

# Zur Ökologie und Ethologie von *Agama agama* (LINNAEUS, 1758) in Lambaréné, Gabun

DIETER GRAMENTZ

## Abstract

*On the ecology and ethology of Agama agama (LINNAEUS, 1758) in Gabon.*

The ratio of male to female rainbow lizards on trees in Lambaréné is 1 : 2. The average perching height on trees was 103.9 cm in males and 98.8 cm in females. There are no statistically significant sexual differences in trunk diameter, height above ground of perching sites, and height above vegetation. Males do not only eat insects but also *Hemidactylus brookii*. Reproduction was observed during the months of March and April. The average body temperature of males and females was 35.4 °C and 32.9 °C. The defensive behaviour consists of the components flight, shaking the body sideways, gaping, urination or defaecation, biting, and inactivity with sudden flight. Juveniles have a smaller repertoire of defensive behaviours. In Lambaréné, males are facing the same direction during territorial fights and are not oriented in opposite directions. Tail injury occurred in 44.4 % of all adult rainbow lizards. The tail-injury rate of males was higher (58.3%) than that of females (37.5 %).

Key words: Agamidae: *Agama agama*; body size; tree habitat; food; reproductive period; body temperature; habitat temperature; defensive behaviour; injuries; territorial behaviour.

## Zusammenfassung

Das Verhältnis männlicher zu weiblichen Siedleragamen an Bäumen liegt in Lambaréné bei 1 : 2. Die durchschnittliche Sitzhöhe am Baumstamm beträgt bei den Männchen 103,9 cm und bei den Weibchen 98,8 cm.

Stammdurchmesser in Sitzhöhe, Sitzhöhe über dem Boden und Sitzhöhe über der nächsten Bodenvegetation sind zwischen Weibchen und Männchen nicht statistisch signifikant verschieden. Die Männchen fressen nicht nur Insekten, sondern auch *Hemidactylus brookii*. Die Fortpflanzung wurde in den Monaten März und April beobachtet. Die durchschnittliche Körpertemperatur der Männchen betrug 35,4 °C und die der Weibchen 32,9 °C. Das Defensivverhalten umfaßt die Komponenten Flucht, seitliches Körperschleudern, Sperren, Kot- oder Urinabgabe, Beißen und Inaktivität mit plötzlicher Flucht, wobei die Jungtiere ein weniger umfangreiches Defensivverhaltensrepertoire besitzen als die adulten Echsen. Während territorialer Kämpfe nehmen die Männchen in Lambaréné keine entgegengesetzte parallele Körperorientierung ein, sondern sind in die gleiche Richtung orientiert. Eine Schwanzverletzung wurde bei 44,4 % der adulten Siedleragamen gefunden, wobei die Verletzungsrate bei den Männchen mit 58,3 % höher lag als bei den Weibchen mit 37,5 %.

Schlagwörter: Agamidae: *Agama agama*; Körpergröße; Baumhabitat; Nahrung; Fortpflanzungsperiode; Körpertemperatur; Habitatterperatur; Defensivverhalten; Verletzungen; Territorialverhalten.

## 1 Einleitung

*Agama agama* hat ein sehr großes Verbreitungsgebiet im tropischen Afrika. Es erstreckt sich vom Senegal in West-Afrika nordostwärts bis Ägypten und Sudan, südostwärts bis Tansania und südwestwärts bis Angola. Das Areal von *Agama agama agama*, von der die folgende Untersuchung handelt, erstreckt sich nach WERMUTH (1967) über das mittlere Afrika und zwar von der Elfenbeinküste und Nigeria ostwärts bis zum südlichen Sudan und Uganda und südwärts bis Angola.

Die Art ist in der Wahl ihres Biotops sehr flexibel. Sie findet sich in ariden Wüstengebieten, über Trockensavanne bis in Feuchtgebiete, wie Feuchtsavanne, Mangrovenbereiche, Meeresstrände und Regenwaldgebiete, und nicht zuletzt lebt sie in vom Menschen bewohnten Regionen.

*A. agama* ist eine äußerst gut und schnell kletternde Art. Je nach Vegetationskonfiguration und Habitatstruktur ist sie eher saxikol oder arborikol. An exponierten Stellen auf Felsen oder Bäumen verbringen beide Geschlechter die meiste Zeit des Tages mit atmosphärischem Sonnen. Am Boden hält sich *A. agama* meist nur kurz zur Überbrückung geringer Distanzen, zur Überwältigung von Beute und zur Nahrungsaufnahme sowie zur Paarung auf. Die längste Zeit am Boden wird jedoch bei Territorialkämpfen verbracht.

