

Balzverhalten und Systematik in der Subtribus Nectemydina 2. Vergleich oberhalb des Artneiveaus und Anmerkungen zur Evolution¹

UWE FRITZ

Mit 3 Abbildungen

Abstract

Based on a literature review and own data the courtship behavior of turtles of the genera *Chrysemys*, *Graptemys*, *Malaclemys*, *Pseudemys*, *Trachemys* (= subtribe Nectemydina), and *Deirochelys* is analysed and its significant elements are applied to systematics above the species level. The results are discussed in a zoogeographic-evolutive context. Head bobbing in a vertical plane is widely distributed in chelonian courtship and a plesiomorphic character. Claw vibration is a synapomorphy of the subtribe Nectemydina, claw vibration from above is a shared derived character of the *Pseudemys* species. The different courtship modes represented by the species of the subtribe Nectemydina evolved from a common ancestral behavior pattern consisting of head bobbing plus claw vibration. Manifold variations of this basic pattern developed as character displacements. Today the highest diversity of courtship patterns occurs in the area with the highest species diversity, the south-eastern USA.

Differences in courtship probably functioning as isolating mechanisms are listed.

Key words: Testudines; Emydidae; Nectemydina; behavior; courtship; evolution; systematics; zoogeography; *Chrysemys*, *Deirochelys*, *Graptemys*, *Malaclemys*, *Pseudemys*, *Trachemys*.

Einleitung

Verhaltensmerkmale werden seit langem zur Unterscheidung von nahe verwandten, morphologisch ähnlichen oder gar nicht unterscheidbaren Arten herangezogen. Dagegen sind bisher nur wenige Fälle bekannt, bei denen hochgradig erbkoordinierte Verhaltensmuster für höhere Taxa charakteristisch sind (MAYR 1975). In der Herpetologie wurde in jüngster Zeit durch ZIMMERMANN & ZIMMERMANN (1988) eine beachtenswerte und in höchstem Maße zu konstruktiven Diskussionen anregende Arbeit vorgelegt, die die oft bestechende Aussagekraft von Verhaltensmerkmalen auch auf höherem systematischem Niveau verdeutlicht.

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.

Im ersten Teil dieser Arbeit (FRITZ 1990) wurde die systematische Aussagekraft des Werbeverhaltens innerhalb der Gattung *Trachemys* auf Artebene analysiert. Im vorliegenden zweiten Teil soll versucht werden, aufzuzeigen, daß auch auf höherem taxonomischem Niveau das komplexe Werbeverhalten der Schmuckschildkröten in weiterem Sinne, der Subtribus Nectemydina, interessante systematische Rückschlüsse zuläßt.

Krallenzittern als charakteristisches Verhaltensmerkmal der Subtribus Nectemydina

In den vergangenen Jahren wurde von verschiedenen Autoren nachgewiesen, daß die seit langem für die Rotwangen-Schmuckschildkröte (*Trachemys scripta elegans*) bekannte charakteristische Verhaltensweise des Krallenzitterns im Werbeverhalten aquatil lebender Schildkröten der Unterfamilie Emydinae weit verbreitet ist (siehe Appendix). Dieses Verhalten ist bislang — vielleicht mit Ausnahme der Langhals-Schmuckschildkröte (*Deirochelys reticularia*; vgl. KREFFT 1951) — sogar nur von Arten bekannt geworden, die nach SMITH & SMITH (1980) zur Subtribus Nectemydina gehören.

Es ist außerordentlich unwahrscheinlich, daß der äußerst komplizierte Bewegungsablauf des Krallenzitterns auf dem Verwandtschaftsniveau der Unterfamilie beziehungsweise darunter mehrmals konvergent entstanden ist.

Unter diesem Gesichtspunkt erweist sich die Verhaltensweise des Krallenzitterns als eindeutiges gemeinsames abgeleitetes Merkmal, als Synapomorphie der Subtribus Nectemydina (vielleicht inklusive *Deirochelys*), die dadurch, neben zahlreichen morphologischen Kriterien, als natürliche Verwandtschaftsgruppe zusammengeschlossen wird (Abb. 1).

KREFFT (1951) veröffentlichte bruchstückhafte Gefangenschaftsbeobachtungen zum Werbeverhalten von *Deirochelys* anhand nur eines einzigen Tieres. Das von ihm beschriebene Krallenzittern war folglich auf artfremde Schildkröten gerichtet. Das beobachtete Männchen war außerdem nicht ausgewachsen.

Deirochelys-Männchen weisen keine verlängerten Vorderkrallen auf. Würden sich KREFFTS Beobachtungen bestätigen, wäre dies außer bei *Malaclemys* (SACHSSE 1984) der einzige bekannte Fall, bei dem das Verhaltensmerkmal des Krallenzitterns ohne den auffälligen Geschlechtsdimorphismus auftritt. Bei *Malaclemys* bezeichnet SACHSSE das Krallenzittern allerdings als „nur rudimentär im Vergleich zu *Graptemys* und *Chrysemys*“ und zudem soll es nicht immer auftreten. Die Verhaltensweise des Krallenzitterns ohne den Geschlechtsdimorphismus bezüglich der Kralllänge ist also mit Sicherheit eine Ausnahmeerscheinung. Aus diesen Gründen sollten die Beobachtungen von KREFFT vorläufig zurückhaltend bewertet werden. Eine genaue Untersuchung des Werbeverhaltens von *Deirochelys* ist daher dringend erforderlich.

