

Taxonomie van de bladvingergekko's

Gewijzigde inzichten over een periode van vijftwintig jaar

*Jacques Bastinck
Maarschalkborch 4
3992 CN Houten
Foto's: Peter Mudde*

In de periode 1973-1998 is er veel gebeurd op het terrein van de taxonomie van het gekko-genus *Phyllodactylus*. Was er begin jaren zeventig van de twintigste eeuw nog sprake van één genus *Phyllodactylus*, inmiddels werken we anno 2005 naast *Phyllodactylus* met niet minder dan elf nieuwbenoemde genera die van het oorspronkelijke genus zijn afgesplitst. Het aantal beschreven soorten is

Phyllodactylus martini



in die tijd opgelopen van ongeveer vijfenzeventig tot ongeveer vijfnegentig. Dit artikel beoogt een overzicht te geven van de veelheid aan taxonomische veranderingen die het genus *Phyllodactylus* sinds begin jaren zeventig van de vorige eeuw heeft ondergaan.

Inleiding

Het genus *Phyllodactylus* (de bladvingergekko's) zoals we dat van oudsher kennen, draait al lange tijd mee in de herpetologische nomenclatuur: het werd in het leven geroepen door Gray in 1828. De bladvingergekko's hebben een grote verspreiding over de warme gedeelten van de wereld: ze komen voor in het zuiden van Noord-Amerika, in Midden- en Zuid-Amerika, in Afrika, op Madagascar, in tropisch Azië en in Australië. Eén soort komt voor in Europa, de bekende Europese bladvingergekko, *Phyllodactylus europaeus*, van het Middellandse-Zeegebied. Het lag eigenlijk wel enigszins voor de hand dat een genus met zo'n grote verspreiding over de aardbol in feite bestaat uit meerdere goed

van elkaar te onderscheiden genera, die oppervlakkig gezien veel op elkaar lijken. En dit bleek dan ook het geval.

Het genus *Asaccus*

De eerste onderzoekers die een aantal *Phyllodactylus*-soorten afsplitsten in een eigen genus waren DIXON en ANDERSON. Zij kwamen tot de conclusie dat twee soorten bladvingergekko's uit Zuidwest-Azië in hun skeletkenmerken dusdanig afwijken, dat het oprichten van een nieuw genus voor deze soorten gerechtvaardigd was. DIXON en ANDERSON noemden dit nieuwe genus *Asaccus*; het werd door hen beschreven in 1973 (DIXON & ANDERSON, 1973).

Een opmerkelijk uitwendig kenmerk waarin de *Asaccus*-soorten afwijken van bijna alle andere bladvingergekko's, is het ontbreken van de zogenaamde postcloacale zakjes ("postcloacal sacs" in de vakliteratuur). De postcloacale zakjes zijn twee kleine openingen in de onderzijde van de staartbasis, onmiddellijk



achter de spleet van de cloaca. De meeste gekko-soorten vertonen deze openingen; bij een klein aantal gekko-genera ontbreken ze.

Zoals gezegd brachten DIXON en ANDERSON twee soorten onder in het genus *Asaccus*. Thans worden in dit genus zeven verschillende soorten onderscheiden. De oudstbekende soort is *Asaccus elisae*, beschreven (als *Phyllodactylus elisae*) in 1895.

Dat je overigens goed pech kunt hebben bij het beschrijven van nieuwe soorten ervoer de herpetoloog EISELT, die eind 1973 een nieuwe soort bladvingerkekko beschreef, namelijk *Phyllodactylus*

ingae (Eiselt, 1973). Deze soort bleek dezelfde te zijn als de enige maanden daarvoor door DIXON en ANDERSON beschreven *Asaccus griseonotus*! Volgens de regels van de zoölogische nomenclatuur, met als uitgangspunt 'wie het eerst komt, het eerst maalt', heeft de soortnaam '*ingae*' derhalve geen geldigheid. Met slechts een paar maanden verschil in de publicatiedatum is '*Phyllodactylus ingae*' niet meer dan een synoniem van *Asaccus griseonotus*.

