

Zur Eischalenstruktur von *Varanus komodoensis* OUWENS 1912

Rolf KOHRING & Joachim REITNER

Zur Eischalenstruktur von *Varanus komodoensis* OUWENS 1912.- Rolf KOHRING & Joachim REITNER, Berliner geowiss. Abh. (E) 13: 187-201; Berlin.

Zusammenfassung: Die Eischalenstruktur von *Varanus komodoensis* OUWENS 1912 (Komodowaran) wird mit verschiedenen Methoden untersucht (REM, Dünnschliffe, histologische Methoden, Fluorochromierungen, EDAX) und dokumentiert. Sie besteht aus einem wellblechartig arrangierten Geflecht organische Fasern, in die zentral eine Lage kalzitischer Sphärolithe integriert ist. Zusätzlich findet Mineralisation in kesselförmigen Einheiten statt, in denen Kalzitkristalle die Anlage der Fasern nachzeichnen. Die Oberfläche der Schale wird durch eine dünne Schicht aus radialen bis mehr oder weniger kugeligen Kieselsäure-Aggregaten bedeckt. Der Vergleich mit den Eischalen von drei *Varanus*-Arten und anderen Squamaten zeigt, daß die Schalenstrukturierung auch unter funktionsmorphologischen Aspekten erfolgt.

Summary: Eggshell structure of *Varanus komodoensis* OUWENS 1912 (Komodo monitor) is analyzed using different methods (SEM, thin sections, histological staining, fluorochromes, EDX) and documented. The shell consists of wavy organic fibres. Within the shell, a distinct layer of calcitic spherules can be recognized. Additionally, bigger kettle-like objects are fully mineralized, reflecting the wavy structure of the fibres. The outer surface of the shell is covered by a thin layer consisting of amorphous silica. The shell is compared with three other species of *Varanus* and other squamatic reptiles.

Schlüsselwörter: Eischalen, Mikrostruktur, Squamata, Warane, Biomineralisation.

Adresse der Autoren: Institut für Paläontologie, Freie Universität Berlin, Malteserstr. 74-100, Haus D, 12249 Berlin, Bundesrepublik Deutschland.

1. Einleitung

Die Eischalen amnioter Wirbeltiere können nach HIRSCH & PACKARD (1987) in drei verschiedene Grundtypen unterteilt werden, die sich hinsichtlich ihrer Struktur und, damit verknüpft, ihrer Mineralogie unterscheiden. Weiche, pergamentartige Eischalen kommen bei vielen Eidechsen und Schlangen sowie mutmaßlich den bislang nur unzureichend untersuchten monotremen Säugetieren vor und sind wenig bis gar nicht mineralisiert. Kalzifizierung findet bei diesen Formen unorganisiert oder gezielt in den äußeren Bereichen der Schalen vor (SEXTON et al. 1979, PACKARD et al. 1991). Aber auch wenn keine sichtbare Verkalkung der Eischalen stattfindet, können mit Hilfe fluorochromierter Substanzen Calcium-führende organische Schleime und Initialkristalle in Schalen nachgewiesen werden, z.B. bei der anolinen Eidechse *Anolis equestris* (KOHRING & REITNER, in press). Die oft nur diffuse Verteilung kalkigen Materials in den Schalen haben HIRSCH & PACKARD (1987) veranlaßt, die kalzitischen Bestandteile weicher Eischalen als "disorganized" zu bezeichnen.

Die Eischalen des einzigen noch lebenden Vertreters der Rynchocephalen (*Sphenodon punctatus* GRAY 1842) und vieler aquatisch lebender Schildkröten gehören zum zweiten Typus, den sogenannten biegsamen ("pliable") Schalen, die durch eine nur geringe, jedoch gesteuerte Kalzifizierung charakterisiert sind (PACKARD et al. 1982, HIRSCH & PACKARD 1987). Die kalkigen Bestandteile liegen in den äußeren Bereichen in wohldefinierten Einheiten vor, die sich vermutlich aus den Schaleneinheiten des dritten Typus, der rigiden Eischalen, ableiten lassen und daher phylogenetisch kein intermediäres Stadium repräsentieren.

Die festen, kalkigen Eischalen finden sich bei vielen höheren Wirbeltieren. Während die Schalen von Schildkröten aus Aragonit bestehen, sind Eischalen von Krokodilen, Vögeln und Dinosauriern aus Kalzit gebaut. Rigide kalkige Schalen sind aber auch innerhalb der Squamaten gelegentlich realisiert und können dann auch ein geringes Fossilisationspotential aufweisen (HIRSCH & HARRIS 1989, KOHRING 1991). So sind die Eischalen von *Gekko gecko* palisadenartig kalzifiziert, zeigen aber im Dünnschliff einen beträchtlichen

Anteil organischer Substanzen (KOHRING & REITNER, in press).

Die fossile Überlieferung von Amniota-Eischalen beschränkt sich auf die rigiden Eischalen, während die nur schwach kalzifizierten Schalen fossil unbekannt sind (HIRSCH & PACKARD 1987). Während sich die Erforschung fossiler Eischalen im wesentlichen auf die beiden Taxa Dinosauria und Aves, und bereits deutlich untergeordnet, Crocodilia und Chelonia, konzentriert, werden moderne Eischalen vorwiegend unter wirtschaftlichen Aspekten untersucht. Zahlreiche Arbeiten und Ergebnisse stammen aus dem Bereich der Geflügelzucht (Zeitschrift "Poultry Science"). Die Untersuchung moderner Reptilien-Eischalen ist dagegen bislang vernachlässigt worden. Dies gilt in ganz besonderem Maße für die Schalen von Squamaten. Erst in den letzten fünfzehn Jahren sind an vereinzelt Arten Struktur und biochemische Zusammensetzung untersucht und dokumentiert worden (SEXTON et al. 1979, PACKARD et al. 1982, 1991, PACKARD & HIRSCH 1989, siehe auch SCHLEICH & KÄSTLE 1988). Da eine systematische Erfassung der Eischalen von Eidechsen und Schlangen durch die in vielen Fällen schwierige Materialbeschaffung bislang nicht erfolgt ist, ist unser Kenntnisstand der Morphologie der Schalen entsprechend noch sehr lückenhaft. Jede Dokumentation einzelner Arten ist daher wichtig, um Gemeinsamkeiten und Unterschiede in den Schalenstrukturen besser abschätzen zu können. Inwieweit das Formenspektrum zur Beurteilung phylogenetischer Verwandtschafts-Beziehungen herangezogen werden kann, bleibt abzuwarten.

2. Ziel, Material und Methoden

In der vorliegenden Arbeit soll die Eischalenstruktur des Komodo-Warans (*Varanus komodoensis* OUWENS 1912) beschrieben und mit anderen Schalen nahverwandter Arten verglichen werden. Für die Untersuchung standen einige Schalenfragmente der Eier zur Verfügung, die von einem der beiden Komodo-Warane des Berliner Aquariums im Frühjahr 1993 gelegt wurden.

Methoden

Kleine Bruchstücke der getrockneten Eischalen wurden mit dem REM (Rasterelektronen-Mikroskop, Cambridge 360) untersucht, um die Schalenstrukturen sowie die Oberflächen zu erfassen. Weitere Exemplare wurden mit verschiedenen histologischen Färbestoffen im Block gefärbt, bevor sie in Kunstharz eingebettet wurden. Als erfolgreich erwiesen sich Färbungen mit basischen Fuchsin, Methylenblau und Toluidin Blau O (Polysaccharide). Zur Fluoreszenz Bestimmung und Lokalisierung von Ca-bindender organischer

Verbindungen wurden kleine Stücke mit den Ca-Chelatbildnern Calcein (MERK 2315), Calcein-Na₂ (Flucka 21030) und verschiedenen Tetracyclinen (Archomycin, Serva 35865; Archomycin-HCL, Serva 35866, 7-Chlorotetracycline-HCL/Aureomycin, Serva 142000) gefärbt. Die Epifluoreszenz-Untersuchungen wurden mit einem Zeiss Axiophot durchgeführt. Als erfolgreichste Filterkombinationen erwiesen sich der UV Schmalband-Filter (Nr.487701, BP 365/12 nm, LP 397 nm) und der Weitband-Filter (blau/violett Nr.487705, BP 395-440 nm, LP 470 nm).