Die verwandtschaftliche Stellung der Langhals-Schmuckschildkröte *Deirochelys* ist noch nicht abschließend geklärt. Während aufgrund gewisser Ähnlichkeiten im Habitus und in der Morphologie LOVERIDGE & WILLIAMS (1957) und einige andere Autoren (z. B. MCDOWELL 1964) eine nahe Verwandtschaft zu *Emydoidea blandingii* als nachgewiesen betrachten, sprechen neuere osteologische, paläontologische und biochemische Befunde entschieden gegen diese Einordnung (BRAMBLE 1974, JACKSON 1978, FRAIR 1982, GAFFNEY & MEYLAN 1988, SEIDEL & ADKINS 1989). Den neueren Arbeiten zufolge scheint *Deirochelys*, wie vor LOVERIDGE & WILLIAMS angenom-

Subtribus Nectemydina

Synapomorphie: Krallenzittern von dorsal

Synapomorphie: Krallenzittern

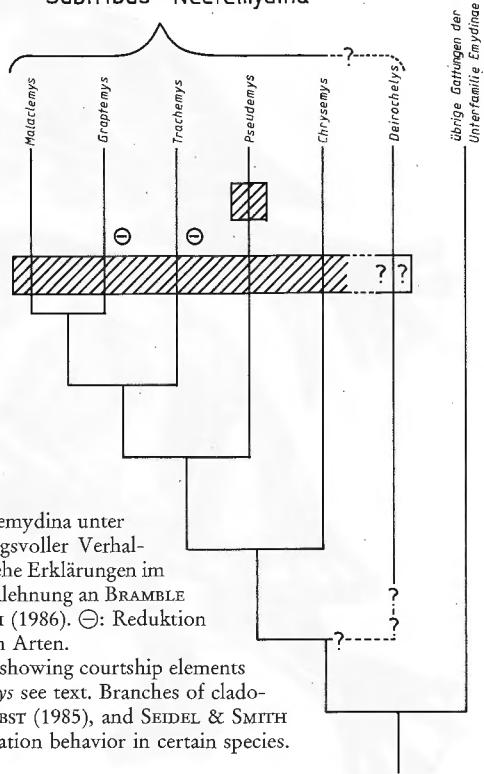


Abb. 1. Cladogramm der Subtribus Nectemydina unter Berücksichtigung systematisch bedeutungsvoller Verhaltenselemente der Balz. Für *Deirochelys* siehe Erklärungen im Text. Cladogramm-Verzweigungen in Anlehnung an BRAMBLE (1974), OBST (1985) und SEIDEL & SMITH (1986). ⊖: Reduktion (Fehlen) des Krallenzitterns bei einzelnen Arten.

Cladogram of the subtribe Nectemydina showing courtship elements of taxonomic significance. For *Deirochelys* see text. Branches of cladogram modified from BRAMBLE (1974), OBST (1985), and SEIDEL & SMITH (1986). ⊖: Reduction (lack) of claw vibration behavior in certain species.

men, näher mit der Subtribus Nectemydina verwandt zu sein, was sich auch in der für Schmuckschildkröten charakteristischen Panzer- und Weichteilzeichnung widerspiegelt. Daher stellen GAFFNEY & MEYLAN (1988) *Deirochelys* zusammen mit der Subtribus Nectemydina sensu SMITH & SMITH (1980) in eine eigene Unterfamilie Deirochelyinae.

Sollten *Deirochelys*-Männchen wirklich zitternde Krallenbewegungen in ihrem Werbeverhalten aufweisen, würde auch dies ihre nahe Verwandtschaft zur Subtribus Nectemydina nur unterstreichen.

Die Gattung *Pseudemys* hat eine eigene Variante dieses Verhaltens entwickelt

Ausschließlich in der Gattung *Pseudemys* findet sich eine modifizierte Balzposition des Männchens während des Krallenzitterns (Abb. 2). Während bei allen anderen Arten das Männchen beim Krallenzittern dem Weibchen gegenübersteht, schwimmt das Männchen bei *Pseudemys* in derselben Richtung und über dem Weibchen. Diese Balzhaltung ist somit als Synapomorphie der Gattung