Het genus *Paroedura*

Een jaar na de oprichting van het genus *Asaccus* liet DIXON weer van zich horen, dit keer samen met zijn collega KROLL. DIXON en KROLL concentreerden zich deze keer op de *Phyllodactylus*-soorten van Madagascarië en kwamen tot de conclusie, alweer

Paroedura picta



voornamelijk op basis van skeletkenmerken, dat de Madagassische bladvingergekko's tot een eigen genus behoren. De genusnaam *Paroedura* was ooit al eens gebruikt voor één van deze soorten, en dus gaven DIXON en KROLL deze naam aan de bladvingergekko's van Madagascar (DIXON & KROLL, 1974).

Ten tijde van hun publicatie onderscheidde DIXON en KROLL in het genus *Paroedura* negen soorten. Op dit moment worden vijftien verschillende soorten tot dit genus gerekend. De langstbekende soort is *Paroedura picta*, beschreven (als *Diplodactylus pictus*) in 1854.

In hun artikel verwijzen DIXON en KROLL naar de enige bladvingergekko van Madagascar die naar hun mening niet past in het genus *Paroedura*, namelijk *Phyllodactylus brevipes*. Dixon en Kroll zeggen vervolgens dat ze in een later stadium op deze soort zullen terugkomen ("will be considered at a later date"). Dit hebben zij nooit gedaan. De raadselachtige *Phyllodactylus brevipes* werd pas in de jaren negentig onderwerp van een grondige studie. Hier komen we verderop in dit artikel op terug.

Het genus *Urocotyledon*

In 1983 publiceerde de vooraanstaande Amerikaanse gekkospecialist KLUGE een baanbrekend artikel over de verwantschapsrelaties tussen de gekkogenera (KLUGE, 1983). Hij concentreerde zich hierbij vooral op de structuur van het keelskelet (datgene wat we bij zoogdieren het strottenhoofd noemen). KLUGE nam waar dat bij gekko's één bepaald onderdeel van het keelskelet (en wel de "second ceratobranchial", het ceratobranchiale II) ofwel consequent aanwezig is bij alle soorten binnen een genus, ofwel consequent afwezig is bij alle soorten van een genus. KLUGE gebruikte deze aan- of afwezigheid van het ceratobranchiale II als duidelijke indicatie voor de phylogenetische verwantschap tussen verschillende genera. Het viel KLUGE op, op basis van onderzoek aan vele exemplaren van vrijwel alle gekko-genera, dat er vier genera zijn waarbij het ceratobranchiale II niet consequent bij alle soorten aanwezig dan wel afwezig is. Eén van deze vier genera is *Phyllodactylus*.

KLUGE nam waar dat het ceratobranchiale II aanwezig is bij alle soorten van het genus *Phyllodactylus*, met uitzondering van vier gespecialiseerde boom-

bewonende soorten uit Afrika (en de Seychellen). Deze afwijking van de '*Phyllodactylus*-standaard' was voor KLUGE reden om deze vier soorten nader te onderzoeken op eventuele verdere bijzondere eigenschappen. KLUGE constateerde hierbij onder andere dat de vier boom-bewonende soorten een grijpstaart hebben en aan de onderzijde van de staartpunt een klompje hechtschijfjes. Op grond van deze en een aantal andere eigenschappen kwam KLUGE tot de conclusie dat de vier boom-bewonende soorten niet thuishoren in het genus *Phyllodactylus*, doch een eigen genus vormen. Hij noemde dit genus *Urocotyledon*.

De taxonomie van het genus *Urocotyledon* is sinds de oprichting ervan onveranderd gebleven: het genus bestaat nog steeds uit vier soorten. De oudst-bekende soort is *Urocotyledon inexpectata*, beschreven (als *Diplodactylus inexpectatus*) in 1893.

