Guadalajara a J. J. MAJOR sent material to Washington in 1861, perhaps influenced by XANTUS. Ferdinand BISCHOFF also sent material in 1868 from Mazatlán, Sinaloa. All was studied and reported in part by COPE.

4.8. Foreign collectors in southern Mexico

At the other end of the country, Arthur SCHOTT of the U.S.-Mexican Boundary Survey found favor in the eyes of Governor José SALAZAR y LARREGUI of Yucatán (who was involved in the Boundary Survey), and was appointed as naturalist on the Comisión Científica de Yucatán. Among the localities he visited were Mérida, Celestún and Sisal, Yucatán. In 1865 he sent a large collection from that area to the U. S. National Museum, and although he returned to the United States in 1866, he was again in Yucatán in 1868. He also collected in Sonora in 1871, *vide* KELLOGG (1932: 8).

An earlier collector, Pierre Marie Arthur MORELET, worked extensively in Yucatán as well as Guatemala in 1847–1848, for the Muséum Nationale d'Histoire Naturelle in Paris. Other European collectors at about that time included BERKENBUSCH, who obtained a sizeable collection at Matamoros and other localities in Puebla in 1870, all reported on by Wilhelm PETERS. PETERS also described material taken by Hille at Huatusco, Veracruz, the same year.

4.9. The Mission Scientifique and Biologia Centrali-Americana

Collectors for the French Mission Scientifique au Mexique (DUMÉRIL et al. 1870–1909; BROCCHI 1881–1883) worked in Mexico from 1865 to 1867, obtaining material from Adolphe BOUCARD and Auguste SALLÉ, both of whom had collected earlier in Veracruz, and under French auspices expanded their work into Oaxaca.

In the late 1870s and into the 1880s a number of collectors supported the instigators of Biologia Centrali-Americana (GÜNTHER 1885–1902) notably Frederick du Cane GODMAN and Osbert SALVIN, sending their material ultimately to the British Museum. Herbert H.

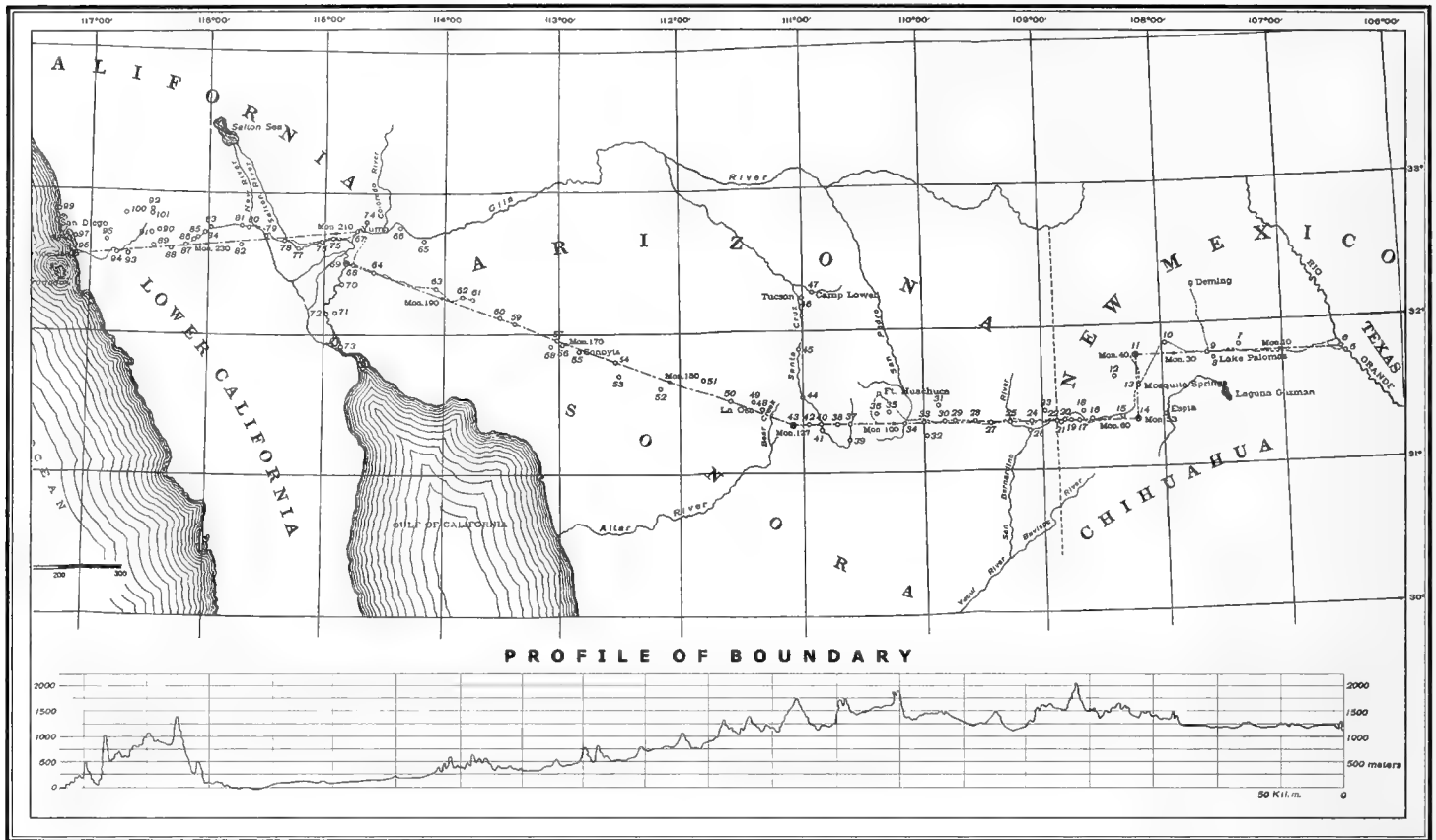


Fig. 3: The collecting sites of E. A. MEARNs along the Mexico-U.S. border, 1892–1894. Modified from MEARNs (1907).

SMITH obtained material from widely scattered localities, including Atoyac, Veracruz, Teapa, Tabasco, Omiltemi and Amula, Guerrero, and Cuernavaca, Morelos. A. C. BULLER collected in Jalisco and at Hacienda El Florencio in Zacatecas. GODMAN himself collected in Mexico in 1887 and 1888, primarily in Veracruz, including Xalapa and Mizantla, aided by C. T. HOEGE and an Indian assistant, Mateo TRUJILLO, who had collected in the Valleys of Toluca and Mexico in 1884 and 1885. Alphonso FORRER made important collections on the Tres Marias islands, at Presidio near Mazatlán, Sinaloa, and in Ventanas and Ciudad Durango, Durango. At about the same time Edward PALMER obtained material for the Museum of Comparative Zoology from Tamaulipas, San Luis Potosí and Coahuila.

4.10. Léon DIGUET

Léon DIGUET, a French chemical engineer, collected extensively in Mexico from 1888 to 1913 (ALVAREZ 1989). His chief activity focused on Baja California, where he was in charge of scientific exploration 1888–1892. He made additional forays there at various times as late as 1913. His findings on the herpetofauna of the peninsula were reported in part by MOCQUARD (1899). DIGUET also collected elsewhere in Mexico, however, including Nayarit and Jalisco (1896–1898); San Luis Potosí, Colima, and Jalisco (1899–1900); Oaxaca

(1901–1904); and Jalisco (1911–1913) (ALVAREZ 1989).

4.11. Alfredo Augusto Delsescautz DUGÈS

The most important influence upon knowledge of the herpetofauna of Mexico prior to 1900 was provided by Alfredo Augusto Delsescautz DUGÈS (1826–1910), who came to Mexico in 1853 and lived there the rest of his life. He was born in Montpellier, France, to a noted scientist and herpetologist, Antoine Louis Delsescautz DUGÈS. Alfredo studied in Montpellier and later in Paris, where he obtained an M.D. degree in 1852. He was at least the fourth generation in the medical profession in his family. In 1853 he immigrated to Mexico, staying at first in Mexico City, but very soon moving to Guanajuato, where he remained the rest of his life. He served privately as a gynecologist, but publicly as a professor of natural history and director of the museum he founded at the University of Guanajuato (MARTÍN DEL CAMPO 1937b; SMITH & SMITH 1969).

With the help of his many students, DUGÈS set out to sample as much of the biota of the state of Guanajuato, and of the surrounding territory, including Jalisco, Colima, and Distrito Federal, as he could, building a representative collection in the school's museum, and sending material far and wide to specialists elsewhere. Much went to the U. S. National Museum, but Paris and

Lyon, France, received considerable quantities, and some went to London. That material was reported in numerous publications by various foreign specialists. His own first publication on Mexican amphibians and reptiles appeared in 1865, and they continued to 1907, accumulating a total of 94 pertaining to herpetology, out of a total of 184 on various aspects of natural history. So fundamental were DUGÈS' contributions that he has been considered the "father" of Mexican herpetology (SMITH & SMITH 1969). His summary of the herpetofauna of Mexico (DUGÈS 1896) was the first to appear specifically for the country.

4.12. Collectors of the late Nineteenth Century

The Nineteenth century closed with a number of small collections in the 1890s and late 1880s, including one by William LLOYD, obtained during March and April, 1891, near the U. S. boundaries of Nuevo León and Tamaulipas. Pierre Louis JOUY obtained material in February, 1892, at Lake Chapala, Jalisco. From 1 February 1892 to 20 July 1894, Edgar Alexander MEARNs traversed the entire Mexican-U.S. boundary line, collecting a number of herpetozoans along it, although the emphasis was upon mammals; his route is depicted in Fig. 3, from MEARNs (1907). Ernest C. MERTON obtained a few amphibians and reptiles in Sonora in 1893. Edward PALMER collected in 1896 in Durango, and Charles Haskins TOWNSEND in April, 1897, in Frontera, Tabasco. H. H. and C. S. BRIMLEY acquired a nice collection in Chihuahua in 1895. Charles H. Tyler TOWNSEND collected numerous reptiles on Clarion and Socorro islands, and in the Gulf of California, in 1888–1889; additional material from the Gulf was obtained in 1911. He explored much of northwestern Mexico 1890–1895, and eastern Mexico 1895–1896 (TOWNSEND 1890, 1895, 1897, 1916). Almost all of those collections became a part of the U. S. National Museum; a few found their way to Field Museum of Natural History and the Museum of Comparative Zoology.

5. THE TWENTIETH CENTURY TO THE PRESENT

5.1. Collectors for American Museums to 1930

Desultory collections continued to be made in Mexico for the first three decades of the Twentieth Century. Seth Eugene MEEK collected in 1901 and 1903 in Tamaulipas, Guanajuato, Distrito Federal and elsewhere for the Field Museum of Natural History, and Edmund HELLER and C. M. BARBER in 1903–5 did the same in Chihuahua and Veracruz. The Field Museum also obtained material from Fernando FERRARI-PEREZ, director of the museum at Tacubaya, Mexico, in 1889.

The Museum of Comparative Zoology received material from archaeologists working in Yucatán in 1911–1912;

among them were Edward H. THOMPSON, L. J. COLE and O. RICKETSON. J. L. PETERS contributed material from Quintana Roo, and William M. MANN from Hidalgo. Emmett Reid DUNN obtained some amphibians and reptiles in Veracruz (Xalapa) and the Distrito Federal in 1921. W. W. BROWN was a professional collector who sold material to Harvard and elsewhere from widely scattered localities in Guerrero, San Luis Potosí, Sonora and Tamaulipas, as well as other states. Other collectors for the Museum of Comparative Zoology were D. B. VAN BRUNDT, G. GLÜCKERT, T. J. POTTS and G. O. ROGERS.

During July, 1925, J. R. SLEVIN collected in Veracruz, Oaxaca and Distrito Federal, the material going to the California Academy of Sciences.

In the early 1910s, A. G. RUTHVEN made sizeable collections in southern Veracruz, near the Los Tuxtlas area, for the University of Michigan and the American Museum of Natural History. A. B. BAKER also collected for the University of Michigan in Veracruz, in 1926.

Paul D. R. RUTHLING collected in Mexico for the American Museum of Natural History in 1919 and 1920, obtaining important material in Colima in April, 1919; Distrito Federal in May and July; Veracruz in June; Guanajuato in early August; Jalisco in August through October; Nayarit and Sinaloa in November and December; Oaxaca during May to early July, 1920; and Puebla during the rest of July.

Miscellaneous collections received by the U. S. National Museum in the early 1900s included material from Frederick KNAB taken near Córdoba, Veracruz, in 1908; Charles R. ORCUTT, Veracruz, 1910; J. C. THOMPSON, San Blas, Nayarit, 1913; J. A. KUSCHE, Sinaloa, 1918; Francis J. DYER, Nogales, Sonora, 1919; W. S. BLATCHLEY, Orizaba, Veracruz, 1920; William M. MANN, Tepic, Nayarit, 1923.

5.2. Hans GADOW

Up until 1900, scientific herpetological collecting in Mexico was largely sporadic, local, or incidental. The first protracted, organized and intensive collecting was conducted by two groups in the early 1900s, and they both had a great impact upon the study of Mexican herpetology. Hans GADOW (1855–1928) and his wife, traveling by railroad June–October of 1902 and 1904 (Fig. 4) in their own freight car shunted from siding to siding, amassed large collections that ultimately went to the British Museum. The species and localities where they were taken are listed in GADOW (1905), and a popular account appeared in GADOW (1908). GADOW also visited Mexico in 1908, according to the preface of the latter book, and material in the British Museum was taken by him in 1914.