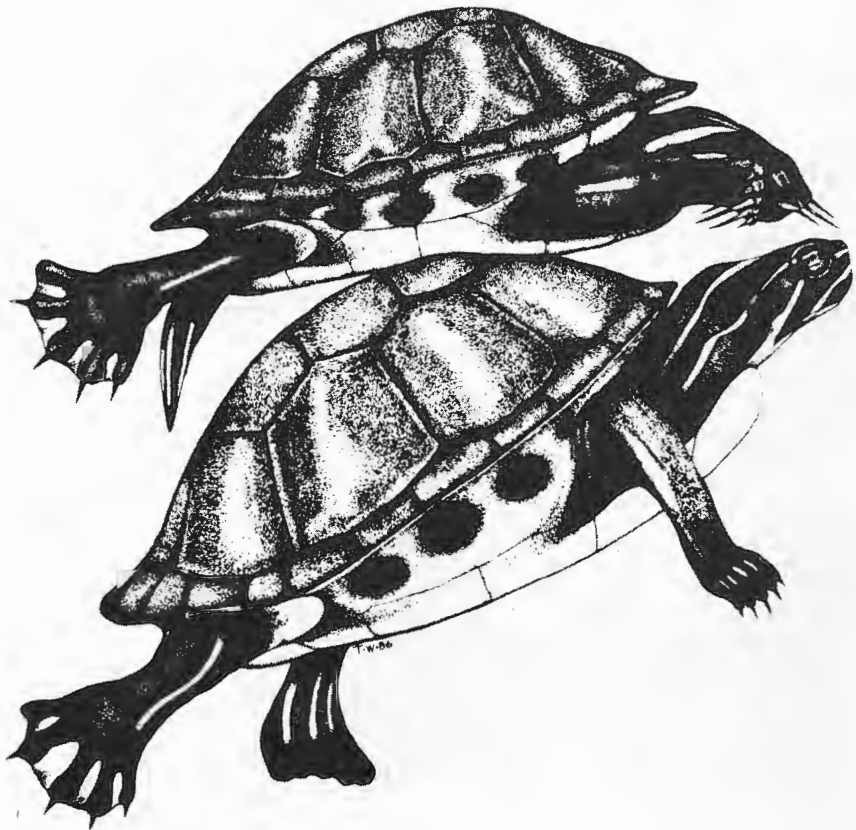


Abb. 2. *Pseudemys nelsoni* in der charakteristischen Balzposition der Gattung *Pseudemys*. — Aus KRAMER & FRITZ (1989).
Pseudemys nelsoni in the courtship position characteristic for the genus *Pseudemys*.

Pseudemys aufzufassen, die sie von allen anderen verwandten Gattungen abgrenzt (vgl. Abb. 1).

Dem deutschen Terrarianer GERHARD KREFFT (1950) gebührt nicht nur das besondere Verdienst, als erster auf die systematische Bedeutung des Werbeverhaltens oberhalb des Art-niveaus der heute den Schmuckschildkröten-Gattungen *Chrysemys*, *Pseudemys* und *Trachemys* zugeordneten Taxa hingewiesen zu haben, sondern auch schon ganz richtig eingeschätzt zu haben, daß die Balzhaltung von *Pseudemys* eine „Weiterentwicklung“ des ursprünglicheren und stammesgeschichtlich älteren Werbeverhaltens von *Chrysemys picta* und *Trachemys scripta* sei, „die dem *floridana*-Rassenkreis [heute *Pseudemys concinna*, *P. floridana* und *P. texana*, also einem Teil der heutigen Gattung *Pseudemys* *sensu stricto*] eigentümlich zu sein scheint“.

Sind nickende Kopfbewegungen im Werberitual vieler Schildkrötenarten systematisch relevant oberhalb des Artniveaus?

Hinsichtlich der systematischen Verwertbarkeit treffen auf Verhaltensmerkmale die selben Schwierigkeiten zu wie auf morphologische Kriterien. Dies bedeutet ein Anwachsen der Gefahr, konvergent entwickelte Merkmale für homolog einzuschätzen und somit zu falschen Schlußfolgerungen zu kommen, je weiter verwandtschaftlich entfernt die betrachteten Taxa sind.

Bei hochgradig erbkoordinierten Verhaltensmerkmalen mit komplexen, gleichartigen Bewegungsabläufen ist es folglich auf niedrigerem systematischem Niveau sehr wahrscheinlich, daß wir homologe Merkmale vor uns haben. Eine Verallgemeinerung zu höheren systematischen Ebenen ist dagegen nur mit großen Vorbehalten angebracht.

Nickende Kopfbewegungen als wichtiger Teil des Balzverhaltens sind bei fast allen Gruppen der Ordnung Testudines bekannt (s. Appendix und Carpenter & Ferguson 1977); im ersten Teil dieser Arbeit (Fritz 1990) wurden sie erstmals auch für eine Art der Gattung *Trachemys* beschrieben. Sie sind für die *Nectemydina* also mit Sicherheit plesiomorph und damit für ihre Systematik untauglich. Da sie darüber hinaus auch bei den Squamaten verbreitet sind (Carpenter & Ferguson 1977), könnten sie sogar altes gemeinsames Erbe mehrerer Reptilien-Gruppen und damit auch für die Schildkröten insgesamt plesiomorph sein.

