

**Balzverhalten und Systematik in der Subtribus
Nectemydina**
**1. Die Gattung *Trachemys*, besonders *Trachemys scripta*
callirostris (Gray, 1855)¹**

UWE FRITZ

Mit 6 Abbildungen

Abstract

The courtship behavior of *Trachemys scripta callirostris* is described from observations of 9 males and 6 females over a period of 8 years. The behavior of the male is highly ritualized and consists of four phases: 1.) initiation, 2.) contacting, 3.) courtship, and 4.) copulation. The most striking behavior is head bobbing in a vertical plane of the male. Its function is probably the immobilization of the female for copulation. Despite a clearly structured sequence of the four phases a certain variability is present. The role of the female in courtship is mainly passive. First own observations on the courtship of *T. s. ornata* from Puerto Marquez (Mexico) show no obvious differences from *callirostris*.

With this study a detailed description of the courtship of a member of the Central- and South-American *ornata*-group of *Trachemys* is presented for the first time. Courtship sequences of the North-American *scripta*- and the Central- and South-American *ornata*-groups show important differences: Head bobbing in the *ornata*-group, accentuated through the elongated snout, versus claw vibration in the *scripta*-group, accentuated through the elongated foreclaws. Together with important morphological differences (coloration; sexual dimorphism: *scripta*-group with elongated foreclaws, *ornata*-group with elongated snouts in males) this supports the view that the *scripta*- and *ornata*-groups are most probably not conspecific.

Key words: Testudines; Emydidae; behavior; courtship; systematics; taxonomy; sexual dimorphism; *Trachemys scripta*; *Trachemys ornata*; *callirostris*.

1. Einleitung

Die Kolumbianische Kinnfleck-Schmuckschildkröte (*Trachemys scripta callirostris*) gehört zur Familie der echten Sumpfschildkröten (Emydidae; Unterfamilie Emydinae) innerhalb der Unterordnung der Halsberger-Schildkröten (Cryptodi-

¹ Die vorliegende Veröffentlichung beruht auf dem Material einer am Institut für Zoologie der Universität Stuttgart-Hohenheim angefertigten Diplom-Arbeit. Diese Arbeit wurde durch ein Stipendium der Studienstiftung des deutschen Volkes ermöglicht.

ra). Die Gattung *Trachemys* ist mit einigen weiteren neuweltlichen Sumpfschildkröten-Gattungen (*Chrysemys*, *Pseudemys*, *Graptemys*, *Malaclemys*) nahe verwandt (vgl. MC DOWELL 1964, MOLL & LEGLER 1971, PRITCHARD 1979, SMITH & SMITH 1980, ERNST & BARBOUR 1972, 1989), die von SMITH & SMITH (1980) mit *Trachemys* zur Subtribus Nectemydina (Schmuckschildkröten im weiteren Sinne) zusammengefaßt werden.

Innerhalb der Ordnung der Schildkröten (Testudines) bewohnt die Gattung *Trachemys* ein einzigartig großes Verbreitungsgebiet von den Großen Seen in Nordamerika bis nach Argentinien, Brasilien und Uruguay (vgl. MOLL & LEGLER 1971, WERMUTH & MERTENS 1977, PRITCHARD 1979, ERNST & BARBOUR 1989). Daneben werden zahlreiche Inseln der Bahamas und Antillen besiedelt (SEIDEL 1988). Ohne die westindischen Taxa enthält diese Gattung circa 20 Formen (MOLL & LEGLER 1971, SMITH & SMITH 1980, IVERSON 1986) in zumindest vier morphologisch deutlich verschiedenen Gruppen (Abb. 1, Tab. 1).

Ihre systematische Bewertung ist bislang höchst kontrovers. Eine große Zahl vor allem angloamerikanischer Autoren unterscheidet nur ein oder zwei Arten im kontinentalen Amerika (CARR 1938, 1952, HARTWEG 1939, WILLIAMS 1956, LEGLER & WEBB 1970, MOLL & LEGLER 1971, ERNST & BARBOUR 1972, 1989, PRITCHARD 1979, SMITH & SMITH 1980, FRITZ 1981, PRITCHARD & TREBBAU 1984, OBST 1985), während im deutschsprachigen Raum häufig WERMUTH & MERTENS (1961, 1977) gefolgt wird, die vier Arten anerkennen, die sich allerdings nicht völlig mit den Morphogruppen decken. WEAVER & ROSE (1967) und WARD (1980) weisen sogar noch mehr Taxa einen Artstatus zu. Hier folge ich vorläufig dem am meisten anerkannten systematischen Konzept von CARR (1938) und MOLL & LEGLER (1971), das von einer einzigen kontinental-amerikanischen Art, *Trachemys scripta*, ausgeht.

Die Systematik von Schildkröten ist bis heute fast ausschließlich auf rein deskriptive morphologische Vergleiche begründet. Bei *Trachemys* und verwandten Schildkrötengattungen erhält man allerdings damit nicht nur auf dem Art-, sondern auch auf dem Gattungsniveau mehrdeutige Ergebnisse, sogar unter zusätzlicher Berücksichtigung serologischer Merkmale und der Endoparasitenfauna (Übersicht in SEIDEL & SMITH 1986; vgl. auch SMITH & SMITH 1980).

Das angeborene, hochgradig stereotype Balzverhalten dieser Schildkröten könnte aussagekräftige zusätzliche Daten liefern, die zu einer sichereren Einschätzung der Systematik führen könnten. Denn wie MAYR (1975: 126 f.) ausführt „ist das Verhalten zweifellos eine der wichtigsten Quellen taxonomischer Merkmale. Bei der Untersuchung verwandter, insbesondere aber von Zwillingarten sind Verhaltensmerkmale tatsächlich oft morphologischen Charakteren überlegen“. Dies ist allerdings dahingehend einzuschränken, daß MAYR's Aussage nur dann vorbehaltlos zutrifft, soweit es sich um angeborene stereotype Verhaltensmuster handelt, um Verhaltensweisen also, die zumindest fast unbeeinflusst von erlernten Verhaltensmustern und somit weitgehend durch Erbkoordination bestimmt sind. Dies trifft auf die Verhaltensweisen der Reptilien, insbesondere auf deren Werbeverhalten, mit Sicherheit zu (vgl. den umfangreichen Katalog an angeborenen stereotypen Verhaltensmerkmalen in CARPENTER & FERGUSON 1977).

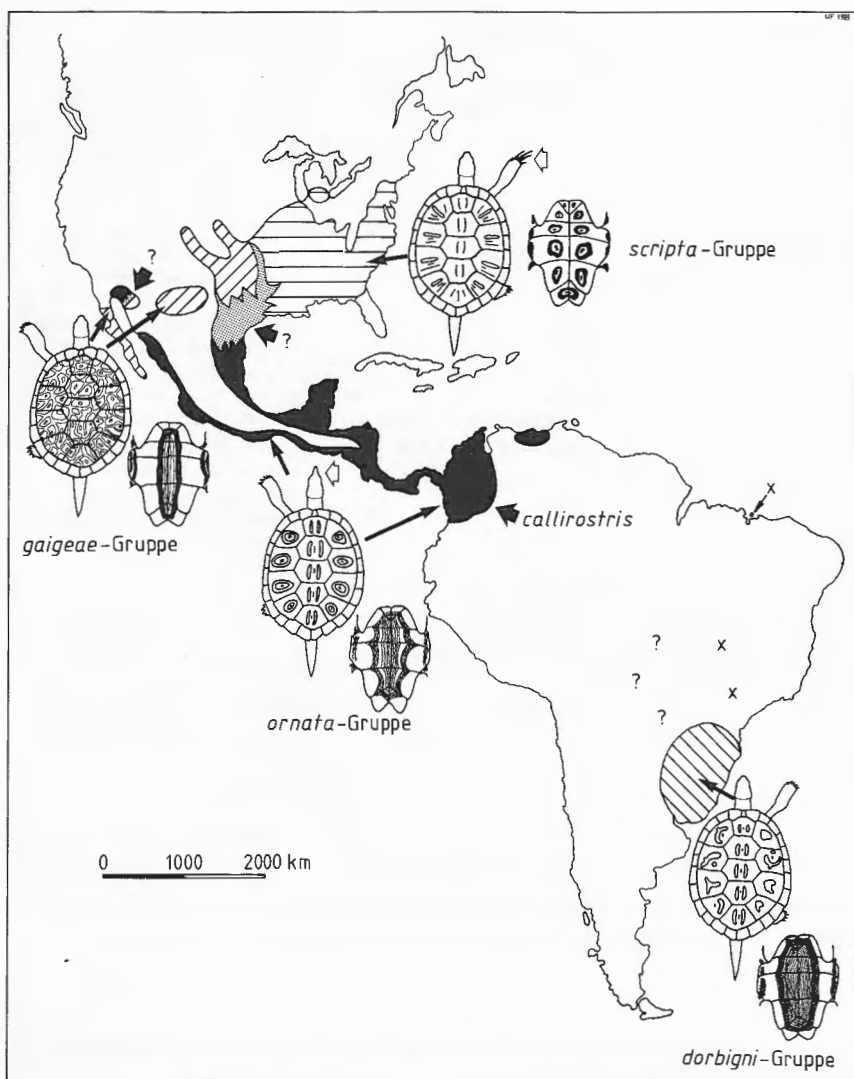


Abb. 1. Verbreitung der vier kontinental-amerikanischen Morphogruppen der Gattung *Trachemys*. Dargestellt sind die wichtigsten Zeichnungsmerkmale (oft nur bei Jungtieren deutlich ausgeprägt!) und die sexualdimorphen Merkmale der Männchen der *scripta*- und *ornata*-Gruppen (helle Pfeile). Mögliche Intergradationszonen punktiert.

Distribution of the four morphological groups of *Trachemys* in continental America. The most important color patterns (often only in juveniles well developed) and sexually dimorphic characters (light arrows) of the males of the *scripta* and *ornata* groups are shown. Possible areas of intergradation are dotted.

Morphogruppe	Verbreitung	Wichtige Merkmale
<i>scripta</i> (3–4 unterscheidbare Formen)	östliche und mittlere USA, angrenzendes Mexiko	Carapaxzeichnung aus Linien, Plastronzeichnung mit Ozellen. Männchen mit stark verlängerten Krallen an Vorderfüßen, ohne deutlich zugespitzte Schnauze.
<i>gaigeae</i> (circa 5 unterscheidbare Formen)	mittlere USA, Nordmexiko	Carapax mit netzartiger Zeichnung, Plastron mit den Schildnähten folgender Linienzeichnung. Männchen ohne auffallend verlängerte Krallen an Vorderfüßen und ohne deutlich verlängerte Schnauze.
<i>ornata</i> (circa 10 unterscheidbare Formen)	Nordmexiko bis Kolumbien und Venezuela	Carapax mit Ozellenzeichnung, Plastron mit den Schildnähten folgender Linienzeichnung. Männchen ohne auffallend verlängerte Krallen an Vorderfüßen, aber mit deutlich verlängerter Schnauze.
<i>dorbigni</i> (1 bis 2 unterscheidbare Formen)	Südbrasilien, Nordostargentinien, Uruguay	Carapax mit mehr oder weniger deutlicher Ozellenzeichnung, Plastron mit den Schildnähten folgender Linienzeichnung. Männchen ohne auffallend verlängerte Krallen an Vorderfüßen und ohne deutlich verlängerte Schnauze.