Die blockgefärbten Bruchstücke wurden in Araldit bzw. Körapox oder in LR-White eingebettet und mit einem Hartteilmikrotom geschnitten. So konnten auch von kleinen Fragmenten größere Schnittserien hergestellt werden.

Einige Bruchstücke wurden zusätzlich energiedispersiv röntgenographisch untersucht (EDAX). Die analysierten Exemplare waren unbesputtert und mit einer Kohlenstoffpaste fixiert.

3. Kenntnisstand

Obleich der Komodowaran zu einem der populärsten und aufgrund seiner beachtlichen Größe zu den spektakulärsten rezenten Echsen gehört, ist seine Eischalenstruktur bisher noch nicht untersucht worden. In der bislang ausführlichsten Darstellung über *Varanus komodoensis* durch AUFFENBERG (1981) gibt es allerdings auch einige Angaben über Ei- und Gelegegröße (siehe auch 4. und 6.2). Die Schale selbst wird folgendermaßen beschrieben: "The eggs of all varanids have a soft, smooth leathery shell. Magnification of the shell surface of *V. komodoensis* reveals anastomosing wrinkles. While the eggs of some species, such as *V. exanthematicus* and rarely *V. salvator*, adhere to each other in one or more masses (LEDERER, 1942), these of the ora are separate. Though OESMAN (1967) reported the shells harden in the sun, all other workers, including myself, have found them to remain flexible but turgid throughout incubation."

MERTENS (1942: 47) beschreibt die Hülle der Waraneier als "leder- oder pergamentartige Schale, die bei Trockenheit sehr leicht schrumpft.....Die größten Eier hat *komodoensis*, sie messen 92,5-115 x 50-62,5 mm und haben ein Gewicht von 109-203 g".

SCHLEICH & KÄSTLE (1988) haben die folgenden Arten der Gattung *Varanus* rasterelektronenmikroskopisch untersucht: *V. gouldii*, *V. indicus* und *V. salvator*. Auf die Unterschiede dieser Eischalen zu jenen von *V. komodoensis* wird in 6.1. (Diskussion) eingegangen.

Varanus komodoensis:

Länge in mm	Durchmesser in mm	Gewicht in g
77,3	45,0	73,3
78,5	45,9	76,4
83	52	121
86,5	55,5	124,7
92	60	176
93,2	57,3	157,8
94,1	55,0	158,4
105,7	67,7	130,0

Varanus salvator:

70,5 - 74,5	37 - 38,5	50,8 - 52,4
65 - 71	34 - 37	46 - 55

Tab. 1: Relation Länge, Durchmesser und Gewicht von Eiern von *Varanus komodoensis* (n = 69 Eiern) und *Varanus salvator* (nach AUFFENBERG 1981).

4. Historische Bemerkungen und Fortpflanzungsbiologie von *V. komodoensis*

Bereits im 19. Jahrhundert existierten Gerüchte, wonach in der indonesischen Inselwelt ein großes Landkrokodil existieren soll. Erst 1912 beschrieb P. A. OUWENS, der Direktor des Botanischen Garten von Buitenzorg (Java) eine große *Varanus*-Art von der Insel Komodo, der bis zu drei Meter lang und bis zu 135 kg schwer werden kann. Nachfolgende Beobachtungen bezogen sich überwiegend auf Populationsökologie (BURDEN 1928, DAREVSKY 1964, DAREVSKY & KADARSAN 1964) und Morphologie (MERTENS 1946, PFEFFER 1959, AUFFENBERG 1980)

Obwohl die Art *V. komodoensis* später in verschiedenen zoologischen Gärten gezüchtet werden konnte, haben erst die langandauernden Felduntersuchungen von AUFFENBERG (1981) wichtige Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie des Komodowarans liefern können. Während nämlich in zoologischen Gärten Komodowarane quasi das ganze Jahr über reproduktionsfähig sind, legen freilebende Exemplare ihre Eier vorwiegend "in dry seasons" (AUFFENBERG 1981). Nach den Felddaten findet die Oviposition vorwiegend in den Monaten Juli bis früher September statt.

Die Gelegegröße sowohl gefangener als auch freilebender Komodowarane ist offenbar extremen Schwankungen unterworfen und kann Werte von 1 bis 30 Eier pro Nest umfassen. AUFFENBERG (1981) gibt von 17 untersuchten Gelegen einen Mittelwert von 18,7 Eiern pro Gelege an. Obwohl das Schlüpfen innerhalb eines Nests in vielen Fällen fast gleichzeitig erfolgt und daher alle Eier mutmaßlich gleichzeitig gelegt werden, kann sich das Legen über Tage, sogar Wochen hinziehen. Die Inkubationszeit ist sehr

lang und beträgt über acht Monate, so daß die regenreichen Wintermonate miteingeschlossen sind.

Die Eigröße ist ebenfalls sehr variabel und wird von AUFFENBERG (1981) mit 42 - 66 mal 59 - 115 mm angegeben; allerdings sollen bevorzugt gefangene Tiere häufig mißgestaltete Eier legen. Das Eigewicht variiert zwischen 73 und 176 g.

5. Beschreibung des Materials

Die Schalendicke der vorliegenden Fragmente beträgt etwa 350 µm. Ist die unterlagernde Schicht aus organischen Fasern ("Membrana testacea") noch erhalten, steigt die Dicke auf etwa 400 - 450 µm an (Taf. 1, Fig. 5). Diese innere, nicht zur eigentlichen Schale gehörende Lage erscheint im REM als ein unregelmäßiges Geflecht aus sehr dünnen Fasern (Taf. 2, Fig. 1), deren Durchmesser etwa 1 µm beträgt, die in vielen Fällen cluster-artig parallel angeordnet sein können. Eine bevorzugte Orientierung dieser Fasern zur eigentlichen Schalensubstanz ist aber nicht zu beobachten. Auch die Anordnung der Fasern innerhalb der Schicht erfolgt nach keinem erkennbaren Muster, wie es etwa bei der "Membrana testacea" vieler mineralisierter Eischalen ausgebildet ist (KOHRING & REITNER, in press). Im Dünnschliff ist das dünnfasrige Netzwerk nur bei hoher Vergrößerung im Detail erkennbar. Calcein-markierte Stücke zeigen aber im Fluoreszenz-Mikroskop einen besonders hohen Gehalt an Ca-Ionen. In polarisiertem Licht können in dieser Lage vor allem im äußeren Bereich Initialkristalle beobachtet werden (Taf. 1, Fig. 6).

Die eigentliche feste Schale besteht aus dicken Fasern, die im REM durch den hohen Gehalt an organischer Substanz maskiert werden und traubenartig verdickt erscheinen (Taf. 2, Fig. 6). Deutlich ist die wellenartige Anordnung der Fasern ausgebildet, die der Schale dadurch vermutlich ein hohes Maß an Flexibilität verleiht (Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 5 & 6). Das daraus resultierende Muster aus parallel übereinander angeordneten Strukturen setzt sich durch die gesamte Schale bis zur Außenfläche fort. Im äußeren Drittel bis Viertel der Schale sind zusätzlich Bereiche wechselnder Dicke durch eine hohe Fluoreszenz charakterisiert, die ebenfalls höhere Gehalte an Ca-Ionen oder Initialkristallite markieren (Taf. 1, Fig. 3 & 4). Kalzifizierte Bereiche in dieser Lage konnten allerdings weder im REM noch im Dünnschliff beobachtet werden. Mineralisierung der äußeren Bereiche der Schale haben Packard et al. (1982) von *Sphenodon punctatus* beschrieben.