Trotz des riesigen Verbreitungsgebiets der Art liegen ökologische Untersuchungen und Verhaltensbeobachtungen fast nur aus Nigeria vor (e.g. HARRIS 1964, EKUNDAYO & OTUSANYA 1969, HALSTEAD 1970, BEIER 1974, INOUÉ & INOUÉ 1977, GUPTA 1982, SODEINDE 1992). Ausnahmen bilden zum Beispiel MARSHALL & HOOK (1960) aus Kenya und CHAPMAN & CHAPMAN (1964) aus Ghana.

## 2 Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden von Januar-Mai 1996 und Februar-April 1997 hauptsächlich während der kleinen Trockenzeit durchgeführt. Insgesamt wurden 48 Individuen in Lambaréné und nächster Umgebung der Stadt gefangen und vermessen. Die Körper- und Schwanzabmessungen wurden bis auf 1 mm genau gemessen. Die Masse wurde bis auf das volle Gramm gemessen.

Bei 21 Siedleragamen wurde die Körpertemperatur zusammen mit der Luftumgebungstemperatur mit einem digitalen Temperaturmeßgerät der Fa. Greisinger GTH 1200 auf 0,1 °C genau am Fundort gemessen. Nach dem Fang der Echsen wurde zuerst die Körpertemperatur durch die Kloake gemessen. Der Thermofühler wurde dazu 2,0 cm weit in die Kloake eingeführt. Zwischen Fang und Messung lagen nicht mehr als 20 s. Anschließend wurde die Lufttemperatur am Fundort etwa 1 cm vom Baumstamm entfernt gemessen. Diese Messung war nach weniger als einer Minute nach dem Fang abgeschlossen. Von weiteren 77 Siedleragamen wurde die Luftumgebungstemperatur am Fundort gemessen.

Die Siedleragamen wurden vor der Auswahl zum Fang mehrere Minuten lang beobachtet. Es wurden nur Echsen gefangen, die mindestens 5 min bewegungslos an derselben Stelle am Baumstamm saßen. So sollte sichergestellt werden, daß die Echsen einen Daueraufenthalt an einer bestimmten Stelle gewählt hatten und es sich bei der Beobachtung nicht um die Durchquerung einer Überbrückungsstrecke handelt.

Die Echsen wurden mit der Hand von der Stammrückseite her direkt von ihrem Sitzfleck gefangen. So wurde eine Flucht vollständig vermieden, die, so kurz sie auch gewesen wäre, die Körpertemperatur hätte beeinflussen können. Die Echsen wurden nach der Vermessung am selben Tag am Fangort wieder freigelassen.

Folgende weitere Messungen zur Ökologie und zum Verhalten wurden durchgeführt: Sitzhöhe über dem Boden, Höhe über der am Stamm befindlichen Bodenvegetation (Bezugspunkt war bei beiden Messungen der Kopf der Agamen), Körperorientierung vor der Flucht und die Fluchtrichtung.

Alle Regressionsanalysen sind Berechnungen nach dem Model 2 und zwar die Version „reduced major axis regression“ (vgl. FOWLER & COHEN 1995). Der Vergleich der Durchschnittswerte wurden mit dem t-Test berechnet, bei über 30 Beobachtungen

mit dem z-Test und die Korrelation der Daten mit dem Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten, der auch auf statistische Signifikanz geprüft wurde.

### 3 Ergebnisse und Diskussion

#### 3.1 Populationszusammensetzung

Abbildung 1 zeigt die Populationsstruktur im Baumhabitat in Lambaréné. Während Weibchen bis zu ihrer Maximalgröße in allen Größenklassen vertreten waren, fehlen Männchen bis zu einer Kopf-Rumpf-Länge (KRL) von 10,1 cm. An jedem Baumstamm kommt nur ein dominantes Männchen vor – HARRIS (1964) bezeichnet es als cock lizard. Offensichtlich sind kleinere Männchen nicht in der Lage, Baumterritorien zu erobern. Zum Territorium eines dominanten Männchens kann zwar auch nur ein Baum gehören, aber auch bis zu vier Bäume, zwischen denen es wechselt. Auf 12 dominante Männchen kamen 24 Weibchen (Verhältnis 1 : 2) und 12 Jungtiere.