Tab. 1. Die vier kontinental-amerikanischen Morphogruppen der Schmuckschildkrötengattung *Trachemys* im Überblick. Kombiniert nach WILLIAMS (1956), FREIBERG (1967), MOLL & LEGLER (1971), CONANT (1975), SMITH & SMITH (1980), FRITZ (1981), OBST (1985) und nach unpublizierten eigenen Daten. Die Panzerfärbung ist häufig nur bei Jungtieren deutlich ausgeprägt. Synopsis of the four morphological groups of *Trachemys* from continental America.

Überbetonte morphologische Merkmale als Auslöser im Werbeverhalten der Gattung *Trachemys*

Die Männchen der nordamerikanischen *scripta*-Gruppe von *T. scripta* weisen grotesk verlängerte Krallen an den Vorderfüßen auf (Abb. 2, Tab. 1), denen eine wichtige Funktion im ritualisierten Balzverhalten zukommt (CAGLE 1950, MOLL & LEGLER 1971, JACKSON & DAVIS 1972 a), indem sie zitternde Handbewegungen des werbenden Männchens hervorheben. Dieses morphologische Merkmal findet sich interessanterweise auch bei allen Antillen-Schmuckschildkröten, die nach den Ergebnissen von SEIDEL (1988) vier eigenständigen Arten zuzuordnen sind.

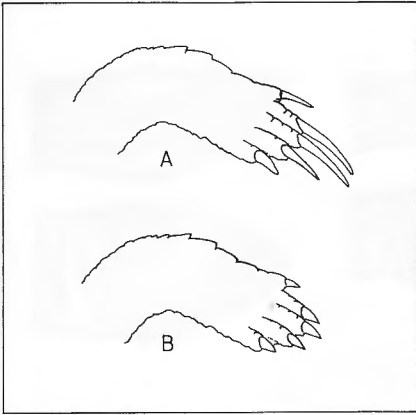


Abb. 2. A: Vorderbein eines Männchens von *Trachemys scripta elegans*. Bei Männchen von *T. s. scripta*, *T. s. troostii* und den westindischen *Trachemys*-Formen sind die Krallen gleichartig verlängert. Bei den Gattungen *Chrysemys*, *Graptemys* und *Pseudemys* findet sich ein entsprechender Geschlechtsdimorphismus. B: Vorderbein eines Weibchens von *T. scripta elegans*. Weibchen aller Schmuckschildkröten und Männchen der *ornata*-, *gaigeae*- und *dorbigni*-Morphogruppen haben solche Krallen. Nach CAGLE (1948).

A. Foreleg of a male *Trachemys scripta elegans*. *T. s. scripta*, *T. s. troostii* and West-Indian *Trachemys* forms have equally elongated foreclaws. In the genera *Chrysemys*, *Graptemys*, and *Pseudemys* the same sexual dimorphism occurs. B: Foreleg of a female *T. s. elegans*. Females of all species and males of the *ornata*-, *gaigeae*-, and *dorbigni*-groups of *Trachemys* have the same claws. After CAGLE (1948).

Die Männchen der in Zentral- und Südamerika verbreiteten *gaigeae*-, *ornata*- und *dorbigni*-Morphogruppen von *T. scripta* haben im Vergleich zu den Weibchen keine auffällig verlängerten Krallen. Dagegen treten bei Männchen der *ornata*-Gruppe verlängerte, zugespitzte oder knollenförmige Schnauzen auf (Abb. 3, Tab. 1). MOLL & LEGLER (1971) nehmen an, daß diesem Merkmal eine Bedeutung im Werbeverhalten der Männchen zukommt.

Das Balzverhalten der Unterarten dieses formenreichsten Rassenkreises von *T. scripta* ist bislang jedoch immer noch weitgehend unbekannt. Einige oberflächliche Gefangenschaftsbeobachtungen von ROSADO (1967) an zwei mittelamerikanischen Unterarten und Feldbeobachtungen von MEDEM (1975) an *T. s. callirostris* lassen allerdings grundlegende Unterschiede zum Balzverhalten der nordamerikanischen *scripta*-Gruppe vermuten. Bedeutende Unterschiede zwischen dem Balzverhalten der verschiedenen Rassenkreise von *T. scripta* würden entschieden dafür sprechen, daß die einzelnen Morphogruppen verschiedenen biologischen Arten angehören (vgl. ERNST & BARBOUR 1989: 205-206).

Fragestellung und Ziel

Im vorliegenden Teil dieser Arbeit wird anhand von Gefangenschaftsbeobachtungen das Balzverhalten der in Kolumbien und Venezuela verbreiteten Kinnfleck-Schmuckschildkröte (*T. scripta callirostris*) beschrieben. Damit wird zum ersten Mal das Balzverhalten einer Unterart des *ornata*-Rassenkreises von *Trachemys scripta* eingehend untersucht.

Das Ziel dieser Arbeit ist es, das Werbeverhalten von *T. s. callirostris* aus der zentral- und südamerikanischen *ornata*-Unterartengruppe mit dem Balzverhalten

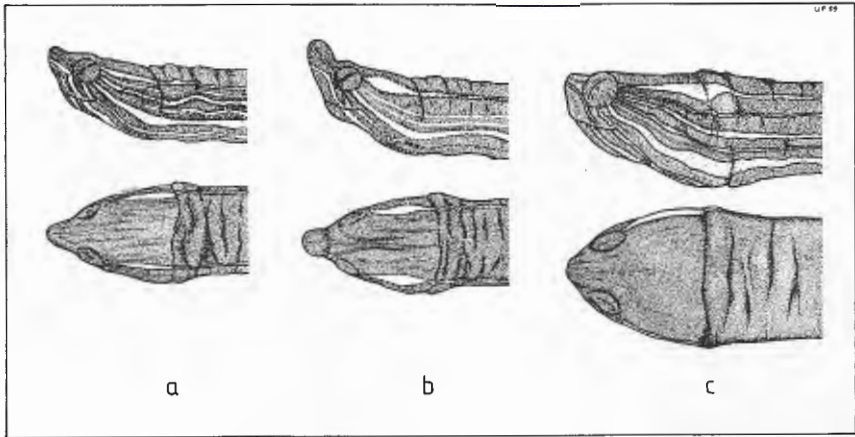


Abb. 3. Sexualdimorphismus in der Kopf- und Schnauzengestalt bei Schmuckschildkröten der *ornata*-Gruppe von *Trachemys*.

- a. Männchen mit zugespitzter, nach oben ausgezogener Schnauze (Juan Mina, Canal Zone, Panama),
- b. Männchen mit knollenförmiger, nach oben ausgezogener Schnauze (Tlacotalpan, Veracruz, Mexiko),
- c. Weibchen (Juan Mina, Canal Zone, Panama). Beachte den erheblich massigeren Kopf und die stumpfe, abgerundete Schnauze.

Männchen der Kolumbianischen Kinnfleck-Schmuckschildkröte entsprechen dem spitzschnäuzigen Typ in a. Soweit bekannt, unterscheiden sich die Weibchen der *ornata*-Gruppe nicht in der Kopfform (siehe c). Männchen der *scripta*- und *gaigeae*-Gruppe entsprechen in ihrer Schnauzenform Weibchen (c), sind jedoch in der Regel im Vergleich zu kapitalen Weibchen schmalköpfiger. a, c nach MOLL & LEGLER (1971), b: Original.

Sexual dimorphism in the shape of the head and snout within the *ornata*-group of *Trachemys*.

- a. Male with pointed, upturned snout (Juan Mina, Canal Zone, Panama),
- b. Male with knobby, upturned snout (Tlacotalpan, Veracruz, Mexico),
- c. Female (Juan Mina, Canal Zone, Panama). Note the more bulky head and the blunt, rounded snout.

Males of the Colombian Slider correspond to the specimen in a. As far as known there are no differences in the shape of the head between females of all populations of the *ornata*-group (see c). Males of the *scripta*- and *gaigeae*-groups show no obvious differences in the shape of the snout compared to females (c), however, normally males have more slender heads in comparison to old females.

der *scripta*-Unterartengruppe aus Nordamerika zu vergleichen. An dieser Stelle und im später erscheinenden zweiten Teil dieser Arbeit soll überprüft werden, inwieweit die ritualisierten Balzverhaltenselemente der Arten der Subtribus *Nectemydina* für eine systematische Klassifizierung auf α - und zudem auf β -taxonomischem Niveau (auf Artebene beziehungsweise oberhalb des Artniveaus) geeignet sind.

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchte Tiere und ihre Haltung

Insgesamt wurden 9 adulte Männchen und 6 Weibchen von *T. s. callirostris* mehr als 8 Jahre lang beobachtet. Die Tiere hatten Carapaxlängen zwischen 12 und 35 cm. Vier der beobachteten Männchen sind eigene Nachzuchttiere. Von vier Pärchen wurden während eines siebenmonatigen Zeitraumes zusätzlich Videoaufzeichnungen des Balzverhaltens angefertigt.

Die Schildkröten wurden in verschiedenen großen Aqua-Terrarien untergebracht, die jeweils einen Landteil zum Sonnenbaden hatten. Das Fassungsvermögen der einzelnen Becken lag zwischen 100 und 1 000 l. Das Wasser wurde gefiltert und alle ein bis zwei Wochen vollständig erneuert. Die Wasser- und Lufttemperaturen schwankten zwischen 24 und 32 °C. Die vier Pärchen, von denen Videoaufzeichnungen angefertigt wurden, waren einem 12:12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel ausgesetzt. Das Beobachtungsbecken wurde mit einer 500 W-HWL-Quecksilberdampflampe über dem Landteil (Steinaufbau mit circa 40×40 cm trockener Fläche) ausgeleuchtet, die gleichzeitig tagsüber zu einer zusätzlichen Erwärmung der Luft und des Wassers führte. Das Beobachtungsbecken hatte einen sechseckigen Grundriß mit 70 cm hohen Seitenwänden und abwechselnden Seitenkanten von 70 und 100 cm Länge. Der Wasserstand lag bei circa 50 cm. Zusätzlich zu dem als Landteil verwendeten Steinaufbau waren auf dem Bodengrund weitere Steine als Deckungsmöglichkeit und zur Raumstrukturierung eingebracht. Der Bodengrund bestand aus einer etwa 5 cm hohen Lage von Quarzkies.

