

Vergleichende Studien zum Warn- und Drohverhalten
bodenbewohnender Geckonen am Beispiel von *Chondrodactylus*
angulifer angulifer PETERS, 1870, unter besonderer
Berücksichtigung der Kommunikationssysteme der Gekkonidae
(Sauria: Gekkonidae)

HERBERT RÖSLER

Mit 3 Abbildungen

Abstract

The warning behaviour of *Chondrodactylus a. angulifer* that is divided into five phases, is described and compared with that of other terrestrial geckos. The uniformity of their warning behaviour is interpreted as ethological analogy in species with comparable ecology.

The proaposematic and antaposematic signal systems of *C. a. angulifer* are quite similar. In a synopsis the communication systems of the geckos are presented.

Einleitung

Drohungen und Warnungen, also Signale, die Tiere zur Abschreckung von artgleichen und artfremden Individuen abgeben, spielen im Leben der meist ungesellig lebenden Geckos eine wichtige Rolle. Selbst bei verträglichen Arten, zum Beispiel *Hemidactylus brokii brokii*, neigen männliche Tiere dazu, sich ein erobertes Territorium zu erhalten. Einzelne Elemente des Warnverhaltens beschreibt HOTZ (1969) von *Agamura femoralis*, *Teratolepis fasciata* und *Teratoscincus scincus*. Sorgfältig und sehr ausführlich untersucht MEBS (1966) das Warnverhalten von *Teratoscincus scincus*. Berichte über proaposematische Verhaltensweisen von *Geckonia chazaliae* geben RIEPEL (1973) und SCHULTE (1974). Alle diese Beispiele beziehen sich auf nahezu ausschließlich terrestrisch lebende Geckonen. Nachfolgend sind die Ergebnisse zum Konfliktverhalten von *Chondrodactylus a. angulifer* dargelegt und mit dem der vorgenannten Arten verglichen. Auch *Chondrodactylus a. angulifer* ist ein typischer Bodenbewohner der Wüstengebiete des südlichen Afrika. Drohen und Warnen von *C. a. angulifer* zeigen viele gleiche Elemente. Ich unterscheide hier trotzdem noch die proaposematischen Signalsysteme von den antaposematischen. Damit folge ich der von MERTENS (1946) für die Reptilien angewendeten Terminologie (vgl. auch HINGSTON 1933, HUXLEY 1939, beide zit. in MERTENS 1946). Umfassendere vergleichende Studien dieser Verhaltensweisen an mehreren Gecko-Arten mit ähnlicher Ökologie könnten später Anlaß dazu geben, die beiden Begriffe Drohen und Warnen zum Warndrohen zu vereinigen.

Material

Die Versuche habe ich mit Exemplaren von *Chondrodactylus a. angulifer* (Intergradierungen zur Subspezies *namibensis*) durchgeführt. Ein adultes Männchen und zwei adulte Weibchen wurden im Vorgelände der Namib-Wüste in der Nähe der Wasserstelle Awasib (23° 25' S, 15° 28' O) gesammelt. Später kam noch ein von mir in Gefangenschaft gezüchtetes Exemplar, ein Weibchen, hinzu.

Haltungsbedingungen

Sie sind einer früheren Arbeit zu entnehmen (RÖSLER 1982). Ergänzend sei dazu bemerkt, daß die Geckos später in einem Terrarium mit größerer Bodenfläche (100 x 40 cm) untergebracht waren. Der Bodenrund bestand aus einer Schicht staubfreien, fein gesiebten Flußsandes.

Methoden

Unter den Bedingungen in Gefangenschaft, mögen sie auch noch so angemessen beschaffen gewesen sein, gewöhnten sich die Tiere bald an die häufig wiederkehrenden Handgriffe, wie Reinigung und Fütterung, und zeigten ein abgeschwächtes Warnverhalten.

Mit den ethologischen Untersuchungen begann ich deshalb sofort nach dem Erhalt der Tiere, beziehungsweise nach dem Schlupf. Es zeigte sich, daß bei einer gemeinsamen Haltung mehrerer Exemplare ein warnendes Tier manchmal von Artgenossen gestört wurde, daher hielt ich die Geckos für die Untersuchung des Warnverhaltens einzeln. Dank des gut zu beobachtenden Warnverhaltens des Jungtieres konnte ich die bis dahin gewonnenen Daten schön ergänzen.

Die 10 bis 21 Versuche pro Tier machte ich während eines Monats. Der Warnverhalten auslösende Reizfaktor ist eine sich bewegende Hand gewesen. Die Versuche erfolgten stets in der Hellphase, also nicht zur natürlichen Aktivitätszeit, da in der Dunkelheit die Fluchtbereitschaft größer war, wohl wegen des früheren Erkennens der Gefahr. HAACKE (1976) fand diesen Gecko bei Feldstudien niemals am Tag aktiv, verweist jedoch auf einen Fall, bei dem BROADLEY ein Exemplar im Schatten eines Dornbusches nachmittags um 16 Uhr umherlaufen sah.

Ergebnisse zum Warnverhalten

Das sehr ausgeprägte, aggressive Warnverhalten von *C. a. angulifer* läßt sich in fünf Phasen gliedern. Die einzelnen Phasen sind in ihrem natürlichen Ablauf beschrieben.

1. Phase

Der Gecko befindet sich in einem oberirdischen Versteck. Mit dem Entzug der Deckung stellen sich erste Verhaltensformen ein (Abb. 1):

- a. Flucht
- a' distanzregulierend
- a'' distanzabsolutierend
- b. Verharren
- b' offensiv (ohne Anzeichen einer Veränderung der Haltung)
- b'' defensiv (geduckte Horizontalhaltung).



Abb. 1. Ein Jungtier von *Chondrodactylus angulifer angulifer* in Defensivposition.
 A juvenile specimen of *Chondrodactylus angulifer angulifer* in defensive posture.

Die jeweils gewählte erste Handlung hängt beispielsweise vom Wachheitsgrad (= Vigilanz) ab. Das Auftauchen eines Reizfaktors im Nahfeld des Geckos löst entweder wiederum ein Fluchtverhalten aus, oder es kommt zum Warnverhalten. Dies beginnt der Gecko in Frontalstellung mit Intermediärhaltungen, gleich häufig aber auch mit Horizontalhaltungen. Dabei schiebt sich der Gecko leicht nach vorn. Der kraniale Körperabschnitt wird schwach lateral, der kaudale dorsoventral abgeflacht (= Dimerhaltung). Eigene Untersuchungen zeigten, daß laterale Körperveränderungen — MEBS (1966) erwähnt sie nicht — auch bei *Teratoscincus s. scincus* auftreten können. Die eingenommene, unnatürlich wirkende Körperhaltung ist ein unruhiges, hochbeiniges Stehen (vgl. auch Gangarten in WERNER & BROZA 1969). Die schwankenden, wie benommen wirkenden (= unidirektionalen) Bewegungen hängen vielleicht ursächlich mit dieser Körperhaltung zusammen, sie können aber auch echte Signalhandlungen ausdrücken.