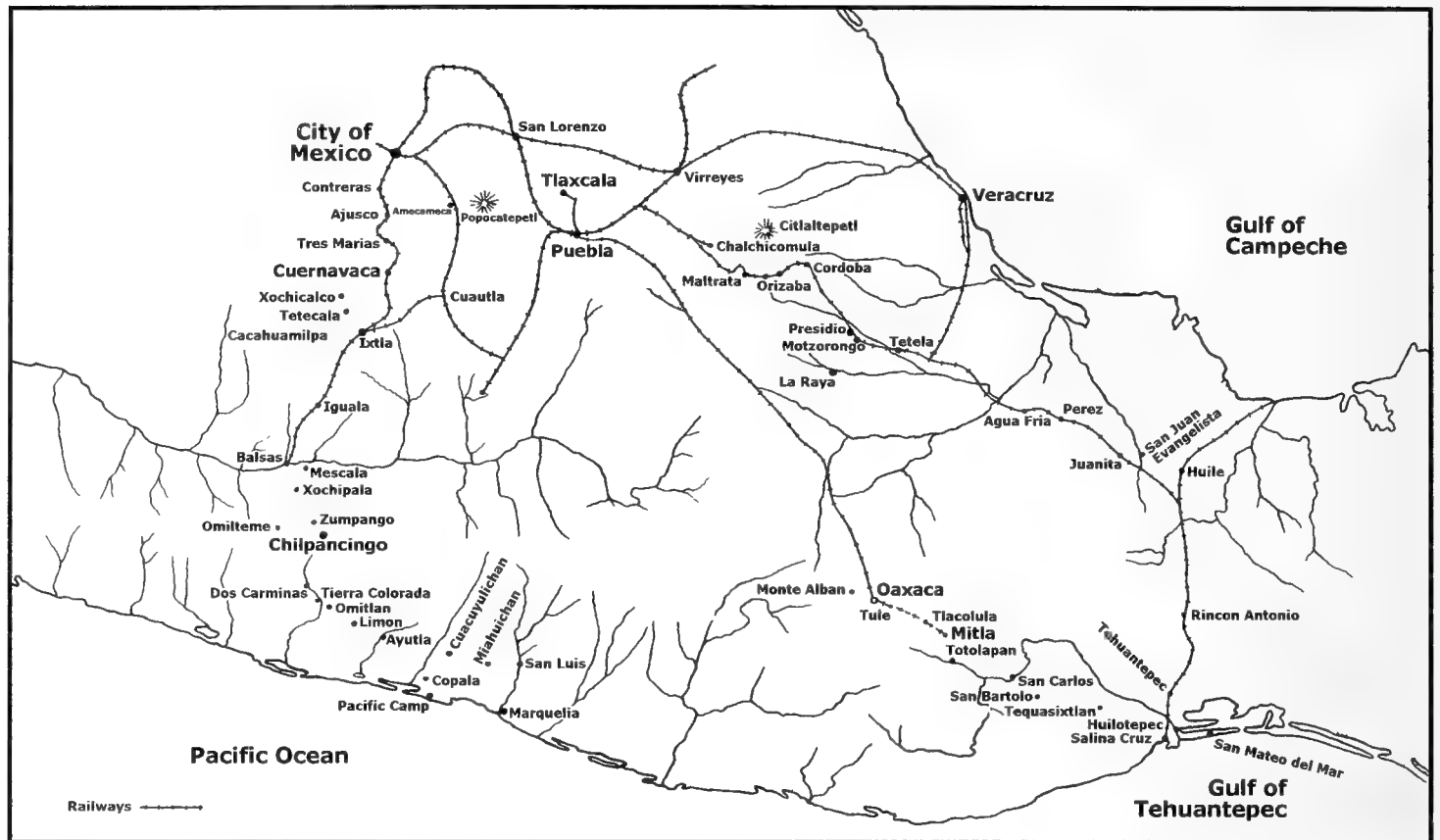


Fig. 4: The travels in Mexico of Hans GADOW and his wife, 1902 and 1904. Modified from GADOW (1908).

5.3. E. W. NELSON and Edward A. GOLDMAN

The other source, even more spectacular, was the 15-year exploration of all of Mexico by E. W. NELSON and Edward A. GOLDMAN between 1892 and 1906 (Fig. 5). They collected mostly mammals and birds, but amphibians, reptiles and plants were also taken. The amphibians and reptiles were sufficiently varied and numerous that they furnished the main basis for KELLOGG's (1932) review of the anurans of Mexico, and for many shorter accounts by various authors. The complete NELSON and GOLDMAN itinerary is given in GOLDMAN (1951). This was the first complete survey of the country for these vertebrates, and it remains one of the most important resources for herpetological study of Mexico. Every state and territory was visited at one time or another, and many several times. Also, most offshore islands were visited.

5.4. The modern era (post-1930)

The "modern" era of herpetological collecting in Mexico began in the 1930s, during which time numerous forays were made by herpetologists from the United States and elsewhere, in rapidly increasing numbers. Hundreds of professionals and amateurs sampled the fauna in numerous places, some commercially, others for scientific purposes, and many just for amateurish interests. It would be impossible to account for more than a small proportion of such activity.

5.4.1. Edward H. TAYLOR and Hobart M. SMITH.

However, to a considerable extent the sudden increase of activity was initiated by the travels of Edward H. TAYLOR and Hobart M. SMITH throughout much of mainland México in the summer of 1932, resulting in a collection of some 5,500 specimens. Together and separately they continued to collect throughout much of Mexico for a decade or more, accumulating all told some 50,000 specimens. Their summaries of the herpetofauna of Mexico (SMITH & TAYLOR 1945, 1458, 1950) served to catalyze an astonishing hyperactivity by others, in Mexico and elsewhere.

5.4.2. The rise of Mexican herpetologists.

The flood became so great, however, that in the late 1960s it was curbed by requiring a permit and imposing a levy upon collecting by foreigners. In a few years the fee became so large, and permits so difficult to obtain, that collecting by non-nationals diminished to but a dribble. At the same time, collecting by Mexican herpetologists increased enormously. Mexican institutions now contain thousands of specimens; FLORES-VILLELA & HERNÁNDEZ (1992) listed 20 institutions with 60,698 specimens of reptiles and amphibians, virtually all from Mexico. The research on the Mexican herpetofauna that for centuries was conducted almost exclusively by foreigners has been shifting increasingly over the past 40 years to Mexican institutions and scientists.

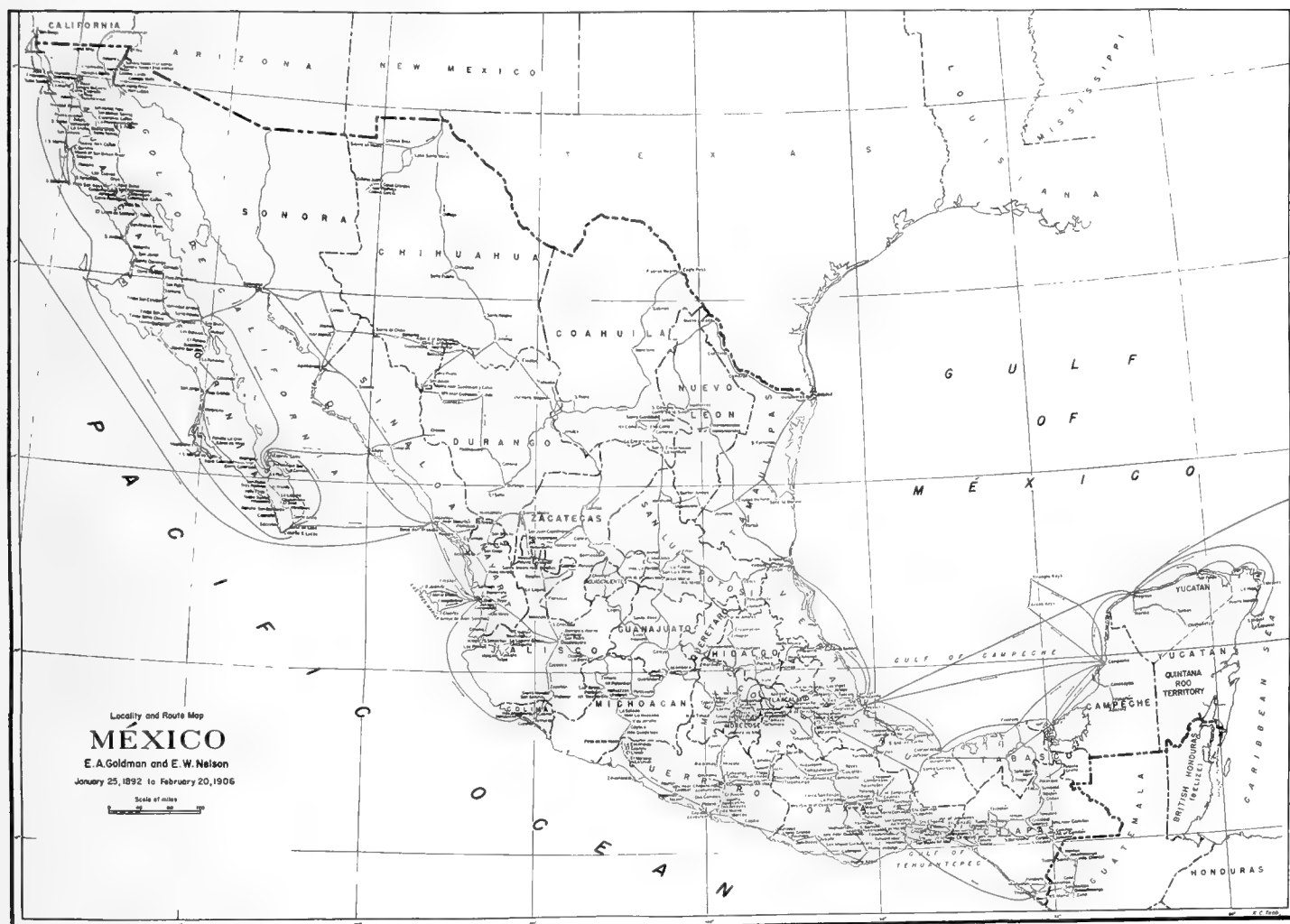


Fig. 5: The travels of NELSON and GOLDMAN in Mexico, 1892–1906. Adapted from GOLDMAN (1951).

6. THE PRESENT STATE OF HERPETOLOGICAL EXPLORATION IN MÉXICO

The exploration of the various political divisions of Mexico can be briefly summarized as follows, in approximate north-south sequence in west-east order (Fig. 6). We apologize if in the following brief review we have inadvertently neglected to note contributions that should have received attention.

6.1. Baja California and Baja California Sur

Exploration in these two states has been extensive since near the end of the 19th century. History of herpetological exploration is reviewed by GRISMER (2002). The first comprehensive account was that of VAN DENBURGH (1895a, b), based on materials, mostly in the California Academy of Sciences, obtained by various collectors, especially Joseph R. SLEVIN. It was followed by MOCQUARD's (1899) report, based on collections by Léon DIGUET. SCHMIDT (1922) was long the most recent complete account of the herpetofauna of the region, summarizing all knowledge and material then available,

and based extensively on the *Albatross* voyage (TOWNSEND 1916). MURPHY (1983) and MURPHY & OTTLEY (1984) added more insights, especially on the complex insular herpetofaunas. GRISMER (1994, 2002) reviewed the entire herpetofauna of the peninsula (Fig. 7). His book is one of the most beautiful and thorough regional herpetofaunal reviews. At present few collections are being made. Some are being developed by Francisco REYNOSO of the Universidad Autónoma de Baja California Sur. Other herpetologists in both states work mainly on ecological aspects of the herpetofauna; Patricia GALLINA at CIBNOR is a notable example.

6.2. Sonora

This state has not been systematically explored. TAYLOR (1938a) summarized herpetological exploration there previous to his time, and reported his 1934 collections in the central and western parts of the state (e.g., La Noria, localities southwest of Hermosillo, Guaymas, the surroundings of La Posada, Empalme). BOGERT & OLIVER (1945) again briefly reviewed previous work in the state, but the greatest importance of their work was the report of their epochal collections in the southeast-