Die Schildkröten wurden alle drei bis vier Tage mit einer Kost aus Hundefutter-Pellets (Royal Canin Croc, in Wasser aufgeweicht), kleingeschnittenen Forellen (*Salmo gairdneri*), Buntbarschen (*Sarotherodon mossambicus*, *Tilapia mariae*), Rinder- und Hühnerherz, nestjungen Mäusen, Bananen, Salat, Löwenzahn und Schaben (*Blaptica dubia* und *Periplaneta americana*) gefüttert. Das Futter wurde teilweise mit Mineral- und Vitaminpräparaten angereichert.

Unter identischen Haltungsbedingungen wurden zu Vergleichszwecken ab 1978 ergänzende direkte Beobachtungen am Werbeverhalten folgender Schildkröten durchgeführt (in Klammer ist das Geschlechterverhältnis angegeben; 1,1 bedeutet 1 Männchen und 1 Weibchen):

- *Chrysemys picta bellii* (2,1)
- *Graptemys nigrinoda delticola* (2,1)
- *Pseudemys floridana peninsularis* (1,1)
- *Pseudemys concinna hieroglyphica* (3,2)
- *Pseudemys concinna metterii* (1,2)
- *Pseudemys nelsoni* (1,1)
- *Pseudemys texana* (1,1)
- *Trachemys scripta scripta* (1,2)
- *Trachemys scripta troostii* (1,1)
- *Trachemys scripta elegans* (5,5)

- *Trachemys scripta taylori* (1,1)
- *Trachemys scripta ornata* (2,1)
- *Trachemys terrapen* (1,1)

2.2. Verhaltensaufzeichnung

Vor Filmaufnahmen wurden die Kinnfleck-Schmuckschildkröten-Männchen für zwei Wochen in kleinen Aquarien einzeln gehalten und dadurch sexuell depriviert. Für Videoaufzeichnungen wurde jeweils ein Männchen mit einem oder zwei Weibchen in dem oben beschriebenen Sechseck-Aquarium vergesellschaftet. Motiviert durch die vorhergegangene Einzelhaltung begann das Männchen in der Regel sogleich mit Balzhandlungen. Videoaufzeichnungen wurden unter Verwendung einer Standard-VHS-Videoausrüstung mit Zoom-Objektiv und Datum-Zeit-Generator angefertigt. Die Kamera wurde in circa 1,5 m Entfernung vor der Frontscheibe des Beobachtungsbeckens montiert. Es wurde bei Kamera-Dauerbetrieb in Abwesenheit eines Beobachters und zusätzlich, um Nahaufnahmen zu ermöglichen, mit Handbetrieb gefilmt.

Die folgenden quantitativen Ergebnisse basieren auf Auswertungen von Videoaufzeichnungen des Balzverhaltens von vier Männchen der Kinnfleck-Schmuckschildkröte von insgesamt 36 h Dauer (9 h pro Männchen). Direkte Beobachtungen während des mehrjährigen Beobachtungszeitraumes dienten zur Ergänzung.

2.3. Klassifizierung der Verhaltensweisen und Auswertung

Das Balzverhalten von Schildkröten und anderen Reptilien unterteilt man nach deskriptiven und funktionellen Gesichtspunkten in einzelne Abschnitte, die letztendlich in der Regel nur Umschreibungen von beobachteten, besonders auffälligen Bewegungsabläufen sind (vgl. CARPENTER & FERGUSON 1977).

Demgemäß wurden zunächst durch eingehende Beobachtung des Werbeverhaltens alle auffälligen und stereotyp auftretenden Verhaltensweisen aufgelistet. Für die Auswertung der Videoaufzeichnungen wurden dann standardisierte Strichlisten erstellt, mit denen die Häufigkeit und Reihenfolge der einzelnen Verhaltensweisen protokolliert wurde. Mittels der im Videobild eingblendeten Uhr wurde die Dauer der einzelnen Verhaltensphasen bestimmt.

Begriffserklärung

Die Ausdrücke „Balz“ und „Balzverhalten“ werden im folgenden ausschließlich auf solche Verhaltensweisen angewendet, die unmittelbar dazu dienen, das umwerbende Weibchen zur Paarung ruhigzustellen. Alle Verhaltensweisen, die in einer Sequenz vor und nach dem Balzverhalten auftreten, werden mit dem Balzverhalten zusammen als „Werbeverhalten“ definiert.

3. Ergebnisse

3.1. Das Werbeverhalten von *Trachemys scripta callirostris*

3.1.1. Beschreibung

Das Werbeverhalten von *T. s. callirostris* ist hochgradig ritualisiert. Es läßt sich in vier Verhaltensabschnitte untergliedern, die sich jeweils aus mehreren Bewegungsabläufen zusammensetzen (Abb. 4). Diese charakteristischen Verhaltensweisen werden im Kontext des Werbeverhaltens ausschließlich vom Männchen ausgeführt. Gelegentlich wird ein identisches Verhalten von Weibchen in anderen sozialen Situationen (z. B. Weibchen-Weibchen-Interaktionen) gezeigt, wie dies auch von anderen Schildkrötenarten bekannt ist. Die Funktion dieses nicht der Fortpflanzung dienenden „Pseudo-Balzverhaltens“ von Weibchen ist völlig unklar (vgl. z. B. KRAMER & FRITZ 1989).

Das Weibchen bleibt während der Balz weitgehend passiv. Der Abbruch einer Werbesequenz wird jedoch in der Regel durch die Flucht des Weibchens ausgelöst.

1) Auftakt

1 a) Männchen sieht Weibchen

Das Weibchen schwimmt oder läuft unter Wasser in das Gesichtsfeld des Männchens.

1 b) Weibchen schwimmt Männchen frontal an

Alternativer Auftakt zum Auslösen des Werbeverhaltens des Männchens.

2) Kontaktaufnahme

2 a) Männchen verfolgt Weibchen

Reaktion des Männchens auf 1 a). Das Männchen verfolgt das Weibchen mit gewöhnlich maximal ausgestrecktem Hals, seine Schnauze ist oft zum Schwanz des Weibchens orientiert. Langsame Kaubewegungen des Männchens.

2 b) Männchen schwimmt vor Weibchen rückwärts

Antwort des Männchens auf 1 b). Das Männchen hält durch Rückwärtsschwimmen eine Position vor dem sich vorwärts bewegenden Weibchen ein. Wenn das Weibchen abdreht, wird es vom Männchen verfolgt.

3) Balz

3 a) Männchen bringt sich in Balzposition

Folgt auf 2 a) oder 2 b). Das Männchen schwimmt neben, über, unter oder vor dem Weibchen. Das Weibchen wird manchmal während dieser Phase auch kreis-

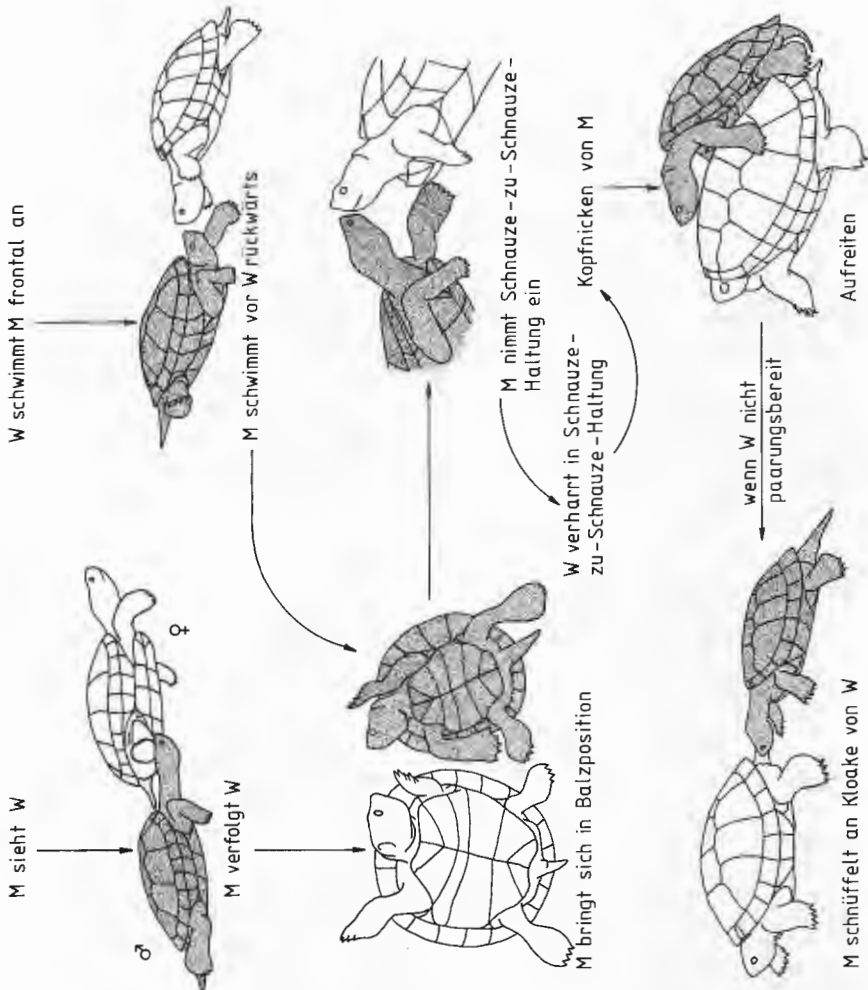


Abb. 4. Fließdiagramm des Werbeverhaltens von *Trachemys scripta callirostris*. M: Männchen (dunkel); W: Weibchen. Die Zeichnungen wurden nach Videoaufnahmen angefertigt.
 Flow chart of the courtship display of *Trachemys scripta callirostris*. M: male (dark); W: female. Redrawn from video records.

förmig umschwommen. Der Kopf des Männchens ist immer in Richtung auf den Kopf des Weibchens orientiert und folgt den Kopfbewegungen des Weibchens. Der Zungenbeinapparat des Männchens pulsiert abwechselnd mit Kaubewegungen. Wenn das Weibchen zu entkommen versucht, nimmt das Männchen die Verfolgung wieder auf. Gelingt es dem Männchen, in eine Position zu schwimmen, in der es dem Weibchen direkt gegenüber steht, folgt Phase 3 b):

3b) Männchen nimmt Schnauze-zu-Schnauze-Haltung ein

Das Männchen nähert seine Schnauze der des Weibchens, so daß es fast zu einer Berührung der Nasenspitzen kommt. Das Männchen steht dabei gewöhnlich dem Weibchen mehr oder weniger frontal gegenüber, kann aber dabei ausnahmsweise auch über, neben oder unter ihm schwimmen. Während das Männchen in der Schnauze-zu-Schnauze-Position verharret, steigern sich das Pumpen mit dem Zungenbeinapparat und die Kaubewegungen. Sehr selten werden in dieser Position von den Werbepartnern Luftblasen durch die Nasenlöcher ausgestoßen (bei 315 gefilmten Schnauze-zu-Schnauze-Haltungen in circa 4 % der Fälle beim Männchen, in weniger als 1 % der Fälle beim Weibchen). Stellt das Weibchen während der Schnauze-zu-Schnauze-Position seine Fortbewegung nicht ein oder beginnt es nach einer Pause wieder zu schwimmen, wird das Balzverhalten gewöhnlich vom Männchen abgebrochen (in 69 % von 315 beobachteten Fällen).