2. Phase

Der Gecko bläht die Kehle mit geringer Fluktuation. Anschließend gibt er einmal oder mehrmals ein mäßig lautes Signal, das das störende Objekt vertreiben soll, aber auch soziale Funktionen erfüllen kann (vgl. TEMBROCK 1977). Die zunehmende Intensität der Erregung ist leicht an der beschleunigten Atemfrequenz abzulesen. Kennzeichnend für diese Phase (auch in Phase 3 und 4 auftretend) sind ferner rhythmisches Kopfpendeln, abhängig von der Stellung des Reizfaktors entweder mit axialer oder bis hoher Kopfhaltung (vgl. TEMBROCK 1971). Stufenweise (= graditim) oder blitzartig (= lanziniert) wird der Schwanz aufgestellt, bis er im rechten Winkel zur Körperachse steht. Anschließend bewegt der Gecko den Schwanz in linearer oder konkaver Stellung schlängelnd bis seitlich-bogenförmig (Abb. 2).



Abb. 2. Das gleiche Jungtier von *Chondrodactylus angulifer angulifer* in Warnstellung. Die optische Reizung erfolgt frontal.

The same juvenile specimen of *Chondrodactylus angulifer angulifer* in warning posture. The visual irritation arises frontal.

3. Phase

Der Gecko kann den Schwanz in die Ausgangsstellung zurückführen, ohne die hochbeinige Haltung zu ändern. Immer noch blickt er auf das störende Objekt. Verändern sich dabei die räumlichen Beziehungen zwischen Perzipient (= Gecko) und Expedient (= Hand), führt

a. eine seitliche Verschiebung bei gleichbleibender Distanz zur weiteren optischen Ver-

folgung in anhaltender Frontalstellung, und
b. eine Distanzverringerung zum Sprungansatz.

Der Gecko knickt die hinteren Extremitäten leicht ein, um genügend Kraft für den Ansprung zu gewinnen, wenn die Gefahr weiterbesteht.

4. Phase

Der Gecko ist bereit, den vermeintlichen Gegner anzuspringen. Meist erfolgt während des Sprunges eine Lautabgabe. Die Annäherungsgrenze des reizauslösenden Objekts beträgt bei Jungtieren etwa 4 cm, bei adulten Exemplaren kann sie dreimal größer sein. Sie entspricht etwa der Sprungstrecke (hoch-schräg). Die gerichtete Aggression (Sprung) endet meist mit einer taktilen Reaktion (Biß). Ebenso häufig kommt es vor, daß der Gecko nur mit geschlossenem Maul zustößt; dies erwähnt MEBS (1966) auch für *Teratoscincus scincus* ssp. Ein hartnäckiges, länger anhaltendes Verbeißen, wie das RIEPPEL (1973) für *Geckonia chazaliae* angibt, ist bei *C. a. angulifer* niemals aufgetreten.

5. Phase

Nach dem Sprung flüchtet der Gecko immer panikartig, ohne den Erfolg oder Mißerfolg seiner Handlungen abzuwarten. Während der Distanzierung stößt er Fluchtlaute aus, die sich im Klangcharakter von den Warn- und Aggressionslauten unterscheiden. Auf der Suche nach einem Unterschlupf oder im Bestreben, den Abstand zum angegriffenen Objekt zu vergrößern, rast er gegen Einrichtungsgegenstände und Behälterwände. Dieses Fluchtverhalten erklärt sich aus der großflächigen Deckungslosigkeit seiner Habitate (ebene Halbwüsten). Findet er dann ein Versteck, im Terrarium mit einem hohl liegenden Stück Rinde imitiert, verharrt er häufig noch davor. Befindet sich der Reizfaktor noch im Gesichtsfeld des Geckos, löst ein erneutes Reizereignis blitzartiges Verschwinden im Unterschlupf aus. Eher bedächtig kriecht der Gecko bei ausbleibenden neuen Informationen in die Höhle. Zu kleine Einschlupföffnungen versucht er rasch mit seinen gut ausgebildeten Grabfüßen zu erweitern. Stößt ein flüchtender Gecko gegen eine Glasscheibe, versucht er verzweifelt, sich darunter durchzugraben. Mitunter wendet er sich aber auch blitzschnell nach einer anderen Seite um und flieht weiter. Fängt man ein derartig erregtes Tier, so versucht es, sich durch zuckende Bewegungen und Beißen zu befreien.

Abbildung 3 stellt die Reaktionsketten des Warn- und Jagdverhaltens schematisch dar.