Element	Gewichts-Prozent		Atom-Prozent	
Na	6,121	1,933	9,361	3,189
Mg	6,672	2,913	9,648	4,545
Al	3,668		4,779	
Si	6,771	4,625	8,476	6,246
Cl	2,987	2,516	2,962	2,692
K	2,533	1,558	2,277	1,511
Ca	71,248	86,455	62,497	81,817

Tab. 2: Element-Verteilung in der äußeren Oberfläche der Eischale vom Komodowaran in zwei Messungen (EDAX).

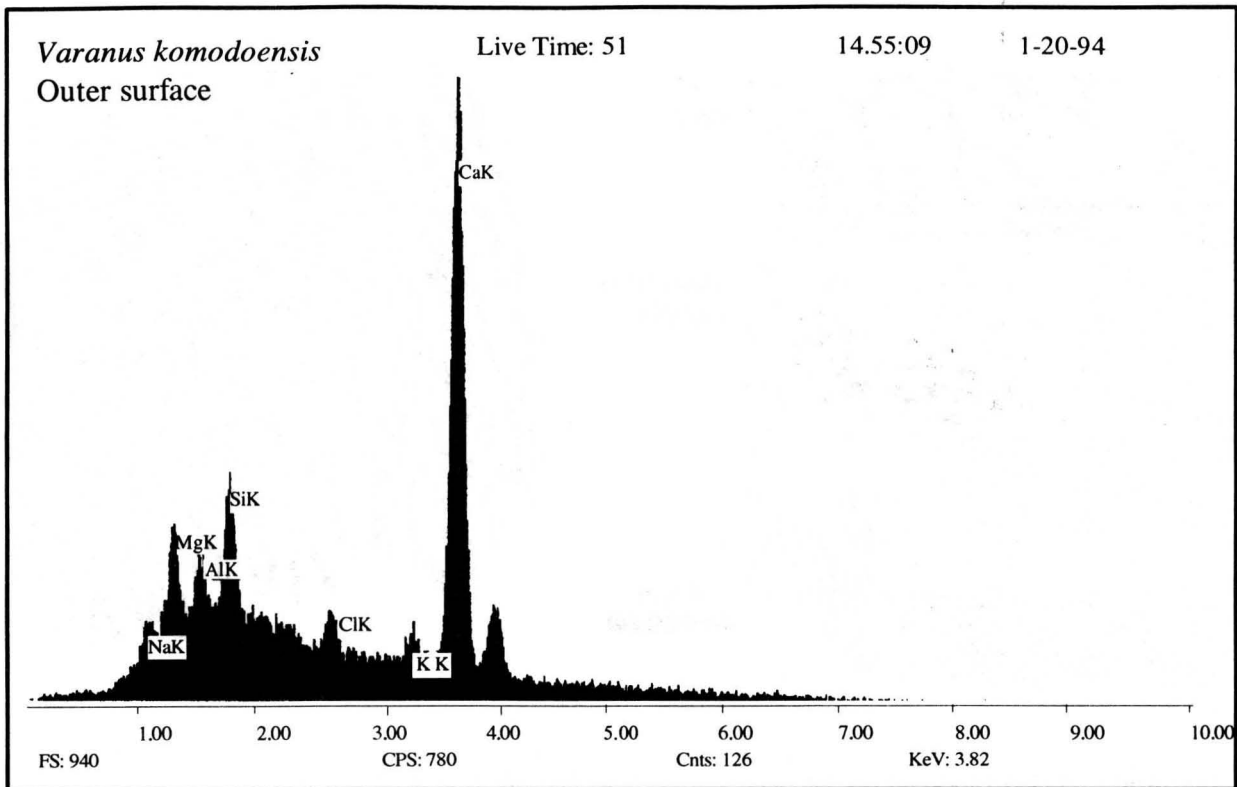
Die äußere Schalenoberfläche ist schließlich von einer dünnen Lage (Dicke beträgt etwa 40 µm) aus radial angeordneten Kristalliten bedeckt (Taf. 2, Fig. 7 & 8), die im polarisierten Licht durch hohe Doppelbrechung auffallen (Taf. 1, Fig. 6 & 7). Auch diese Schicht ist von organischer Substanz durchsetzt, die bei Calcein-gefärbten Stücken durch eine hohe Fluoreszenz charakterisiert wird und eine deutliche Präsenz von Calcium andeuten (Taf. 1, Fig. 3).

Eines der auffälligsten Merkmale der Eischale von *V. komodoensis* ist eine mäßig dicke, wohlbegrenzte Lage innerhalb der Schale aus dicht angeordneten sphärolithischen Körpern, die im Dünnschliff dunkelbraun bis schwarz gefärbt erscheinen (Taf. 1, Fig. 5). Die hohe Doppelbrechung im polarisierten Licht zeigt (Taf. 1, Fig. 6), daß es sich hierbei um Kalzit-Aggregate handelt. Bei fluorochromierten Schalen sind diese Gebilde durch eine intensive UV-Fluoreszenz gekennzeichnet (Taf. 1, Fig. 3 & 4). Im REM sind diese Kalzit-Sphärolithe, die einen Durchmesser von etwa 15 - 20 µm haben, durch den hohen organischen Anteil maskiert und daher nur selten zu finden. Wo sie dokumentiert werden können (Taf. 3, Fig. 8), zeigen sie eine Komposition aus teilweise gebogenen Kalzitkristalliten (d.h. bevorzugtes Kantenwachstum), wie sie für rasche Kristallisation in Ca-übersättigten Milieus kennzeichnend sind.

Eine weitere bemerkenswerte Struktur in der Eischale von *V. komodoensis* sind relativ große, kesselförmige Gebilde, die in die Schale eingelagert sind und an deren Oberfläche durch kreisförmige, weißleuchtende Flächen bereits im Bioskop erkennbar sind (Taf. 3, Fig. 3). Der Kreisdurchmesser beträgt 300 - 400 µm. Die lateralen Flächen zeigen im REM einen ähnlichen wellblechartigen Aufbau wie die übrige Schale (Taf. 1, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 4, 5 & 6); die diese Gebilde aufbauenden Komponenten sind aber mineralisiert. Im Dünnschliff eines mit basischen Fuchsin gefärbten Schalenfragments treten diese scharf begrenzten Einheiten deutlich hervor, da sie sich nicht anfärben ließen (Taf. 1, Fig. 1). Auch sie zeigen im polarisierten Licht eine hohe Doppelbre-

chung. Um zu testen, ob es sich dabei um mineralisierte organische Substanzen (z.B. Polysaccharide) oder ebenfalls um Kalzit handelt, wurde eine EDAX-Analyse und eine Element-Verteilungskarte ("Mapping") durchgeführt, die für diesen Bereich einen hohen Ca-Gehalt ergaben. Offenbar sind hier in fest definierten und begrenzten Arealen der Schale einzelne Bereiche vollständig mineralisiert und haben dabei die wellblechartige Struktur der organischen Fasern nachgezeichnet. In Detailansichten ist eine Wechsellagerung von mineralisierten und nicht-mineralisierten Bereichen erkennbar (Taf. 3, Fig. 5 & 6). Diese organischen Phasen sind in den Dünnschliffen der Fuchsin-gefärbten Fragmente ebenfalls durch eine sehr schwache, kaum sichtbare Rotfärbung markiert. In den Schalenfragmenten, die solche kesselförmigen Kalzitkomplexe beinhalten, fehlen erwartungsgemäß die Lagen kalzitischer Sphärolithe, da hier ganz offensichtlich das gesamte verfügbare Angebot an Ca-Ionen verbraucht wird. Die Bildung der kalzitischen Komponenten (sowohl die Sphärolithe als auch die Kesselstrukturen) sind vermutlich unmittelbar nach der Schalenbildung entstanden. Im Falle der kesselförmigen Bereiche wird dies durch die Nachzeichnung der wellblechartigen Morphologie belegt. Bei einer synchronen Bildung könnte man sich eher massive Mineralisate vorstellen.