3c) Kopfnicken von Männchen

Verharret das Weibchen für mindestens 2 s in der Schnauze-zu-Schnauze-Haltung, nickt das Männchen mit dem Kopf. Die Nickfrequenz ist mit $1,91 \pm 0,13$ durchlaufenen Auf- und Abbewegungen des Kopfes pro Sekunde recht konstant (gewogenes arithmetisches Mittel aus insgesamt 53 von der Aufnahmequalität her auswertbaren Beobachtungen von drei Männchen; vgl. auch Tab. 2). Während des Kopfnickens bleiben beide Tiere in Schnauze-zu-Schnauze-Position. Die Geschwindigkeit von Wasserkauen und Hyoidpumpen steigt beim Männchen nochmals an. Wie durch die Bewegungen von kleinen, schwebenden Partikeln im Wasser zu beobachten ist, stößt das Männchen während des Kopfnickens Wasser aus den Nasenlöchern aus. Während etwa 20 % von 78 gefilmten Nickfolgen treten dabei beim Männchen Luftblasen aus den Nasenlöchern aus, bei dem während dem Nicken mehr oder weniger bewegungslosen Weibchen in knapp 5 % der Fälle. Beginnt das Weibchen nach dem Kopfnicken des Männchens zu schwimmen oder zu laufen, versucht das Männchen, sich erneut in Balzposition zu bringen.

Beim Werbeverhalten jüngerer und somit kleinerer Männchen konnten bislang nur sehr selten nickende Kopfbewegungen beobachtet werden. Bei dem einzigen kleineren Männchen, von dem Videoaufzeichnungen angefertigt wurden, konnte sogar keine einzige Nicksequenz aufgenommen werden. Die Auswertung der Videoaufzeichnungen ergab, daß es diesem Tier trotz Versuchen, eine direkte Schnauze-zu-Schnauze-Haltung einzunehmen, nicht ein einziges Mal gelungen ist, ein Weibchen zum Verharren in dieser Haltung zu bewegen.

4) Kopulation

Aufreiten

Bleibt das Weibchen nach dem Kopfnicken des Männchens bewegungslos oder bewegt es sich nur langsam fort, schwimmt das Männchen hinter das Weibchen und besteigt es. Das Männchen versucht dabei, durch nach beiden Seiten ausschwenkende Bewegungen des Panzers und Tasten mit seiner Schwanzspitze den

Schwanz des Weibchens zu finden. Nach Kontakt mit dem Schwanz des Weibchens biegt das Männchen seinen Schwanz J-förmig um den des Weibchens. Eine Kopulation konnte bisher weder gefilmt noch beobachtet werden.

Kopulationen müssen jedoch bei den Versuchstieren stattgefunden haben, da die Eier mehrerer Gelege zu über 90 % befruchtet waren. Eine Befruchtung durch Spermaspeicherung ist auszuschließen, da alle Weibchen als nicht geschlechtsreife Jungtiere in Gefangenschaft kamen.

Begann das Weibchen nach den Kopulationsversuchen wieder sich fortzubewegen, wurde nach jeweils etwa einem Drittel der gefilmten Kopulationsversuche die Balz abgebrochen oder aber das Weibchen erneut verfolgt. In ungefähr einem Drittel der Filmaufnahmen blieb das Weibchen still sitzen. Das Männchen beschnüffelte in diesen Fällen die Kloake des Weibchens, worauf meist ein Abbruch der Balzhandlungen folgte.

Tabelle 2 stellt die beobachtete Häufigkeit und die durchschnittliche Dauer der wichtigsten Verhaltensweisen im Werbeverhalten zusammen.

Der mit dem Balzverhalten in Zusammenhang stehende Verhaltenskomplex von *T. s. callirostris* ist klar strukturiert und hochgradig stereotyp. Dennoch darf nicht außer acht gelassen werden, daß Verhalten stets eine Reihe variabler Komponenten beinhaltet, umso mehr, wenn es sich um eine Interaktion zwischen mehreren Tieren handelt. Dabei ist die tatsächliche, auf einen Reiz folgende Reaktion in der

Phase	Dauer [s]	f _{obs}
2a) M verfolgt W	33,9 ± 7,9	910 (158; 313; 291; 148)
2b) M schwimmt vor W rückwärts	18,1 ± 4,4	194 (51; 74; 69; 0)
3a) M bringt sich in Balzposition	118,4 ± 7,8	885 (159; 308; 266; 152)
3b) M nimmt Schnauze-zu-Schnauze-Haltung ein	19,1 ± 3,2	315 (65; 108; 98; 44)
3c) Kopfnicken von M	2,31 ± 0,13 ²	78 (22, 33, 23, 0) ³
4) Aufreiten	32,2 ± 6,5	80 (17, 39; 24; 0)

² Bei verschiedenen Männchen wurde jedoch länger dauerndes Kopfnicken direkt beobachtet. Die geschätzte größte Dauer lag bei circa 7 s.

³ Davon 53 von Aufnahmequalität her auswertbar: 15; 17; 21; 0

Tab. 2. Beobachtete Häufigkeiten und durchschnittliche Dauer der einzelnen Phasen des Werbeverhaltens bei vier *Trachemys-scripta-callirostris*-Männchen. Nach der Dauer ist der Standardfehler angegeben. Nach f_{obs} wird in Klammer die Beobachtungshäufigkeit für jedes einzelne Männchen angegeben. Bei dem jüngsten Männchen konnten nicht alle Elemente des Verhaltensinventars gefilmt werden (siehe Text). Soweit nicht anders vermerkt, wurden zur Bestimmung der durchschnittlichen Dauer von den drei beziehungsweise vier Männchen jeweils 30 Verhaltensseinheiten zufallsmäßig ausgewählt und gemittelt. M: Männchen, W: Weibchen, f_{obs}: Beobachtungshäufigkeit.

Frequencies observed and mean durations of the courtship phases of four *Trachemys scripta callirostris* males.

Regel nur eine von zahlreichen möglichen. Viele Faktoren, die bei der Auslösung einer Reaktion zusammenwirken, besonders die unterschiedlichen Stimmungen, entziehen sich weitgehend der Beobachtung.

Es ist zu betonen, daß die oben dargestellte Verhaltenssequenz nur die wahrscheinlichste Reaktionsfolge wiedergibt. Tatsächlich aber können mehrere verschiedene Verhaltensweisen auf ein- und dasselbe vorausgegangene Verhaltensmuster folgen.

Abbildung 5 versucht beispielhaft, die sich aus diesem Sachverhalt ergebende, komplizierte Verschachtelung der verschiedenen möglichen Reaktionsfolgen anhand des Verhaltens eines einzelnen Männchens aufzuzeigen.

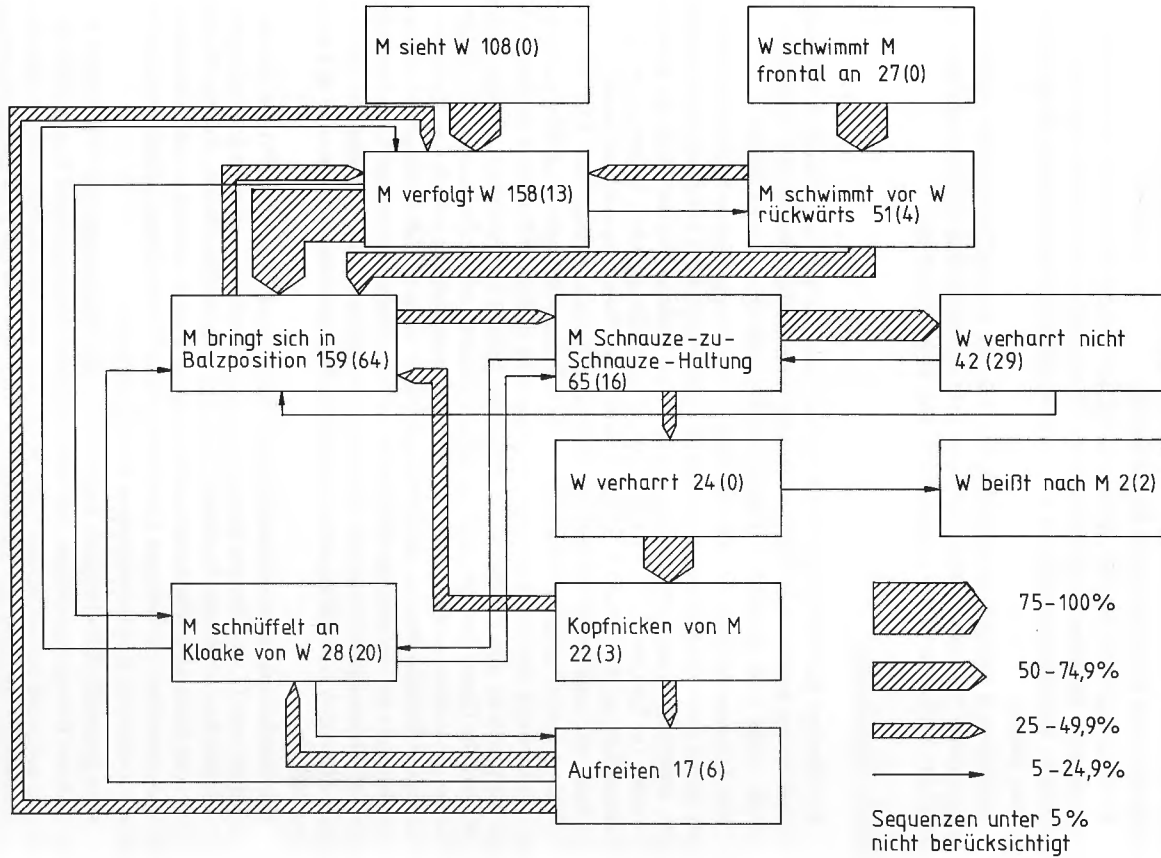
3.1.2. Diskussion

Ein häufiger Einwand gegen Verhaltensuntersuchungen an gefangen gehaltenen Tieren ist ein möglicher verhaltensverändernder Einfluß durch die Haltungsstände (siehe z. B. gerade für Wasserschildkröten: MARCHAND 1944).