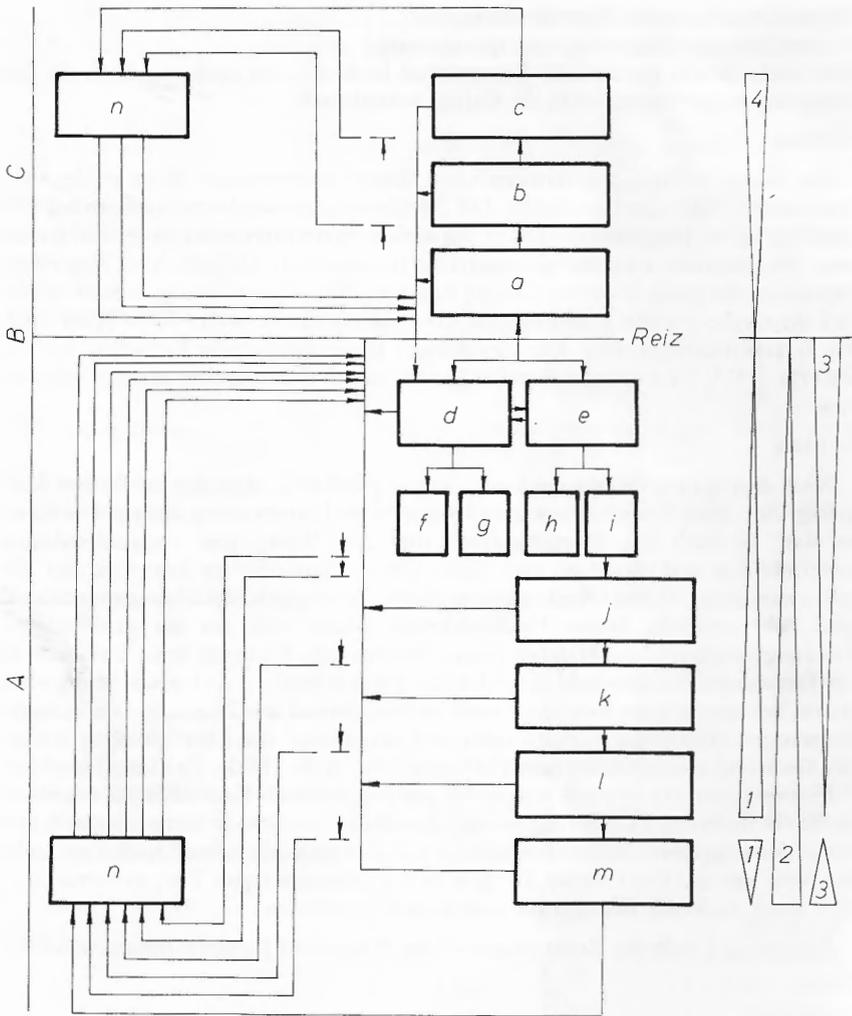


Abb. 3. Schematische Darstellung zweier unterschiedlich motivierter, in natürlicher Folge ablaufender Reaktionsketten von *Chondrodactylus a. angulifer*.
 Zeichenerklärung: (1) Intensität des Warnverhaltens, (2) Intensität der Übersprungshandlungen, (3) Fluchtbereitschaft, (4) Intensität des Jagdverhaltens, (A) unangenehme Empfindung, (B) indifferenter Status, (C) angenehme Empfindung, (a) visuelle Reaktionen, (b) chemisch-olfaktorische Reaktionen (sie können fehlen), (c) beute-induziertes Angriffsverhalten, (d) lokomotorische Reaktionen, (e) die Raumlage nicht verändernde Reaktionen, (f) distanzregulierende Reaktionen, (g) distanzabsolutierende Reaktionen, (h) offensives Abwarten, (i) defensives Abwarten, (j) visuelle und akustische Reaktionen, (k) visuelle Reaktionen, (l) visuelle und mechanische Reaktionen (taktil und akustisch), (m) lokomotorische und akustische Reaktionen, (n) Übersprungshandlungen.

Diagram of two differently motivated reaction series in natural sequence of *Chondrodactylus a. angulifer*.

Explanation of symbols: (1) Intensity of warning, (2) Intensity of displacement activities, (3) Readiness for escape, (4) Intensity of behaviour four hunting, (A) Disagreeable feeling, (3) Indifferent status, (C) Agreeable feeling, (a) Visual reactions, (b) chemical-olfactoric reactions (they can be missing), (c) Mode of attack for prey, (d) Place-changed reactions, (e) Not place-changed reactions, (f) Distance regulated reactions, (g) Distance absoluted reactions, (h) Offensive waiting for, (i) Defensive waiting for, (j) visual and acoustic reactions, (k) visual reactions, (l) visual and mechanic reactions (contact and acoustic), (m) place-changed and acoustic reactions, (n) Displacement activities.

Vergleich zwischen Warn- und Drohverhalten von *Chondrodactylus a. angulifer*

Eigene Studien zum Drohverhalten waren nicht möglich, da weitere Männchen fehlten. Ich stütze mich hier deshalb in der Hauptsache auf die, wenn auch kurzen, so doch ausgezeichneten Untersuchungen von HAACKE (1976).

Vergleicht man die proaposematischen mit den antaposematischen Signalsystemen von *C. a. angulifer*, fällt die große Übereinstimmung zwischen beiden Verhaltensweisen auf, was unten stehende tabellarische Übersicht verdeutlicht.

Warnen

Flucht
Verharren
optische Verfolgung
—
Aufrichten
Frontalstellung
Dimerhaltung
Kehlblähen
Warnlaute
Aggressionslaute
Fluchtlaute
Kopfspendeln
vertikale Schwanzhaltung
Schwanzschlängeln
Beißen

Drohen

Flucht
Verharren
optische Verfolgung
Annäherung an den Gegner
Aufrichten
Lateralstellung
laterales Abflachen
Kehlblähen
Drohlaute
(?)
Fluchtlaute
(?)
horizontale Schwanzhaltung
(?)
Beißen

Das Drohverhalten von *C. a. angulifer* spielt sich auf drei Informationsebenen ab: 1. optisch, 2. mechanisch (taktil und akustisch) und 3. chemisch.

1. optisch: Als Folge der Ritualisierung des Drohverhaltens entwickelte sich eine Vielzahl von optischen Elementen bei den innerartlichen Auseinandersetzungen. Hier wird auch eine Verknüpfung zum Warnverhalten überdeutlich (vgl. Tabelle oben). Zu Auseinandersetzungen zwischen Männchen von *C. a. angulifer* und *C. a. namibensis* bemerkt HAACKE (1976) folgendes: „Male and female specimens of *C. a. namibensis* were introduced into the terrarium individually and at intervals. The new specimen immediately attracted the attention of the male *angulifer*, while the females did not show any interest. Stealthily stalking with horizontally outstretched tail the male ap-

proached the intruder. The male *namibensis* then stood up high facing the aggressor broadside, while the females did not react to the approach. Then, either without further preliminaries or only after identifying the intruder by touching him with the tongue, the *angulifer* male attacked by biting and shaking vigorously while holding on to the intruder.“ Es ist interessant, daß sich beide Rassen im Nahfeld allein visuell zu unterscheiden vermögen, was schon HAACKE (1976) zu der Bemerkung veranlaßt: „It was interesting to note that the *angulifer* recognized the *namibensis*, which has a different colour pattern, as belonging to its own species, as other lizards in the terrarium, unless of edible size, were ignored.“ Über die Bedeutung der Signalstrukturen (weiße, dunkel eingefasste Flecken) beim Drohverhalten schreibt HAACKE weiter: „By flattening the body laterally and inflating the throat the body was enlarged. In this position the dorso-lateral white spots are prominently displayed“.