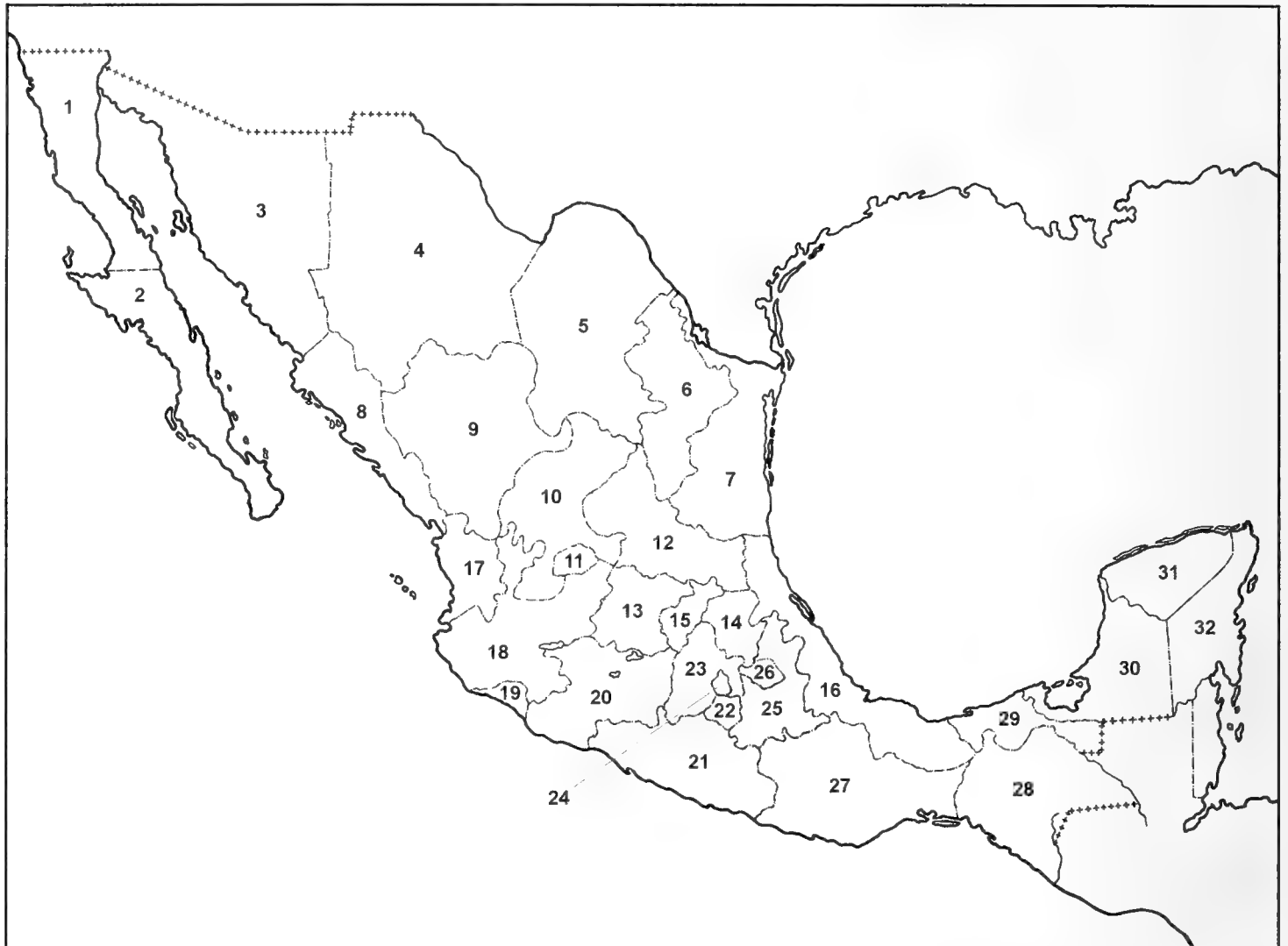


Fig. 6: Map of the states of Mexico. Base map courtesy of Roger and Isabelle CONANT. AG, Aguascalientes; BN, Baja California Norte; BS, Baja California Sur; CA, Campeche; CH, Chihuahua; CL, Colima; CO, Coahuila; CP, Chiapas; DF, Distrito Federal; DG, Durango; GJ, Guanajuato; GR, Guerrero; HD, Hidalgo; JL, Jalisco; ME, México; MI, Michoacán; MO, Morelos; NA, Nayarit; NL, Nuevo León; OX, Oaxaca; PB, Puebla; QE, Querétaro; QR, Quintana Roo; SI, Sinaloa; SL, San Luis Potosí; SO, Sonora; TB, Tabasco; TM, Tamaulipas; TX, Tlaxcala; VE, Veracruz; YU, Yucatán; ZA, Zacatecas.

ern mountains in the vicinity of Guirocoba and Alamos. Otherwise little has been done. A group at the Centro Ecológico de Sonora (now Instituto del Medio Ambiente del Estado de Sonora [IMADES]) in Hermosillo, has a collection of over 1,200 specimens, largely amassed by Guillermo LARA-GÓNGORA, which forms the nucleus of the herpetological activity in the state. The areas in greatest need for exploration are in the mountains in the eastern part of the state, where access is difficult.

6.3. Chihuahua

Extensive collections from the state of Chihuahua exist at the University of Arizona, University of New Mexico, University of Texas at El Paso, and at Brigham Young University. No thorough review of the herpetofauna of the state as a whole exists, but TANNER (1985, 1987, 1989) provided an excellent review of the western

herpetozoans, based largely on collections at Brigham Young University amassed between 1931 and 1972, mostly in the vicinity of the Mormon colonies in that part of the state. TANNER (1985) briefly reviewed previous herpetological surveys in the state, but omitted mention of the especially important WILKINSON collections of over 500 specimens taken in the late 1870s and early 1880s from the previously unsampled, distinctive fauna near Batopilas, Chihuahua (COPE 1879, 1886). At present Julio A. LEMOS ESPINAL, from UNAM, is vigorously sampling the herpetofauna of Chihuahua, filling in many gaps remaining from previous studies, which have been largely confined to main roads, at least in the east (LEMON-ESPINAL et al. 2003). A group of herpetologists led by Ana GATICA is active in the Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. The southern mountains remain poorly sampled, and so also the eastern border areas.

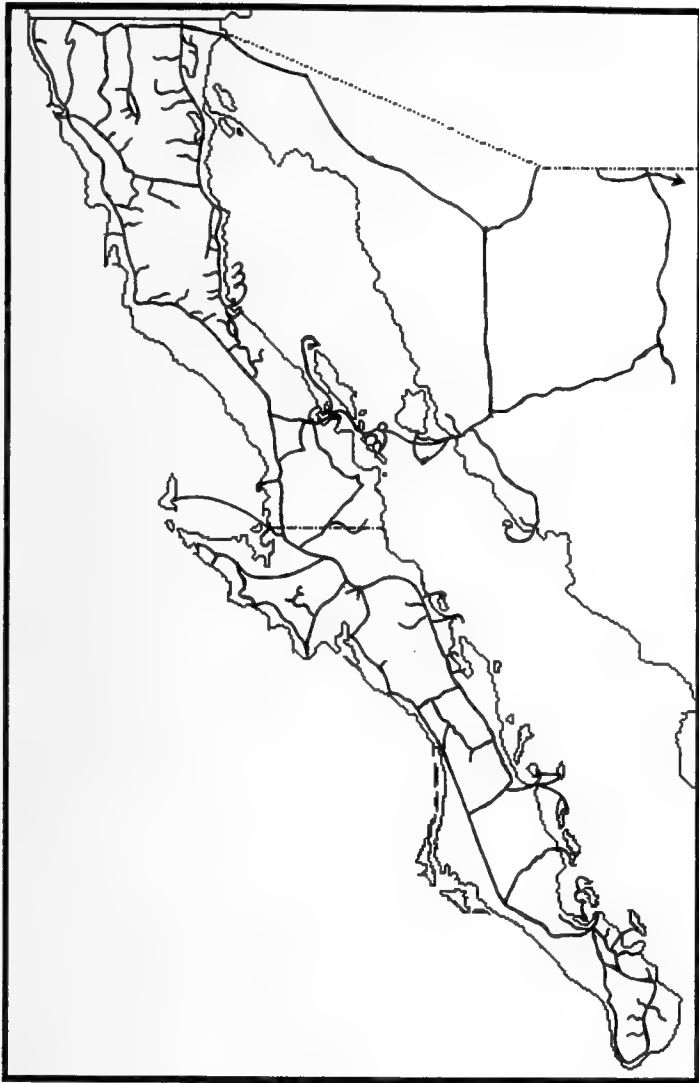


Fig. 7: Routes traveled by GRISMER, 1975–1994, collecting herpetozoans in Baja California. From GRISMER (1994). Reproduced with permission of the author.

6.4. Coahuila

This state has received little attention with few exceptions, as for example in the Cuatro Ciénegas Basin and the southern and northern borders. No over-all summary of work there has appeared. Perhaps the earliest major study was the report by SCHMIDT & OWENS (1944) on the collections of Ernest G. MARSH in 1938–1939 in northern Coahuila. FUGLER & WEBB (1956) reported the collections by a field party from the University of Kansas at two localities in southern and central Coahuila, near Parras and Carolina Canyon, east of San Antonio de las Alazanas. More recently Ernest A. LINER and colleagues have collected in northern Coahuila, particularly in the vicinity of Melchor Múzquiz, Boquillas del Carmén, La Linda, Cuesta de Encantada (these last three on the Sierra del Carmén), and the Serranías del Burro (LINER et al. 1977, 1993). To our knowledge no local group is making any effort to explore the herpetozoans of that state. However, Arturo Contreras ARQUIETA and David LAZCANO of Universidad Autónoma de Nuevo León are making collections in some parts of

Coahuila. The many widely isolated mountain ranges and sand dunes of the state may well harbor more unknown, endemic taxa than any other area of the country.

6.5. Nuevo León

This is probably the best-explored of the northern border states of the country. Many students from the Universidad Autónoma de Nuevo León have explored the entire state. ASEFF-MARTÍNEZ (1967) reported explorations in the central part of the state; VELASCO-TORRES (1970), explorations in the northern part of the state; and TREVIÑO-SALDAÑA (1978) in the southern part of the state. Unfortunately none of these theses have been published, but their specimens and conclusions are available for others. Current studies are rapidly under way for a herpetology of the entire state independently by David LAZCANO of the same university, and by Ernest A. LINER of Houma, Louisiana, both of whom have collected widely within its boundaries. A checklist of the reptiles is available by CONTRERAS ARQUIETA & LAZCANO VILLAREAL (1995), and of amphibians by LAZCANO VILLAREAL & CONTRERAS ARQUIETA (1995).

6.6. Tamaulipas

Although large collections have been made in Tamaulipas, few reports have appeared on them. One of the largest collections is in the Strecker Museum, Baylor University, Waco, Texas (AUTH et al. 2000), and several expeditions from the University of Michigan have resulted in extensive collections at that university. Texas A & M University also has large collections from there. However, no summary of the state herpetofauna has appeared, and although scattered notes have appeared on some material, the only area thoroughly covered is the southern region about Gómez Farías (MARTIN 1958). The Sierra de Tamaulipas has also attracted some attention (MARTIN et al. 1954; SITES & DIXON 1981). Local studies are under way by Pablo LAVÍN of the Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria. David LAZCANO of the Universidad Autónoma de Nuevo León is also collecting widely in the state, and David Jiménez RAMOS of the Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, in conjunction with the Museo de Zoología of UNAM, is exploring the northern coastal portion. As usual, the most promising area for new distributional information is in the mountainous western region.

6.7. Sinaloa

This state is among the best known states of Mexico, due to the excellent survey of previous work, and field work of their own, by HARDY & MCDIARMID (1969). They dealt with samples from 97 localities scattered over the entire state. Major additions were recorded by MCDIARMID et al. (1976). The earliest major contribu-

tion was that of TAYLOR (1938b), summarizing previous work and adding his own, chiefly coastal, explorations. Despite this thorough coverage, collections from the highest altitudes remain sparse because of difficulty of access, and are in need of extensive augmentation. We are aware of no local groups active in the study of the state herpetofauna.

6.8. Durango

The herpetological exploration in Durango has been largely limited to the plains in the eastern half of the state, where three major highways provide ready access, and to the sole western major highway, from Ciudad Durango toward Mazatlán, Sinaloa, that crosses the Sierra Madre Occidental anywhere between Nayarit and near the U. S. border. The mountains north and south of the Durango-Mazatlán highway are largely terra incognita because of extreme difficulty of access. WEBB (1984) provided an excellent summary of the herpetofauna of the Durango-Mazatlán transect, and has in preparation a summary of present knowledge of the herpetofauna of the entire state. The Instituto de Ecología A.C., with headquarters in Ciudad Durango, is conducting a great deal of ecological work on herpetozoans in the northeastern part of the state, mainly by Hector GADSEN, Rolando GONZÁLEZ and Jorge MUÑÍZ (this last one from CIDIR Durango). The herpetofauna of the important Biosphere Reserve of La Michilía in the northeastern corner of the state was summarized by ALVAREZ & POLACO (1984).

6.9. Zacatecas

This state has attracted little attention, situated as it is more or less in the center of the Mexican plateau, and largely isolated from the invitingly speciose eastern and western sierras. Scattered records exist, but the only thorough report is for the Sierra Morones in the extreme southern part of the state (WILSON & MCCRANIE 1979). We are aware of no current local herpetological activity. Prospects for future study abound throughout the state.

6.10. Aguascalientes

The herpetofauna of Aguascalientes was almost unknown until 1962, when BANTA published the results of his work in the state in 1957, including the collections of David RENTZ in 1960 for the California Academy of Sciences. ANDERSON & LIDICKER (1963) followed with an account of their collections in at least eight localities in the state in 1958–1959, all for the Museum of Vertebrate Zoology at the University of California. WILSON & MCCRANIE (1979) reported their collection from the Sierra Fría in western Aguascalientes. Finally, VÁZQUEZ-DÍAZ & QUINTERO-DÍAZ (1997) published a complete guide to the herpetofauna of the state, based on previous publications and their own extensive explorations over most of a decade.

MCCRANIE & WILSON (2001) also published an account of the herpetofauna of the state, including a brief history of exploration. Thus in less than 40 years knowledge of the herpetofauna of Aguascalientes jumped from a nearly total void to one of the best known in the country.

6.11. San Luis Potosí

By far the most important contributions to the knowledge of the herpetofauna of San Luis Potosí are those of TAYLOR (1949, 1950, 1952, 1953), based primarily on the collections of various crews from Louisiana State University from 1946 to 1952. The localities sampled were scattered pretty much over the entire state (see map in TAYLOR 1950 or 1952). Previous work was also summarized in the first account. Chapman GRANT collected around Ciudad San Luis Potosí in 1958, and that material was reported by GRANT & SMITH (1959). Julio A. LEMOS ESPINAL has collected in the state in recent years, but nothing has yet been published on that material. Aurelio RAMÍREZ-BAUTISTA and associates are completing a survey of the amphibians and reptiles of the Guadalucazar region. We are not aware of any other activity at present.

6.12. Guanajuato

This was one of the earliest states to receive national herpetological attention, by the pioneer Alfredo DUGÈS, and material was sent from there far and wide, as well as being accumulated at the university in Ciudad Guanajuato. The state remains poorly known. At the time that DUGÈS lived, the importance of precise localities and of large series representing geographic variation was not appreciated, hence most material from that era is simply labeled "Guanajuato", and series of one or two was the rule. Thus detailed knowledge of the distribution of the amphibians and reptiles of that state is largely lacking. The best locality list is that of DUGÈS (1896). Marcos ARELLANO was long custodian of the amphibians and reptiles of the DUGÈS Museum, but we are not aware that he has attempted to augment the collection significantly.