Für Untersuchungen am Balzverhalten schwimmgewandter Wasserschildkröten-Arten sind aber Gefangenschaftsstudien unerlässlich, da Freilanduntersuchungen innerhalb eines vertretbaren Zeitrahmens undurchführbar sind. So konnte KRAMER (in KRAMER & FRITZ 1989) bei seinen umfangreichen Unterwasser-Freilandstudien an der Florida-Rotbauchschildkröte (*Pseudemys nelsoni*) keine einzige auch nur annähernd vollständige Werbungssequenz beobachten. Das Werbeverhalten dieser Schildkrötenart konnte erst durch Gefangenschaftsbeobachtungen vollständig beschrieben werden (KRAMER & FRITZ 1989). Dabei ergaben sich im Vergleich zu den Feldbeobachtungen nur geringe Unterschiede, die vor allem die zeitliche Dauer der einzelnen Verhaltensphasen und die Bereitschaft des Weibchens, umworben zu werden, betreffen. Insgesamt scheint jedoch das Werbeverhalten bei Schildkröten so stark erbkoordiniert zu sein, daß Gefangenschaftsbeobachtungen ein realistisches Bild des natürlichen Verhaltens bieten. Ob allerdings die Aufzeichnung der Dauer der einzelnen Verhaltensphasen bei Gefangenschaftsbeobachtungen sinnvoll ist, erscheint durch die Ergebnisse von KRAMER & FRITZ zweifelhaft.

Die bruchstückhaften Freilandbeobachtungen von MEDEM (1975) am Werbeverhalten von *T. s. callirostris* lassen einige Unterschiede zu dem in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Verhalten vermuten. MEDEM beschreibt, daß das Weibchen vom balzenden Männchen umkreist wird. Zudem konnte er ein „intensives Schnauzenreiben mit heftigen Kopfbewegungen“ beobachten, jedoch erwähnt er keine nickenden Kopfbewegungen des Männchens.

Eine generelle Schwierigkeit bei Verhaltensbeobachtungen im Feld bieten jedoch feine Bewegungsabläufe, wie schnelle Fußbewegungen und Kopfnicken, die häufig aufgrund der schlechten Sicht übersehen oder fehlinterpretiert werden. Bei ersten Beschreibungen des Balzverhaltens einer Art, die auf Freilandbeobachtungen begründet sind, blieben derartige Bewegungsmuster bislang in der Regel unerwähnt (z. B. für *Pseudemys concinna*: MARCHAND 1944, für *P. nelsoni*: LARDIE 1973, für *Malaclemys terrapin*: SEIGEL 1980), während sie später anhand von



Gefangenschaftsbeobachtungen und dann zum Teil auch im Freiland beobachtet und beschrieben werden konnten (*Pseudemys concinna*: JACKSON & DAVIS 1972 b, *P. nelsoni*: KRAMER & FRITZ 1989, *Malaclemys terrapin*: VOGT in SEIGEL 1980, SACHSSE 1984).

ROSADO (1967) erwähnt für das Balzverhalten der Männchen von zwei mexikanischen Unterarten der *ornata*-Gruppe das Ausstoßen von Wasser aus den Nasenlöchern in Richtung auf den Kopf des Weibchens. Auch im Balzverhalten von *T. s. callirostris* findet sich nach den vorliegenden Ergebnissen eine solche Verhaltensweise.

„Wassersprühen“ ist im Balzverhalten von aquatilen Schildkröten ein weitverbreitetes Phänomen (vgl. z. B. HARDING 1983 für *Platemys platycephala*, eine pleurodire Schildkröte und RÖDEL 1985 für *Sacalia bealei*, eine cryptodire Sumpfschildkröte aus der Unterfamilie Batagurinae), das ursprünglich wohl der Stimulation des Geschlechtspartners durch Pheromone gedient haben dürfte. Tatsächlich sind zwei nahe den Nasenlöchern gelegene Strukturen, Schnauzenporen und Kinndrüsen, bekannt geworden, für die eine exocrine Funktion nachgewiesen ist beziehungsweise als ursprüngliche Aufgabe vermutet wird (WINOKUR & LEGLER 1974, 1975). Bei *Trachemys* und verwandten Gattungen haben visuelle Bewegungsreize im Balzverhalten des Männchens die Aufgabe der Pheromone übernommen; die ursprünglich exocrinen Strukturen sind heute nur noch rudimentär entwickelt (WINOKUR & LEGLER 1975). Als ethologisches Pendant zu den heute funktionslosen Schnauzenporen und Kinndrüsen scheint das „Wassersprühen“ im Balzverhalten als Relikt erhalten geblieben zu sein.

3.2. Werbeverhalten von *Trachemys scripta callirostris* und *T. scripta elegans*

3.2.1. Vergleich

Das Werbeverhalten der kolumbianischen *T. s. callirostris* unterscheidet sich auffällig von dem der nordamerikanischen *T. s. elegans*, das von JACKSON & DAVIS (1972 a) eingehend untersucht wurde. Insgesamt scheint dabei die Körperhaltung

◁ Abb. 5. Quantitatives Fließdiagramm des Werbeverhaltens eines Männchens der Kolumbianischen Kinnfleck-Schmuckschildkröte. Die Kästen geben die einzelnen Verhaltenselemente wieder. Nach der darin angegebenen Verhaltensweise ist die Beobachtungshäufigkeit angegeben; die Werte in Klammer geben die Zahl der nach dieser Verhaltensweise abgebrochenen Sequenzen an. Die Pfeildicken symbolisieren die prozentuale Häufigkeit, wie oft ein bestimmtes Verhaltenselement auf ein vorhergehendes Verhaltensmuster folgt.

Diesem Sequenzdiagramm liegen insgesamt 9 h Videoaufzeichnungen des Verhaltens eines Männchens zugrunde. M: Männchen; W: Weibchen.

Quantitative flow chart of the courtship behavior of one male of *Trachemys scripta callirostris*. Each box represents one behavior element. Following the behavior elements in the boxes the frequencies observed are given. The scores in parentheses give the number of courtship sequences interrupted after this behavior. Width of the arrows symbolizes the frequency of alternatives.

This flow chart is based on 9 h videotaping of the behavior of one male. M: male; W: female.

des balzenden Männchens noch erheblich stärker festgelegt zu sein als bei *T. s. callirostris* (vgl. JACKSON & DAVIS 1972 a). Das auffälligste Element im Balzverhalten von *T. s. elegans* ist das charakteristische „Krallenzittern“ des Männchens. Dabei steht das Männchen dem Weibchen mit ausgestreckten Vorderbeinen frontal gegenüber. Durch Pausen unterbrochen, folgen schnelle Zitterbewegungen der Vorderfüße und somit der sexualdimorph verlängerten Krallen des Männchens (Abb. 6). Dieses charakteristische und von einigen weiteren Emydiden bekannte Verhalten (siehe Appendix in Teil 2 dieser Arbeit) fehlt der kolumbianischen *T. s. callirostris* völlig, statt dessen nickt das Männchen der Kinnfleck-Schmuckschildkröte mit dem Kopf.

Hingegen lassen sich nach meinen unveröffentlichten Beobachtungen keine auffälligen Unterschiede zwischen dem Balzverhalten der drei bislang beschriebenen nordamerikanischen Schmuckschildkröten-Unterarten *T. s. elegans*, *T. s. scripta* und *T. s. troostii* feststellen. Diese drei Taxa werden zur selben Unterartengruppe (*scripta*) gerechnet, während *callirostris* eine Unterart aus der mittel- und südamerikanischen *ornata*-Gruppe ist (vgl. Einleitung).

In Tabelle 3 werden als Übersicht die Verhaltenselemente von *T. s. callirostris* und *T. s. elegans* gegenübergestellt. Zusätzlich werden sie mit dem Werbeverhalten einer überhaupt nicht näher mit Schmuckschildkröten verwandten Art, der Schlangenhals-Schildkröte *Chelodina parkeri* aus der Unterordnung der Halswender-Schildkröten (Pleurodira), verglichen. Dabei wird deutlich, daß *T. s. callirostris* in den entscheidenden Elementen der Balz der Schlangenhals-Schildkröte sogar mehr ähnelt als *T. s. elegans*.

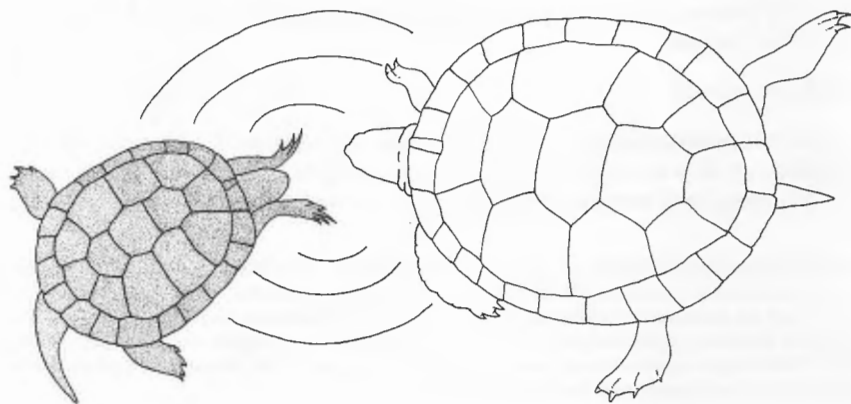


Abb. 6. Balzverhalten der *scripta*-Gruppe der Gattung *Trachemys*. Das Männchen (dunkel) steht dem Weibchen frontal gegenüber und vibriert dabei hochfrequent mit seinen Vorderkrallen. (Nach Cagle 1950). Bei den Antillenformen von *Trachemys* findet sich ein identisches Werbeverhalten.

Courtship display of the *scripta*-group of the genus *Trachemys*. The male (dark) faces the female and vibrates with his foreclaws with a high frequency. The West-Indian taxa of *Trachemys* show the same courtship pattern.

Verhaltensmerkmal	<i>T. s. callirostris</i>	<i>T. s. elegans</i>	<i>Chelodina parkeri</i>
M verfolgt W	+	+	+
M schwimmt vor W rückwärts	+	+	-
Balzposition des M	variabel	gegenüber W	auf Carapax von W
Ritualisiertes Werbeverhalten des M	Kopfnicken	Krallenzittern	Kopfnicken

Tab. 3. Einige Elemente des Werbeverhaltens von *Trachemys scripta callirostris*, *T. s. elegans* (nach JACKSON & DAVIS 1972a und eigenen unveröffentlichten Daten) und *Chelodina parkeri* (nach FRITZ & JAUCH 1989).

Some elements of the courtship of *Trachemys scripta callirostris* (this study), *T. s. elegans* (JACKSON & DAVIS 1972a, own unpubl. data), and *Chelodina parkeri* (FRITZ & JAUCH 1989).

3.2.2. Diskussion und α -taxonomische Konsequenz

Soweit bislang bekannt ist, weisen die Männchen aller mittel- und südamerikanischen Unterarten der *ornata*-Gruppe von *T. scripta* keine auffällig verlängerten Krallen an den Vorderbeinen auf, dafür aber deutlich zugespitzte oder knollenförmige, verlängerte Schnauzen (MOLL & LEGLER 1971, SMITH & SMITH 1980; eigene unveröffentlichte Daten; vgl. Einleitung).