Das Balzverhalten innerhalb der Subtribus *Nectemydina* weist vielfältige Variationen der selben Grundtypen auf

Zwar erlaubt uns die Verhaltensweise des Kopfnickens im Balzverhalten mancher Schmuckschildkröten keine direkten Rückschlüsse auf die Verwandtschaft zu anderen Arten, jedoch ermöglicht es innerhalb der Subtribus *Nectemydina* interessante Aussagen zur Evolution des Balzverhaltens der verschiedenen Gattungen:

Im Balzverhalten der Arten der Gattungen *Graptemys* und *Malaclemys* finden sich das charakteristische Krallenzittern in Kombination mit nickenden Kopfbewegungen, sowie Kopfnicken oder Krallenzittern jeweils allein (siehe Appendix). *Graptemys* und *Malaclemys* bilden zusammen wahrscheinlich die Schwestergruppe zu *Trachemys* (SEIDEL & SMITH 1986, vgl. auch Abb. 1). Daher kann davon ausgegangen werden, daß die nickenden Kopfbewegungen von *Graptemys*, *Malaclemys* und *Trachemys ornata* mit hoher Wahrscheinlichkeit homologe Erscheinungen sind.

Als pleistozänes Radiationszentrum der Gattung *Trachemys* werden die südöstlichen USA angesehen (BARBOUR & CARR 1940, AUFFENBERG & MILSTEAD 1965, SEIDEL 1988), die wahrscheinlich mit dem pleistozänen Radiationszentrum der gesamten Subtribus *Nectemydina* gleichzusetzen sind. Die sich in diesem Gebiet großflächig überschneidende heutige Verbreitung der verschiedenen Gattungen der Subtribus *Nectemydina* und von *Deirochelys* (vgl. Verbreitungskarten in CONANT 1975 und Abb. 3) und die große Übereinstimmung in den einzelnen Verhaltenselementen des Balzverhaltens dieser Gattungen lassen zum einen auf ein ursprüngliches gemeinsames Verhaltensmuster dieser nahe verwandten Taxa

schließen und zum anderen auf eine artspezifische Differenzierung (character displacement) der Balzverhaltensweisen während der Artbildung. Gerade im Radiationszentrum der Gattung *Trachemys*, dem Gebiet mit der heute größten Artendichte mit insgesamt circa 20 sympatrischen und parapatrischen, nahe verwandten Arten aus fünf Gattungen (ohne *Deirochelys*), finden wir die größte Mannigfaltigkeit an verschiedenen Balzverhaltensweisen (Abb. 3). Bei derartig

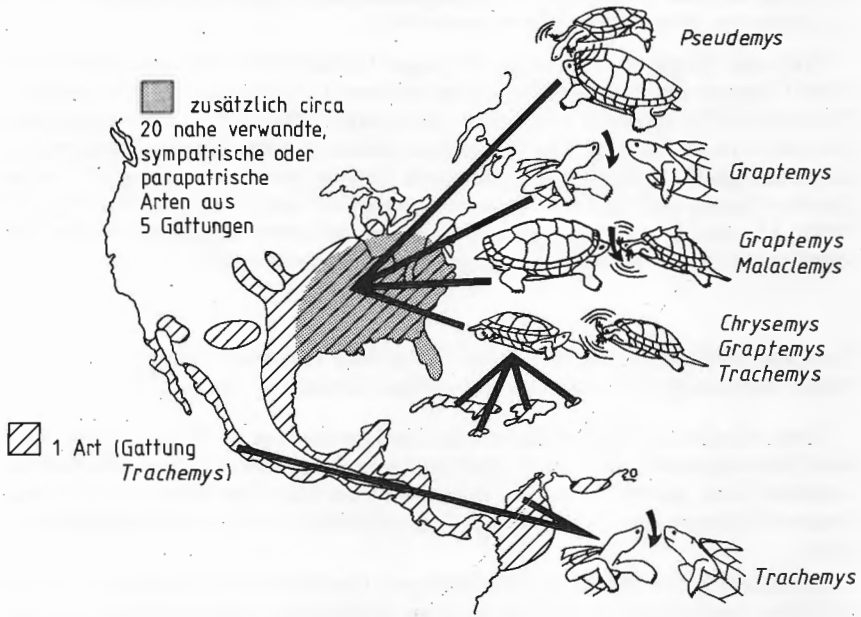


Abb. 3. Mannigfaltigkeit der Balzverhaltensweisen innerhalb der Subtribe Nectemydina in Abhängigkeit von der Zahl sympatrischer Arten. In den südöstlichen USA, dem Gebiet mit der größten Artenvielfalt, sind durch character displacements viele verschiedene Varianten ein- und desselben Grundtyps des Balzverhaltens entstanden. Ähnlich dürften sich die (mindestens) zwei Varianten des Balzverhaltens der parapatrischen *Trachemys*-Arten entwickelt haben.

Diversity of courtship patterns of the subtribe Nectemydina corresponding to the number of sympatric species. The region with the highest species diversity are the southeastern USA. By character displacement several variants of the same primary courtship pattern developed in this area. Similarly the (at least) two courtship modes of the parapatric *Trachemys* species may have evolved.

vielen, sehr nahe verwandten Arten sind hoch effektive Isolationsmechanismen nötig, um die genetische Eigenständigkeit und Diversität der verschiedenen Taxa aufrechtzuerhalten. Den Balzbewegungen kommt dabei sicherlich eine ganz entscheidende Bedeutung als Isolationsmechanismus zu.