Mit Hilfe mehrerer EDAX-Analysen wurde auch die äußere Oberfläche der Schale untersucht. Dabei ergaben sich charakteristische Element-Verteilungen (Text-Fig. 1, Tab. 2), in denen vor allem Ca deutlich dominiert. Zusätzlich konnten geringe Gehalte an Na, Mg, Al, Cl und K festgestellt werden. Erstaunlicherweise ließen sich in mehreren Messungen Si-Gehalte bis zu fast 6,8 Gewichtsprozent ermitteln. Im Dünnschliff lassen sich an der äußeren Begrenzung der Schalen deutlich sphärolithische Körper erkennen, die aus amorpher Kieselsäure (? Cristobalit) bestehen (Taf. 1, Fig. 7, Taf. 2, Fig. 7 & 8).



Text-Abb.1: EDAX-Messung der Eischale von *Varanus komodoensis*. Bemerkenswert ist der hohe Si-Peak.

Eine Blockbild-artige schematische Darstellung der Eischale von *V. komodoensis* nach den bisherigen Untersuchungen ist in Text-Fig. 2 dargestellt. Zusätzlich ist eine Darstellung der Eischalen-Oberfläche von *V. komodoensis* durch AUFFENBERG (1981) abgebildet.

6. Diskussion

6.1. Vergleich mit anderen *Varanus*-Arten

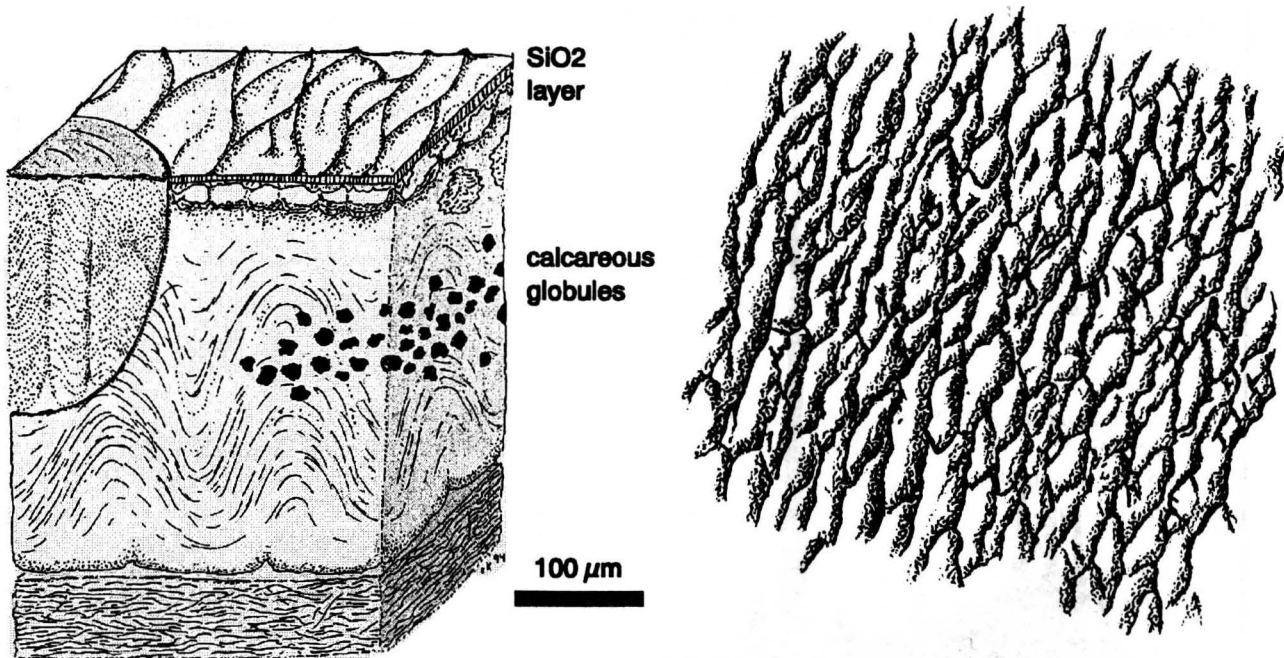
Da die Eischalenstruktur von *V. komodoensis* bislang nicht untersucht wurde, somit keine Vergleichsdaten vorliegen, können die Beobachtungen nur mit den nächstverwandten Arten erfolgen. SCHLEICH & KÄSTLE (1988) haben in ihrer zusammenfassenden Darstellung die Eischalen von *V. gouldii*, *V. indicus* und *V. salvator* im REM untersucht und dokumentiert. Dünnschliff- resp. histologische Untersuchungen dieser Arten fehlen allerdings.

Während die bei SCHLEICH & KÄSTLE (1988: Plate 28 & 29) publizierten REM-Bilder der Lateralansichten der drei Arten relativ merkmalsarm sind und damit prinzipiell wenig Unterschiede zu *V. komodoensis* zeigen, sind die bei dieser Art hier untersuchten besonderen Merkmale

(nämlich die Lage aus kalzitischen Aggregaten, die Kieselsäure-Oberfläche und die kesselförmigen, ebenfalls kalzitisierten Strukturen) bei den anderen *Varanus*-Arten von SCHLEICH & KÄSTLE (1988) nicht nachgewiesen.

Im Falle der Lage der Kalzit-Sphärolithe dürften diese Unterschiede aus den angewandten Untersuchungsmethoden resultieren, da auch in der vorliegenden Studie diese kleinen Aggregate erst nach Kenntnis ihrer Existenz durch Dünnschliffuntersuchungen im REM entdeckt werden konnten. Dagegen erwähnen SCHLEICH & KÄSTLE (1988: 12), daß einige Squamaten auf der Oberfläche ihrer Eier 'calcareous globules' besitzen, die größenvariabel sind und bei *G. gecko*, *Hemidactylus bouvieri*, *Phelsuma madagascariensis* und *Tarentola gigas* auftreten. Ob diese 'globules' homolog den Kalzitsphärolithen bei *V. komodoensis* sind, können vielleicht erst biogeochemische Untersuchungen klären. Problematischerweise besitzen nämlich gerade diese vier Arten mehr oder weniger vollständig kalzifizierte Eischalen.

Bei allen drei *Varanus*-Arten werden von SCHLEICH & KÄSTLE (1988) als ein die äußere Oberfläche kennzeichnendes Merkmal sogenannte 'calcareous flowers' genannt.



Text-Abb.2: (links) Blockbild der Eischale von *Varanus komodoensis* nach den hier vorgestellten Untersuchungen und (rechts) Oberfläche der Schale nach AUFFENBERG (1981).

Dabei handelt es sich kreisförmige Gebilde auf der Schalenoberfläche, von denen radialstrahlig trapezförmige Flächen abgehen, die diesen Strukturen ein blumenartiges Aussehen verleihen. Nach dem Blockbild von SCHLEICH & KÄSTLE (1988: 74, Plate 28) sind diese 'calcareous flowers' aber nur auf die Oberfläche beschränkt und setzen sich nicht in die Schale fort. Da es sich hierbei um ein Merkmal handelt, das zwar bei allen drei untersuchten *Varanus*-Arten auftritt, nicht aber bei anderen Squamaten, ist das Fehlen dieser Struktur bei *V. komodoensis* zunächst problematisch.