6.13. Hidalgo

Long one of the least explored states of the country, early knowledge was confined largely to the area around Pachuca. Completion of the Pan-American Highway through the state in 1932 opened the door to collecting along its length, with numerous brief reports resulting. The first detailed studies came with MARTÍN DEL CAMPO (1936a, 1937a), who reported his work in the region of Actopán and the valley of Mezquital. Explorations initiated in the 1970s in the different regions of the state have been reported by CAMARILLO (1993), and CAMARILLO & CASAS (1998, 2001). A general study of the herpetofauna of the entire state has been under

way since the mid-1980s by Fernando MENDOZA QUIJANO, Irene GOYENECHEA and Oscar FLORES-VILLELA.

6.14. Querétaro

Until DIXON et al. (1972) reported on the collections obtained by Chesley A. KETCHERSID in 1968–1970, Querétaro was herpetologically one of the least known states of the country. Those collections were made primarily along highway 120 in the eastern part of the state. In recent years, Adrián Nieto MONTES DE OCA of the Museo de Zoología, UNAM, has been conducting an intensive survey of the entire state, visiting over 200 localities. The results are in preparation.

6.15. Veracruz

Herpetological exploration has a longer history in Veracruz than in any other state of México, for some five centuries, primarily because Veracruz was long essentially the only door to the country. Much of that history was reviewed by PELCASTRE VILLAFUERTE & FLORES-VILLELA (1992). Significant collections were not made until the early Nineteenth Century, but they accumulated rapidly, initially mostly to the benefit of European museums and herpetologists, but in the latter half of the century also to U. S. institutions. Throughout much of the Twentieth Century the latter were the chief beneficiaries. National involvement began with DUGÈS, who acquired small numbers of specimens from Veracruz, but the first major push was instigated by the creation in 1877 of a Geographical and Exploring Commission of the Republic of México (FERRARI-PEREZ 1886). It amassed a sizeable collection of herpetozoans prior to 1885, and shipped it all to New Orleans for the 1885 World's Fair. The ship burned and sank at Havana, and the entire collection was lost. A hasty replacement was amassed between October 1884 and January 1885, from Puebla and Veracruz, and was successfully shipped to New Orleans. That collection was briefly reported by COPE (1885) and FERRARI-PEREZ (1886), and with a few exceptions is now at the U. S. National Museum.

Recently many Mexican herpetologists have made collections in the state, especially in the region of Los Tuxtlas, an isolated volcanic eminence in southern Veracruz. The most active collectors include Gonzalo PÉREZ HIGAREDA, Aurelio RAMÍREZ-BAUTISTA, Richard VOGT and Oscar FLORES-VILLELA, all from UNAM. Numerous publications by Mexican herpetologists have appeared on the herpetofauna of Los Tuxtlas (see PELCASTRE VILLAFUERTE & FLORES-VILLELA, 1992, for a review). The UNAM field station at Los Tuxtlas has been a major center for exploration of the area, and will probably remain a leading institution of the state. Two other herpetological groups are centered

in Xalapa. One is located at the Universidad Veracruzana, with the participation of Salvador GUZMÁN GUZMÁN and Jorge MORALES MAVIL. The other is the Instituto de Ecología A.C., with Gustavo AGUIRRE LEÓN and Alberto GONZÁLEZ ROMERO. Both groups are exploring widely in the state; results are in preparation.

6.16. Nayarit

The western, coastal region of Nayarit has been relatively well sampled, but the mountainous eastern region of the state is poorly known except for the vicinity of the Tepic-Guadalajara highway. Until about 50 years ago, very little was known from the state. LEWIS & JOHNSON (1955) reported the first sizeable collection, and shortly thereafter other collections were recorded (ZWEIFEL 1959b). MCDIARMID (1963) added important records for the highlands of the eastern part of the state, and ZWEIFEL (1960) and MCDIARMID et al. (1976) reviewed knowledge of the herpetofauna of the Tres Marias Islands. Scattered records continue to appear, but no major studies. We are aware of no local study group, but collectors from the Instituto de Ecología A.C. of Xalapa and Durango have been at work along the Río Grande de Santiago in the central and southern part of the state.

6.17. Jalisco

Due to the long-established importance of Guadalajara as a commercial center, some knowledge of the herpetofauna of Jalisco has been available for almost as long as for any state in the country. Unfortunately the first major collection, supposedly from Guadalajara, made by J. J. MAJOR and sent to the U. S. National Museum, could only in part have been taken there; most must have been taken in more coastal regions, perhaps in Colima (ZWEIFEL 1959a). DUGÈS apparently traveled to Guadalajara occasionally, and obtained some specimens from that vicinity. His collections there are best noted in his summary of the herpetofauna of Mexico (DUGÈS 1896). By that time the general nature of the herpetofauna of the state was apparent, but large gaps remained. TANNER & ROBISON (1960), GRANT & SMITH (1960), and MCDIARMID (1963) reported small regional collections from the western part of the state, but the most intensive survey in the state, on the coast in the vicinity of Chamela, was initiated by CASAS ANDREU (1982) and carried on by RAMÍREZ-BAUTISTA (1994) and by GARCÍA & CEBALLOS (1994). In 1988 RODRÍGUEZ-TORRES & VÁZQUEZ-DÍAZ (1996), from the Instituto de Biología, UNAM, explored the herpetofauna of the municipality of Villa Hidalgo, northern Jalisco. Studies on the western part of the state are currently under way by Paulino PONCE CAMPOS and Sara M. HUERTA, Universidad Autónoma de Guadalajara. Members of the Universidad de Guadalajara, associated with the Biosphere

Reserve of Manantlán, have made herpetological explorations at the field station of Las Joyas (Alicia PÉREZ NUÑEZ and Oscar FLORES-VILLELA), the results of which are in preparation. Despite all these efforts, a number of parts of the state remain poorly known, especially in mountainous areas to the north and toward the Sierra de Colima, and to the east generally on the plateau.

6.18. Colima

Despite its small size, the state of Colima has long been visited sporadically by herpetologists; as early as 1864 new species were described from there, and a total of eighteen species currently recognized have their type localities there, by original designation. All of the early descriptions were of material from "Colima", probably taken near the city by that name. The first intensive study was reported by OLIVER (1937), based on material from both the coastal plain and the plateau. DUELLMAN (1958) reported further collections from widespread localities. During the summer of 1975, C. W. PAINTER explored several regions of the state, and presented his results and a history of herpetological exploration in the state as a Master's dissertation, still unpublished (PAINTER 1976). No local explorations are under way in the state at present, except for that of some personnel of the Universidad de Guadalajara, working in the Biosphere Reserve of Manantlán at Cerro Grande (Alicia LOEZA and Oscar FLORES-VILLELA) and El Tepeixtle. Little work has been done on the Volcán and Nevado de Colima (which lie largely in Jalisco, however), hence the enigmatic report of *Batrachoseps* from there (GADOW 1905) remains unconfirmed.

The Revillagigedo islands, assigned to the state of Colima, have a small herpetofauna, reviewed by BRATTSTROM (1955).

6.19. Michoacán

Although of relatively large size, Michoacán is one of the best-known states of México, primarily because of the explorations of W. E. DUELLMAN, 1951–1960. His analyses of all available information (DUELLMAN 1961, 1965b) blanketed the entire state (DUELLMAN 1961: 130–131, fig. 11). A thorough historical account (DUELLMAN 1961: 7–9) of herpetological exploration of the state up to 1961 noted that the earliest collections were made by Louis John XANTUS in 1863 and by DUGÈS in the late 1800s. An extensive account of expeditions to and history of the isolated Sierra de Coalcomán, southwestern Michoacán, appeared in BRAND & "OTHERS" (1960). The herpetofauna of the area was summarized by PETERS (1954). The area has since become recognized for its considerable endemism. In more recent times, ALVAREZ & DÍAZ-PARDO (1983) explored several localities in the southern coastal part of the state. In ad-

dition, the personnel of the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) in Morelia has been active on the Pacific coast of the state. GUZMÁN-VILLA (1993) explored the coast during 1988 from the Balsas to the Coahuayana rivers, up to about the 300m asl. J. ALVARADO-DÍAZ and D. HUACUZ-ELIAS are the most active leaders of the UMSNH group. They explored among other areas the Marine Turtle Reserve of Colola and Maruata (ALVARADO-DÍAZ & ZAMORA 1992; ALVARADO-DÍAZ & HUACUZ-ELIAS 1996). Also, students at the Museo de Zoología, UNAM, have collected at the Marine Turtle Reserve of Mexiquillo, southeastern Michoacán; the results of that research are in preparation (VARGAS-SANTA MARÍA 1998).

6.20. Guerrero

The long-term existence of the port of Acapulco assured an early sampling of the herpetofauna of the state of Guerrero, and the major highway from Mexico City to that port facilitated relatively early sampling of that transect. Most of the exploration of the state has radiated from that highway; some areas of the coast have also been sampled. The formidable topography of the state has limited explorations elsewhere; the western and extreme eastern parts of the state remain poorly known. Omiltemi was an important early collecting site in the central Sierra Madre del Sur, as it was on the old Mexico City-Acapulco trail, and in 1985–1986 a group of scientists from the Museo de Zoología, UNAM, made extensive collections in that area (reviewed by FLORES-VILLELA & MUÑOZ-ALONSO 1993). The first knowledge of the mountains farther west was obtained by the extensive pioneer work of ADLER and his group in 1964 and 1969 (reviewed most recently in ADLER 1996). The amphibians and reptiles of the Chilpancingo area, on the modern Mexico City-Acapulco highway, were reviewed in a series of articles by DAVIS & DIXON (1959, 1961, 1965). The only review of the herpetofauna of the entire state is a bachelor's dissertation by SALDAÑA DE LA RIVA & PÉREZ-RAMOS (1987), and a checklist which briefly reviewed earlier exploration in the state (PÉREZ-RAMOS et al. 2000). The mountains of northern Guerrero and the adjacent state of México were explored by personnel from the Museo de Zoología, UNAM, in 1986–1987 (FLORES-VILLELA & HERNÁNDEZ-GARCÍA 1989). A group from the Laboratorio de Vertebrados from the Facultad de Ciencias, UNAM, has made surveys for many years of the vertebrates in the vicinity of Laguna de Tres Palos, near Acapulco, with results in preparation. Another group currently active in making ecological studies of various species is led by Biól. Elizabeth BELTRÁN SÁNCHEZ of the Instituto de Investigaciones Científicas of the Universidad Autónoma de Guerrero, Chilpancingo.

6.21. Morelos

This state has been relatively well explored, thanks to its proximity to Mexico City, small size and position on the transect Mexico City-Acapulco. One of the earliest reports was on the herpetofauna of the Lagunas de Zempoala (MARTÍN DEL CAMPO 1940). Students working with W. B. DAVIS of Texas A & M University in 1949 and 1950 explored the state rather extensively, in collaboration with personnel from the Division of Wildlife in Mexico City, as reported by DAVIS & SMITH (1953a, 1953b, 1953c). CASTRO-FRANCO & BUSTOS-ZAGAL (1994) reported in part on extensive explorations with ARANDA-ESCOBAR during 1980 and 1981 – research that was based on an earlier dissertation (CASTRO-FRANCO & ARANDA-ESCOBAR, 1984). BUSTOS-SAGAL and CASTRO-FRANCO still lead explorations of the state by their students from the Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

6.22. Estado de México

The state of México, despite its proximity to Mexico City, has not been systematically explored, although even as early as the early 1800's material was described from there that DEPPE collected. Only sporadic, incidental collections were made until recently. Between 1981 and 1985 José Luis CAMARILLO of FES-Izta-cala, UNAM, explored mostly southwestern parts of the state (CAMARILLO & SMITH 1992). The San Cayetano area, municipality of Villa de Allende, was explored in 1982 (MARTÍNEZ-CORONEL & VELÁZQUEZ 1984). VEGA-LÓPEZ & ALVAREZ (1992) of the Instituto Politécnico Nacional (IPN) explored extensively the eastern mountains, and also explored between 1988 and 1990 the Sierra Nevada that contains the Ixtaccihuatl and Popocatepetl volcanos – an area that lies on the borders of the states of México, Puebla and Morelos. More recently, CASAS-ANDREU et al. (1997) explored widely in the state. MANJARREZ & AGUILAR-MIGUEL (1995) collected intensively in 1991 and 1992 in the Nahuatlaca-Matlazinca Park southeast of Toluca; they remain among the most active workers in the state.

6.23. Distrito Federal

The valley of México has received herpetological attention from earliest times, prehistorically as well as historically, from the Aztecs through Francisco HERNÁNDEZ to the present. DUGÈS (1888) provided the earliest summary for the Valley of Mexico, which embraces much of the Distrito Federal, and HERRERA followed shortly thereafter with several articles on the vertebrates in general, the latest in 1893. SÁNCHEZ-HERRERA (1980b) reported on the explorations in the late 1970s by students at the Facultad de Ciencias, UNAM, in the Pedregal de San Angel. GONZÁLEZ et al. (1986) assessed the status of the amphibians and reptiles of the

Valley of Mexico, and CASAS-ANDREU (1989) summarized herpetological exploration there. MÉNDEZ DE LA CRUZ et al. (1992) reported their explorations of 1979–1981 in the Sierra de Guadalupe within the limits of the Distrito Federal and the state of México. In 1999, URIBE-PEÑA et al. published an account of the herpetofauna of the mountains surrounding the Valley of México, based only in collections housed at the Instituto de Biología, UNAM. Although this attempt is valuable it is still incomplete since other collections were not included, leaving several important records unreported.

6.24. Puebla

This is a poorly explored state in general, although some areas, e.g., near Tehuacán, are rather well known through numerous scattered collections acquired in transit along major travel routes. WEBB & FUGLER (1957) reported on collections made in several areas of the state by students from the University of Kansas. Systematic collecting has been in progress from 1993 to the present by Luis CANSECO MÁRQUEZ and Guadalupe GUTIÉRREZ MAYÉN of the Museo de Zoología, UNAM, and the Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, centering upon Zapotitlán Salinas, the Valley of Tehuacán-Cuicatlán, and the Sierra Norte de Puebla. Their results are in preparation.