Das ancestrale Balzverhalten der Subtribus Nectemydina muß beide Verhaltenselemente, Kopfnicken und Krallenzittern, enthalten haben

Die weite Verbreitung sowohl nickender Kopfbewegungen als auch des Krallenzitterns im Balzverhalten dieser Arten (siehe Appendix) legt nahe, daß das ursprüngliche Werbeverhalten beide Elemente enthielt. Bis heute ist ein Balzverhalten mit beiden auffälligen Verhaltensweisen bei *Malaclemys* und einigen *Graptemys*-Arten überliefert (vgl. Appendix). Bei einem Teil der *Graptemys*-Arten und den sympatrischen *Chrysemys*-, *Pseudemys*- und *Trachemys*-Arten sowie den westindischen *Trachemys* tritt heute nur noch das Krallenzittern auf, während bei der para- beziehungsweise allopatrischen *T. ornata* und bei *G. geographica*, *pulchra* und *versa* nur die nickenden Kopfbewegungen erhalten geblieben sind.

Wie ist die Information über die Artzugehörigkeit des werbenden Männchens im Balzverhalten verschlüsselt?

Diese beiden für die Subtribus Nectemydina ancestralen Grundmuster, Kopfnicken und Krallenzittern, ermöglichen allein und in Kombination schon drei verschiedene Verhaltensweisen, die für das Weibchen Signalwirkung über die Artzugehörigkeit des werbenden Männchens haben können.

Eine dieser drei Varianten kommt bei jeder Art der Subtribus Nectemydina vor (siehe Appendix). Bei den para- beziehungsweise allopatrischen *T. scripta* und *T. ornata* sind ebenso wie bei einigen sympatrischen Artenpaaren im Sinne eines character displacements zwei verschiedene Verhaltensmuster verwirklicht.

Zusätzlich zu den Verhaltens-Grundmustern scheint eine bislang noch kaum verstandene und viel zu wenig untersuchte Vielfalt an spezies-spezifischen Verhaltensvarianten aufzutreten, die zudem kombiniert sein können. Dadurch wird das theoretisch mögliche Variationsspektrum noch gesteigert. Im folgenden sind kurz diese zusätzlichen, möglicherweise als Isolationsmechanismen funktionierenden Unterschiede zwischen dem Balzverhalten verschiedener Taxa aufgelistet:

- verschiedene Balzhaltungen: dorsal-gleichgerichtete Position (Gattung *Pseudemys*: JACKSON & DAVIS 1972b, WHITE & CURTSINGER 1986, KRAMER & FRITZ 1989, FRITZ 1989) versus frontale Position beim Krallenzittern (alle anderen Gattungen der Subtribus Nectemydina: siehe Appendix für Zitate).
- artspezifische Unterschiede in der Dauer des Krallenzitterns (nachgewiesen für *Trachemys scripta elegans* und *Pseudemys concinna*: JACKSON & DAVIS 1972a, b).
- artspezifische Unterschiede in den Zitterfrequenzen der Krallen (nachgewiesen für *Chrysemys picta*: ERNST 1971 und *Pseudemys nelsoni*: KRAMER & FRITZ 1989).
- artspezifische Unterschiede in der Wiederholungshäufigkeit des Krallenzitterns (nachgewiesen für *Graptemys pseudogeographica* und *G. ouachitensis*: VOGT 1978).

ERNST (1971) berichtet zudem für *Chrysemys picta*, daß das paarungsbereite Weibchen das Krallenzittern des Männchens mit einem gleichartigen Verhalten, jedoch mit langsamerer Zitterfrequenz, beantwortet, worauf die Paarung erfolgt. Möglicherweise kommt diesem aktiven Verhalten des Weibchens von *C. picta* ebenfalls eine entscheidende Aufgabe bei der Partnerwahl zu, da eine aktive Beteiligung des Weibchens am Werbeverhalten höchstwahrscheinlich einzigartig innerhalb der Subtribus Nectemydina ist. Allerdings konnte ich während zweijähriger Beobachtungen an zwei Männchen und einem Weibchen von *C. picta bellii* niemals zitternde Krallenbewegungen des Weibchens als Antwort auf die Balz eines Männchens beobachten. Dagegen ist bekannt, daß Schmuckschildkröten-Weibchen in anderen Situationen als im Werbeverhalten manchmal der männlichen Balz gleichende Verhaltensweisen zeigen können (vgl. z. B. KRAMER & FRITZ 1989, FRITZ 1990). Daher erscheint mir eine Absicherung der vielleicht falsch interpretierten Beobachtungen von ERNST wünschenswert.

Insgesamt sind weiterführende Untersuchungen dringend erforderlich, gerade um die als Isolationsmechanismen wirkenden „Signalmerkmale“ des Balzverhaltens von Schildkröten zu erfassen.