Auch hier könnte es sich jedoch um ein Untersuchungsartefakt handeln. Gezielte Dünnschliff-Untersuchungen anderer *Varanus*-Arten würde zeigen, ob die sogenannten 'calcareous flowers' tatsächlich lediglich oberflächenbezogen sind, oder mit den kalzitischen Kesselstrukturen homologisiert werden können, die ebenfalls einen kreisförmigen Umriss aufweisen.

Das Vorkommen von kieseligen Körpern in Squamaten-Eischalen wird von SCHLEICH & KÄSTLE (1988) nicht erwähnt. Untersuchungen von Proteinen mit hohem Anteil der Aminosäure Serin und deren Sequenzen könnte dieses Problem lösen helfen (SIMKISS 1986).

6.2. Vergleich mit anderen Squamaten

Abgesehen von den mehr oder weniger vollständig kalzifizierten Eischalen von *Gekko*-, *Tarentola*- und *Phelsuma*-Arten (PACKARD & HIRSCH 1989) sind die meisten Eischalen von Squamaten durch Geflechte organischer Fasern charakterisiert, die ungeordnet sein oder spezielle Arrangements aufweisen können. Die Eischale von *V. komodoensis* unterscheidet sich in diesen Merkmalen wenig von übrigen Squamaten. Bei vielen nicht kalzifizierten Eischalen, etwa bei *Hydrosaurus pustulatus* oder *Anolis equestris* sind bei Auflicht-Fluoreszenz-Untersuchungen stets hohe Gehalte an Ca-Ionen bzw. Initialkristallbildungen nachweisbar (KOHRING & REITNER, in press), ohne daß es jedoch zu erkennbaren Mineralisaten kommt.

Bei der Brückenechse *Sphenodon punctatus*, die im System der Reptilien den Squamaten relativ nahe steht, findet in den äußeren Bereichen der Schale eine gezielte Kalzifizierung statt (PACKARD et al. 1982). Diese liegen (nach eigenen unpublizierten Untersuchungen) ebenfalls in sphärolithischen Kalzitaggregaten vor. Ganz ähnlich scheint auch bei *V. komodoensis* eine wenigstens partielle Verkalkung der Schale statt, eine vielleicht evolutive Tendenz innerhalb der Squamaten, die in den rigiden Kalkschalen von *Gekko* und *Phelsuma* ihre Vollendung findet.

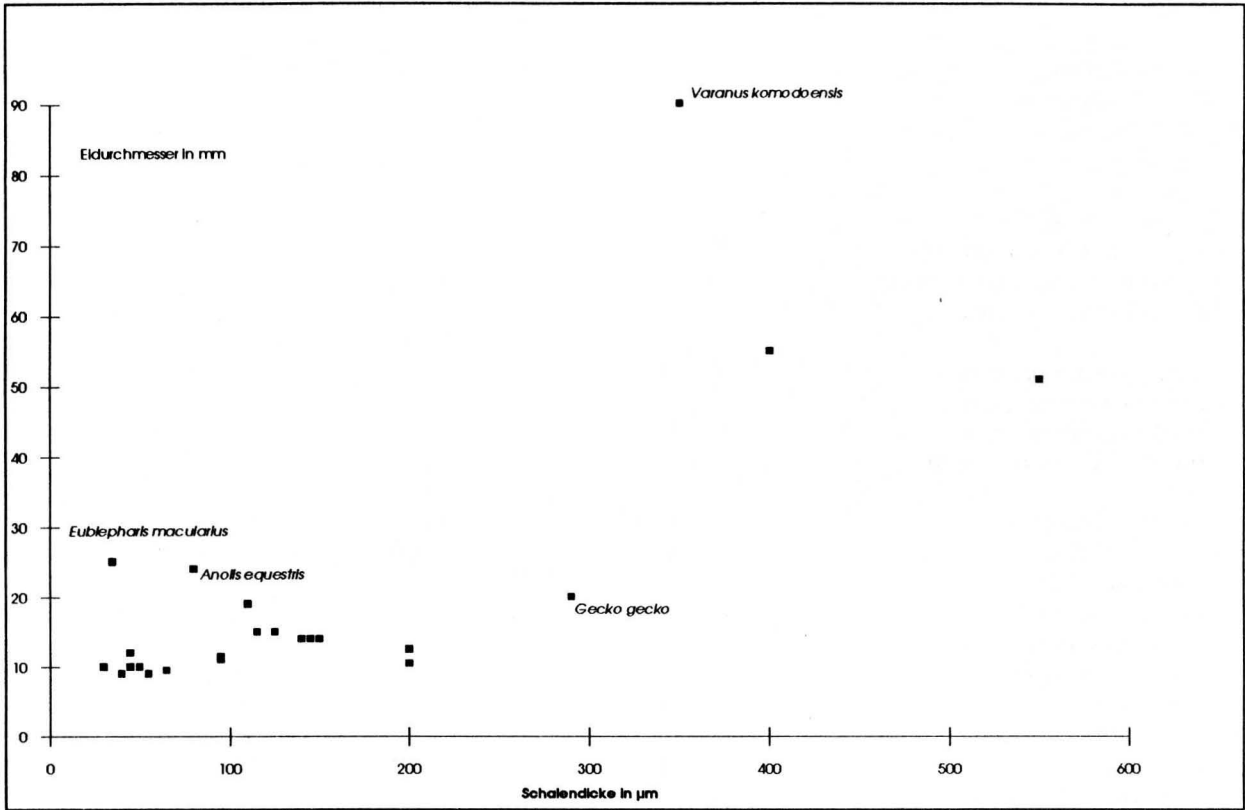
Name	Ei-Abmessungen in mm	Schalendicke in μm
Rezent:		
<i>Agama agama</i>	8 x 13	200
<i>Agama tuberculata</i>	9 x 16	200
<i>Agama mutabilis</i>	10 x 20	90 - 160
<i>Agama planiceps</i>	9 x 13	80 - 105
<i>Chamaeleo fischeri</i>	6,3-7 x 11,8-13	45
<i>Gerrhosaurus flavigularis</i>	15 x 20	?
<i>Zonosaurus madagascarensis</i>	10-11 x 20	115
<i>Cyrtodactylus kotschy</i>	7-9 x 8-11	40
<i>Eublepharis macularius</i>	20 x 30	35 - 40
<i>Hemidactylus bouvieri</i>	9 x 9	50 - 60
<i>Hemidactylus turcicus</i>	10 x 12	?
<i>Ptyodactylus hasselquistii</i>	13 x 15	140 - 160
<i>Anolis equestris</i>	14-18 x 17-27	110
<i>Lacerta agilis</i>	7-10 x 12-15	50
<i>Tarentola gigas</i>	9,9-11,4 x 11,6-13,7	48
<i>Tarentola delandi</i>	9 x 10	60 - 70
<i>Tarentola mauritanica</i>	11 x 12	90 - 100
<i>Phelsuma madagascarensis</i>	13 x 15	142
<i>Gekko gecko</i>	19 x 21	288
<i>Amphibolurus barbatus</i>	18 x 30	65 - 95
<i>Callisaurus draconoides</i>	6,5 x 16	29
<i>Lepidodactylus lugubris</i>	?	90
<i>Varanus komodoensis</i>	55-60 x 98-115	350
<i>Varanus indicus</i>	28-48 x 58-64	550
<i>Varanus salvator</i>	24-40 x 55-70	400
Fossil:		
Legelet, Kenia, Miozän	7-7,5 x 8,7-9	170 - 200
Wind River, USA, U-Eozän	8 x 9	40 - 50
Uña, Spanien, U-Kreide	Fragmente	170-180

Tab. 3: Relation Eigröße und Schalendicke bei rezenten und fossilen Squamaten. Daten nach HIRSCH & PACKARD (1987), HIRSCH & HARRIS (1989), SCHLEICH & KÄSTLE (1988) und eigenen Untersuchungen.