Die langen Krallen der Männchen der nordamerikanischen *scripta*-Gruppe stehen ohne Zweifel in engem funktionellen Zusammenhang mit der Verhaltensweise des Krallenzitterns im Werbeverhalten (vgl. CAGLE 1950, MOLL & LEGLER 1971, JACKSON & DAVIS 1972a). Die Männchen sämtlicher Arten in den nahestehenden Gattungen *Chrysemys*, *Graptemys* und *Pseudemys*, die bei der Balz zitternde Krallenbewegungen ausführen, besitzen ebenso wie die Männchen der *scripta*-Gruppe von *T. scripta* und die vier Antillen-Arten von *Trachemys* auffällige, verlängerte Krallen an den Vorderfüßen (vgl. z. B. ERNST & BARBOUR 1972, 1989).

Dagegen weisen die Männchen von *Graptemys geographica*, einer Art ohne zitternde Krallenbewegungen im Werbeverhalten, ebenso wie alle anderen Schildkrötenarten ohne dieses markante Balzverhalten, keine in der Länge deutlich von den Krallen der Weibchen verschiedenen Krallen auf (eigene unveröffentlichte Daten, Belegexemplare im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart).

Damit kann davon ausgegangen werden, daß ein Fehlen dieses sexualdimorphen Merkmals bei allen Unterarten der *ornata*-Gruppe ein klarer Hinweis auf das Fehlen des Krallenzitterns im Balzverhalten ist und daß andererseits die auffällige Schnauze der Männchen eine Funktion im Werbeverhalten besitzt.

Unterstützt wird diese Vermutung durch erste Beobachtungen am Balzverhalten der mexikanischen *T. s. ornata* (Fundort: Puerto Marquez, Mexiko; FRITZ, unpubl.). Es läßt eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Werbeverhalten

von *T. s. callirostris* erkennen. Zudem dürfte nach Beobachtungen von KAMPRATH (1990) an der mit *callirostris* äußerst nahe verwandten *T. s. chichiriviche* auch das Werbeverhalten dieser Unterart völlig dem von *callirostris* entsprechen.

Wenn auch bislang das Balzverhalten der meisten Unterarten der *ornata*-Gruppe noch unbekannt ist, so legt doch die Gleichartigkeit des Balzverhaltens von *T. s. callirostris*, *T. s. chichiriviche* und *T. s. ornata* zusammen mit der auffälligen Schnauzengestalt der Männchen aller Unterarten der *ornata*-Gruppe nahe, daß auch innerhalb der *ornata*-Gruppe ein homogenes Werbeverhalten mit nickenden Kopfbewegungen als markantestem Merkmal, jedoch ohne Krallenzittern, auftritt.

Das Balzverhalten von *T. s. callirostris* und höchstwahrscheinlich aller anderen Taxa der *ornata*-Gruppe weist also im Vergleich zum Werbeverhalten der nordamerikanischen *scripta*-Morphogruppe von *Trachemys* nur oberflächliche Übereinstimmungen auf. Sie beschränken sich auf Verhaltensweisen zur Kontaktaufnahme und das Verfolgen des umworbenen Weibchens.

In jenen Verhaltenselementen, die unmittelbar der Stimulation des Weibchens zur Paarung dienen und in denen gerade daher die als Isolationsmechanismus wirkenden Informationen verschlüsselt sein müssen, ist das Balzverhalten grundsätzlich verschieden.

Damit stellt sich die Frage, ob die bislang von den meisten Autoren anerkannte Einschätzung der verschiedenen kontinental-amerikanischen Populationen von *Trachemys* als Unterarten ein- und derselben Art, von *T. scripta*, berechtigt ist, oder ob nicht zumindest die *ornata*- und *scripta*-Morphogruppen jeweils eigene Arten sind.

Bei Schildkröten findet sich gerade bei nahe verwandten, morphologisch ähnlichen Arten oft ein auffällig verschiedenes Werbungsritual. Die Schwesterarten *Graptemys pseudogeographica* und *G. ouachitensis* sind morphologisch fast nicht zu unterscheiden, während ihr Balzverhalten deutlich verschiedene Elemente aufweist (VOGT 1978, 1980). Ähnlich verhält es sich mit den nahe verwandten und lange Zeit für identisch gehaltenen südamerikanischen Landschildkrötenarten *Geochelone denticulata* und *G. carbonaria* (AUFFENBERG 1965).

CARR (1938, 1952) und LEGLER (LEGLER 1960, 1963, 1986, und in: LEGLER & WEBB 1970, MOLL & LEGLER 1971) vertreten die Auffassung, daß alle kontinental-amerikanischen Populationen von *Trachemys* einer einzigen Art, *T. scripta*, zuzuordnen sind. Der Status der disjunkten Populationen (*dorbigni*, *brasiliensis*) in Argentinien, Brasilien und Uruguay ist umstritten, worauf in jüngerer Zeit besonders ERNST & BARBOUR (1989) hingewiesen haben. Sie fassen diese Populationen aufgrund des weit abgelegenen Vorkommens als eigene Art, *T. dorbigni*, auf.

Genau wie CARR (1938), HARTWEG (1939) und FRITZ (1981) glaubt LEGLER (Zitate s. o.), anhand von morphologischen Untersuchungen Übergänge zwischen der *scripta*- und *ornata*-Gruppe in Texas und Nordmexiko festgestellt zu haben. Diese morphologischen Übereinstimmungen beziehen sich jedoch ausschließlich auf Zeichnungsmerkmale (z. B. unterbrochener Hinteraugenstreifen), die ebenso gut konvergent entstanden sein können. WARD (1980) faßt meines Erachtens ganz zurecht einige der zuvor als intermediär zwischen der *scripta*- und *ornata*-Gruppe

gedeuteten Populationen als distinkte, noch unbeschriebene Unterart der *scripta*-Gruppe auf (vgl. die Abbildungen in FRITZ 1981: Teil 2 und die Umschlag-Abbildung von OBST 1985).

Alle bisher bekannt gewordenen und als Intergrades zwischen der *scripta*- und *ornata*-Gruppe gedeuteten Exemplare lassen sich vom Geschlechtsdimorphismus her eindeutig entweder der *scripta*-Gruppe (Männchen mit stark verlängerten Vorderkrallen) oder der *ornata*-Gruppe (Männchen mit verlängerter Schnauze, jedoch ohne lange Krallen) zuordnen.

Für Tamaulipas (Mexiko), genau das Gebiet, in dem eine massive Intergradation zwischen der *scripta*- und *ornata*-Gruppe zu erwarten wäre, glaubt PRITCHARD (in PRITCHARD & TREBBAU 1984) sogar, gerade hinsichtlich der Zeichnung einen klassischen Fall von character displacement zwischen den beiden Morphogruppen angetroffen zu haben.

Somit ist bislang noch kein einziger Nachweis für den Unterartstatus der *scripta*- und *ornata*-Gruppen, also der Nachweis einer echten Intergradation, erbracht worden. Mehr oder weniger sicher belegt sind lediglich einige wenige intermediäre Exemplare zwischen *T. s. elegans* und der in der Zuordnung zu einer bestimmten Morphogruppe noch umstrittenen *T. s. taylori* aus Coahuila, Mexiko (LEGLER 1963; siehe auch 3.3.2.).

Allerdings sind unter Terrarienbedingungen vereinzelt Gefangenschaftskreuzungen zwischen Unterarten der *scripta*- und *ornata*-Gruppe bekannt geworden (*T. s. elegans* × *T. s. callirostris*: TER BORG 1981; KAMPRATH 1989, ein Belegexemplar im Staatlichen Museum für Tierkunde, Dresden).

Andererseits vermischen sich in Mittelamerika in Gefangenschaft selbst Tiere aus bestimmten, parapatrischen Populationen der *ornata*-Gruppe unter Freilandbedingungen nicht, während sie sich untereinander regelmäßig fortpflanzen (ALVAREZ DEL TORO 1973, anhand von mehrjährigen Beobachtungen an *T. s. venusta* und *T. s. grayi* in Freilandgehegen im Zoo von Tuxtla Gutiérrez, Mexiko). Es scheinen also selbst zwischen verschiedenen Populationen der *ornata*-Gruppe unter einigermaßen natürlichen Bedingungen Isolationsmechanismen zu existieren, die eine Kreuzung verhindern.

SMITH & SMITH (1980) halten diese parapatrischen Taxa für konspezifisch, da sie über weiter nördlich und südlich verbreitete, ineinander übergehende Populationen genetisch verbunden sind (Zirkuläre Überlagerung von MAYR 1967). Dieses vernünftige Arbeitskonzept würde in seiner Grundaussage nicht dadurch verändert werden, wenn die mindestens drei nordamerikanischen Unterarten der *scripta*-Gruppe einer zweiten biologischen Art angehören würden. Denn die parapatrischen, mittelamerikanischen Populationen der Atlantik- und Pazifikküste werden im Süden Mittelamerikas und dem Norden Südamerikas rein geographisch durch das Vorkommen von noch unbenannten, aber wahrscheinlich subspezifisch eigenständigen Populationen der *ornata*-Gruppe (fide MOLL & LEGLER 1971) und durch *T. s. callirostris* verbunden (vgl. Abb. 1).

Nordmexiko ist das einzige Gebiet, in dem Populationen von drei verschiedenen Morphogruppen von kontinental-amerikanischen *Trachemys* zusammentreffen beziehungsweise in enger geographischer Nachbarschaft vorkommen (*scripta*-

ornata- und *gaigeae*-Gruppe). Ohne umfassende Freilanduntersuchungen läßt sich zwar nach wie vor trotz der oben genannten gravierenden Unterschiede nicht mit absoluter Sicherheit ausschließen, daß Mischpopulationen zwischen den Populationen der verschiedenen Morphogruppen auftreten.

Insgesamt sprechen aber sowohl von morphologischen als auch ethologischen Gesichtspunkten her mehrere gewichtige Argumente für eine spezifische Verschiedenheit zumindest der *ornata*- und *scripta*-Morphogruppen der Gattung *Trachemys* auf dem amerikanischen Doppelkontinent:

1. Geschlechtsdimorphismus (Männchen entweder mit auffällig verlängerten Schnauzen oder verlängerten Krallen der Vorderfüße),
2. Balzverhalten (entweder Kopfnicken oder zitternde Krallenbewegungen) und
3. bedeutende Zeichnungsunterschiede zumindest bei Jungtieren (siehe WILLIAMS 1956, MOLL & LEGLER 1971, SMITH & SMITH 1980, FRITZ 1981, OBST 1985 und ERNST & BARBOUR 1989 und Tab. 1).