2. mechanisch (taktil): In den heftigen Kämpfen zwischen den Männchen kommt es zu starken Beißereien, die immer wieder von Drohgebärden unterbrochen werden (HAACKE 1976). Das angreifende Tier beißt seitlich in den Nacken, aber auch in die Flanken, Beine und in die Schwanzwurzel. Der Schwanz wird nicht angegriffen, woraus HAACKE (1976) schlußfolgert, daß regenerierte Schwänze die Folge von Feinden sind und nicht bei intraspezifischen Auseinandersetzungen entstehen. (akustisch): Die rhythmischen Laute, die *C. a. angulifer* während des Drohens und/oder Warnens ausstößt, werden durch das Herauspressen von Luft durch die Nasenöffnungen erzeugt. Nur der Aggressionslaut im Warnverhalten wird mit geöffnetem Maul ausgestoßen. Er unterscheidet sich von den vorhergehenden Warnlauten deutlich im Klangcharakter (Dauer und Tonhöhe). Ob kämpfende Männchen auch mit geöffnetem Maul Laute ausstoßen, bleibt fraglich.

3. chemisch: Olfaktorisch-chemische Informationsübertragung scheint im Drohverhalten von *Chondrodactylus angulifer* eine eher untergeordnete Rolle zu spielen. Es kommt auch dann zu aggressivem Verhalten, wenn sich die Tiere vorher nicht durch Berühren mit der Zunge kennengelernt haben (vgl. oben).

Übersprungshandlungen bei *Chondrodactylus a. angulifer*

Das Warnverhalten von *C. a. angulifer*, das von endogenen und exogenen Zustandsfaktoren abhängt, setzt sich aus Elementen fast aller Kommunikationsebenen zusammen. Schwankt der Gecko zwischen Rückzug oder Angriff und erlangt kein der Motivation entsprechendes Verhaltensmuster die Priorität, treten häufig Übersprungshandlungen auf. Ihr Ausdruck ist wiederum von der Intensität des Erregungsgrades abhängig. Es kann dann zu einem Lippen- und oder Augenlecken (gering motiviert) oder Gähnen (stark motiviert) kommen. Die Wahrscheinlichkeit des Eintritts von Übersprungshandlungen steigt proportional zum Zeitpunkt der Unterbrechung der Handlungsabfolge (Abb. 3). Übersprungshandlungen folgen praktisch immer, wenn in der Endphase des Warnverhaltens der Höhepunkt, im Falle von *C. a. angulifer* wäre das der Biß, nicht mehr erreicht wird. Die Schwanzbewegungen können sowohl aposematische Reaktionen ausdrücken als auch Übersprungsbewegungen sein.

Akinese bei *Chondrodactylus a. angulifer*

Schnell in eine Rückenlage gedreht, verfällt *C. a. angulifer* in einen Starrezustand. Gleiches kennt man von *Geckonia chazaliae* (RIEPEL 1973) und einer Subspezies von *Cyrodactylus kotschiyi* (STEMMLER 1972 zit. in RIEPEL 1973).

Diskussion und Vergleich mit anderen Geckonen

Die hier beschriebenen Verhaltensmuster des Warnens und Drohens von *Chondrodactylus angulifer* rekrutieren sich aus verschiedenen Ebenen der Kommunikationsmöglichkeiten. Die folgende Synopsis der Kommunikationssysteme der Gekkonidae stellt übersichtlich die Breite der Möglichkeiten dar für eine Übermittlung von Informationen. Sie soll aber auch zeigen, auf welche Weise *Chondrodactylus angulifer* Informationen vermittelt, und wie häufig diese in den einzelnen Ebenen auftreten.

I. Visuelle Informationsübertragung

1. Färbung

a. Schwanzfärbung (juveniles Stadium)

Beispiel: *Eublepharis macularius*, *Hemiteconyx caudicinctus*, *Gekko g. gekko*, *G. monarchus*, *Phelsuma madagascariensis grandis*

b. Physiologischer Farbwechsel

Beispiel: *Phelsuma cepedianana*, *P. standingi*

c. Auffällige, kontrastreiche Färbung oder Zeichnung vorweisen

Beispiel: *Chondrodactylus a. angulifer*, *Phelsuma madagascariensis notissima*

2. Veränderungen der Form

a. Zusammenrollen des Körpers

Beispiel: *Teratolepis fasciata*

b. Einnehmen der Rückenlage

Beispiel: *Lygodactylus* sp. (?), (vgl. Akinese)

c. Schrägstellen des Körpers

Beispiel: *Phelsuma madagascariensis notissima*

d. Emporheben des ganzen Körpers oder bestimmter Körperteile

Beispiel: *Chondrodactylus a. angulifer*, *Gekko g. gekko*, *G. smithii*, *Gonatodes vittatus* ssp., *Phelsuma madagascariensis notissima*

e. Krümmen des Rückens

Beispiel: *Gehyra australis*, *Hoplodactylus pacificus*, *Oedura marmorata*, *O. monilis*

f. Aufblähen des Halses

Beispiel: *Chondrodactylus a. angulifer*, *Phelsuma madagascariensis notissima*

g. Abplatten des Körpers

Beispiel: *Hemiteconyx caudicinctus*, *Phelsuma madagascariensis notissima*

h. Aufsperrn der Kiefer

Beispiel: *Gekko g. gekko*, *G. smithii*

3. Bewegungen

a. Schaukelbewegungen des Körpers

Beispiel: *Chondrodactylus a. angulifer*

b. Kopfbewegungen in der Horizontalen

Beispiel: *Pachydactylus b. bibronii*, *P. l. laevigatus*

c. Nicken

Beispiel: *Hoplodactylus pacificus*

d. Züngeln (Drohzüngeln)

Beispiel: *Phelsuma madagascariensis notissima*, *P. ornata inexpectata*, *P. quadriocellata*

e. Schwanzbewegungen

Beispiel: alle Gekkonidae (inklusive *Nephrurus*)

II. Mechanische Informationsübertragung

II. Taktile Systeme

1. Sexualverhalten

a. Beknabbern

Beispiel: *Hoplodactylus pacificus*

b. Verbeißen

Beispiel: *Pachydactylus capensis vansoni*, *Paroedura pictus*

2. Interspezifisches Verhalten

a. Beißen

Beispiel: *Pachydactylus b. bibronii*, *Tarentola m. mauritanica*

II. " Akustische Systeme

1. Stridulationen

a. durch Gegeneinanderreiben von Schuppen erzeugte Geräusche

Beispiel: *Terratoscincus* sp.

b. Substratkontakte *

Beispiel: *Hemitheconyx caudicinctus*

2. Lautäußerungen über den Atemapparat

a. friedfertige Laute

a. ' Kurz- und Langlaute

Beispiel: fast alle Arten, außer den stimmlosen Sphaerodactylinae

a. " Lautfolgen

— Kurzfolgen

Beispiel: *Ptenopus g. garrulus*

— Langfolgen

Beispiel: *Ptenopus kochi*

b. Defensivlaute

* Im sexuell motivierten Verhalten drückt das Männchen der eublepharinen *Hemitheconyx caudicinctus* die Schwanzspitze in das lockere Bodensubstrat und wirbelt es mit eifrigen Zitterbewegungen des Schwanzes hörbar auf. Hier wird dieses Verhalten in die akustische Informationsübertragung eingeordnet —, doch könnten theoretisch auch Beziehungen zum taktilen System (Übertragung von Parametern mit einem Medium = Schwingungen des Substrats) bestehen.