Het genus *Urocotyledon* is slecht vertegenwoordigd in wetenschappelijke collecties; de dieren zijn blijkbaar zeldzaam of moeilijk te vinden. LOVERIDGE, in zijn standaardwerk over de gekko's van Afrika, moest er voor uit komen dat het hem niet was gelukt ook maar één (collectie)exemplaar zelf onder ogen te krijgen ("none of the four species are available to me") (LOVERIDGE, 1947). RÖSLER brengt het in zijn uitstekend geïllustreerde gekkoboek niet verder dan een foto van een alcohol-exemplaar (RÖSLER, 1995). In het werk van SPAWLS et al. over de reptielen van Oost-Afrika staat een kleurenfoto van een levend exemplaar van *Urocotyledon wolterstorffi* (SPAWLS et al., 2002).

Het genus *Christinus*

Ook in Australië komen enkele soorten bladvingergekko's voor. In 1984 publiceerden WELLS en WELLINGTON een compleet overzicht van de reptielen van Australië, waarbij ze vele veranderingen in de tot dan toe gangbare nomenclatuur voorstelden (WELLS & WELLINGTON, 1984). Eén van hun voorstellen was om de Australische *Phyllodactylus*-soorten tot een eigen genus, dat zij de naam *Christinus* gaven, te rekenen.

De meerderheid van de nomenclatorische voorstellen van WELLS en WELLINGTON zijn om verschillende redenen niet overgenomen door de herpetologische gemeenschap. Enkele van hun suggesties hebben echter de toets der herpetologische kritiek

kunnen doorstaan. Hiertoe behoort het voorstel om het genus *Christinus* op te richten; deze afsplitsing van het 'moeder-genus' *Phyllodactylus* wordt tegenwoordig algemeen geaccepteerd.

Het genus *Christinus* bestaat thans uit drie soorten. De langstbekende soort is *Christinus marmoratus*, beschreven (als *Diplodactylus marmoratus*) in 1845.

GROOTSCHEEPSE REVISIE VAN DE BLADVINGERGEKKO'S VAN DE OUDE WERELD

BAUER, GOOD EN BRANCH waagden zich in 1997 aan een overkoepelende beschouwing en nadere analyse van alle bladvingergekko's van de Oude Wereld (BAUER, GOOD & BRANCH, 1997). In hun onderzoek maakten zij niet alleen gebruik van de gangbare beschubbings- en skeletkenmerken, maar benutten zij eveneens biochemische en genetische kenmerken.

Bauer en zijn collega's kwamen tot de conclusie dat het destijds oprichten van de genera *Asaccus*, *Paroedura*, *Urocotyledon* en *Christinus* geen reden gaf tot discussie. Wel gaven zij voor het Australische genus *Christinus* een uitgebreide diagnose, aangezien de oorspronkelijke beschrijving van dit genus door WELLS en WELLINGTON niet aan alle eisen voldeed. De mysterieuze *Phyllodactylus brevipes* van Madagascar -die we hiervoor al eerder noemden bij het genus *Paroedura*- werd opnieuw buiten beschouwing gelaten wegens een gebrek aan studie-exemplaren. Zoals gezegd komen we op deze soort nog terug.

Op grond van hun onderzoek kwamen BAUER, GOOD en BRANCH tot de bevinding dat het onhoudbaar was om de *Phyllodactylus*-soorten van de Oude Wereld nog langer onder te brengen in een en hetzelfde genus (met uitzondering natuurlijk van de soorten die al waren ondergebracht bij *Asaccus*, *Christinus*, *Paroedura* of *Urocotyledon*). Volgens Bauer en zijn medewerkers was een verdeling van deze soorten over maar liefst zes genera noodzakelijk. Deze zes genera zullen we nu de revue laten passeren.

Het genus *Euleptes*

De Europese bladvingergekko uit het Middellandse-Zeegebied, de bekende *Phyllodactylus europaeus*, vertoont naar de mening van BAUER, GOOD en BRANCH een combinatie van kenmerken die deze soort eenduidig onderscheidt van alle andere *Phyllodactylus*-soorten. Het toekennen aan deze soort van een aparte genusnaam was daarom op zijn plaats. Het verzinnen van een geheel nieuwe naam bleek niet noodzakelijk, aangezien bestudering van de nomenclatorische archieven BAUER en zijn collega's leerde dat aan de Europese bladvingergekko in een grijs verleden ooit de genusnaam *Euleptes* was toegekend. Bijgevolg heet *Phyllodactylus europaeus*, als zodanig in 1838 beschreven, sinds 1997 *Euleptes europaea* en werd aan de familie Gekkonidae een monotypisch genus toegevoegd.