Daher erscheint es gerechtfertigt, die verschiedenen mittel- und südamerikanischen Taxa der *ornata*-Gruppe als Unterarten einer eigenen Art, von *Trachemys ornata* (GRAY 1831), zu betrachten.

3.3. Das Balzverhalten von *Trachemys scripta taylori* paßt nicht in das *ornata*- oder *scripta*-Schema

3.3.1. Beschreibung

Das Balzverhalten von *Trachemys scripta taylori* scheint nach Beobachtungen von DAVIS & JACKSON (1973) an einem einzelnen Männchen weder dem Verhaltensmuster der *scripta*- noch der *ornata*-Gruppe zu entsprechen. *T. s. taylori* ist im nordmexikanischen Cuatro Cienegas-Becken endemisch (etwa in der Mitte der möglichen Intergradationszone an der Atlantikküste in Abb. 1).

Eigene unveröffentlichte Beobachtungen am Werbeverhalten von einem Pärchen *T. s. taylori* über einen Zeitraum von drei Jahren bestätigen weitgehend die Untersuchungen von DAVIS & JACKSON:

Das Männchen von *T. s. taylori* verfolgt das Weibchen und versucht, es durch heftige Bisse zu immobilisieren. Ist das Weibchen paarungsbereit, folgt im allgemeinen nach wenigen Sekunden die Kopulation. Im Unterschied zu den Beobachtungen von DAVIS & JACKSON, bei denen keine subspezifisch identischen Weibchen verwendet wurden, waren die Bisse des von mir beobachteten Männchens in etwa auf alle Körperregionen des Weibchens gleich verteilt. Die von DAVIS & JACKSON berichtete Häufung der Bisse auf den hinteren Carapaxrand mag darauf zurückzuführen sein, daß die von ihnen beobachteten unterart- oder sogar artfremden Weibchen vor dem Männchen flüchteten. Bei der Flucht ist automatisch die Hinterfront des Weibchens am häufigsten den Bissen des verfolgenden Männchens ausgesetzt. Den Beobachtungen von DAVIS & JACKSON entzog sich zudem,

daß das paarungsunwillige Weibchen von *T. s. taylori* das Männchen ebenfalls mit heftigen Bissen angreift und schließlich vertreibt.

Das Balzverhalten von *taylori* weist also keine ritualisierten Elemente auf.

3.3.2. Diskussion

Die Zuordnung von *taylori* zu einer bestimmten Morphogruppe ist bislang umstritten. Bei ihrer Beschreibung wurde sie in die *scripta*-Gruppe gestellt (LEGLER 1960). WEAVER & ROSE (1967) halten *taylori* aufgrund osteologischer Untersuchungen für eine Unterart ihrer *Chrysemys gaigeae*. SMITH & SMITH (1980) fassen sie dagegen als Unterart der *ornata*-Gruppe auf, während ich gewichtige zusätzliche Argumente angeführt habe, daß es sich bei ihr um einen Vertreter der im wesentlichen in Nordmexiko verbreiteten *gaigeae*-Gruppe handelt (FRITZ 1981). Zumindest OBST (1985) ist der Zuordnung von *taylori* zur *gaigeae*-Gruppe gefolgt. Letztendliche Sicherheit über ihre Einordnung besteht allerdings nicht; als nachgewiesen darf jedoch gelten, daß *taylori* sicher nicht zur *scripta*-Gruppe gehört.

Sollte *taylori* tatsächlich zur *gaigeae*-Gruppe gehören, könnte ihr Balzverhalten darauf hindeuten, daß auch die *gaigeae*-Gruppe ein eigenes, von den *scripta*- und *ornata*-Gruppen abweichendes, Balzverhalten entwickelt hat. Dies würde gut mit dem Fehlen sowohl einer auffälligen Schnauze als auch verlängerter Vorderkrallen bei den Männchen in der *gaigeae*-Gruppe zusammenpassen (vgl. Tab. 1, Abb. 1).

Das durch klimatische Einflüsse lange völlig von anderen Schmuckschildkröten-Populationen abgeschnittene Verbreitungsgebiet von *taylori* könnte aber auch den Verlust von ritualisierten Verhaltensweisen in der Balz begünstigt haben, da es nicht länger einen Selektionsvorteil bot, die vorher als Isolationsmechanismen fungierenden, aufwendigen Verhaltensmuster zu erhalten (vgl. LEGLER 1960, DAVIS & JACKSON 1973, SMITH & SMITH 1980).

Daher muß, sollte *taylori* tatsächlich eine der *gaigeae*-Gruppe zugehörige Form sein, ihr einfaches Werbeverhalten nicht unbedingt ein für alle Formen der *gaigeae*-Gruppe charakteristischer Verhaltenskomplex sein.

Die *gaigeae*-Gruppe unterscheidet sich sowohl von *T. scripta* sensu stricto als auch von *T. ornata* hinsichtlich

- der Färbung (vgl. WILLIAMS 1956, SMITH & SMITH 1980, FRITZ 1981, OBST 1985; Tab. 1) und
- des Geschlechtsdimorphismus' (Männchen weder mit verlängerten Vorderkrallen noch mit verlängerten Schnauzen).

Bei dem bisherigen Kenntnisstand muß eine spezifische Zuordnung der Populationen der im wesentlichen in Nordmexiko verbreiteten *gaigeae*-Gruppe — mit oder ohne *taylori* — zu der mittel- und südamerikanischen *Trachemys ornata* oder zur nordamerikanischen *T. scripta* spekulativ bleiben.

Die hochgradig disjunkte Verbreitung der meisten Populationen der *gaigeae*-Gruppe durch eine zunehmende Aridisierung in Nordmexiko erschwert zudem

auch bei populationsökologischen Untersuchungen eine Einschätzung hinsichtlich der Artzugehörigkeit der einzelnen Populationen (vgl. SMITH & SMITH 1980; Abb. 1).

WEAVER & ROSE (1967) weisen der *gaigeae*-Gruppe aufgrund von rein morphologischen Kriterien Artstatus zu. Dies hat allerdings unseres Wissens über mehr als ein Jahrzehnt keinen einzigen Anhänger in der Literatur gefunden. Immerhin kommt WARD (1980) in seiner nicht offiziell publizierten Dissertation zu recht ähnlichen Ergebnissen. Verschiedene Ergebnisse von WARD (1984) wurden jedoch gerade aufgrund eines dubiosen Artbegriffes angezweifelt (vgl. ERNST & BARBOUR 1989, FRITZ 1989), so daß auch hier Vorsicht angeraten erscheint.

Bis weitere Erkenntnisse vorliegen, schlage ich vor, die *gaigeae*-Gruppe provisorisch mit *T. ornata* zusammenzufassen, da den Männchen beider Gruppen sowohl sexualdimorph verlängerte Vorderkrallen als auch die charakteristische Verhaltensweise des „Krallenzitterns“ fehlen.

3.4. Die Antillen-Arten von *Trachemys* entsprechen in ihrem Sexualdimorphismus und Balzverhalten vollkommen *T. scripta* sensu stricto — Ein Indiz für Konspezifität?

Nach SEIDEL (1988) sind die über zahlreiche Inseln der Antillen und Bahamas verbreiteten westindischen Taxa der Gattung *Trachemys* vier Arten, nämlich *T. decorata*, *T. decussata*, *T. stejnegeri* und *T. terrapen*, zuzuordnen. Morphologisch stellen sie einen wenig differenzierten Komplex von circa 10 unterscheidbaren Formen dar (vgl. SEIDEL 1988, ERNST & BARBOUR 1989). Die Unterteilung in vier zum Teil polytypische Arten muß Ansichtssache bleiben, da sie sich als echte Inselformen zwangsläufig dem Kriterium für die Aufstellung von Unterarten entziehen, nämlich der Vermischung geographisch benachbarter Populationen. Verschiedene, im folgenden kurz dargestellte Tatsachen lassen jedoch eine äußerst nahe, vielleicht sogar nur subspezifische Verwandtschaft zu *T. scripta* sensu stricto sehr wahrscheinlich erscheinen:

Wie SEIDEL (1988) ausgeführt hat, entsprechen alle vier Antillen-Arten im Geschlechtsdimorphismus und im Balzverhalten *T. scripta* sensu stricto völlig, d. h. die Männchen weisen auffällig verlängerte Vorderkrallen auf, mit denen sie in frontaler Position vor dem Weibchen vibrieren.

Tatsächlich besteht die Möglichkeit, daß die künstlich angesiedelte Population auf New Providence Island, Bahamas, durch Vermischung von westindischen und US-amerikanischen Tieren entstanden ist (GROOMBRIDGE 1982, SEIDEL 1988). Dies würde bedeuten, daß in diesem „Freilandexperiment“ keinerlei Isolationsmechanismen existieren, die einen Genaustausch zwischen *T. scripta* sensu stricto und den Antillenformen verhindern.

Unter diesem Aspekt erscheint der Artstatus der Antillenformen ebenso fragwürdig wie die Unterteilung in mehrere Antillenarten, da offenbar auch Tiere aus den verschiedenen Populationen der Antillen und Bahamas uneingeschränkt kreuzbar sind (vgl. z. B. INCHAUSTEGUI MIRANDA 1975).

Zusammenfassung

Anhand von achtjährigen Beobachtungen an insgesamt 9 Männchen und 6 Weibchen wird das Werbeverhalten von *Trachemys scripta callirostris* beschrieben. Das angeborene Verhalten des Männchens ist hochgradig ritualisiert. Es lassen sich vier deutlich verschiedene Verhaltensabschnitte unterscheiden: 1.) Auftakt, 2.) Kontaktaufnahme, 3.) Balz und 4.) Kopulation. Das auffälligste Verhalten während der Balz sind nickende Kopfbewegungen des Männchens. Sie lösen wahrscheinlich das Ruhigstellen des Weibchens zur Paarung aus. Die Sequenz im Werbeverhalten ist klar strukturiert, dennoch besteht eine gewisse Variabilität in der Reaktionsfolge des Männchens. Das Weibchen ist während des Werbeverhaltens weitgehend passiv. Erste eigene Beobachtungen am Werbeverhalten von *T. s. ornata* zeigen keine auffälligen Unterschiede zu *callirostris*.

Mit dieser Arbeit wird zum ersten Mal eine eingehende Untersuchung des Werbeverhaltens einer Unterart der mittel- und südamerikanischen *ornata*-Gruppe von *Trachemys* vorgelegt, ergänzt durch direkte Beobachtungen an mehreren weiteren Schmuckschildkröten-Taxa. Der Vergleich des Werbeverhaltens der *ornata*- und der nordamerikanischen *scripta*-Gruppen zeigt gravierende Unterschiede im Balzverhalten der Männchen: Nickende Kopfbewegungen bei der *ornata*-Gruppe, hervorgehoben durch die auffällige Schnauzengestalt versus hochfrequente Zitterbewegungen mit den verlängerten Vorderkrallen bei der *scripta*-Gruppe. Die bedeutenden Unterschiede in Morphologie (Jugend- und zum Teil Adultfärbung; Sexualdimorphismus: Männchen der *scripta*-Gruppe mit extrem verlängerten Vorderkrallen, Männchen der *ornata*-Gruppe mit auffälliger Schnauzengestalt) und im Balzverhalten legen nahe, daß die *ornata*- und *scripta*-Morphogruppen höchstwahrscheinlich nicht konspezifisch sind.