Beispiel: *Oedura monilis*

c. Aggressionslaute

Beispiel: *Chondrodactylus a. angulifer* *Gekko g. gekko*, *G. smithii*

d. Warnlaute

d.' durch den Mund

Beispiel: *Hemitheconyx caudicinctus*, *Gekko g. gekko*, *G. smithii*

d." durch die Nase

Beispiel: *Chondrodactylus a. angulifer*

III. Chemische Informationsübertragung

1. Ausscheidung von Hautsekreten

a. Anales Lecken

Beispiel: *Chondrodactylus a. angulifer*, *Hoplodactylus pacificus*, *Phelsuma* sp., *Ptyodactylus*

b. Bezüngen anderer Körperteile

Beispiel: *Chondrodactylus a. angulifer*, *Cyrtodactylus c. caspius*, *C. elongatus*, *C. fedtschenkoi*, *Phelsuma cepedianana*, *P. lineata chloroscelis*, *P. madagascariensis grandis*, *P. o. ornata*, *P. o. inexpectata*, *P. quadricellata*

2. Verspritzen von Körperflüssigkeit

a. Blut

Beispiel: eine Geckonen-Gattung (vgl. MERTENS 1946)

b. Lymphe

Beispiel: *Diplodactylus (Strophurus) ciliaris*, *D. (Strophurus) spinigerus*

3. Entleeren des Darminhalts

a. Exkremete

Beispiel: *Homopholis (Blaesodactylus) sakalava*, *Gekko g. gekko*, *G. smithii*, *Oedura monilis*

b. Wasser

Beispiel: *Gekko smithii*

Die Synopsis läßt erkennen, in welcher Mannigfaltigkeit sich visuelle Informationssysteme entwickelt haben, aber auch, und gerade für die sehr stimmbegabten Geckos ist das nicht verwunderlich, wie reichhaltig die akustische Informationsübertragung in ihrer Ausdrucksform ist. Das hochspezialisierte Auge der rezenten Gekkonidae ermöglicht es ihnen, auf visuelle Signalsysteme ausgezeichnet zu reagieren. Ritualisierte Verhaltensmuster beim Drohen und Warnen mit starkem visuellem Ausdruck sind für Arten der Subfamilien Eublepharinae, Diplodactylinae, Gekkoninae und Sphaerodactylinae belegt (DEMETER & MARCELLINI 1981, HAGDORN 1973, KADEN 1981, MEBS 1973, RIEPPEL 1976).

Die relativ häufige Anwendung der visuellen Informationsübertragung hat zu einem breitgefächerten Angebot vor allem an Signalhandlungen, jedoch auch an Signalstrukturen geführt (vgl. BELLAIRS 1971, LANGE 1982). Beim Drohverhalten von *C. a. angulifer* spielen Signalstrukturen eine Rolle (HAAKE 1976). Den Eindruck, daß dies auch für das Warnverhalten zutrifft, wie man das bei anderen Reptilien, aber auch beispielsweise bei Schmetterlingen wiederfindet (vgl. DECKERT & DECKERT 1974, LUX 1975a),

habe ich nicht. Andere Echsen, die nicht als Feinde oder Beute in Frage kommen, beachtet *C. a. angulifer* kaum. Mit *Eublepharis macularius* und *Hemitebeconyx caudicinctus* — vergesellschaftete Männchen dieser beiden Arten tragen untereinander erbitterte Kämpfe aus — verträgt er sich gut.

Chemo-rezeptible Reaktionen habe ich bei *C. a. angulifer* nur im Sexualverhalten feststellen können. Das Männchen bezüngelt bei den Weibchen hauptsächlich die Analregion, weniger häufig den Schwanz, die Extremitäten und den Körper. Treffen die verschiedenen Geschlechter frontal aufeinander, berührt das Männchen die Mundregion des Weibchens mit der Zunge. Das Weibchen antwortet ihm manchmal in gleicher Weise. Eine chemische Informationsübertragung durch unmittelbaren Kontakt ist bei den rezenten Gekkonidae im Sozial- und Sexualbereich oder in der Räuber-Beute-Beziehung nicht selten, obwohl das Jakobsonsche Organ bei ihnen weit weniger gut entwickelt ist, als das von anderen Echsen bekannt ist (vgl. UNDERWOOD 1954). Innerartlichen Androhungs- oder Vollzugshandlungen innerhalb des Territorialverhaltens kann eine Information durch Geschmack oder Geruch vorausgehen; so bezüngelten sich weibliche Individuen von *Phelsuma madagascariensis grandis* sehr intensiv, bevor es zum Kampf kam (RÖSLER 1978). Wird eine chemische Information nicht über ein Zweitmedium (zum Beispiel Luft) gewonnen, sondern durch direkte Berührung des anderen Organismus mit der Zunge, liegt eine chemisch-taktile Reaktion vor. Welch wichtige Rolle chemische Sinne im Sozialverhalten von *Phelsuma abbotti parkeri*, *P. dubia* und *P. lineata chloroscelis* spielen, betont KÄSTLE (1964) ausdrücklich. *Geckonia chazaliae* und *Lygodactylus picturatus* ssp. bezüngeln eigene Spiegelbilder (KÄSTLE 1964, RIEPPEL 1973). *C. a. angulifer* hat sein eigenes Spiegelbild dagegen niemals bezüngelt. Häufig verharrt er davor, wendet sich dann aber uninteressiert ab. Zwischenartliche, chemische Kommunikation ist eine Komponente der Vorabinformation. Erblickt ein hungriger (endogene Faktoren überwiegen) *C. a. angulifer* einen Finger, der eigentlich Furcht und damit Warnverhalten auslöst, so geschieht es, daß er diesen als Beute betrachtet. Das Erblicken des Fingers erzeugt eine angenehme Empfindung, die die Motivation zum Warnverhalten unterdrückt. Dieses Beispiel beweist, daß es zu einem beute-induzierten Angriffsverhalten kommt, selbst dann, wenn die visuell geortete, untypische Beute überhaupt nicht in das eigentliche Beuteschema paßt, oder eigentlich völlig anderes Verhalten ablaufen müßte (vgl. auch HAMILTON & MARLER 1972).