Entsprechend der beachtlichen Größe adulter Exemplare von *V. komodoensis* (Gesamtlänge des bislang größten Exemplars 3,13 m nach AUFFENBERG, 1981) sind die Eier dieser Art die größten innerhalb der Squamata, und damit vermutlich die größten nichtmineralisierten Eier bei amnioten Wirbeltieren. Vergleicht man die durchschnittlichen Abmessungen von einigen Squamaten-Eiern mit deren jeweiliger Schalendicke (Tab. 3 und Text-Abb. 3), so zeigt sich zunächst eine erwartete Korrelation beider Parameter.

Die Eischale von *V. komodoensis* ist jedoch relativ zur Eigröße viel zu dünn und könnte eigentlich im Vergleich zu anderen Squamaten eine

Schalendicke von über 1 mm, also das Drei- bis Vierfache, haben. Da die beobachtete wellblechartige Struktur der Schale aber offenbar stabilitätsfördernd wirkt, eine zu dicke Schale dagegen den Schlüpfvorgang behindern würde, scheint das diagnostizierte Merkmalsinventar ein Kompromiß zwischen verschiedenen Anforderungen, nämlich Individual-Größe, Stabilität und Schlüpfähigkeit zu sein. Solche funktionsmorphologischen und biomechanischen Überlegungen spielen vermutlich auch bei den rigiden Eischalen eine wesentliche Rolle.



Text-Abb. 3: XY-Diagramm der Relationen zwischen Schalendicke und Eigröße bei ausgewählten rezenten Squamaten. Die Eischale von *G.gecko* erweist sich als relativ dick, was u.U. mit einer gewissen Mindestabmessung kalkiger Schalen zusammenhängen könnte. Die Eischale von *V. komodoensis* ist dagegen hinsichtlich der Eigröße außerordentlich dünn; die nach dieser Darstellung zu erwartende Dicke von über 1 mm würde vielleicht den Schlüpfvorgang gefährden. Die notwendige Stabilität wird offenbar durch die wellblechartige Anordnung der Schale kompensiert.

Die hier untersuchten Eischalen des Komodowarans stammen nicht von einem freilebenden Tier. Neben der Untersuchung von Schalen gefangener Tiere sind zusätzliche Überprüfungen freilebender Individuen notwendig. Möglicherweise könnten etwa Nahrung oder Verhaltensmuster (?Stress-Situationen) sich auch auf Schalenstrukturen auswirken.

6.3. Schlußbetrachtungen

Die Eischalenstruktur von *Varanus komodoensis* erweist sich als eine sehr komplizierte Biostruktur, die biomechanischen, biomineralogischen und ökologischen Gesetzmäßigkeiten und Anforderungen gleichermaßen entspricht. Die hochstrukturierte Konstruktion ergibt sich aber erst aus der vielfältigen Betrachtungsweise, wie sie erst durch die gezielte Verwendung verschiedener Untersuchungsmethoden möglich wird. Gerade Squamaten-Eischalen zeigen durch einfache REM-Untersuchungen nur einige Aspekte ihres Merkmalsinventar. Um die Wege der Kalzifizierung bei

Eiern amnioter Wirbeltiere besser zu verstehen, müssen auch Arten mit schwach mineralisierten Eiern verstärkt untersucht werden, da vor allem diese modellartig den Beginn der Entwicklung rigider Eischalen oder besondere Adaptionen an spezielle Umweltbedingungen darstellen können.

7. Dank

Das Material wurde uns freundlicherweise durch die Herren Dr. J. LANGE (Berliner Aquarium) und Dr. D. JUNG (Institut für Zoologie, FU Berlin) zur Verfügung gestellt. Die EDAX-Analysen wurden von Herrn Dr. C. SOMMER-v. JARMERSTEDT, Institut für Geologie, Geophysik und Geoinformatik, FU Berlin, durchgeführt.

8. Literatur

- AUFFENBERG, W. (1980): The Herpetofauna of Komodo, with notes on adjacent areas.- Bull. Florida State Mus., Biol. Sci., **25** (2): 39-156.
- AUFFENBERG, W. (1981): The Behavioural Ecology of the Komodo Monitor.- 1-406 (University Presses of Florida); Gainesville.
- BURDEN, W.D. (1928): Observations on the habits and distributions of *Varanus komodoensis* OUWENS.- Amer. Mus. Novit., **316**: 1-10.
- DAREVSKY, I.S. (1964): Die Reptilien der Inseln Komodo, Padar und Rintjar im kleinen Sunda-Archipelago, Indonesien.- Senckenberg. Biol., **45** (3/5): 563-576.
- DAREVSKY, I.S. & KADARSAN, S. (1964): On the Biology of the giant Indonesian monitor lizard (*Varanus komodoensis*) OUWENS.- Zool. J., **43** (9): 1355-1360.
- HIRSCH, K.F. & HARRIS, J. (1989): Fossil Eggs from the Lower Miocene Legetet Formation of Koru, Kenya: Snail or Lizard? - Historical Biology, **1989**, **3**: 61-78.
- HIRSCH, K.F. & PACKARD, M.J. (1987): Review of Fossil Eggs and their Shell Structure.- Scanning Electron Microscopy, **1**, **1**: 383-400.
- KOHRING, R. (1991): Lizard Egg Shells from the Lower Cretaceous of Cuenca Province, Spain.- Palaeontology, **34**: 237-240.
- KOHRING, R. & REITNER, J. (In press): Interaction between Membrana testacea and Shell in Fossil and Modern Eggs of Amniotic Vertebrates.- Bull. Inst. Océan. Monaco, Num. spec. **13**: 000-000.
- LEDERER, G. (1942): Der Drachenwaran (*Varanus komodoensis* OUWENS).- Zool. Garten (Leipzig), n.s., **14** (5/6): 227-244.
- MERTENS, R. (1942): Die Familie der Warane (Varanidae). Erster Teil: Allgemeines.- Abh. senckenberg. naturf. Ges., **462**: 1-116.
- MERTENS, R. (1946): Über den Komodo-Waran Berliner Aquarium, besonders seinen Schädel.- Senckenbergiana, **27**: 153-157.
- OESMAN, H. (1967): Breeding behaviour of *V. komodoensis* at the Jogjakarta Zoo.- Inteen. Zoo. Yearb., **7**: 10-11.
- OUWENS, P.A. (1912): On a large *Varanus* species from the islands of Komodo.- Bull. Jard. Bot. Buit, **2**(6): 1-3.
- PACKARD, M.J., BURNS, L.K., HIRSCH, K.F. & PACKARD, G.C. (1982): Structure of shells of eggs of *Callisaurus draconoides* (Reptilia, Squamata, Iguanidae).- Zool. Journal of the Linnean Society, **75**: 297-316.
- PACKARD, M.J. & HIRSCH, K.F. (1989): Structure of shells from eggs of the geckos *Gekko gekko* and *Phelsuma madagascariensis*.- Can. J. Zool., **67**: 746-758.
- PACKARD, M.J., HIRSCH, K.F. & MEYER-ROCHOW, V.B. (1982): Structure of the Shell from Eggs of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*.- Journal of Morphology, **174**: 197-205.
- PACKARD, M.J., HIRSCH, K.F., PACKARD, G.C., MILLER, J.D. & JONES, M.E. (1991): Structure of Shells from eggs of the Australian lizard *Amphibolurus barbatus*.- Can. J. Zool., **69**: 303-310.
- PFEFFER, P. (1959): Observations sur le Varan de Komodo (*Varanus komodoensis* OUWENS, 1912).- Terre vie, **106** (2/3): 195-243.
- SCHLEICH, H.H. & KÄSTLE, W. (1988): Reptile Egg-Shells. SEM Atlas.- 1-123; (Fischer Verlag) Stuttgart New York.
- SEXTON, O.J., VEITH, G.M. & PHILLIPS, D.M. (1979): Ultrastructure of the Eggshell of Two Species of Anoline Lizards.- J. Exp. Zool., **207**: 227-236.
- SIMKISS, K. (1986): The processes of biomineralization in lower plants and animals - An overview.- Syst. Assoc. Spec. Vol. **30**: 19-37.