Das kleinste Individuum in Lambaréné hatte eine KRL von 3,1 cm, das größte Männchen 12,6 cm und das größte Weibchen 10,4 cm. Den längsten Schwanz mit 20,5 cm hatte ein Männchen von 11,9 cm KRL, das mit 32,4 cm auch das insgesamt größte untersuchte Individuum war. HARRIS (1964) gibt eine KRL für sein größtes Männchen in Ibadan, Nigeria, mit 14,6 cm und für sein größtes Weibchen mit 11,6 cm an. Damit übertraf das größte untersuchte Männchen in Ibadan das größte untersuchte Männchen in Lambaréné um 2 cm. Das größte Weibchen in Ibadan übertraf das größte Weibchen in Lambaréné um 1,2 cm.

Die adulten Männchen hatten eine durchschnittliche KRL von 11,4 cm ( $s = 0,78$ ;  $n = 12$ ), und die der adulten Weibchen betrug 8,5 cm ( $s = 1,38$ ;  $n = 23$ ). Auch in den Durchschnittswerten übertreffen die Angaben von HARRIS (1964) aus Ibadan mit 12,8 cm KRL ( $n = 50$ ) bei den Männchen und 9,7 cm bei den Weibchen die in

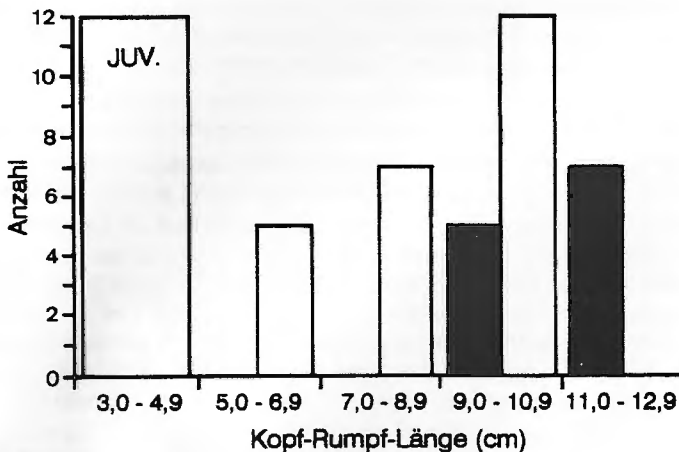


Abb. 1. Populationsstruktur von *Agama agama* im Baumhabitat in Lambaréné, Gabun; JUV: Juvenile, ■: Männchen, □: Weibchen.

Population structure of *Agama agama* in a tree habitat in Lambaréné, Gabon; JUV: juveniles, ■: males, □: females.

Lambaréné gemessenen Siedleragamen um 1,4 cm bei den Männchen und 1,2 cm bei den Weibchen.

Bis auf die beiden kleinsten Jungtiere, die Kopf-Rumpf-Längen von 3,1 cm und 3,3 cm besaßen und ein KRL/Schwanzlänge (SL)-Verhältnis von 0,44 und 0,43 aufwiesen, reichte das KRL/SL-Verhältnis von 0,50–0,59 ( $\bar{x} = 0,53$ ; Standardabweichung ( $s$ ) = 0,03;  $n = 32$ ) bei Agamen mit unverletzten Schwänzen. Die durchschnittliche prozentuale Schwanzlänge unversehrter Siedleragamen betrug 188,6 % der KRL ( $s = 13,29$ ; Bereich: 170,5–233,3 %;  $n = 32$ ). KRL und SL (unverletzt) zeigen eine sehr starke positive Korrelation ( $r = 0,995$ ;  $n = 32$ ;  $\alpha < 0,001$ ).

Der Unterschied zwischen den Populationen von Ibadan und Lambaréné wird noch deutlicher bei der Körpermasse. Die schwerste untersuchte Siedleragame in Lambaréné war ein Männchen mit 66 g, welches eine KRL von 11,8 cm besaß. Das schwerste Weibchen hatte eine Masse von 39 g bei einer KRL von 9,6 cm. Die drei leichtesten Agamen wogen 1 g und hatten KRL von 3,3 cm, 3,4 cm und 3,5 cm. HARRIS (1964) gibt für sein schwerstes gewogenes Männchen eine Masse 109,6 g an, was 43,6 g über dem Maximalwert von Lambaréné liegt. HARRIS' (1964) schwerstes nicht trächtiges Weibchen wog mit 50,8 g 11,8 g mehr als das schwerste Weibchen in Lambaréné. Das schwerste trächtige Weibchen in Lambaréné wog 37 g und in Ibadan 55,1 g.