Lippen-, Augenlecken, Gähnen und Schwanzbewegungen sind Übersprungshandlungen, die ich bei *C. a. angulifer* feststellen konnte. Auch während der Jagd und beim Verzehr der Beute lecken sich die Tiere Lippen und Augen, was in diesem Fall der Reinigung dient. Ein Drohzüngeln, wie es *Phelsuma madagascariensis grandis* im Paarungsverhalten zeigt, fehlt *C. a. angulifer*. Gähnen, das sich nur dann anschließt, wenn in der Endphase der Reaktionskette im Warnverhalten der Reiz abrupt entfällt, und das nicht mit dem Hecheln bei zu hoher Temperatur verwechselt werden darf, ist eine sehr selten geäußerte Übersprungshandlung. Außer bei *C. a. angulifer* habe ich sie noch bei keiner anderen Gecko-Art nachweisen können.

Die Schwanzbewegungen im Warnverhalten von *C. a. angulifer* unterscheiden sich dagegen ganz deutlich von den im Jagdverhalten gezeigten; letztere sind überdies nur ganz schwach angedeutet. Im Gegensatz dazu stehen die vielartigen Muster der Schwanzbewegungen bei anderen Geckonen, die gezeigt werden, wenn sie eine Beute

erblicken. MERTENS (1946) betont die Bedeutung von visiblen, aposematischen Reaktionen im Warnverhalten eindeutig, doch findet man sie gerade bei den Gekkonidae auch in anderen Funktionskreisen recht häufig. Sie verdient es, genau untersucht zu werden, um ihre wirkliche Funktion in den verschiedenen Bereichen des Verhaltens zu verstehen. So ist es zum Beispiel noch fraglich, wie scharf sie sich von den Defensiv-Sichtsignalen abgrenzen lassen, oder ob es nun nur aposematische (Eigenschaften anzeigend, die den Empfänger schädigen können) oder auch proaposematische Reaktionen (Signale ohne diese Eigenschaften) sein können (vgl. TEMBROCK 1971). Ihre manchmal grundverschiedenen Bewegungen werden einerseits von den morphologischen Besonderheiten, andererseits von den ihnen zukommenden, spezifischen Aufgaben bestimmt:

<i>Teratoscincus s. scincus</i>	=	aufgerichtet, bewegend (optisch), raselnd (akustisch)
<i>Cyrtodactylus elongatus</i>	=	im Sexualverhalten berührend (taktil)
<i>Phyllurus cornutus</i>	=	zweimal rechtwinklig aufgerichtet, lateral bewegend (optisch)
<i>Uroplatus alluaudi</i>	=	trotz breiten Hautsaums aufgerichtet, schlängelnd bewegend (optisch)
<i>Diplodactylus (Strophurus) ciliaris</i>	=	aufgerichtet (optisch), aus der Schwanzwurzel Sekret verspritzend (chemisch und taktil)

Die Häufigkeit, mit der Schwanzbewegungen in vielen Funktionskreisen auftreten und im Warn- und Drohverhalten hauptsächlich aposematischen Charakter haben, läßt den Schluß zu, daß der Schwanz ursprünglich vielleicht als Waffe genutzt wurde.

Ich habe nicht den Eindruck, daß die Akinese bei *C. a. angulifer* eine selbständige Signalhandlung ist. Auch der Starrezustand in Rückenlage bei *Lygodactylus* sp. als eine natürliche Signalhandlung ist noch nicht beweisbar (vgl. oben I. 2. b., RÖSLER 1976).

Das selbstständige Einnehmen der Rückenlage ist im allgemeinen bei den Sauria selten (LUX 1975b). Folgende Geckonen wurden dem Versuch unterworfen, den Zustand der Akinese durch einfaches Umdrehen herbeizuführen: Eublepharinae: *Coleonyx brevis*, *Eublepharis macularius*, *Hemitheconyx caudicinctus*; Diplodactylinae: *Bawaia cylura*, *Oedura marmorata*, *Oedura monilis*, *Phyllurus cornutus*; Gekkoninae: *Alsophylax pipiens*, *Cosymbotus platyurus*, *Crossobamon eversmanni*, *Cyrtodactylus c. caspius*, *C. elongatus*, *C. fedtschenkoi*, *Gehyra australis*, *G. variegata*, *Gehyra* sp., *Gekko gecko*, *G. monarchus*, *G. smithii*, *Hemidactylus leschenaultii*, *H. mabouia*, *H. t. turcicus*, *Homopholis (Blaesodactylus) sakalava*, *Homophilis w. wahlbergii*, *Lygodactylus g. grottei*, *Lygodactylus* sp., *Pachydactylus b. bibronii*, *P. capensis* ssp., *P. l. laevigatus*, *Palmatogekko rangei*, *Paroedura pictus*, *Phelsuma cepediana*, *P. l. laticauda*, *P. lineata chlorocelis*, *P. madagascariensis notissima*, *P. madagascariensis* ssp., *P. o. ornata*, *P. o. inexpectata*, *P. quadriocellata*, *Ptychozoon lionotum*, *Tarentola m. mauritanica*, *Teratoscincus s. scincus*; Sphaerodactylinae: *Sphaerodactylus cinereus*.

Keine der untersuchten Formen reagierte mit Akinese, vergleichbar der von *Chondrodactylus a. angulifer*. Allerdings prüfte ich in der Hauptsache das Vorhandensein von Poren um die Analregion. Lediglich nebenher habe ich versucht, die Geckos in einen Starrezustand zu versetzen.

Vergleicht man die einzelnen Elemente der Reaktionsketten des Warnverhaltens der zur Subfamilie Gekkoninae gehörenden Arten *Agamura femoralis*, *Chondrodactylus a. angulifer*, *Geckonia chazaliae*, *Teratolepis fasciata*, *Teratoscincus s. scincus*, *Teratoscincus scincus* ssp. und *Palmatogecko rangei*, so ist die Ähnlichkeit in den kettenartig verlaufenden Handlungsabfolgen unübersehbar. Die meisten dieser Gecko-Arten leben terrestrisch. Einen funktionstüchtigen Haftapparat weist lediglich noch *Teratolepis fasciata* auf. HOTZ (1969) bescheinigt ihr ein Klettervermögen an Glasscheiben, was MUDRACK (1977) jedoch bestreitet. Auch die monotypische Gattung *Geckonia* aus Nordafrika besitzt noch Lamellen. Sie soll phylogenetisch der Gattung *Tarentola* nahestehen (RUSSEL 1976, BÖHME 1981). Der Vorfahre von *Tarentola* war primär haftscheibenlos; bei der Gattung *Tarentola* hat sich dann sekundär ein wohlentwickeltes Haftpolster entwickelt, das sich dann bei der Gattung *Geckonia*, die der Gattung *Tarentola* am nächsten steht, tertiär wieder reduzierte (vgl. auch RUSSEL 1976). Die engere Beziehung von *Geckonia* und *Tarentola* ist bedeutungsvoll, unterscheiden sie sich doch in ihrer Ethologie recht erheblich. Mit der ökologischen Adaption hat sich bei *Geckonia* also auch ein Warnverhalten herausgebildet, das weitestgehend dem so archaischeren Gattungen wie *Teratoscincus* (vgl. unten) oder *Chondrodactylus* gleicht.