Tafel 1

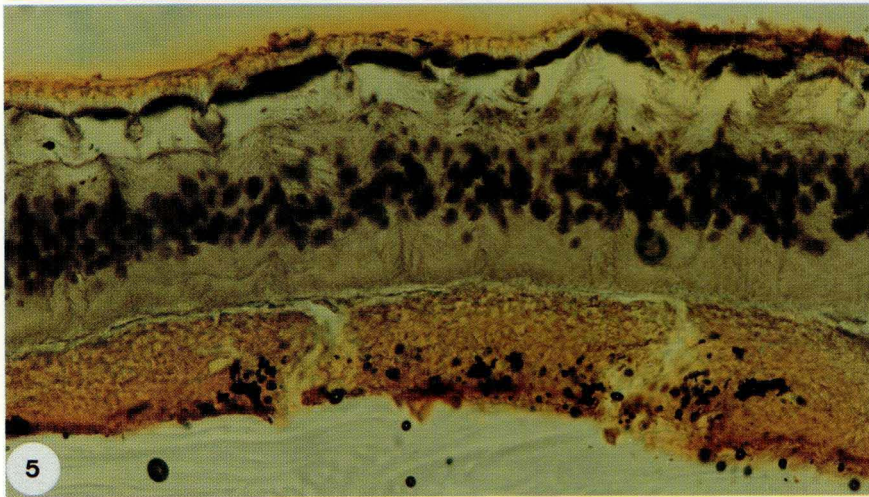
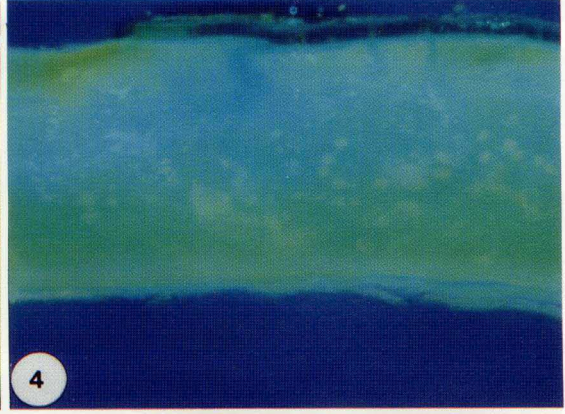
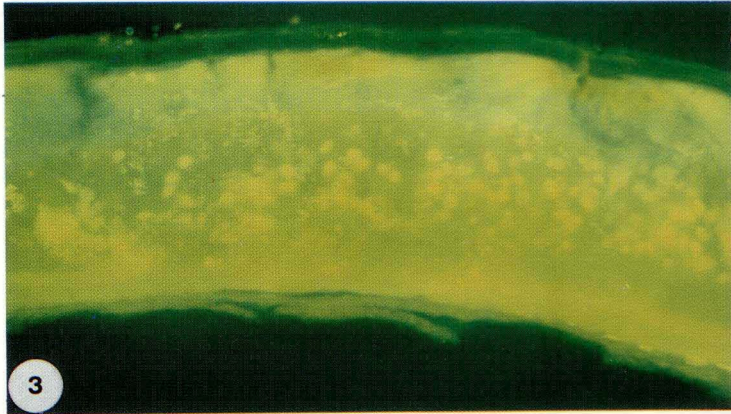
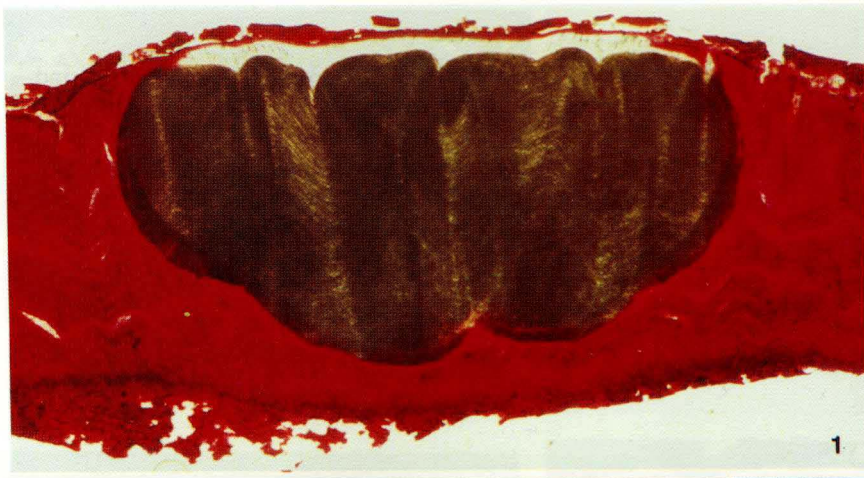
Fig. 1: Lateralansicht, Dünnschliff. Während der größte Teil der Schale durch Basisch Fuchsin rot angefärbt werden konnte, blieb eine charakteristische Struktur (vergl. zusätzlich Tafel 3) ungefärbt. Am unteren Rand ist noch ein Rest der unterlagernden Schicht sichtbar. Der nicht verfärbte Teil weist wie die übrige Schale einen Aufbau aus wellblechartig angeordneten Fasern auf. Schalendicke 350 µm.

Fig. 2: Lateralansicht, Dünnschliff, polarisiertes Licht. Die wellblechartige Schalenstruktur tritt deutlich hervor, am oberen (=äußeren) Rand ist die Lage aus amorpher Kieselsäure erkennbar.

Figs. 3 und 4: Lateralansicht, Dünnschliff. Angefärbt mit Calcein. Neben dem auffälligen Fluoreszenzverhalten der inneren und äußeren Bereiche, die auf schwankende Calcium-Gehalte innerhalb der Schale hinweisen, sind vor allem die Kalzitkristalle im Inneren der Schale durch leuchtende Fluoreszenz gekennzeichnet. Verwendete Filter: Fig. 3: Weitband-Filter (blau/violett Nr. 487705, BP 395-440, LP 470 nm). Fig. 4: UV Schmalband-Filter (Nr. 487701, BP 365/12 nm, LP 397 nm).

Figs. 5 und 6. Lateralansicht, Dünnschliff, in Fig. 6 in polarisiertem Licht. Angefärbt mit Aureomycin. Deutlich ist die Lage aus kalzitischen Aggregaten ausgebildet. In der unterlagernden Faserschicht (= Membrana testacea ?) befinden sich ebenfalls kleine kalzitische Initialkristalle, die durch hohe Doppelbrechung auffallen.

Fig. 7: Lateralansicht, Dünnschliff, polarisiertes Licht. Der äußere Bereich der Schale wird durch eine Lage aus amorpher Kieselsäure bedeckt, die teils radial, teils sphärolitisch ausgebildet sein kann.



Tafel 2

Fig. 1: REM. Aufsicht auf die schalenunterlagernde 'Membrana testacea'. Die dünnen organischen Fasern sind unregelmäßig, z.T. wellig parallel angeordnet.