Im Durchschnitt wogen die Männchen in Lambaréné 53,4 g ( $s = 9,73$ ;  $n = 12$ ), die nicht trächtigen Weibchen 26,0 g ( $s = 8,91$ ;  $n = 15$ ) und die trächtigen Weibchen 34,7 g ( $s = 2,52$ ;  $n = 3$ ). KRL und  $\log$  Masse unverletzter *A. agama* zeigen eine sehr starke positive Korrelation ( $r = 0,983$ ;  $n = 29$ ;  $\alpha < 0,001$ ).

### 3.2 Verbreitung

Die Art ist über ganz Gabun verbreitet. Flächenmäßig beschränkt sich ihr Vorkommen jedoch auf Schneisen durch den Wald in Form der wenig ausgebauten Pisten, die wenigen größeren natürlichen lichten Stellen, einige lichte Küstenstreifen am Atlantik und vom Menschen besiedelte Bereiche. In Gabun habe ich die Art in einer Nord-Süd-Verbreitung über etwa 600 km in der Umgebung der Städte Oyem, Libreville, Lambaréné, Port-Gentil, Mouila und Mayumba beobachtet.

### 3.3 Biotop

Ich bezeichne die Art in Lambaréné als arborikol, da sie abgesehen von der Nutzung menschlicher Behausungen, deutlich über 50 % der Zeit in Baumvegetation über dem Boden verbringt. PETERSON (1984) bezeichnet die Art jedoch als terrestrische Agamidae, was sie definitiv nicht ist. Natürlich findet sich *A. agama* auch auf dem Boden, aber die meiste Zeit des Tages und wahrscheinlich fast die ganze Nacht verbringt die Art in ihrer natürlichen Umgebung auf Felsen oder Bäumen. Um so erstaunlicher ist es, daß PETERSON (1984) die in einer anthropogenen Umwelt gemachten Beobachtungen von HARRIS (1964) zitiert, wonach die Art Felswände, Pfähle, Hausdächer und andere erhöht gelegene Plätze zum Sonnen und zur Übersicht aufsucht. BÖHME (1978) gibt für die Siedleragamen im Senegal an, daß sie im Freiland auf Bäumen leben, und LOVERIDGE (1935) gibt an, daß er in Ostafrika ein Männchen von einem Baum schoß. Darüber hinaus ist HARRIS (1964) bereits der Ansicht gewesen, daß die Art aufgrund der Körperform, der Länge der Beine und der stark entwickelten Krallen eine auf Bäumen lebende Art sein dürfte.

*A. agama* ist sicher in weiten Bereichen des Verbreitungsgebiets saxikol, aber in Ghana, Kamerun und Gabun habe ich die Art, abgesehen von menschlichen Behausungen, meistens auf Bäumen, dann auf Felsen und vergleichsweise am seltensten auf dem Boden angetroffen. Dieses erklärt sich durch die vorherrschende Biotopstruktur, da Bäume viel häufiger für die Echsen zur Verfügung stehen als Felsen. Vermutlich bevorzugt *A. agama* bei ausgeglichenem Angebot von Felsen und Bäumen eher Felsen als Aufenthaltsort.

Die Siedleragamen unternehmen alle wichtigen Aktivitäten, bis auf die Territorialkämpfe, auch auf Bäumen. Ich beobachtete sie dort bei Paarungsversuchen, vollzogenen Paarungen, bei der Nahrungsaufnahme, beim Sonnen und beim Schlafen.

Die Art besitzt eine große Variabilität in ihren Habitansprüchen. Sie meidet jedoch komplett den dichten Regenwald, der bis auf den Feuchtsavannenbereich im Südosten praktisch ganz Gabun bedeckt. Entlegene isolierte Savannenbereiche, zu denen keine Besiedlungsschneisen führen, werden ebenfalls nicht bewohnt. In den von ihr bewohnten Gebieten findet sie sich überall bis direkt an den Waldrand.