In der Analyse der einzelnen Glieder der proaposematischen Reaktionsfolgen der oben aufgezählten Arten fällt auf, daß visuelle Signale am häufigsten auftreten, an zweiter Stelle folgen dann akustische Signale. Den stärksten Ausdruck im Warnverhalten bedeutet der Biß oder das Zustoßen mit geschlossenem Maul. Der Biß als taktile Endhandlung und Höhepunkt mündet in die Flucht ein. Für eine Reihe anderer terrestrisch oder semiterrestrisch lebenden Geckonen, zum Beispiel *Colopus*, *Ptenopus*, *Saurodactylus*, ist eine gleich ablaufende Reaktionsfolge im Warnverhalten zu vermuten.

Obwohl ich einräumen muß, daß noch große Lücken im Wissen um das Warnverhalten von Bodengeckos bestehen, deutet doch das bekannte, an sechs Arten beobachtete Verhaltensmuster auf eine Analogie hin, die unter vergleichbaren Bedingungen lebende Arten charakterisiert. Dabei spielen die zoogeographischen oder phylogenetischen Beziehungen offenkundig — zumindest im Falle der hier verglichenen Arten — keine Rolle. Auf der Ebene der Subfamilien wäre eine Klärung dieser Beziehung jedoch interessant, zumal KLUGE (1967) auf Grund der unterschiedlichen Anzahl der Skleralknochen die Gekkoninae in zwei Gruppen teilt. Nach seinen Angaben findet sich von den hier behandelten Gattungen *Teratoscincus* in der Gruppe II mit einer größeren Anzahl von Skleralknochen. Alle anderen Gattungen gehören der Gruppe I an. Die erhöhte Anzahl der Skleralknochen und das Fehlen der verkalkten Endolymphsäckchen bei *Teratoscincus* sind Merkmale, denen man nur bei den Eublepharinae und Diplodactylinae begegnet, also den sehr alttümlichen Unterfamilien (vgl. KLUGE 1967). Auffällig ist auch, daß viele der besprochenen Gattungen monotypisch sind. Für das südliche Afrika führt HAACKE (1974) allein sechs monotypische Gattungen an: *Chondrodactylus*, *Colopus*, *Kaokogecko*, *Narudasia*, *Palmatogecko* und *Rhoptropella*. Mit Ausnahme von *Rhoptropella*, die ein Synonym von *Phelsuma* ist (RUSSEL (1977)), verfügen die Arten nicht über einen Haftapparat an den Zehenunterseiten und führen hauptsächlich eine terrestrische Lebensweise.

Bei der innerhalb der Gekkoninae alttümlichsten Gattung *Teratoscincus* hat sich eine hochspezialisierte Ausdrucksform entwickelt. Die aposematischen Schwanzbewegungen, die bei den rezenten Geckonen fast ausschließlich optisch wirksame Signal-

funktionen erfüllen, sind im Laufe der Evolution durch äußerst wirksame akustische Signale ergänzt worden.

Es bildeten sich auf der Schwanzoberseite große Schindelschuppen, die bei Bewegung des Schwanzes ein rasselndes Geräusch entstehen lassen. Ihre Entwicklung läßt sich gut innerhalb der Gattung verfolgen. *Teratoscincus przewalskii* und *T. s. scincus* besitzen auf der Schwanzoberseite von der Schwanzwurzel bis zur Schwanzspitze eine durchgehende Reihe dieser stark vergrößerten Schuppen.

Bei *T. microlepis* beginnt diese Reihe erst ab der Schwanzmitte. Über die funktionelle Wichtigkeit dieses seltsamen Beschuppungstyps ist schon einiges bekannt (MEBS 1966, WERNER 1967). Die Abweichungen in der Schwanzbeschuppung und ihre auffallende übereinstimmende Reproduktion nach der Autotomie im Regenerat — wozu andere Geckonen nicht fähig sind — resultieren aus den speziellen ethologischen Aufgaben, die sie zu erfüllen haben. Diese Schwanzschuppen sind in einem langwierigen Prozess als ergänzende, den Ausdruck verstärkende Anpassung an eine bestimmte Verhaltensweise entstanden.

D a n k

Für die Beschaffung der im Tierhandel nicht erhältlichen *Chondrodactylus a. angulifer*, die mitgeteilten Daten und das Zusenden von wichtiger Literatur habe ich Herrn Dr. W.D. HAACKE, Pretoria, zu danken. Herr Dipl.-Biol. F.J. OBST, Dresden, war so freundlich, das Manuskript einer kritischen Durchsicht zu unterziehen. Auch ihm sei an dieser Stelle dafür gedankt.

Z u s a m m e n f a s s u n g

- 1) Es wird das Warnverhalten von *Chondrodactylus a. angulifer* beschrieben.
- 2) Die Verhaltenskette gliedert sich in 5 Phasen.
- 3) Das Warnverhalten gleicht weitgehend dem anderer terrestrischer Geckonen, vor allem *Teratoscincus s. scincus* und *Geckonia chazaliae*. Auch zum Warnverhalten von *Palmatogecko rangei* treten Parallelen auf.
- 4) Die Übereinstimmung des Warnverhaltens wird als ethologische Analogie aufgrund weitgehend vergleichbarer Ökologie der Arten interpretiert. Der phylogenetische Abstand der verglichenen Spezies und deren Zugehörigkeit zu sehr unterschiedlichen Faunengebieten spielte für die Herausbildung dieser Analogie offenkundig keine Rolle.
- 5) Ein bedeutender Unterschied zwischen den prooposematischen und antaposematischen Signalssystemen von *Chondrodactylus a. angulifer* und anderen Geckonen besteht grundsätzlich nicht.
- 6) Visuelle Informationsübertragung ist bei den rezenten Gekkonidae von maßgeblicher Bedeutung; Signalhandlungen können durch Signalstrukturen ergänzt und gemeinsam wirksam werden.
- 7) Zu Übersprungshandlungen (Schwanzbewegungen, Lippen- oder Augenlecken, Gähnen) kommt es bei *Chondrodactylus a. angulifer* dann, wenn während des Ablaufs des Warnverhaltens oder vor dessen unmittelbarem Beginn das Reizmuster nicht mehr stark genug ist; sie sind weit verbreitet in der Ethologie der Geckos. Zu Verhaltensweisen, die Übersprungshandlungen ähnlich sind, kommt es auch in anderen Funktionskreisen.
- 8) Akinese ist für *Chondrodactylus a. angulifer* charakteristisch, scheint aber nicht häufig bei den Gekkonidae zu sein. Sie ist bisher nur von *Cyrtodactylus kotschyi* ssp. und *Geckonia chazaliae* bekannt.