Het genus *Cryptactites*

De Zuid-Afrikaanse bladvingergekko *Phyllodactylus peringueyi* werd wetenschappelijk beschreven in 1910 op basis van twee collectie-exemplaren in het South African Museum in Kaapstad. In de

daaropvolgende tachtig jaar werd niets meer van deze dwerggekko (totale lengte 5-6 cm) vernomen, totdat hij werd herontdekt in het begin van de jaren negentig van de vorige eeuw. Toen bleek dat deze diersoort een weliswaar beperkt verspreidingsgebied heeft, maar niet zeldzaam is. BRANCH en BAUER gaven een uitgebreide herbeschrijving van deze *Phyllodactylus*-soort (Branch & Bauer, 1994).

Ook voor wat betreft *Phyllodactylus peringueyi* kwamen BAUER, GOOD en BRANCH tot de conclusie dat deze soort een combinatie van kenmerken vertoont die haar eenduidig onderscheidt van alle andere *Phyllodactylus*-soorten. Aan deze gekkosoort werd de genusnaam *Cryptactites* toegekend, waarmee aan de familie Gekkonidae opnieuw een monotypisch genus werd toegevoegd.

Het genus *Haemodracon*

Op het eiland Socotra, gelegen voor de kust van Jemen en Somalië, komen twee soorten bladvingergekko's voor. Als een soort werkhypothese is er eigenlijk altijd van uitgegaan dat het gezamenlijk



Phyllodactylus reissi

voorkomen van deze twee soorten op één eiland een indicatie is voor hun onderlinge nauwe verwantschap. Het onderzoek van BAUER, GOOD en BRANCH kon dit vermoeden bevestigen. Bovendien bleek dat de twee Socotra-soorten op grond van een combinatie van uitwendige en inwendige kenmerken goed te onderscheiden zijn van alle andere 'Phyllodactylus-achtigen'. Op basis van deze bevindingen richtten BAUER en zijn medewerkers voor de twee bladvingergekko's van Socotra het genus *Haemodracon* op. De oudstbekende van de twee soorten is *Haemodracon riebeckii*, beschreven (als *Diplodactylus riebeckii*) in 1882.

Opvallend uitwendig kenmerk van het genus *Haemodracon* is het ontbreken van postcloacale zakjes. Zoals hiervoor reeds vermeld, komt dit ook voor bij de soorten van *Asaccus*. Alle andere 'Phyllodactylus-achtigen' worden gekenmerkt (zoals de meeste gekko's) door de aanwezigheid van postcloacale zakjes.

Het genus *Dixonius*

De wijdverbreide 'Phyllodactylus-achtigen' komen met een paar soorten ook voor in Zuidoost-Azië.

BAUER, GOOD en BRANCH kwamen op basis van hun onderzoek tot de bevinding dat ook dit soortengroepje als eenheid goed onderscheidbaar is van de overige bladvingergekko's. Voor deze Zuidoostaziatische soorten werd het genus *Dixonius* opgericht. De langstbekende van de vier soorten is *Dixonius siamensis*, beschreven (als *Phyllodactylus siamensis*) in 1898.

De genera *Afrogecko* en *Goggia*

Bleven voor BAUER, GOOD en BRANCH nog over elf soorten bladvingergekko's uit Zuid-Afrika. Bauer en zijn medewerkers kwamen tot de conclusie dat deze soorten in feite behoren tot twee nieuwe genera. Drie van de elf soorten werden toebedeeld aan het nieuwe genus *Afrogecko*, voor de overige acht werd het genus *Goggia* opgericht.

De oudstbekende *Afrogecko*-soort is *Afrogecko porphyreus*, beschreven (als *Gecko porphyreus*) in 1802. De langstbekende soort van het genus *Goggia* is *Goggia lineata*, beschreven (als *Phyllodactylus lineatus*) in 1838.