Die Art ist offensichtlich an thermoregulatorische „low cost“-Habitats gebunden. „High cost“-Habitats, wie dichte Wälder, bieten bis auf den Kronenbereich maximal 20 % besonnte Fläche in Bodennähe in Form von vereinzelt Sonnenflecken, in der Regel sogar deutlich weniger. Nach BAZZAZ & PICKETT (1980) beträgt die Sonnenscheindauer in Gebieten tropischer Regenwälder gewöhnlich 6–7 Stunden pro Tag. Aber sogar auf Lichtungen wird diese durch die umgebenden Bäume wirkungsvoll auf 3–4 Stunden reduziert (SOEPADMO & KIRA 1977). Beträchtliche Lichtmengen von 30–70 % können selbst von blattlosen Stämmen und Zweigen geschluckt werden (YIM et al. 1969). Auch HARRIS (1964) weist auf die Schwierigkeiten für die Art hin, direkt im dichten schattigen Wald durch Sonnen auf hohe Körpertemperaturen zu kommen.

### 3.4 Sitzhöhe

Die Männchen wurden an Baumstämmen durchschnittlich in einer Höhe von 103,9 cm gefunden ( $s = 42,4$ ; Bereich 25–210 cm;  $n = 37$ ). Die Weibchen fanden sich in einer durchschnittlich etwas niedrigeren Höhe von 98,8 cm ( $s = 34,5$ ; Bereich 43–194 cm;  $n = 39$ ). Der Unterschied der Mittelwerte von 5,1 cm ist statistisch nicht signifikant ( $\alpha > 0,05$ ;  $z = 0,577$ ).

Die durchschnittliche Sitzhöhe der Männchen am Baumstamm über der nächsten Deckung bietenden Bodenvegetation betrug 52,8 cm ( $s = 39,8$ ; Bereich 0–131 cm;  $n = 38$ ). Die Weibchen saßen durchschnittlich 64,6 cm über der Vegetation ( $s = 32,6$ ; Bereich 0–125;  $n = 38$ ). Die Differenz der arithmetischen Mittel von 11,9 cm ist statistisch nicht signifikant ( $\alpha > 0,05$ ;  $z = 1,42$ ).

Etwa zum Zeitpunkt des Sonnenuntergangs um 19.00 Uhr ziehen sich die Siedleragamen zum Schlafen in das deckungsreiche Blatt- und Zweiggewirr von Bäumen zurück. CLOUDSLEY-THOMPSON (1994) zeigt ein Photo mit einem schlafenden Männchen in einem Baum. Ab etwa 20.00 Uhr habe ich *A. agama* nur schlafend gefunden. Sechs Agamen (1 Männchen, 3 Weibchen, 2 Juvenile) wurden nachts schlafend in Bäumen gefunden. Die durchschnittliche Sitzhöhe ist nachts größer als tagsüber und beträgt 214,7 cm ( $s = 5,9$ ; Bereich 208–224 cm;  $n = 6$ ).

Die erhöhte Position tagsüber am Baumstamm erfüllt für die Siedleragamen mehrere Bedürfnisse. Dazu gehört Thermoregulation durch Sonnen, gute Ausschau-möglichkeit nach potentieller Nahrung, bei den Männchen Übersicht über das

Territorium und frühzeitiges Erkennen eindringender Männchen, und schließlich die Fluchtmöglichkeit nicht nur in einer Ebene wie am Boden, sondern in drei bis vier Richtungen, d.h. auf die Stammrückseite, den Stamm entlang nach oben, nach unten und dort fortgesetzt am Boden. Nachts wird die noch weiter erhöhte Sitzposition wahrscheinlich zur Prädationsvermeidung vom Boden her begründet sein.

Der durchschnittliche Stammdurchmesser betrug bei den Männchen in Sitzhöhe 57,5 cm ( $s = 42,4$ ; Bereich 7–154 cm;  $n = 38$ ). Bei den Weibchen betrug der durchschnittliche Stammdurchmesser 62,0 cm ( $s = 40,3$ ; Bereich 11–180 cm;  $n = 39$ ). Die Differenz der Mittelwerte von 4,6 cm ist statistisch nicht signifikant ( $\alpha > 0,05$ ,  $z = 0,48$ ).