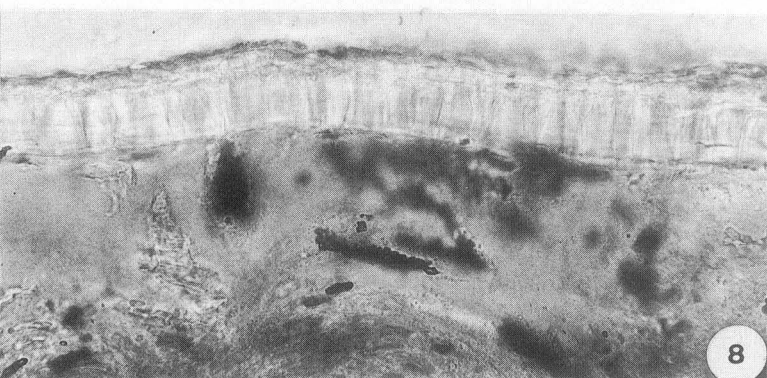
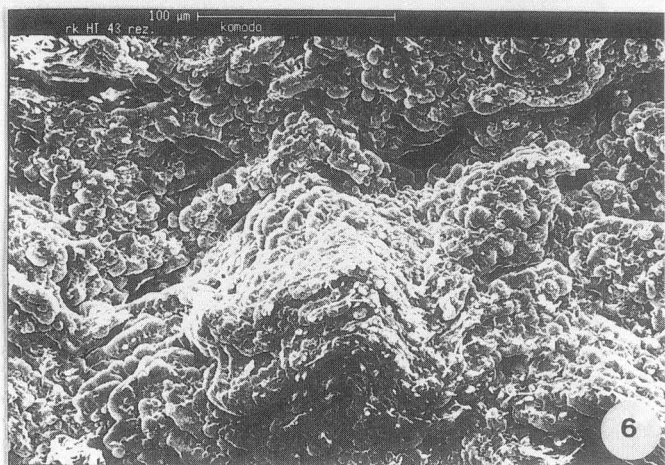
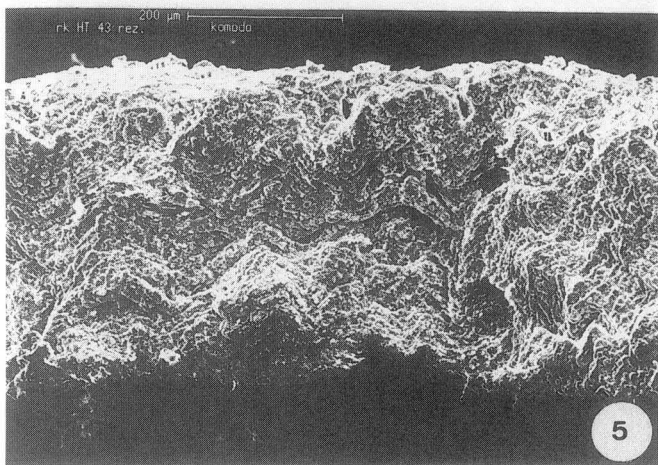
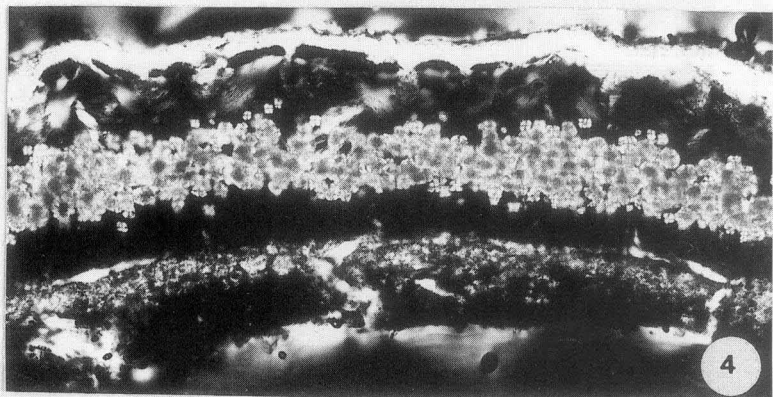
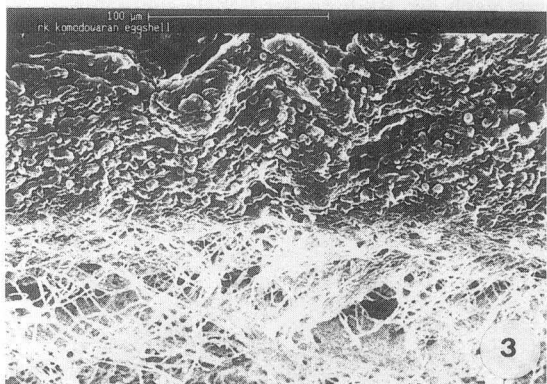
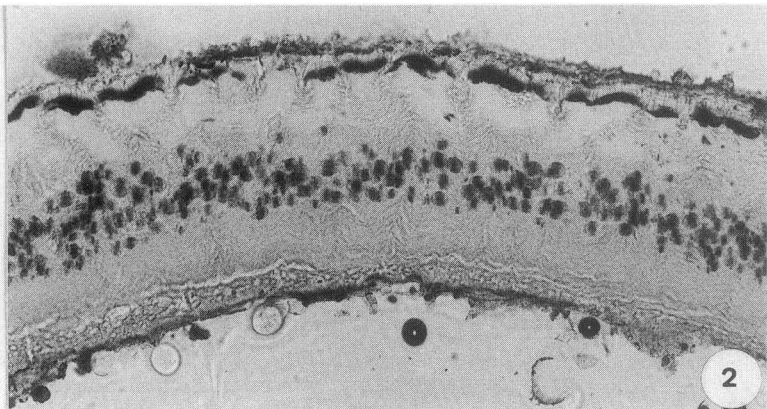
Fig. 2 und 4: Lateralansicht, Dünnschliff (vergl. Taf. 1, Fig. 5 und 6). Die 'Membrana testacea' ist relativ dünn entwickelt (Dicke hier etwa 60 μm). Fig. 4 in polarisiertem Licht.

Fig. 3: REM. Lateralansicht. Grenzbereich zwischen 'Membrana testacea' und der Schale.

Fig. 5: REM. Lateralansicht. Deutlich ist die wellige Anordnung der organischen Fasern zu erkennen, die der Schale die hohe Stabilität verleihen. Der hohe Anteil organischer Substanz maskiert die Lage kleiner kalzitischer Sphärolithe.

Fig. 6: REM, Lateralansicht (Detail von Fig. 5).

Fig. 7 & 8: Ansicht der äußeren Lage aus amorpher Kieselsäure im REM (Fig. 7) und im Dünnschliff (Fig. 8).



Tafel 3

Fig. 1 und 2: Die in einigen Schalenfragmenten auftretenden kesselartigen Gebilde (vergl. Taf. 1, Fig. 1) im Dünnschliff. In Fig. 2 wurde auf das Durchlicht vollständig verzichtet und lediglich Auflicht benutzt. Die Gebilde leuchten dann schneeweiß auf.

Fig. 3. REM. Schrägansicht auf eine der kesselartigen Gebilde. Die Struktur wird außen durch einen kreisrunden Deckel begrenzt. Lichtoptisch erscheint dieser weiß.

Fig. 4: REM. Detail des Grenzbereichs zwischen Eischale und mineralisierter Struktur (Detail aus Fig. 4).

Fig. 5 und 6: Weitere Details aus den mineralisierten Bereichen der kesselartigen Gebilde. Die kalzitisch mineralisierten Strukturen wechsellagern mit Resten organischer Fasern. Die wellige Anordnung, die die charakteristische Schalenstruktur reflektiert zeigt, daß die Mineralisierung erst nach der Bildung der Schale stattgefunden hat.

Fig. 7: REM. Lateralansicht der Eischale.

Fig. 8: REM. Detailansicht. Kalzitischer Sphärolith im Schaleninneren (vergl. Taf. 1, Fig. 3 - 6). Die gebogenen Kanten weisen auf die hohe Wachstumsgeschwindigkeit hin.