6.25. Tlaxcala

Being of small size and off any major travel route, this state has received little attention in the past. Systematic exploration by Oscar SÁNCHEZ HERRERA and Gerardo LÓPEZ ORTEGA was undertaken in 1976–1977, covering much of the state, and was summarized, together with a review of previous work, by SÁNCHEZ-HERRERA (1980a). The University of Tlaxcala started a exploration research in conjunction with U. S. Fish & Wildlife Service in 2002. The leading herpetologist is Jesús FERNANDEZ FERNANDEZ; he and his team have covered 70% of the state, collecting in numerous localities and doubling the number of taxa reported by SANCHEZ HERRERA (1980a).

6.26. Oaxaca

This is the most topographically, climatically and biotically diverse state of Mexico, with both Atlantic and Pacific drainage, and for that reason has the most diverse herpetofauna of any state. Many collections have been made by various workers, so that some parts are very well known, whereas others, more rugged, are poorly known. Thomas MACDOUGALL (1896–1973) did more than any other person to sample remote parts of the state accessible only on foot. He thus discovered dozens of new species, some of which have never been rediscovered. His collections over a period of ~30 years total some 10,000–15,000 specimens, most now in AMNH, UIMNH and UCM. He collected much like the

explorers of earliest times, with one or two native Indians, walking in wilderness mountains for days, often in trailless areas. He reported in a popular account some of his travels in eastern Oaxaca (MACDOUGALL 1971). CASAS-ANDREU (1996) reviewed briefly the history of exploration in the state. Nevertheless, the northeastern and southwestern highlands are the least known, whereas the plateau surrounding Oaxaca City, the plains and mountains surrounding Tehuantepec, and the Isthmus of Tehuantepec generally, are the best explored. Summaries for the Isthmus of Tehuantepec have appeared by HARTWEG & OLIVER (1940) and DUELLMAN (1960). No systematic coverage of the state as a whole has been undertaken, but CASAS-ANDREU et al. (1996) published a list of species known for the state, based on published records, museum records and their own field work. CANSECO-MÁRQUEZ (1996) described the collection he made in 1993–1994 for the Museo de Zoología, UNAM, in the region of Cerro Piedra Larga and the Cañada de Cuicatlán. RENDÓN-ROJAS et al. (1998) explored a small portion of the Atlantic versant in the municipality of San Juan La Lana at Santiago Jalahuí, documenting the loss of diversity in the herpetofauna of the rain forest there. A. RENDÓN and M. MANCILLA continue exploring from their headquarters at the Instituto Tecnológico Agropecuario in Tuxtepec, Oaxaca.

6.27. Chiapas

Chiapas is one of the few states that have been explored extensively by Mexican nationals, less by foreign collectors. The principal explorer of the state was Miguel ALVAREZ DEL TORO, who began his explorations in the 1940s. His autobiography (1985) reviews his exploration, and the third edition of his book on the reptiles of the state appeared in 1982. Eizi MATUDA, an accomplished botanist who owned a coffee finca, La Esperanza, was a generous host of numerous visiting scientists in the 1930s and 1940s, including several herpetologists who made large collections in that area. JOHNSON (1989, 1990) explored widely in the state in the course of a biogeographical study of northwestern Nuclear Central America, which includes most of the states of Chiapas, Tabasco, eastern Oaxaca and southern Veracruz. More recently, personnel from the Instituto de Historia Natural de Chiapas in Tuxtla Gutiérrez (Roberto LUNA) and the Colegio de la Frontera Sur in San Cristóbal de Las Casas (Antonio MUÑOZ, Marco LAZCANO) have been surveying throughout the state. Their groups have explored mainly in the State Reserve System at El Triunfo (ESPINOZA-M. et al. 1999a), Montes Azules (LAZCANO-BARRERO et al. 1993), and El Ocote (MUÑOZ-ALONSO et al. 1996; MARTÍNEZ-CASTELLANOS & MUÑOZ-ALONSO 1998; ESPINOZA-M. et al. 1999b). LEE's (1996) book on the herpetology of the Yucatán península incorporates at least

11 localities in the northern part of the state. Extreme northeastern Chiapas is included in the area covered by CAMPBELL (1998) in his review of the herpetology of northern Guatemala, although no localities are indicated.

6.28. Tabasco

Tabasco is one of the many states that have received little attention, even in the present century. W. A. WEBER collected some herpetozoans in conjunction with archaeological studies at La Venta (SMITH 1944), and V. E. THATCHER collected some material near Teapa (SMITH 1960). J. D. JOHNSON included the state in his studies (1989, 1990), but most other collections have been incidental. LEE's (1996) book on the herpetology of the Yucatán península includes at least 7 localities in Tabasco that are considered as part of the península. Rosario BARRAGÁN VÁZQUEZ leads an active group at the Universidad Juárez Autónoma de Tabasco in Villahermosa. CAMPBELL (1998) included extreme eastern Tabasco in the area covered in his review of the herpetology of northern Guatemala, although no localities are indicated.

6.29. Campeche

The hinterlands of Campeche remain poorly known. LEE (1996) reviewed the history of exploration in the state, including his own extensive work, and cited 52 localities from which material was known. Among the earlier works are those of GAIGE (1938), SMITH (1938), DUELLMAN (1965a) and DUNDEE et al. (1986). The only local group of which we are aware, continuing explorations in the state, is led by Carmen POZO, with the participation of Rogelio CEDEÑO and René ROMEL of the Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Chetumal, Quintana Roo, jointly with Carlos GALINDO from Stanford University. They have been exploring the Calakmul Biosphere Reserve since 1998, probably the last major stand of rain forest left in the country that has had very little human influence. Results of this exploration are in preparation. CAMPBELL (1998) includes part of Campeche in the area covered in his review of the herpetology of northern Guatemala, although no localities are given.

6.30. Yucatán

This is better known herpetologically than any other state of the peninsula, due for the most part to the important commercial center of Mérida, and its proximity to famed archeological sites such as Chichén Itzá and Cobá. The earliest collections were made mostly by Europeans and a few North Americans. In the Twentieth Century, the earliest explorations were incidental to archeological studies. E. H. THOMPSON's work from 1885 to 1909 garnered a few herpetozoans, reported by BARBOUR & COLE (1906) and by FOWLER (1913). Later

archeological exploration sponsored by the Carnegie Institute of Washington at the Oxkutzcab and other sites resulted in collection of a few more amphibians and reptiles, reported by GAIGE (1936, 1938) and PEARSE (1945). The Carnegie Institute exploration of the Mayapán archeological site was also productive of herpetological materials that were deposited in the Field Museum. These and other collections were reported by SCHMIDT & ANDREWS (1936). ANDREWS (1937) himself collected at Chichén Itzá and Cobá and reported on the snakes. SMITH (1938) reported on a collection he made during the summer of 1936 in Yucatán and Campeche. MASLIN (1963a, b) reported on the collections of his group in 1959, and DUELLMAN's group explored the peninsula in 1962, following which he presented the first review of the herpetology of the peninsula (DUELLMAN 1965a). DUNDEE et al. (1986) reported the results of work in northern Yucatán in 1992 and 1993. LEE began his epochal explorations in 1974, and his work through 1977 was summarized in his first account of the herpetofauna of the peninsula of Yucatán (LEE 1980). He continued his work in following years, culminated with his 1996 book, which is the current definitive treatment of the herpetology of the entire Yucatán Peninsula.

6.31. Quintana Roo

Until recently, Quintana Roo was virtually a terra incognita herpetologically. Probably the first significant account of its herpetofauna was that of PETERS (1953), based on specimens collected in the forties by M. CÁRDENAS-FIGUEROA of the IPN. More recently, LÓPEZ-GONZÁLEZ (1991) explored the eastern part of the state. LEE (1996) reviewed previous work and summarized the herpetofauna as known from 40 collecting sites scattered over most of the state. BAHENA-BASAVE (1994) summarized his extensive work in especially the southern part of the state. He and C. POZO, R. CEDEÑO and R. ROMEL continue their explorations of the state from their base in ECOSUR in Chetumal.

7. PERSPECTIVES

In Mexico, as elsewhere, isolation of biotic populations on elevations or in depressions has led over time to high endemism. The extreme topographic and climatic diversity of Mexico, in conjunction with its very active geological history (FLORES-VILLELA & GERETZ 1994), has been exceptionally conducive to endemism, the herpetological limits of which remain extensively unknown, although 685 species (59%) of the 1156 of amphibians and reptiles known from Mexico (known species as of July 2003) are endemic (FLORES-VILLELA & CANSECO-MÁRQUEZ in press). The herpetofaunal diversity of Mexico, covering 1,958,201 km², exceeds that of any other political area in the world of ap-

proximately comparable size (SMITH & SMITH 1976: 9–14).

Thus the limits of herpetological diversity in Mexico remain a significant challenge for the future. The accompanying graph (Fig. 8), extrapolated using a logarithmic model from the data in FLORES-VILLELA & CANSECO-MÁRQUEZ (in press), suggests a likely trend over the next few decades. We are aware of other taxa that are in press or have been discovered but are not yet described. We know of many such species of salamanders, as well as several *Eleutherodactylus*, a few lizards and probably a few snakes. Many of these taxa come from remote places but some of them do not; they pertain to groups that have been poorly studied or that have a problematic taxonomic history.

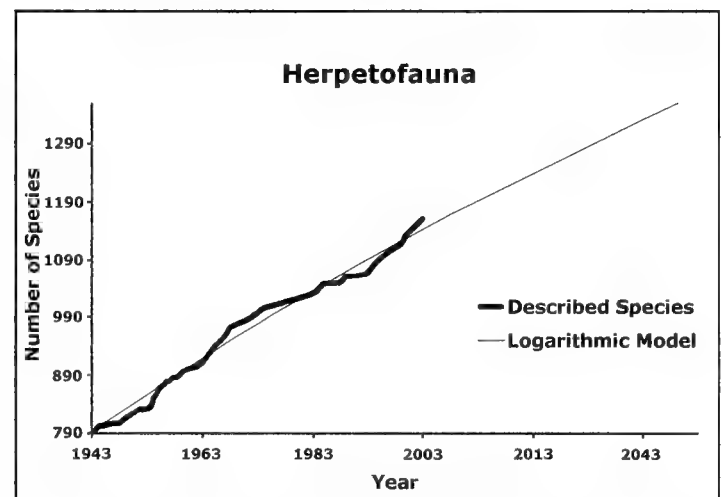


Fig. 8: A graphic projection of the number of amphibian and reptile species that may be expected to occur in Mexico in 2050, providing trends of the past few decades are maintained. Based on data in FLORES-VILLELA and CANSECO-MÁRQUEZ (in press).

In terms of exploration, there are extensive areas of the country that have not been adequately collected; this is particularly true for Oaxaca, Chiapas, Campeche, Guerrero, Michoacán, Sinaloa, and Durango.

As challenging as diversity itself is the distribution of all taxa; the geographic ranges of even common species are not yet adequately known. The development of broadly representative, authoritatively identified comparative collections, as well as literature resources, in various centers of Mexico is vital to future advancements. With the recent flourish of the Mexican herpetological community (FLORES-VILLELA 1987) it is expected that Mexican institutions will take a more important role in the exploration of the country. Nevertheless these institutions need more infrastructure (collections and libraries), as well as professional herpetologists, to accomplish such a task. Likewise, the sister disciplines of ecology, ethology and physiology must continue to develop herpetological interfaces so as to

encourage the maturation of Mexican herpetology along multidisciplinary lines. Unfortunately much important herpetological information lies buried and largely inaccessible in unpublished dissertations, some of which are mentioned here.

Acknowledgements. We are much indebted to Drs. Kraig Adler, Aaron Bauer and Marinus Hoogmoed, and to Liliane Bodson and Leticia Ochoa-Ochoa, for their editorial assistance; to Deborah Aguiar and Antonio Hernández-Gómez for his kind assistance with the figures; to the patience and generosity of officials of the University of Colorado Museum and Department of Environmental, Population and Organismic Biology; and to Lee Grismer, Luis Canseco, David Jiménez, Edmundo Pérez Ramos, Pablo Lavín, Wendy Hodges, and Antonio Muñoz, for their counsel relative to their research in relation to our subject. We appreciate very much the help of Antonio Hernández-Gómez and Claudia Moreno their aid with the figures.