SLOTOPMERKING BIJ HET WERK VAN BAUER, GOOD EN BRANCH UIT 1997

Met het onderzoek van Bauer en zijn medewerkers kwam een (voorlopig?) einde aan een zo goed als volledige revisie van de bladvingergekko's van de Oude Wereld. Een revisie die was ingezet in 1973, toen Dixon en Anderson het genus *Asaccus* oprichtten en daarmee een eerste soortengroep afsplitsten van het 'moeder-genus' *Phyllodactylus*. Met het verschijnen in 1997 van het werk van Bauer en zijn collega's waren de bladvingergekko's van de Oude Wereld verdeeld over tien genera (in alfabetische volgorde): *Afrogecko*, *Asaccus*, *Christinus*, *Cryptactites*, *Dixonius*, *Euleptes*, *Goggia*, *Haemodracon*, *Paroedura* en *Urocotyledon*.

Twee zaken moeten in dit artikel nog besproken worden, namelijk de positie van de bladvingergekko's van de Nieuwe Wereld, de laatste '*Phyllodactylus*-achtigen' waarop de genusnaam *Phyllodactylus* nog van toepassing is, en de positie van de mysterieuze *Phyllodactylus brevipes* van Madagaskar, de enige bladvingergekko van de Oude Wereld die nog niet in het hierboven besproken geheel aan revisies was meegenomen. We beginnen met *Phyllodactylus brevipes*.

Het genus *Matoatoa*

Phyllodactylus brevipes werd beschreven in 1900 aan de hand van één collectie-exemplaar in het natuurhistorisch museum te Parijs. In 1911 werd een tweede exemplaar verzameld (gevangen) op Madagaskar; dit wordt bewaard in het Transvaal Museum in Pretoria. Van 1911 tot 1992 waren dit de enige twee bekende exemplaren. Hier kwam nog bij dat men er in het museum in Parijs van overtuigd was dat hun enige exemplaar op een gegeven moment verloren was gegaan; men kon het althans lange tijd niet meer vinden. In de jaren negentig van de vorige eeuw werd dit exemplaar teruggevonden in de catacomben van het museum. Veel verrassender was een andere vondst: *Phyllodactylus brevipes* werd in 1992 herontdekt, levend en wel, in het zuidwesten van Madagaskar door de herpetologen NUSSBAUM en RAXWORTHY en hun medewerker PRONK.

NUSSBAUM en RAXWORTHY zijn twee herpetologen die de afgelopen twaalf jaar vele artikelen hebben gepubliceerd over de herpetofauna van Madagaskar. Zo beschreven zij onder andere nieuwe soorten van de gekkogenera *Ebenavia*, *Paragehyra*, *Paroedura*, *Phelsuma* en *Uroplatus*.

Niet alleen vonden NUSSBAUM en zijn collega's "nieuwe" exemplaren van *Phyllodactylus brevipes*,

in het oosten van Madagaskar verzamelden zij ook nog een tiental exemplaren van een nog onbekende bladvingergekko die veel overeenkomsten vertoont met *Phyllodactylus brevipes*.

Met verhoudingsgewijs veel nieuw studiemateriaal tot hun beschikking zetten NUSSBAUM en zijn medewerkers zich aan een uitgebreid onderzoek, waarbij *Phyllodactylus brevipes* en de nog onbeschreven soort nauwkeurig werden bestudeerd en tevens werden vergeleken met de overige genera der bladvingergekko's van de Oude Wereld. NUSSBAUM en zijn collega's kwamen tot de conclusie, op basis van een aantal uitwendige en inwendige kenmerken, dat *Phyllodactylus brevipes* en de nieuwe soort tot een eigen genus gerekend moeten worden. Dit nieuwe genus noemden zij *Matoatoa* (NUSSBAUM, RAXWORTHY & PRONK, 1998). Het woord 'matoatoa', aldus Nussbaum en zijn medewerkers, is Malagasi voor 'geest', een verwijzing naar de mysterieuze aard van de twee soorten.