Danksagung

Mein Dank gilt folgenden Damen und Herren, die das Zustandekommen dieser Arbeit ermöglicht haben: Herrn Professor Dr. H. RAHMANN (Institut für Zoologie, Universität Hohenheim) für seine fortwährende Unterstützung und Förderung meiner Interessen und besonders für die Möglichkeit, am Zoologischen Institut der Universität Stuttgart-Hohenheim an der Biologie von Schildkröten zu arbeiten, Frau Dr. E. ZIMMERMANN (Konstanz) für wertvolle technische Hinweise, Herrn M. REIMANN (Braunweiler) für die Überlassung von einigen Kinnfleck-Schmuckschildkröten zu Beobachtungszwecken, Herrn Peter GROßMANN (Berlin) für einige mexikanische Schmuckschildkröten, den Herren Prof. Dr. H. M. SMITH (Department of Environmental, Population and Organismic Biology, University of Boulder, Colorado), Prof. Dr. D. CHISZAR (Department of Psychology, University of Boulder, Colorado), Dr. W. KÄSTLE (München) und Dipl.-Biol. F. J. OBST (Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden) für ihre hilfreichen Anmerkungen und Anregungen zu einem Manuskript dieser Arbeit, Herrn Dr. A. SCHLÜTER (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) und seinem Vorgänger, Herrn Dr. H. WERMUTH, für den Zugang zur Bibliothek des Naturkunde-Museums, die Unterstützung bei der Literatursuche und hilfreiche Ratschläge, den Herren H.-J. RUMMLER und T. WISCHUF für die Mitarbeit bei der Pflege der am Zoologischen Institut Hohenheim gehaltenen Schildkröten und ganz besonders meinen Eltern und meiner Frau META, die zum einen ihr Leben nicht nur mit mir, sondern auch zahlreichen vierbeinigen, gepanzerten und ungepanzerten Hausgenossen teilen, und die zum anderen die Pflege der Tiere während meiner Studienreisen übernommen haben. META BOLLINGER-FRITZ hat zudem bei der Auswertung der Verhaltensaufzeichnungen von Kinnfleck-Schmuckschildkröten assistiert.

Zusammenfassung

Anhand einer Literatur-Übersicht und eigener Daten wird das Balzverhalten der Schmuckschildkröten der Gattungen *Chrysemys*, *Graptemys*, *Malaclemys*, *Pseudemys*, *Trachemys*, (= Subtribus Nectemydina) und von *Deirochelys* hinsichtlich seiner systematischen Aussagekraft

oberhalb des Artniveaus analysiert. Diese Ergebnisse werden in einen zoogeographisch-evolutiven Kontext gestellt. Nickende Kopfbewegungen sind im Balzverhalten von Schildkröten weit verbreitet und somit ein plesiomorphes Merkmal. Die Verhaltensweise des Krallenzitterns ist eine Synapomorphie der Subtribus Nectemydina. Das Krallenzittern von dorsal ist eine Synapomorphie der Gattung *Pseudemys*. Die verschiedenen Balzverhaltensweisen der Arten der Subtribus Nectemydina sind aus einem ancestralen Grundtyp entstanden, der Kopfnicken plus hochfrequentes Krallenzittern beinhaltet: Im Sinne eines character displacements sind vielfältige Variationen dieses Grundtyps entstanden, die heute ihre größte Diversität in dem Gebiet mit der größten Artendichte, den südöstlichen USA, erreichen.

Weitere wahrscheinlich als Isolationsmechanismen zwischen verschiedenen Arten fungierende, bislang kaum untersuchte Unterschiede im Balzverhalten werden herausgearbeitet.

Schriften

- AUFFENBERG, W. & W. W. MILSTEAD (1965): Reptiles in the quaternary of North America. — In: WRIGHT, H. E. & D. G. FREY (eds.): *The Quaternary of the United States*. — Lincoln (Princeton Univ. Press), 557-568.
- BARBOUR, T. & A. F. CARR (1940): Antillean terrapins. — *Mem. Mus. comp. Zool.*, Cambridge, **54**: 379-417, Taf. 1-9.
- BELS, V. (1983): Analyse de la Parade de *Pelomedusa subrufa* (LACÉPÈDE). — *Amphibia-Reptilia*, Leiden, **4**: 297-309.
- BRAMBLE, D. (1974): Emydid shell kinesis: Biomechanics and evolution. — *Copeia*, Washington, 1974: 707-727.
- 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.
- CONANT, R. (1975): *A Field Guide to Reptiles and Amphibians of Eastern and Central North America*. — 2. Aufl., Boston (Houghton Mifflin Comp.), 429 S.
- DUDA, P. L. & V. K. GUPTA (1981): Courtship and mating behaviour in the Indian soft shell turtle, *Lissemys punctata punctata*. — *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)*, New Dehli, **90**: 453-461.
- ERNST, C. H. (1971): Observations of the painted turtle, *Chrysemys picta*. — *J. Herpetol.*, Houston, **5**(3/4): 216-220.
- ERNST, C. H. & R. W. BARBOUR (1989): *Turtles of the World*. — Washington (Smithsonian Inst. Press), 313 S.
- FRAIR, W. (1982): Serological studies of *Emys*, *Emydoidea* and some other testudinid turtles. — *Copeia*, Washington, 1982(4): 976-978.
- FRITZ, U. (1989): Beitrag zur Kenntnis der Texas-Schmuckschildkröte (*Pseudemys texana* BAUR, 1893), (Reptilia, Testudines, Emydidae). — *Sauria*, Berlin, **11**(1): 9-14.
- (1990): Balzverhalten und Systematik in der Subtribus Nectemydina, 1. Die Gattung *Trachemys*, besonders *Trachemys scripta callirostris* (GRAY, 1855). — *Salamandra*, Bonn, **26**(4): 221-245.
- FRITZ, U. & D. JAUCH (1989): Haltung, Balzverhalten und Nachzucht von Parkers Schlängenschildkröte, *Chelodina parkeri* (Testudines: Chelidae). — *Salamandra*, Bonn, **25**(1): 1-13.
- GAFFNEY, E. S. & P. A. MEYLAN (1988): A phylogeny of turtles. In: BENTON, M. J. (ed.): *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, Vol. I. — Oxford (Clarendon Press), 157-219.