LITERATURE

- ADLER, K. (1979): A brief history of herpetology in North America before 1900. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Herpetological Circular* (8): 1–40.
- ADLER, K. (1996): The salamanders of Guerrero, Mexico, with descriptions of five new species of *Pseudoeurycea* (Caudata: Plethodontidae). *Occasional Papers of the Natural History Museum, University of Kansas* (177): 1–28.
- ALVARADO-DÍAZ, J. & HUACUZ-ELIAS, D. C. (1996): Guía ilustrada de los anfibios y reptiles más comunes de la Reserva Colola-Marúata en la costa de Michoacán, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Escuela de Biología, Morelia, Michoacán. 90 pp.
- ALVARADO-DÍAZ, J. & ZAMORA, R. (1992): Reptiles y anfibios de la Reserva Colola-Marúata en la costa de Michoacán, México. Programa de conservación y utilización sostenible de recursos naturales de la Costa Michoacana, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Escuela de Biología, Morelia, Michoacán. 33 pp.
- ALVAREZ, J. R. (ed.). (1989): Diccionario enciclopédico de Baja California. Compañía Editorial Enciclopedia de México y Instituto de Cultura de Baja California, México. 484 pp.
- ALVAREZ, T. & DÍAZ-PARDO, E. (1983): Estudio de una colección herpetofaunística de la costa de Michoacán, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, México* 27: 129–147.
- ALVAREZ, T. & POLACO, O. J. (1984): Herpetofauna de La Michilía, Durango, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, México* 28: 73–97.
- ALVAREZ DEL TORO, M. (1985): Así era Chiapas! Universidad Autónoma de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez. 543 pp.
- ANDERSON, J. D. & LIDICKER, W. Z. (1963): A contribution to our knowledge of the herpetofauna of the Mexican state of Aguascalientes. *Herpetologica* 19: 40–51.
- ANDREWS, E. W. (1937): Notes on the snakes from the Yucatán peninsula. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 20: 355–359.
- ASEFF-MARTÍNEZ, A. (1967): Notas sobre la herpetofauna del centro de Nuevo León, México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. 52 pp.
- AUTH, D., SMITH, H. M., BROWN, B. C. & LINTZ, D. (2000): A description of the Mexican amphibian and reptile collection of the Strecker Museum. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 35: 65–85.
- BAHENA-BASAVE, H. (1994): Los reptiles de La Unión, sur del estado de Quintana Roo y algunos aspectos de sus hábitos alimenticios. Bachelor Thesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, UNAM, México. 57 pp.
- BANTA, B. H. (1962): The amphibians and reptiles from the state of Aguascalientes, Mexico, in the collections of the California Academy of Sciences. *Wasmann Journal of Biology* 20: 99–105.
- BARBOUR, T. & COLE, L. J. (1906): Vertebrata from Yucatán. *Reptilia, Amphibia, Pisces. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 50(5): 146–159.
- BELTRÁN, E. (1968): Las reales expediciones botánicas del siglo XVIII a Hispano América. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 28: 179–249.
- BOGERT, C. M. & OLIVER, J. A. (1945): A preliminary analysis of the herpetofauna of Sonora. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 297–426.
- BRAND, D. D. & "OTHERS". 1960. Coalcoman and Motines del Oro. University of Texas, Austin.
- BRATTSTROM, B. H. (1955): Notes on the herpetology of the Revillagigedo Islands, Mexico. *American Midland Naturalist* 54: 219–229.
- CAMARILLO R., J. L. (1993): Algunos aspectos de la biogeografía de los anfibios y reptiles de la zona xerófila de Hidalgo. pp. 415–432 in: VILLAVICENCIO, M. A., Y. MARMOLEJO SANTILLÁN, Y. & PÉREZ ESCANDÓN B. E. (eds.) *Investigaciones recientes sobre flora y fauna de Hidalgo, México. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca.*
- CAMARILLO R., J. L. & CASAS-ANDREU, G. (1998): Notas sobre la herpetofauna del área comprendida entre Zacualtipán, Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 69(2): 231–237.
- CAMARILLO R., J. L. & CASAS-ANDREU, G. (2001): Anfibios y reptiles del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 71(1): 105–123.
- CAMARILLO R., J. L. & SMITH, H. M. (1992): A handlist of the amphibians and reptiles of the state of Mexico. pp 39–41 in: STRIMPLE, P. D. & STRIMPLE, J. L. (eds.) *Contributions in herpetology. Greater Cincinnati Herpetological Society, Cincinnati.*
- CAMPBELL, J. A. (1998): Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán, and Belize. University of Oklahoma Press, Norman. xix + 380 pp.
- CANSECO-MÁRQUEZ, L. (1996): Estudio preliminar de la herpetofauna en la Cañada de Cuicatlán y Cerro Piedra Larga, Oaxaca. Bachelor Dissertation, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla. 180 pp.
- CASAS ANDREU, G. (1982): Anfibios y reptiles de la costa suroeste del estado de Jalisco con aspectos sobre su

- ecología y biogeografía. Doctoral Dissertation, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 316 pp.
- CASAS ANDREU, G. (1989): Los anfibios y reptiles y su estado de conservación en el Valle de México. pp. 118–123 in: GÍO-ARGÁEZ, R., I. HERNÁNDEZ-RUÍZ & E. SAÍNZ-HERNÁNDEZ (eds.) *Ecología Urbana*. Vol. Especial. Sociedad Mexicana Historia Natural, México.
- CASAS ANDREU, G. (1996): Notas para la historia de los estudios herpetofaunísticos en el estado de Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 7(1): 21–26.
- CASAS ANDREU, G., AGUILAR MIGUEL, X., & PINEDA ARREDONDO, E. O. (1997): Anfibios y reptiles. Pp. 9–53 in: Universidad Autónoma del Estado de México. Lista taxonómica de los vertebrados terrestres del Estado de México. UAEM, Toluca.
- CASAS ANDREU, G., MÉNDEZ DE LA CRUZ, F. R., & CAMARILLO, J. L. (1996): Anfibios y reptiles de Oaxaca. Lista, distribución y conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 69: 1–35.
- CASTRO-FRANCO, R. & ARANDA-ESCOBAR, E. (1984): Estudio preliminar sobre la ecología de los reptiles del estado de Morelos. Bachelor Dissertation. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos. 117 pp.
- CASTRO-FRANCO, R. & BUSTOS-ZAGAL, M. G. (1994): List of reptiles of Morelos, Mexico, and their distribution in relation to vegetation types. *Southwestern Naturalist* 39: 171–175.
- COMISIÓN EDITORA DE LAS OBRAS DE FRANCISCO HERNÁNDEZ. (1985): Francisco Hernández. Obras completas, Comentarios a la obra de Francisco Hernández, VII. UNAM, México (1984). 376 pp.
- CONANT, R. (1968): Zoological exploration in Mexico – the route of Lieut. D. N. Couch in 1853. *American Museum Novitates* (2350): 1–14.
- CONTRERAS ARQUIETA, A. & LAZCANO VILLAREAL, D. (1995): Lista revisada de los reptiles del Estado de Nuevo León, México. pp. 55–64, In: CONTRERAS, B. S., GONZÁLEZ-S., F., LAZCANO V, D., & CONTRERAS-A, A. (eds.) *Listado preliminar de la fauna silvestre del Estado de Nuevo León, México*. Consejo Consultivo Estatal para la Preservación y Fomento de la Flora y Fauna Silvestre de Nuevo León, Gobierno del Estado de Nuevo León, México.
- COPE, E. D. (1879): Eleventh contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 18: 261–277.
- COPE, E. D. (1885): A contribution to the herpetology of Mexico. *Proceedings of the American Philosophical Society* 22: 379–404.
- COPE, E. D. (1886): Thirteenth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 23: 271–287.
- DAVIS, W. B. & DIXON, J. R. (1959): Snakes of the Chilpancingo region, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 72: 79–92.
- DAVIS, W. B. & DIXON, J. R. (1961): Reptiles (exclusive of snakes) of the Chilpancingo region, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 74: 37–56.
- DAVIS, W. B. & DIXON, J. R. (1965): Amphibians of the Chilpancingo region, Mexico. *Herpetologica* 20: 225–233.
- DAVIS, W. B. & SMITH, H. M. (1953a): Snakes of the Mexican state of Morelos. *Herpetologica* 8: 133–143.
- DAVIS, W. B. & SMITH, H. M. (1953b): Amphibians of the Mexican state of Morelos. *Herpetologica* 8: 144–149.
- DAVIS, W. B. & SMITH, H. M. (1953c): Lizards and turtles of the Mexican state of Morelos. *Herpetologica* 9: 100–108.
- DÍAZ-BOLIO, J. (1965): La serpiente emplumada – eje de culturas. *Registro de Cultura Yucateca, Mérida, Yucatán*. 374 pp.
- DIXON, J. R., KETCHERSID, C. A., & LIEB, C. S. (1972): The herpetofauna of Querétaro, Mexico, with remarks on taxonomic problems. *Southwestern Naturalist* 16: 225–237.
- DUELLMAN, W. E. (1958): A preliminary analysis of the herpetofauna of Colima, Mexico. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University Michigan* (589): 1–22.
- DUELLMAN, W. E. (1960): A distributional study of the amphibians of the Isthmus of Tehuantepec, México. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History* 13: 19–72.
- DUELLMAN, W. E. (1961): The amphibians and reptiles of Michoacán, México. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History* 15: 1–148.
- DUELLMAN, W. E. (1965a): Amphibians and reptiles from the Yucatán peninsula, Mexico. *University of Kansas Publications, Museum Natural History* 15: 577–614.
- DUELLMAN, W. E. (1965b): A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacán, México. *University of Kansas Publications, Museum Natural History* 15: 627–709.
- DUGÈS, A. (1888): Erpetología del Valle de México. *La Naturaleza* (2)1: 97–146.
- DUGÈS, A. (1889): Francisco Hernández. *La Naturaleza* (2)1: 282–288.
- DUGÈS, A. (1896): Reptiles y batracios de los Estados Unidos Mexicanos. *La Naturaleza* (2)2: 479–485.
- DUMÉRIL, A. H. A., BOCOURT, F. & MOCQUARD, M. F. (1870–1909): *Mission Scientifique au Mexique et dans l’Amerique Centrale. Recherches zoologiques*. Part 3, Sect. 1. Études sur les reptiles. Paris, Imprimerie Impériale. xiv + 1012 pp., 77 pls.
- DUNDEE, H. A., WHITE, D. A., & RICO-GRAY, V. (1986): Observations on the distribution and biology of some Yucatán Peninsula amphibians and reptiles. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 22: 37–50.
- ESPINOZA M., E., NUÑEZ-O., H., GONZÁLEZ-D., P., LUNAR., R., ALTAMIRANO, M. A., CRUZ-A., E., CARTAS-H., G., & GUICHARD-R., C. (1999a): Listado preliminar de los vertebrados terrestres de la Reserva de la Biósfera “El Triunfo”, Chiapas. *Publicaciones Especiales del Instituto de Historia Natural* (1): 1–38.
- ESPINOZA M., E., NUÑEZ-O., H., GONZÁLEZ-D., P., LUNAR., R., NAVARRETE-G., D., CRUZ-A., E., & GUICHARD-R., C. (1999b): Lista preliminar de los vertebrados terrestres de la selva “El Ocote”, Chiapas. *Publicaciones Especiales del Instituto de Historia Natural* (2): 1–40.
- FERRARI-PEREZ, F. (1886): Catalogue of animals collected by the Geographical and Exploring Commission of the Republic of Mexico. *Proceedings of the United States National Museum* 9: 125–199.
- FLORES-VILLELA, O. (1987): Formation of a Herpetological Organization in Mexico. *Herpetological Review* 18(2): 26–27.

- FLORES-VILLELA, O. (1993a): Breve historia de la herpetología en México. *Elementos Universidad Autónoma de Puebla* **18**: 11–21.
- FLORES-VILLELA, O. (1993b): Herpetofauna mexicana. *Special Publications of the Carnegie Museum of Natural History* (17): 1–73.
- FLORES-VILLELA, O. & CANSECO-MÁRQUEZ, L. (2004): Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*.
- FLORES-VILLELA, O. & GEREZ, P. (1994): Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. UNAM-CONABIO, México. xvi + 439 pp.
- FLORES-VILLELA, O. & HERNÁNDEZ, J. A. (1992): Las colecciones herpetológicas mexicanas. *Publicaciones Especiales del Museo Zoología, Facultad de Ciencias UNAM, México* **4**: 3–24.
- FLORES-VILLELA, O. & HERNÁNDEZ-GARCÍA, E. (1989): New state records from northern Guerrero, Mexico. *Herpetological Review* **20**: 15–16.
- FLORES-VILLELA, O. & MUÑOZ-ALONSO, A. (1993): Anfibios y reptiles. pp. 411–442 in: LUNA-VEGA, I. & LLORENTE BOUSQUETS, J. (eds.) *Historia natural del Parque ecológico estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, Mexico*. CONABIO/UNAM, México.
- FOWLER, H. W. (1913): Amphibians and reptiles from Ecuador, Venezuela, and Yucatán. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **65**: 153–176.
- FUGLER, C. M. & WEBB, R. G. (1956): Distributional notes on some reptiles and amphibians from southern and central Coahuila. *Herpetologica* **12**: 167–171.
- GADOW, H. (1905): The distribution of Mexican amphibians and reptiles. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1905**(2): 191–245.
- GADOW, H. (1908): Through southern Mexico, being an account of the travels of a naturalist. Witherby, London. xvi + 527 pp.
- GAIGE, H. T. (1936): Some reptiles and amphibians from Yucatán and Campeche, Mexico. *Publications of the Carnegie Institution of Washington* (457): 289–304.
- GAIGE, H. T. (1938): Some reptilian records from caves in Yucatán. *Publications of the Carnegie Institution of Washington* (491): 297–298.
- GARCÍA, A. & CEBALLOS, G. (1994): Guía de campo de los reptiles y anfibios de la Costa de Jalisco, Mexico. *Fundación Ecológica Cuixmala A.C. & Instituto de Biología, UNAM, México*. 184 pp.
- GEISER, S. W. (1937): *Naturalists of the frontier*. Southern Methodist University, Dallas. 296 p.
- GMELIN, J. F. (1789): *Caroli a Linné, Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus defferentiis, synonymis, locis*. Tomus 1, Pars III. Editio decima tertia, aucta, reformata. Georg. Emanuel Beer, Lipsiae [Leipzig], pp. 1033–1516.
- GOLDMAN, E. A. (1951): Biological investigations in Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections* (115): 1–476.
- GONZÁLEZ, A., CAMARILLO, J. L., MENDOZA, F., & MANCILLA, M. (1986): Impact of expanding human population on the herpetofauna of the Valley of Mexico. *Herpetological Review* **17**: 30–31.
- GRANT, C. & SMITH, H. M. (1959): Reptiles from San Luis Potosí. *Herpetologica* **15**: 54–56.
- GRANT, C. & SMITH, H. M. (1960): Herpetozoa from Jalisco. *Herpetologica* **16**: 39–43.
- GRISMER, L. L. (1994): The evolutionary and ecological biogeography of the herpetofauna of Baja California and the Sea of Cortez. Ph.D. Dissertation, Loma Linda University, Loma Linda, California. 677 pp.
- GRISMER, L. L. (2002): Amphibians and reptiles of Baja California, including its pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. University of California Press, Berkeley. xiv + 399 pp.
- GÜNTHER, A. C. L. G. (1885–1902): *Biologia Centrali-Americana. Reptilia and Batrachia*. London, Porter. xx + 326 pp., 76 pls.
- GUTIÉRREZ SOLANA R., N. (1987): *Las serpientes en el arte Mexica*. UNAM, México. 163 pp.
- GUZMÁN-VILLA, U. (1993): Análisis de la distribución de los lacertilios en la vegetación de la costa del estado de Michoacán, México. Bachelor Diss., Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Escuela de Biología, Morelia, Michoacán. 92 pp.
- HARDY, L. M. & MCDIARMID, R. W. (1969): The amphibians and reptiles of Sinaloa, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History **18**: 39–252.
- HARTWEG, N. & OLIVER, J. A. (1940): A contribution to the herpetology of the Isthmus of Tehuantepec. IV. An annotated list of the amphibians and reptiles collected on the Pacific slope during the summer of 1936. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* (47): 1–31.
- HERNÁNDEZ, F. (1648): *Rerum medicarum novae hispaniae thesaurus seu plantarum animalium mineralium mexicanorum historia*. Mascardi, Rome. 950 + 90 pp.
- HERNÁNDEZ GARCÍA, E. (1989): Herpetofauna de la Sierra de Taxco, Guerrero. Bachelor Diss., Facultad de Ciencias, UNAM, México. 93 pp.
- HERRERA, A. L. (1893): El clima del Valle de México y la biología de los vertebrados. (Part 2). *Naturaleza* (2)2: 324–358.
- JOHNSON, J. D. (1989): A biogeographic analysis of the herpetofauna of northwestern nuclear Central America. *Milwaukee Public Museum Contributions in Geology and Biology* (76): 1–66.
- JOHNSON, J. D. (1990): Biogeographic aspects of the herpetofauna of the Central Depression of Chiapas, Mexico, with comments on surrounding areas. *Southwestern Naturalist* **35**: 268–278.
- KELLOGG, R. (1932): Mexican tailless amphibians in the United States National Museum. *Bulletin of the United States National Museum* (160): 1–224.
- LANGMAN, I. K. (1949): Dos figuras casi olvidadas en la historia de la botánica Mexicana. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **10**: 329–336.
- LAZCANO-BARRERO, M., GÓNGORA-ARONES, E., & VOGT, R. C. (1993): Anfibios y reptiles de la Selva Lacandona. pp. 221–231 in: VÁZQUEZ-SÁNCHEZ, M. A. & RAMOS, M. A. (eds.) *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. *Publicaciones Especiales Ecosfera* (1) (1992).
- LAZCANO VILLAREAL, D. & CONTRERAS ARQUIETA, A. (1995): Lista revisada de los anfibios del estado de Nuevo León, México. pp. 65–70 in: CONTRERAS-B., S., F. GONZÁLEZ-S., LAZCANO V., D. & CONTRERAS-A., A. (eds.) *Listado preliminar de la fauna silvestre del Estado de Nuevo León, México*. Consejo Consultivo Estatal para la Preservación y Fomento de la Flora y