### 3.5 Nahrung

HARRIS (1964) fand in seiner außerordentlich guten Untersuchung über die Nahrung der in Ibadan, Nigeria, lebenden Siedleragamen, daß sie zu 100 % aus Insekten und davon zu 95,7 % aus Ameisen besteht. Eine quantitative und qualitative Untersuchung von GUPTA (1982) über die Nahrung der Art in Nsukka, Nigeria, ergab, daß sie ebenfalls zu 100 % aus Insekten besteht und zu 70,2 % aus Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*). Auch CHAPMAN & CHAPMAN (1964) geben an, daß in Legon, Ghana, 90 % der untersuchten Agamen Ameisen gefressen hatten. INOUÉ & INOUÉ (1977) schreiben, daß *A. agama* Ameisen auch in Gefangenschaft frißt. Es wurden von mir keine Magen- oder Darminhaltsanalysen durchgeführt. Alle Angaben beruhen ausschließlich auf direkten Beobachtungen der Nahrungsaufnahme.

Die Agamen wurden in Lambaréné beobachtet, wie sie Wanderameisen, Feldheuschrecken, Käfer und in zwei Fällen *Hemidactylus brookii* fraßen. Davon wurden am weitaus häufigsten Wanderameisen gefressen. Alle beobachteten Versuche der Echsen, Fliegen zu fangen, schlugen fehl.

Zum Fressen von Ameisen kletterten die Agamen zügig den Baum herunter, pickten mehrere Ameisen auf und kletterten zügig wieder auf den Baum. Egal, ob sich die Wanderameisenstraßen am Boden oder einen Baumstamm befinden, stellen sich die Agamen direkt daneben und picken einzelne aus dem „Strom“ heraus. Wenn Wanderameisen gefressen wurden, dann mindestens drei und maximal fünfzehn hintereinander. Heuschrecken werden nach dem Heranpirschen mit einem kurzen Sprung, der über 10–12 cm reicht, zu erbeuten versucht. *A. agama* streift nicht nach Nahrung suchend umher, sondern verfolgt eine abwartende, eher lauerrnde Strategie (COOPER 1994). Daher ist das Heranpirschen nur eine Kurzstreckenannäherung über 40–60 cm, wenn sich die Gelegenheit von Beute ergeben könnte.

Die Verfügbarkeit ist bei den Wanderameisen am größten. Am günstigsten ist bei den Wanderameisen auch die Handhabungsdauer, die pro Ameise nur etwa 1,5–2,0 s dauert. Die Handhabungsdauer einer etwa 16 mm langen Feldheuschreckennympe beträgt bei einer adulten Siedleragame etwa 3–4 s.

Beim Fressen der adulten *H. brookii* konnte das Erbeuten (bei Tag), das Totschleudern, das Richten der Nahrung und nur der erste Teil des Schluckens beobachtet werden. Beide Agamen entzogen sich ins Blätterdickicht eines Baumes in einem Fall und eines Strauches im anderen Fall. Die beobachtete Handhabungszeit war bei den Geckos recht lange und betrug bis zum Schlucken des Kopfes 18 min bzw. 24 min. Aufgrund der unterschiedlichen Aktivitäts- und Ruhezeit gehen sich *A. agama* und *H. brookii* weitgehend aus dem Weg. Finden die Siedleragamen die Geckos jedoch tagsüber zufällig in ihren Schlafquartieren, werden sie sofort erbeutet. Im Vergleich zu den Agamen sind die Geckos in ihrer Laufgeschwindigkeit viel zu

langsam, und eine Flucht endete in beiden Fällen bereits nach einer Strecke von wenigen Zentimetern.

Es wurde bereits berichtet, daß *A. agama* gelegentlich Reptilien frißt. So beobachtete LAMBORN (1913) wie eine etwa 25 cm lange Schlange gefressen wurde, und ROSS-THOMAS (1953) sowie HARRIS (1964) geben an, daß Männchen frisch geschlüpfte Jungtiere der eigenen Art fressen.

Vermutlich haben sich die beiden männlichen Agamen aus Gründen der Vermeidung von Nahrungskonkurrenz in schlecht einsehbare Vegetation zurückgezogen. Nachteilig ist bei dieser Beutegröße die lange Handhabungsdauer, und daß die Männchen die Sonn- und Übersichtsplätze verlassen müssen. Die leichte Verfügbarkeit und die kurze Handhabungsdauer zusammen, wie es sich bei der Bevorzugung von Ameisen in der Nahrung von *A. agama* darstellt, haben sicher auch eine thermoregulatorische Bedeutung, die bei den Männchen vermutlich wiederum einen Einfluß auf den Fortpflanzungserfolg hat (siehe Abschnitt 3.7 Temperaturverhältnisse).