Tot het genus *Matoatoa* behoren dus twee soorten: *Matoatoa brevipes*, oorspronkelijk beschreven als *Phyllodactylus brevipes* in 1900, en de nieuwe soort *Matoato spannringi*, beschreven door Nussbaum, Raxworthy en Pronk.

En hiermee zijn alle '*Phyllodactylus*-achtigen' van de Oude Wereld de revue gepasseerd.

Het 'restgenus' *Phyllodactylus*

Blijven nog over de '*Phyllodactylus*-achtigen' van de Nieuwe Wereld, de enige bladvingergekko's waarop de oorspronkelijke genusnaam *Phyllodactylus* nog van toepassing is. De ongeveer vijfenveertig soorten komen ruwweg voor in het zuidwesten van Noord-Amerika, in Midden-Amerika en in westelijk en noordwestelijk Zuid-Amerika. De meeste herpetologen zijn tot nu toe van mening dat de bladvin-

gergekko's van de Nieuwe Wereld een natuurlijke groep vormen die terecht tot één genus worden gerekend. Echter, een rigoureuze 'phylogenetische analyse' zoals toegepast op de bladvingergekkko's van de Oude Wereld is tot op heden op de soorten van de Nieuwe Wereld nog niet losgelaten. Het is dus niet uit te sluiten dat ook het 'restgenus' *Phyllodactylus* ooit nog eens wordt opgesplitst in twee of meer genera.

De oudstbekende soort van de Amerikaanse bladvingergekkko's is *Phyllodactylus pulcher*, beschreven in 1828.

SUMMARY

This paper gives an overview of the taxonomic changes at genus level within the leaf-toed geckoes, of which all species were formerly assigned to the genus *Phyllodactylus*. During the period 1973-1998 eleven new genera were split off from the genus *Phyllodactylus* on the basis of new findings and insights. Each of these eleven genera, as well as the 'residual genus' *Phyllodactylus* itself, is discussed in the paper.

LITERATUUR

BAUER, A.M., D.A. GOOD & W.R. BRANCH, 1997. The taxonomy of the Southern African leaf-toed geckos (Squamata: Gekkonidae), with a review of Old World "*Phyllodactylus*" and the description of five new genera. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 49(14): 447-497.

BRANCH, W.R. & A.M. BAUER, 1994. *Phyllodactylus peringuey* (Reptilia, Gekkonidae): its taxonomic history, rediscovery, and phylogenetic affinities. *Annals of the South African Museum* 104(2): 13-30.

DIXON, J.R. & S.C. ANDERSON, 1973. A new genus and species of gecko (Sauria: Gekkonidae) from Iran and Iraq. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 72(3): 155-160.

DIXON, J.R. & J.C. KROLL, 1974. Resurrection of the generic name *Paroedura* for the phyllodactyline geckos of Madagascar, and description of a new species. *Copeia* 1: 24-30.

EISELT, J., 1973. Ein neuer Blattfinger-Gecko (*Phyllodactylus*, Sauria, Rept.) aus dem Iran und Bemerkungen zu *Phyllodactylus elisae* Werner 1895. *Annalen Naturhistorisches Museums Wien* 77: 173-179.

KLUGE, A.G., 1983. Cladistic relationships among gekkonid lizards. *Copeia* 2: 465-475.

LOVERIDGE, A., 1947. Revision of the African lizards of the family Gekkonidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 98(1): 1-469.

NUSSBAUM, R.A., C.J. RAXWORTHY & O. PRONK, 1998. The ghost geckos of Madagascar: a further revision of the Malagasy leaf-toed geckos (Reptilia, Squamata, Gekkonidae). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 186: 1-26.

RÖSLER, H., 1995. *Geckos der Welt*. Urania-Verlag, Leipzig.

SPAULS, S., K. HOWELL, R. DREWES & J. ASHE, 2002. *A field guide to the reptiles of East Africa*. Academic Press, San Diego.

WELLS, R.W. & C.R. WELLINGTON, 1984. A synopsis of the Reptilia of Australia. *Australian Journal of Herpetology* 1: 73-129.