- Fauna Silvestre de Nuevo León, Gobierno del Estado de Nuevo León, México.
- LEE, J. C. (1980): An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications (67): 1–75.
- LEE, J. C. (1996): The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula. Cornell University Press, Ithaca, New York. xii + 500 pp.
- LEWIS, T. N. & JOHNSON, M. L. (1955): Observations on the herpetofauna of the Mexican state of Nayarit. *Herpetologica* 11: 177–181.
- LEMONS-ESPINAL, J. A., SMITH, H. M., & CHISZAR, D. (2003): Introducción a los anfibios y reptiles del estado de Chihuahua, México. In Press.
- LINNAEUS, C. (1758): *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus defferentiis, synonymis, locis*. Editio decima. Tomus I. Laurenti Salvi, Holmiæ [Stockholm]. [4] + 823 + [1] pp.
- LINER, E. A., JOHNSON, M. R., & CHANEY, A. H. (1977): A contribution to the herpetology of northern Coahuila, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences* 80: 47–53.
- LINER, E. A., MONTANUCCI, R. R., GONZÁLEZ-ALONSO, A., & MENDOZA-QUIJANO, F. (1993): An additional contribution to the herpetology of northern Coahuila, Mexico. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 5(1): 9–11.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, C. (1991): Análisis prospectivo de los vertebrados terrestres del corredor turístico Cancún-Tulum, Quintana Roo, México. Bachelor's Diss., Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, UNAM, México. 127 pp.
- MACDOUGALL, T. (1971): The chima wilderness. *Explorers Journal*. June 1971: 86–103.
- MANJARREZ, J. & AGUILAR-MIGUEL, X. (1995): Lista de anfibios y reptiles del Parque Nahuatlaca-Matlazinca, Estado de México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 6: 40–42.
- MARTIN, P. S. (1958): A biogeography of reptiles and amphibians in the Gómez Farías region, Tamaulipas, Mexico. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* (101): 1–102.
- MARTIN, P. S., ROBINS, C. R., & HEED, W. B. (1954): Birds and the biogeography of the Sierra de Tamaulipas, an isolated pine-oak habitat. *Wilson Bulletin* 66: 38–57.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1936a): Contribuciones al conocimiento de las fauna de Actopán, Hgo. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 7: 271–286.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1936b): Los batracios y reptiles según los códigos y relatos de los antiguos mexicanos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 7: 489–512.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1937a): Contribución al conocimiento de los batracios y reptiles del Valle de Mezquital, Hgo. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 8: 259–266.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1937b): Contribuciones para la historia de las ciencias biológicas de México. 11. Alfredo Augusto Delsescantz Dugès, ensayo biográfica. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 8: 437–455.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1938): Ensayo de interpretación del libro undécimo de la Historia de Sahagún. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 9: 379–391.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1940): Nota acerca de algunos vertebrados de las lagunas de Cempoala y sus alrededores. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 11: 741–743.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1941): Ensayo de interpretación del libro undécimo de la historia general de las cosas de Nueva España, de Fray Bernardino de Sahagún. III. Los mamíferos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 12: 489–506.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1943): El más antiguo parque zoológico de América. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 14: 635–643.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1946^a): Reptiles in early Mexican culture. *Fauna [Philadelphia Zoological Society]* 8: 26–27.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1946^b): Xolotl y los gemelos y monstruos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 17: 343–345.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1979): Herpetología mexicana antigua. I. Las serpientes y el hombre. *Anales del Instituto de Biología, Universidad de México* 50 (Zool.): 651–664.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. (1984): Herpetología mexicana antigua. II. Nomenclatura y taxonomía de las serpientes. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 54: 177–198.
- MARTÍNEZ-CASTELLANOS, R. & MUÑOZ-ALONSO, A. (1998): La herpetofauna de la Reserva de Ocote, Chiapas, México, una comparación y análisis de su distribución por tipos de vegetación. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 8: 1–14.
- MARTÍNEZ-CORONEL, M. & VELÁZQUEZ-P., A. (1984): Anfibios y reptiles de la Estación Experimental de Fauna Silvestre de San Cayetano, Estado de México, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, México* 28: 39–54.
- MASLIN, T. P. (1963a): Notes on some anuran tadpoles from Yucatán, Mexico. *Herpetologica* 19: 122–128.
- MASLIN, T. P. (1963b): Notes on a collection of herpetozoa from the Yucatán peninsula of Mexico. *University of Colorado Studies Series in Biology* (9): 1–20.
- MAYR, E. (1982): *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Harvard University, Cambridge, Massachusetts. x + 974 pp.
- MCCOY, C. J. & FLORES-VILLELA, O. (1985): Amphibians and reptiles of the Sessé and Mociño expedition: a lost chapter in Mexican herpetology. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History* 54: 189–193.
- MCCOY, C. J. & FLORES-VILLELA, O. (1988): The identity of *Coluber nutkensis* (Reptilia: Serpentes). *Canadian Field Naturalist* 102(4): 716–718.
- MCCRANIE, J. R. & WILSON, L. D. (2001): The herpetofauna of the Mexican State of Aguascalientes. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* (230): 1–46.
- MCDIARMID, R. W. (1963): A collection of reptiles and amphibians from the highland faunal assemblage of western Mexico. *Los Angeles County Museum of Natural History Contributions in Science* (68): 1–15.
- MCDIARMID, R. W., COPP, J. F., & BREEDLOVE, D. E. (1976): Notes on the herpetofauna of western Mexico: new records from Sinaloa and the Tres Marias Islands. *Los Angeles County Museum of Natural History Contributions in Science* (275): 1–17.

- MEARNS, E. A. (1907): Mammals of the Mexican boundary of the United States. *Bulletin of the United States National Museum* (56): 1–530.
- MÉNDEZ DE LA CRUZ, F., CAMARILLO-R., J. L., VILLAGRAN-SANTA CRUZ, M. & AGUILAR-CORTEZ, R. (1992): Observaciones sobre el status de los anfibios y reptiles de la Sierra de Guadalupe (Distrito Federal-Estado de México). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zología* 63: 249–256.
- MOCQUARD, M. F. (1899): Contribution à la faune herpétologique de la Basse-Californie. *Nouvelles Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* (4)1: 297–344.
- MUÑOZ-ALONSO, A., MARTÍNEZ-CASTELLANOS, R., & HERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, P. (1996): Anfibios y reptiles de la Reserva El Ocote. pp 87–147 in: VÁZQUEZ SÁNCHEZ, M. A., & MARCH MIFSUT, I. (eds.) *Conservación y desarrollo sustentable en La Selva El Ocote, Chiapas. ECOSUR, CONABIO, Mexico.*
- MURPHY, R. W. (1983): Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California herpetofauna. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* (137): 1–48.
- MURPHY, R. W. & OTTLEY, J. R. (1984): Distribution of amphibians and reptiles on islands in the Gulf of California. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History* 53: 207–230.
- OLIVER, J. A. (1937): Notes on a collection of amphibians and reptiles from the state of Colima, Mexico. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University Michigan* (360): 1–30.
- PAINTER, C. W. (1976): A distributional study of the amphibians and reptiles in the state of Colima, Mexico. M.S. Thesis, Northern Louisiana University, Monroe, Louisiana. 116 pp.
- PEARSE, A. S. (1945): La fauna. In: *Enciclopedia Yucatecense, Gobierno de Yucatán, Mérida* 1: 109–271.
- PELCASTRE VILLAFUERTE, L. & FLORES-VILLELA, O. (1992): Lista de especies y localidades de recolecta de herpetofauna de Veracruz, México. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias UNAM, México* (4): 25–96.
- PÉREZ-RAMOS, E., SALDAÑA DE LA RIVA, L. & URIBE-PEÑA, Z. (2000): A checklist of the reptiles and amphibians of Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zología* 71(1): 21–40.
- PETERS, J. A. (1953): Snakes and lizards from Quintana Roo, Mexico. *Lloydia* 16: 227–232.
- PETERS, J. A. (1954): The amphibians and reptiles of the coastal sierra of Michoacán, Mexico. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* (554): 1–37.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A. (1994): Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. *Cuadernos del Instituto de Biología, UNAM* (23): 1–127.
- RENDÓN-ROJAS, R., ALVAREZ, T., & FLORES-VILLELA, O. (1998): Herpetofauna de Santiago Jalahui, Oaxaca, Mexico. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)* (75): 17–45.
- RODRÍGUEZ-TORRES, A. Y. & VÁZQUEZ-DÍAZ, J. (1996): Diversidad de la herpetofauna del municipio de Villa Hidalgo, Jalisco, México. Bachelor Diss., Facultad de Ciencias, UNAM, México. 122 pp.
- SALDAÑA DE LA RIVA, L. & PÉREZ-RAMOS, E. (1987): Herpetofauna del estado de Guerrero, México. Bachelor Diss., UNAM, México. 389 pp.
- SÁNCHEZ-HERRERA, O. (1980^a): Diagnosis preliminar de la herpetofauna de Tlaxcala, México. Bachelor Diss., UNAM, México. 155 pp.
- SÁNCHEZ-HERRERA, O. (1980^b): Herpetofauna of the Pedregal de San Angel, D. F., México. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 16: 9–18.
- SARTORIUS, C. (1961): Mexico about 1850. Brockhaus, Stuttgart. viii + 204 pp.
- SCHMIDT, K. P. (1922): The amphibians and reptiles of Lower California and the neighboring islands. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 46: 607–707.
- SCHMIDT, K. P. & ANDREWS, E. W. (1936): Notes on snakes from Yucatán. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 20: 167–187.
- SCHMIDT, K. P. & OWENS, D. W. (1944): Amphibians and reptiles of northern Coahuila, Mexico. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 29: 97–115.
- SITES, J. W. & DIXON, J. R. (1981): A new subspecies of the iguanid lizard, *Sceloporus grammicus*, from northeastern Mexico, with comments on its evolutionary implications and the status of *S. g. disparilis*. *Journal of Herpetology* 15: 59–69.
- SMITH, H. M. (1938): Notes on reptiles and amphibians from Yucatán and Campeche. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* (386): 1–22.
- SMITH, H. M. (1944): Notes on a small collection of reptiles and amphibians from Tabasco, Mexico. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 34: 154–156.
- SMITH, H. M. (1960): Herpetozoa from Tabasco. *Herpetologica* 16: 222–223.
- SMITH, H. M. (1970): The first herpetology of Mexico. *Herpetology* 3: 1–16.
- SMITH, H. M. (1985): Los anfibios y reptiles. pp. 241–247 in: COMISIÓN EDITORA DE LAS OBRAS DE FRANCISCO HERNÁNDEZ. *Francisco Hernandez, Obras completas, Comentarios a la obra de Francisco Hernández Vol VII, UNAM, México* (1984).
- SMITH, H. M. (1999): The first herpetology of Mexico [revised]. *Herpetology* 29: 1–13.
- SMITH, H. M. & BRAESTRUP, F. W. (1963): The identity of *Chersodromus nigricans* Reinhardt (Reptilia: Serpentes) and the travels in Mexico of F. W. Liebmann. *Herpetologica* 18: 233–240.
- SMITH, H. M., CONANT, R. & CHISZAR, D. (2003): Berlandier's herpetology of Matamoros, Mexico, 150 years ago. *Newsletter and Bulletin of the International Society for the History and Bibliography of Herpetology* 4: 19–30.
- SMITH, H. M. & SMITH, R. B. (1969): Early foundations of Mexican herpetology: an annotated and indexed bibliography of the herpetological publications of Alfredo Dugès, 1826–1910. University of Illinois Press, Urbana. 85 pp.
- SMITH, H. M. & SMITH, R. B. (1976): Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Volume IV. Source analysis and index for Mexican amphibians. John Johnson, North Bennington, Vermont. 260 pp.
- SMITH, H. M. & TAYLOR, E. H. (1945): An annotated checklist and key to the snakes of Mexico. *Bulletin of the United States National Museum* (187): 1–239.