Schriften

- ALVAREZ DEL TORO, M. (1973): Los reptiles de Chiapas. — Tuxtla Gutiérrez (Gobierno del Estado), 178 S.
- AUFFENBERG, W. (1965): Sex and species discrimination in two sympatric South American tortoises. — *Copeia*, Washington, 1965: 335-342.
- CAGLE, F. R. (1948): Sexual maturity in the male turtle, *Pseudemys scripta troostii*. — *Copeia*, Washington, 1948 (2): 108-111.
- (1950): The life history of the slider turtle, *Pseudemys scripta troostii* (HOLBROOK). — *Ecol. Monogr.*, Durham, 20 (1): 31-54.
- CARPENTER, C. C. & G. W. FERGUSON (1977): Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. — In: GANS, C. & D. W. TINKLE (eds): *Biology of the Reptilia*, Vol. 7., Ecology and Behaviour A. — London (Academic Press), 335-554.
- CARR, A. F. (1938): Notes on the *Pseudemys scripta* complex. — *Herpetologica*, Lawrence, 1: 131-135.
- (1952): *Handbook of Turtles, The Turtles of the United States, Canada, and Baja California*. — Ithaca, New York (Comstock), 542 S.
- CONANT, R. (1975): *A Field Guide to Reptiles and Amphibians of Eastern and Central North America*. — 2. Aufl., Boston (Houghton Mifflin Comp.), 429 S.
- DAVIS, J. D. & C. G. JACKSON (1973): Notes on the courtship of a captive male *Chrysemys scripta taylori*. — *Herpetologica*, Lawrence, 29: 62-64.
- ERNST, C. H. & R. W. BARBOUR (1972): *Turtles of the United States*. — Lexington (Univ. Press of Kentucky), 347 S.
- (1989): *Turtles of the World*. — Washington (Smithsonian Inst. Press), 313 S.
- FREIBERG, M. (1967): Diferencias sexuales secundarias y descripción del alotipo macho de la tortuga *Pseudemys dorbignyi* (D. et B.). — *Acta Zool. Lilloana*, Tucuman, 23: 389-394.

- FRITZ, U. (1981): Zwei interessante mexikanische Schmuckschildkröten der Gattung *Chrysemys* GRAY, 1844. — Herpetofauna, Ludwigsburg, 3 (Heft 14): 25-32.
- (1989): Beitrag zur Kenntnis der Texas-Schmuckschildkröte (*Pseudemys texana* BAUR, 1893), (Reptilia, Testudines, Emydidae). — Sauria, Berlin, 11 (1): 9-14.
- FRITZ, U. & D. JAUCH (1989): Haltung, Balzverhalten und Nachzucht von Parkers Schlangenschildkröte, *Chelodina parkeri* (Testudines: Chelidae). — Salamandra, Bonn, 25 (1): 1-13.
- GROOMBRIDGE, B. (1982): The IUCN Amphibia-Reptilia Red Data Book, Part 1, Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. — Gland (IUCN), 426 S.
- HARDING, J. H. (1983): *Platemys platycephala* (twistneck turtle). Reproduction. — Herp. Rev., New York, 14: 22.
- HARTWEG, N. (1939): Further notes on the *Pseudemys scripta* complex. — Copeia, Washington, 1939 (1): 55.
- INCHAUSTEGUI MIRANDA, S. J. (1975): Las tortugas Dominicanas de agua dulce *Chrysemys decussata vicina* y *Chrysemys decorata* (Testudines, Emydidae). — An. Acad. Cienc. Rep. Dominicana, Santo Domingo, 1 (1): 139-278.
- IVERSON, J. B. (1986): A Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World. — Richmond (Privately Printed [Paust Printing]), 282 S.
- JACKSON, C. G. & J. D. DAVIS (1972a): A quantitative analysis of the courtship display behavior of the red-eared turtle, *Chrysemys scripta elegans* (WIED). — Herpetologica, Lawrence, 28: 58-64.
- (1972b): Courtship display behavior of *Chrysemys concinna suwanniensis*. — Copeia, Washington, 1972: 385-387.
- KAMPRATH, U. (1989): DDR-Erstnachzucht von *Chrysemys scripta callirostris*, der Pfauenaugen-Schmuckschildkröte und die Zeitigung von Schmuck-Schildkröten-Bastarden. — Aquar.-Terrar., Berlin, 36 (12): 415-417.
- (1990): Nachzucht der Venezuela-Schmuckschildkröte *Chrysemys scripta (ornata) chichiriviche* (PRITCHARD & TREBBAU 1984). — Sauria, Berlin, 12 (1): 11-14.
- KRAMER, M. & U. FRITZ (1989): Courtship of the turtle, *Pseudemys nelsoni*. — J. Herpetol., Houston, 23 (1): 84-86.
- LARDIE, R. L. (1973): Notes on courtship, eggs, and young of the Florida red-bellied turtle, *Chrysemys nelsoni*. — HISS-News J., New York, 1: 183-184.
- LEGLER, J. M. (1960): A new subspecies of slider turtle (*Pseudemys scripta*) from Coahuila, Mexico. — Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., Lawrence, 13 (3): 75-83.
- (1963): Further evidence for intergradation of two Mexican slider turtles (*Pseudemys scripta*). — Herpetologica, Lawrence, 19 (2): 142-143.
- (1986): The genus *Pseudemys* in Mesoamerica: Taxonomy, distribution and origins. — Abstract, Symposium „Tortugas de Agua Dulce Neotropicales“, San Andres Tuxtla.
- LEGLER, J. M. & R. G. WEBB (1970): A new slider turtle (*Pseudemys scripta*) from Sonora, México. — Herpetologica, Lawrence, 26 (2): 157-168.
- MARCHAND, L. J. (1944): Notes on the courtship of a Florida terrapin. — Copeia, Washington, 1944: 191-192.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. — Hamburg und Berlin (Parey), 617 S.
- (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — Hamburg und Berlin (Parey), 370 S.
- MCDOWELL, S. B. (1964): Partition of the genus *Clemmys* and related problems in the taxonomy of the aquatic Testudinidae. — Proc. Zool. Soc. London 143 (2): 239-279.
- MEDEM, F. (1975): La reproducción de la „Icotea“ (*Pseudemys scripta callirostris*), (Testudines, Emydidae). — Caldasía, Bogotá, 11 (53): 83-106.
- MOLL, E. O. & J. M. LEGLER (1971): The life history of a neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (SCHOEPPF), in Panama. — Bull. Los Angeles Co., Mus Nat. Hist., Sci., Los Angeles, 11: 1-102.

- OBST, F. J. (1985): Schmuckschildkröten. Die Gattung *Chrysemys*. — Wittenberg Lutherstadt (Ziemsens, Neue Brehm Bücherei 549), 2. Aufl., 127 S.
- PRITCHARD, P. C. H. (1979): Encyclopedia of Turtles. — Neptune (T. F. H. Publ.), 895 S.
- PRITCHARD, P. C. H. & P. TREBBAU (1984): The Turtles of Venezuela. — New York (SSAR, Contr. Herp., 2), 401 S., 47 Tafeln, 16 Karten.
- RÖDEL, M.-O. (1985): Zum Verhalten von *Sacalia bealei* (GRAY), (Testudines, Emydidae). — Salamandra, Bonn, 21: 123-131.
- ROSADO, R. (1967): La „Jicotea“. — Intern. Turtle Tortoise Soc. J., Los Angeles, 1: 16-19, 42.
- SACHSSE, W. (1984): Long term studies of the reproduction of *Malaclemys terrapin centrata*. — Acta Zool. Pathol. Antverp., Antwerpen, 78 (1), 297-308.
- SEIDEL, M. E. (1988): Revision of the West Indian emydid turtles (Testudines). — Amer. Mus. Novit., New York, 2918: 1-41.
- SEIDEL, M. E. & H. M. SMITH (1986): *Chrysemys*, *Pseudemys*, *Trachemys* (Testudines: Emydidae): Did Agassiz have it right? — Herpetologica, Lawrence, 42: 242-248.
- SEIGEL, R. A. (1980): Courtship and mating behavior in the diamondback terrapin *Malaclemys terrapin tequesta*. — J. Herpetol., Houston, 14: 420-421.
- SMITH, H. M. & R. B. SMITH (1980): Synopsis of the Herpetofauna of Mexico, Vol. 6, Guide to the Mexican Turtles, Bibliographic Addendum 3. — North Bennington, Vt. (Johnson), 1044 S.
- TER BORG, J. P. (1981): De invloed van de broedtemperatuur op de sekseverhouding in legsel van reptielen. — Lacerta, s'Gravenhage, 39 (11): 171-175.
- VOGT, R. C. (1978): Systematics and ecology of the false map turtle complex, *Graptemys pseudogeographica*. — Dissertation, University of Wisconsin, Madison, 375 S.
- (1980): Natural history of the map turtles *Graptemys pseudogeographica* and *G. ouachitensis* in Wisconsin. — Tulane Stud. Zool. Bot., New Orleans, 22: 17-48.
- WARD, J. P. (1980): Comparative cranial morphology of the freshwater turtle subfamily Emydinae: An analysis of the feeding mechanisms and the systematics. Unpubl. Ph. D. Diss. — Raleigh (North Carolina State University), 340 S.
- (1984): Relationships of chrysemyd turtles of North America (Testudines: Emydidae). — Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ., Lubbock, 21: 1-50.
- WEAVER, W. G. & F. L. ROSE (1967): Systematics, fossil history, and evolution of the genus *Chrysemys*. — Tulane Stud. Zool., New Orleans, 14: 63-73.
- WERMUTH, H. & R. MERTENS (1961): Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen. — Jena (Fischer), 422 S.
- (1977): Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. — Tierreich, Berlin, 100: 1-174.
- WILLIAMS, E. E. (1956): *Pseudemys scripta callirostris* from Venezuela with a general survey of the *scripta* series. — Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge, 115: 145-160, 3 pls.
- WINOKUR, R. M. & J. M. LEGLER (1974): Rostral pores in turtles. — J. Morphol., Philadelphia, 143: 107-120.
- (1975): Chelonian mental glands. — J. Morphol., Philadelphia, 147: 275-292.

Eingangsdatum: 16. November 1989

Verfasser: Dipl.-Biol. UWE FRITZ, Wilhelma, Zoologisch-Botanischer Garten, Postfach 50 12 27, D(W)-7000 Stuttgart 50.