- HIDALGO, H. (1982): Courtship and mating behavior in *Rhinoclemmys pulcherrima incisa* (Testudines: Emydidae). — Transact. Kansas Acad. Sci., Lawrence, **85**: 82-95.
- JACKSON, C. G. & J. D. DAVIS (1972 a): A quantitative analysis of the courtship display behavior of the red-eared turtle, *Chrysemys scripta elegans* (WIED). — Herpetologica, Lawrence, **28**: 58-64.
- (1972 b): Courtship display behavior of *Chrysemys concinna suwanniensis*. — Copeia, Washington, 1972: 385-387.
- JACKSON, D. R. (1978): Evolution and fossil record of the chicken turtle *Deirochelys*, with a re-evaluation of the genus. — Tulane Stud. Zool. Bot., New Orleans, **20**: 35-55.
- KIRSCHKE, W. (1971): Zur Pflege und Zucht der Steppenschildkröte, *Testudo horsfieldii* GRAY. — Aquar-Terrar., Berlin, **18**: 84-86, 118-120, 158-160, 198-200.
- KRAMER, M. & U. FRITZ (1989): Courtship of the turtle, *Pseudemys nelsoni*. — J. Herpetol., Houston, **23**(1): 84-86.
- KREFFT, G. (1950): Das geschlechtliche Verhalten männlicher Schmuckschildkröten und seine Bedeutung für die Taxonomie. — Bl. Terrarienk., Winnenden, **55**: 309-313.
- (1951): *Deirochelys reticularia* (LATREILLE), eine wenig bekannte Schmuckschildkröte der USA. — Aquar.- u. Terrar.-Z., Stuttgart, **4**(6): 157-160.
- LEHMANN, H. (1988): Beobachtungen bei einer ersten Nachzucht von *Platemys spixii* (DUMÉRIL & BIBRON, 1835), (Testudines: Chelidae). — Salamandra, Bonn, **24**(1): 1-6.
- LOVERIDGE, A. & WILLIAMS, E. E. (1957): Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. — Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge, Mass., **115**(6): 160-558.
- MAYR, E. (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.
- MCKEOWN, S., J. O. JUVIK & D. E. MEIER (1982): Observations on the reproductive biology of the land tortoises *Geochelone emys* and *Geochelone yniphora* in the Honolulu Zoo. — Zoo Biol., New York, **1**: 223-235.
- MURPHY, J. B. & W. E. LAMOREAUX (1978): Mating behavior in three Australian chelid turtles (Testudines: Pleurodira: Chelidae). — Herpetologica, Lawrence, **34**: 398-405.
- OBST, F. J. (1985): Schmuckschildkröten. Die Gattung *Chrysemys*. — Wittenberg Lutherstadt (Ziensen, Neue Brehm Bücherei 549), 2. Aufl., 127 S.
- RÖDEL, M.-O. (1985): Zum Verhalten von *Sacalia bealei* (GRAY), (Testudines, Emydidae). — Salamandra, Bonn, **21**: 123-131.
- SACHSSE, W. (1984): Long term studies of the reproduction of *Malaclemys terrapin centrata*. — Acta Zool. Pathol. Antwerp., 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. & M. D. ADKINS (1989): Variation in turtle myoglobins (subfamily Emydinae: Testudines) examined by isoelectric focusing. — Comp. Biochem. Physiol., London, **94B**(3): 569-571.
- SEIDEL, M. E. & H. M. SMITH (1986): *Chrysemys*, *Pseudemys*, *Trachemys* (Testudines: Emydidae): Did Agassiz have it right? — Herpetologica, Lawrence, **42**: 242-248.
- SHEALEY, R. M. (1976): The natural history of the Alabama map turtle, *Graptemys pulchra* BAUR, in Alabama. — Bull. Florida St. Mus., Biol. Sci., Gainesville, **21**: 47-111.
- 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.

- 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.
- WHITE, C. P. & W. R. CURTSINGER (1986): Designed for survival. Freshwater turtles. — Nat. Geogr., Washington, **169** (1): 40-59.
- ZIMMERMANN, H. & E. ZIMMERMANN (1988): Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae). — Salamandra, Bonn, **24**(2/3): 125-160.