- SMITH, H. M. & TAYLOR, E. H. (1948): An annotated checklist and key to the Amphibia of Mexico. *Bulletin of the United States National Museum* (194): 1–118.
- SMITH, H. M. & TAYLOR, E. H. (1950): An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *Bulletin of the United States National Museum* (199): 1–253.
- SOMOLINOS-D'ARDOIS, G. (1960): Francisco Hernández. Obras Completas. Tomo I. Vida y obra de Francisco Hernández precedida de España y Nueva España en la época de Felipe II. UNAM, México, D. F. 485 pp.
- STRESEMANN, E. (1954): Ferdinand Deppe's travels in Mexico, 1824–1829. *Condor* 56: 86–92.
- TANNER, W. W. (1985): Snakes of western Chihuahua. *Great Basin Naturalist* 45: 615–676.
- TANNER, W. W. (1987): Lizards and turtles of western Chihuahua. *Great Basin Naturalist* 47: 383–421.
- TANNER, W. W. (1989): Amphibians of western Chihuahua. *Great Basin Naturalist* 49: 38–70.
- TANNER, W. W. & ROBISON, W. G. (1960): Herpetological notes for northwestern Jalisco, Mexico. *Herpetologica* 16: 59–62.
- TAYLOR, E. H. (1938a): Notes on the herpetological fauna of the Mexican state of Sonora. *Kansas University Science Bulletin* 24: 475–503.
- TAYLOR, E. H. (1938b): Notes on the herpetological fauna of the Mexican state of Sinaloa. *The University of Kansas Science Bulletin* 24: 505–537.
- TAYLOR, E. H. (1949): A preliminary account of the herpetology of the state of San Luis Potosí, Mexico. *The University of Kansas Science Bulletin* 33(2): 169–215.
- TAYLOR, E. H. (1950): Second contribution to the herpetology of San Luis Potosí. *The University of Kansas Science Bulletin* 33(11): 441–457.
- TAYLOR, E. H. (1952): Third contribution to the herpetology of the Mexican state of San Luis Potosí. *The University of Kansas Science Bulletin* 34(13): 793–815.
- TAYLOR, E. H. (1953): Fourth contribution to the herpetology of San Luis Potosí. *The University of Kansas Science Bulletin* 35(13): 1587–1614.
- TOWNSEND, Q. V. (1916): Voyage of the 'Albatross', to the Gulf of California in 1911. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 35: 399–476.
- TREVIÑO-SALDAÑA, C. H. (1978): Estudio herpetofaunístico distribucional del sur de Nuevo León, México. Bachelor Diss., Facultad Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. 41 pp.
- URIBE-PEÑA, Z., RAMÍREZ-BAUTISTA, A., & CASAS-ANDREU, G. (1999): Anfíbios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, México. *Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, México Cuadernos* (32): 1–119.
- VAN DENBURGH, J. (1895a): A review of the herpetology of Lower California. Part I. Reptiles. *Proceedings of the California Academy of Sciences* (2)5: 77–163.
- VAN DENBURGH, J. (1895b): A review of the herpetology of Lower California. Part II. Batrachians. *Proceedings of the California Academy of Sciences* (2)5: 556–561.
- VARGAS-SANTA MARÍA, F. (1998): Estudio herpetofaunístico en el Playón de Mexiquillo y áreas adyacentes, en la costa sur del estado de Michoacán, México. Bachelor Diss., UNAM, México. 111 pp.
- VÁZQUEZ-DÍAZ, J. & QUINTERO DÍAZ, G. E. (1997): Anfíbios y reptiles de Aguascalientes. CIEMA, A.C., Aguascalientes, Ags. 145 pp.
- VEGA LÓPEZ, A. A. & ALVAREZ-S., T. (1992): La herpetofauna de los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)*(51): 1–128.
- VELASCO-TORRES, J. J. (1970): Contribución al conocimiento de la herpetología del norte de Nuevo León, México. Bachelor Diss., Facultad Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. 69 pp.
- WEBB, R. G. (1984): Herpetogeography in the Mazatlán-Durango region of the Sierra Madre Occidental, Mexico. pp. 217–241 in: SEIGEL, R. A., HUNT, L. E., KNIGHT, J. L., MALARET, L. & ZUSCHLAG, N. L. (eds.) *Vertebrate ecology and systematics – a tribute to Henry S. Fitch*. University of Kansas Museum of Natural History Special Publication (10): 1–278.
- WEBB, R. G. & FUGLER, C. M. (1957): Selected comments on amphibians and reptiles from the Mexican state of Puebla. *Herpetologica* 13: 33–36.
- WIEGMANN, A. F. A. (1834): *Herpetologia Mexicana, seu descriptio amphibiorum Novae Hispaniae, quae itineribus Comitibus de Sack, Ferdinandi Deppe et Chr. Guil. Schiede in Museum Zoologicum Berolinense pervenerunt. Pars prima, saurorum species*. C. G. Lüderitz, Berolini [Berlin]. vi + 54 pp.
- WILSON, L. D. & MCCRANIE, J. R. (1979): Notes on the herpetofauna of two mountain ranges in Mexico (Sierra Fria, Aguascalientes, and Sierra Morones, Zacatecas). *Journal of Herpetology* 13: 271–278.
- ZWEIFEL, R. (1959a): The provenance of reptiles and amphibians collected in western Mexico by J. J. Major. *American Museum Novitates* (1949): 1–9.
- ZWEIFEL, R. (1959b): Additions to the herpetofauna of Nayarit, Mexico. *American Museum Novitates* (1953): 1–13.
- ZWEIFEL, R. (1960): Results of the Puritan-American Museum of Natural History expedition to western Mexico. 9. Herpetology of the Tres Marias Islands. *Bulletin of the American Museum of Natural History* (119): 77–128.

Authors' addresses: Prof. Dr. Oscar A. FLORES-VILLELA, Museo de Zoología, Fac. de Ciencias, UNAM, A.P. 70-399, México D.F. 04510 México. Email: ofv@hp.fcencias.unam.mx; Prof. Dr. Hobart M. SMITH, Department of Environmental, Population and Organismic Biology, University of Colorado, Boulder, Colorado, 80309-0334 USA. Email: hsmith@buffmail.colorado.edu; Prof. Dr. David CHISZAR, Department of Psychology, University of Colorado, Boulder, Colorado, 80309-0345 USA. Email: chiszar@clipr.colorado.edu.



Instructions to Authors

Bonner zoologische Beiträge publishes original papers, reviews, and scientific notes covering the whole field of zoology, with emphasis on biodiversity, biogeography, history of zoology, morphology, phylogenetics, and taxonomy. The material must not be submitted for publication elsewhere. All manuscripts will be peer-reviewed. Final acceptance of items for publication is the responsibility of the corresponding editor dealing with the respective taxon (see list of editors).

Manuscripts not compatible with the following guidelines will be returned.

Manuscript preparation:

Manuscripts should be written in English or German. If you plan to submit a manuscript of more than 80 manuscript pages, please contact the editor-in-chief in **advance**. Manuscripts must be typed, double-spaced (including figure captions, references etc.) on standard A4 or equivalent paper. Please submit three complete copies. After final acceptance for publication, a PC formatted electronic version of the text is required.

Manuscripts should be organised as follows: Title, Author(s), Address(es), Abstract (in English), Key words, Text, Acknowledgements, References, Appendix, Tables (each with an Arabic numeral and with a heading), Figure Captions, Figures (separately numbered and identified). All pages should be numbered consecutively. Footnotes should be avoided. **Do not** for any reason **use upper case letters for entire words**. You may use italics in the text.

Measurements must always be given in the metric system and carried out to the same decimal, i.e., 5.3-6.0 mm (not: 5.3-6 mm).

All illustrations must be referred to in the text. Refer to your illustrations using "Fig.", "Figs." and "Pl.", "Pls.". If you refer to illustrations in cited sources, use "fig." etc.

Ethical and legal aspects. Authors are obliged to state clearly that they followed the legal regulations and laws for the collection and ethical treatment of animals. Deposition of voucher specimens in recognised institutions is encouraged.

Scientific Names. The systematic position of taxa listed in the title must be indicated (e.g., "Primates: Hylobatidae"), except where only family group level taxa are treated, in which case only the order is required. Binominal taxa names in the title should be accompanied by author and date of publication.

The first mention of a genus group and/or species group name in the text should appear as the full scientific name, complete with author and date, e.g., *Oulema (Oulema) melanopus* (Linnaeus, 1758). Thereafter a binominal name should be abbreviated with the first letter of the generic name, accompanied by the abbreviation of the subgeneric name, if necessary, e.g., *O. (O.) melanopus*. All species group names have to be preceded by the name of the genus or its initial.

References. Cited sources should be referred to as follows: AX (2001), KIM & LUMARET (1989), HOLM et al. (1997) – for three or more authors. All authors of a paper should be cited in the list of references. References "in press" shall only be cited when they have been accepted for publication.

Names of persons who provided unpublished information should be cited as follows: "(W. F. MILLER, London, pers. comm. 1967)".

List references alphabetically by author under References. Do not italicise words in titles other than genus group and species group names. Journal and series names have to be spelled out fully.

Examples:

ALTIERO, T. & REBECCHI, L. (2001): Rearing tardigrades: results and problems. *Zoologischer Anzeiger* **240**: 21-221.

MAYR, E. (2000): The biological species concept. Pp. 17-29 in: WHEELER, Q. D. & MEIER, R. (eds.) *Species Concepts and Phylogenetic Theory – A Debate*. Columbia University Press, New York.

SCOPOLI, I. A. (1763): *Entomologia Carniolica*. I. T. Trattner, Vienna.

Taxonomy. Taxonomic information must conform to the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature, newest edition. Type specimens must be designated and type depositories must be clearly indicated for new species group taxa. Type specimens should be deposited in recognised institutions. Specimens belonging to the type material must be indicated in the text and labelled appropriately.

List names in synonymies as follows: *Attelabus asparagi* Scopoli, 1763: 36, fig. 113., and list the reference under References.

Illustrations. Mount originals of line drawings and halftones on heavy paper. Grouped illustrations should be mounted in the same proportions (length and width = 1 : 1,29) as the printed part of the page (166 x 240 mm; column width = 80 mm), but allow enough space for the figure caption. Figure numbers should be neat, uniform, and scaled to 4-6 mm after reduction. Place plate number, author's name and indication on top of the back of each plate. Halftones should be photographic prints of high contrast on glossy paper.

Send the originals of the illustrations only after acceptance of your manuscript.

Figure Captions should be typed on a separate page and submitted after References. They should be concise, precise guides to the interpretation of each figure.

Scientific Notes should not exceed two printed pages (including illustrations). Organise manuscripts for Scientific Notes as follows: Title, Author Name(s), Text, Acknowledgements, References, Address(es), Tables, Figure Captions, Figures.

Electronic submission. Submission of manuscripts via e-mail or on diskette is encouraged. Please, contact the editor-in-chief in advance.

Reprints. 50 reprints are supplied free of charge. Additional reprints may be purchased by ordering when page proofs are returned.

Questions we ask our reviewers

Authors preparing manuscripts for **Bonner zoologische Beiträge** should keep in mind the following questions which referees for the journal are asked:

- Is the paper of interest to the readers of *Bonner zoologische Beiträge*? Otherwise, suggest another journal.
- Is it substantial and novel enough to justify publication?
- Would the reader easily grasp the significance of the work from the introduction and discussion?
- Do the conclusions follow from the information presented?
- Can the paper be made clearer and more concise?
- Could the title be shortened or made more informative?
- Does the abstract indicate the methods used and the important results?
- Are alternative interpretations sufficiently considered?
- Are contents and length of the paper well balanced?
- Are there any important references to the subject that have not been considered?
- Are all tables and illustrations necessary?
- Are the tables and figures sufficient?



BODSON, Liliane: A Python, <i>Python sebae</i> (Gmelin, 1789), for the King: The Third Century B. C. Herpetological Expedition to Aithiopia	181
<hr/>	
BAUER, Aaron M.: Early German Herpetological Observations and Explorations in Southern Africa, With Special Reference to the Zoological Museum of Berlin	193
<hr/>	
DAS, Indraneil: Herpetology of an Antique Land: The History of Herpetological Explorations and Knowledge in India and South Asia	215
<hr/>	
DAS, Indraneil: Collecting in the "Land Below the Wind", Herpetological Explorations of Borneo	231
<hr/>	
SHEA, Glenn M.: The HORN Expedition (1894) to Central Australia: New Directions in Australian Herpetology	245
<hr/>	
ADLER, Kraig: America's First Herpetological Expedition: William BARTRAM'S Travels in Southeastern United States (1773-1776)	275
<hr/>	
HENDERSON, Robert W. & POWELL, Robert: Thomas BARBOUR and the Utowana Voyages (1929-1934) in the West Indies	297
<hr/>	
FLORES-VILLELA, Oscar A., SMITH, Hobart M. & CHISZAR, David: The History of Herpetological Exploration in Mexico	311
<hr/>	



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01585 6784