Schriften

- BELLAIRS, A. d'A. (1971): Die Reptilien. —Enzykl. Natur, Lausanne, **11**: 385-767.
- BÖHME, W. (Hrsg.) (1981): Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas. Band 1: Gekkonidae, Agamidae, Chamaeleonidae, Anguillidae, Amphisbaenidae, Scincidae, Lacertidae. — Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft) 520. S.
- DECKERT, G. & K. DECKERT (1974): Wie verhalten sich Tiere? — Leipzig-Jena-Berlin (Urania), 280 S.
- DEMETER, B.J. & D.L. MARCELLINI (1981): Courtship and Aggressive Behavior of the Streak Lizard (*Gonatodes vittatus*) in Captivity. — Herpetologica, Lawrence, **37** (4): 250-256.
- HAACKE, W. D. (1974): Die Bellgeckos des südlichen Afrikas. — Natur Mus., Frankfurt/M., **104** (9): 273-279.
- (1976): The Burrowing Geckos of Southern Africa, 4. (Reptilia: Gekkonidae). — Ann. Transv. Mus., Pretoria, **30**: 53-70.
- HAGDORN, H. (1973): Beobachtungen zum Verhalten von Phelsumen im Terrarium (Sauria, Gekkonidae). — Salamandra, Frankfurt/M., **9** (3/4): 137-144.
- HAMILTON, W. J. & P. MARLER (1972): Tierisches Verhalten. — Berlin (Akademie), 706 S.
- HOTZ, H. (1969): Gefangenschaftsbeobachtungen an einigen südwestasiatischen Geckos. — Aquar. u. Terrar.-Z., Stuttgart, **22** (7): 279-282.
- KADEN, U. (1981): Der Gebänderte Krallengecko *Coleonyx variegatus*. — Aquar. Terrar., Leipzig-Jena-Berlin, **28** (8): 283-285.
- KÄSTLE, W. (1964): Verhaltensstudien an Taggeckonen der Gattungen *Lygodactylus* und *Phelsuma*. — Z. Tierpsychol., Berlin & Hamburg, **21** (4): 486-507.
- KLUGE, A.G. (1967): Higher Taxonomic Categories of Geckonid Lizards and their Evolution. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. New York, **135** (1): 1-59.
- LANGE, E. (1982): Die Farben der Tiere. — Leipzig-Jena-Berlin (Urania), 128 S.
- LUX, E. (1975a): Die "Sprache" der Reptilien 1. — Aquar. Terrar., Leipzig-Jena-Berlin, **22** (9): 300-303.
- (1975b): Die "Sprache" der Reptilien 2. — Aquar. Terrar., Leipzig-Jena-Berlin, **22**(10): 343-345.
- MEBS, D. (1966): Studien zum aposematischen Verhalten von *Teratoscincus scincus*. — Salamandra, Frankfurt/M., **2** (1): 16-20.
- (1973): Drohreaktionen beim Blattschwanzgecko, *Phyllurus platurus*. — Salamandra, Frankfurt/M., **9** (2): 71-74.
- MERTENS, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. Abh. senckenb. naturforsch. Ges., Frankfurt/M., Abh. **471**: 1-108.
- MUDRACK, W. (1977): Ein Däumling aus Westpakistan. — Aquar.-Mag., Stuttgart, **11** (12): 520-522.
- RIEPEL, O. (1973): Zur Kenntnis von *Geckonia chazaliae*. — Aquar. Terrar., Leipzig-Jena-Berlin, **20** (7): 230-233.
- (1976): Ein Beispiel der Ritualisation. Das Paarungsverhalten von *Hoplodactylus pacificus* (GRAY). — Aquar. Terrar., Leipzig-Jena-Berlin, **23** (4): 130-135.

- RÖSLER, H. (1976): Abwehrverhalten von *Lygodactylus* sp. — Aquar. Terrar., Leipzig-Jena-Berlin, **23** (6): 197.
- (1978): Revierverhalten von Weibchen der Garrung *Phelsuma*. — elaphe, Berlin, 1978 (2): 5-8.
- (1982): Ein terraristisches Kleinod: Der Sandgecko. — Aquar.-Mag., Stuttgart, **16** (10): 587-588.
- RUSSEL, A. P. (1976): Some Comments concerning Interrelationships amongst Gekkonine Geckos. — In: BELLAIRS, A. d'A. & C. B. COX (Hrsg): Morphology and Biology of Reptiles: 217-244. — Linn. Soc. Symp. Ser. No. 3, London.
- (1977): The Genera *Rhotropus* und *Phelsuma* (Reptilia: Gekkonidae) in Southern Africa: A Case of Convergence and a Reconsideration of the Biogeography of *Phelsuma*. — Zool. Afr., Cape Town, **12** (2): 393-408.
- SCHULTE, R. (1974): *Geckonia chazaliae*, der Helmgecko. — Aquar.- u. Terrar.-Z., Stuttgart, **27** (9): 319-322.
- TEMBROCK, G. (1971): Biokommunikation I und II. — Berlin (Akademie), 281 S.
- (1977): Tierstimmenforschung. — Wittenberg (Ziemsen), 240 S.
- UUNDERWOOD, G. (1954): On the Classification and Evolution of Geckos. — Proc. zool. Soc. London, **124**: 469-492.
- WERNER, Y. L. (1967): Regeneration of Specialized Scales in Tails of *Teratoscincus* (Reptilia: Gekkonidae). — Senckenberg. biol. Frankfurt/M., **48** (2): 117-124.
- WERNER, Y. L. & M. BROZA (1969): Hypothetical Function of Elevated Locomotory Rostures in Geckos (Reptilia: Gekkonidae). — Israel J. Zool., Jerusalem, **18** (4): 349-355.