Eingangsdatum: 30. Dezember 1989

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

APPENDIX

Schildkrötentaxa mit ritualisiertem Kopfnicken
und/oder Krallenzittern als Verhaltenselement der Balz.

Von CARPENTER & FERGUSON (1977) aufgeführte Taxa sind als Quelle mit (*) bezeichnet. Für die Originalzitate siehe CARPENTER & FERGUSON.

Art	Verhaltensmuster		Quelle
	Krallenzittern	Kopfnicken	
<u>Unterordnung Cryptodira</u> (Halsbergerschildkröten):			
Kinosternidae (Schlammschildkröten):			
<i>Kinosternon bauri</i>	-	+	(*)
Emydidae (Echte Sumpfschildkröten): Emydinae (Euroamerikanische Sumpfschildkröten):			
<i>Chrysemys picta</i>	+	-	(*)
<i>Deirochelys reticularia</i>	+?	-	KREFFT (1951)
<i>Emys orbicularis</i>	-	+	eigene unpubl. Daten
<i>Graptemys barbouri</i>	+	-	(*)
<i>G. flavimaculata</i>	+	-	VOGT (1978)
<i>G. nigrinoda</i>	+	+	VOGT (1978)
<i>G. geographica</i>	-	+	VOGT (1978, 1980)
<i>G. o. ouachitensis</i>	+	-	VOGT (1978, 1980)
<i>G. o. sabinensis</i>	+	-	VOGT (1978, 1980)
<i>G. p. pseudogeographica</i>	+	+	VOGT (1978, 1980)
<i>G. p. kohni</i>	+	+	VOGT (1978, 1980)
<i>G. pulchra</i>	-	+	SHEALEY (1976)
<i>G. versa</i>	-	+	eigene unpubl. Daten
<i>Malaclemys terrapin centrata</i>	+	+	SACHSSE (1984)
<i>Pseudemys concinna</i>	+	-	(*)
<i>P. floridana</i>	+	-	WHITE & CURTSINGER (1986); eigene unpubl. Daten

Art	Verhaltensmuster		Quelle
	Krallenzittern	Kopfnicken	
<i>P. nelsoni</i>	+	-	KRAMER & FRITZ (1989)
<i>P. texana</i>	+	-	FRITZ (1989)
<i>Trachemys s. scripta</i>	+	-	eigene unpubl. Daten
<i>T. s. troostii</i>	+	-	eigene unpubl. Daten
<i>T. s. elegans</i>	+	-	(*)
<i>T. ornata ornata</i>	-	+	FRITZ (1990)
<i>T. o. callirostris</i>	-	+	FRITZ (1990)
<i>T. decorata</i>	+	-	SEIDEL (1988)
<i>T. decussata</i>	+	-	SEIDEL (1988)
<i>T. stejnegeri</i>	+	-	SEIDEL (1988)
<i>T. terrapen</i>	+	-	SEIDEL (1988)
Batagurinae (Euroasia-tische Sumpfschildkröten):			
<i>Rhinoclemmys funerea</i>	-	+	(*)
<i>R. pulcherrima incisa</i>	-	+	HIDALGO (1982)
<i>R. rubida</i>	-	+	ERNST & BARBOUR (1989)
<i>Sacalia bealei</i>	-	+	RÖDEL (1985)
Testudinidae (Landschildkröten):			
<i>Agrionemys horsfieldii</i>	-	+	KIRSCHE (1971)
<i>Geochelone carbonaria</i>	-	+	(*)
<i>G. denticulata</i>	-	+	(*)
<i>G. elephantopus</i>	-	+	(*)
<i>Gopherus flavomarginatus</i>	-	+	(*)
<i>G. polyphemus</i>	-	+	(*)
<i>Indotestudo forstenii</i>	-	+	(*)
<i>Manouria emys</i>	-	+	McKEOWN et al. (1982)
<i>Testudo graeca</i>	-	+	(*)
<i>Xerobates agassizii</i>	-	+	(*)
<i>X. berlandieri</i>	-	+	(*)
Trionychidae (Weichschildkröten):			
<i>Lissemys punctata andersoni</i>	-	+	DUDA & GUPTA (1981)

Art	Verhaltensmuster		Quelle
	Krallenzittern	Kopfnicken	
<u>Unterordnung Pleurodira</u> <u>(Halswenderschildkröten):</u>			
<u>Pelomedusidae</u> <u>(Pelomedusenschildkröten):</u>			
<i>Pelomedusa subrufa</i>	-	+	BELS (1983)
<u>Chelidae (Schlangenhals-</u> <u>schildkröten):</u>			
<i>Acanthochelys spixii</i>	-	+	LEHMANN (1988)
<i>Chelodina expansa</i>	-	+	eigene un- publ. Daten
<i>C. parkeri</i>	-	+	FRITZ & JAUCH (1989)
<i>Emydura albertisii</i>	-	+	eigene un- publ. Daten
<i>E. macquarrii</i>	-	+	MURPHY & LAMOREAUX (1978)
<i>Eseya latisternum</i>	-	+	MURPHY & LAMOREAUX (1978)
<i>Phrynops hilarii</i>	-	+	eigene un- publ. Daten