Einen weiteren Fall langer Handhabungsdauer wurde bei einem Männchen beobachtet, das einen etwa 60 mm langen Blatthornkäfer erbeutete. Nach dem zügigen Totbeißen wurde der Käfer, da er zum Verschlucken zu breit war, umgedreht auf dem Boden abgelegt und in Teilen und Stücken gefressen. Zuerst wurde der Kopf gefressen, dann ein Stück des Abdomens, gefolgt von den drei Beinen einer Körperseite und schließlich, nach dem Drehen der Beute in Normalposition, die Elytren und häutigen Flügel. Nach 22 min ließ das Männchen den etwa 30 mm langen Käferrest bestehend aus Thorax, ca. 3/4 Abdomen und drei Beinen liegen und begann auf einem 13 m entfernt gelegenen Stein mit dem Verdauungssonnen. Hier wurde die Beobachtung für drei Stunden unterbrochen. Nach dieser Zeit war der Käferrest verschwunden.

Ich habe nie beobachten können, daß Pflanzen gefressen wurden.

### 3.6 Reproduktion

Die Reproduktion scheint im Zusammenhang mit den Regenzeiten zu stehen und findet offensichtlich in Perioden mit geringen Niederschlagsmengen während der unterschiedlich langen und unterschiedlich ausgeprägten Trockenzeiten statt. MARSHALL & HOOK (1960) wiesen nach, daß die Reproduktion jedoch nicht direkt mit den Regen- und Trockenzeiten in Zusammenhang steht, sondern mit der Zunahme der als Nahrung dienenden Insekten nach langen Regenperioden.

MARSHALL & HOOK (1960) untersuchten die Reproduktion von *A. a. lionotus* in Nanyuki, Kenya, 0° 01' N und fanden, daß die Männchen das gesamte Jahr über Sperma produzierten, die Weibchen aber nur in der Periode nach der starken Regenzeit von Februar bis Mai und zwar von Juni bis September Eier in den Eierstöcken trugen. CHAPMAN & CHAPMAN (1964) untersuchten *A. agama* in Legon, Ghana, 5° 36' N, und entdeckten zwei Reproduktionshöhepunkte, die jeweils nach den Regenzeiten lagen. In Ibadan, Nigeria, fand HARRIS (1964), daß die Reproduktionsperiode Mitte Januar beginnt und die Eier sich ab der ersten Woche im Februar in den Ovidukten der Weibchen befinden. Die Angaben von SODEINDE (1992), daß drei Gelege in Ijebu-Ode, Nigeria, am 18. und 26. Januar sowie 28. März produziert wurden, decken sich damit weitgehend. In Ibadan sind Dezember bis Februar die niederschlagsärmsten Monate im Jahr.

Am 31. März 1996 fand ich um 11.15 Uhr ein Weibchen kurz vor der Beendigung der Eiablage. Das Weibchen hatte in feinem Sand eine Erdhöhle im Schatten eines



Baumes gegraben und darin sechs Eier gelegt. Das Weibchen hatte eine Kopf-Rumpflänge von 10,4 cm. Trächtige Weibchen fing ich am 10. März, 31. März und 16. April 1996. Sechs leere Eier, aus denen die Echsen vor kurzer Zeit geschlüpft sein müssen, fand ich am 20. April 1996.

Da ich die Fortpflanzungsaktivität nicht über ein ganzes Jahr beobachten konnte, kann ich nicht beurteilen, ob es eine Saisonalität gibt, obgleich dieses aufgrund der vorliegenden Informationen wahrscheinlich ist. Meine Beobachtungen ergaben, daß eine Reproduktion in Gabun gegenüber Nigeria etwas später in den Monaten März und April stattfindet und der Zeitraum am Ende der kleinen Trockenzeit (etwa Januar bis März) und zum Anfang der kleinen Regenzeit (etwa April und Mai) liegt. Damit findet eine Reproduktion ebenfalls in einer relativ trockenen Zeitperiode statt. Die große Trockenzeit reicht von Juni bis August, und möglicherweise kommt es auch in dieser Zeit zu Fortpflanzung.

### 3.7 Temperaturverhältnisse

HARRIS (1964) unternahm während seiner Beobachtungen der Art in Nigeria keine Temperaturmessungen, vermutete aber, daß die Vorzugstemperatur zwischen 37 und

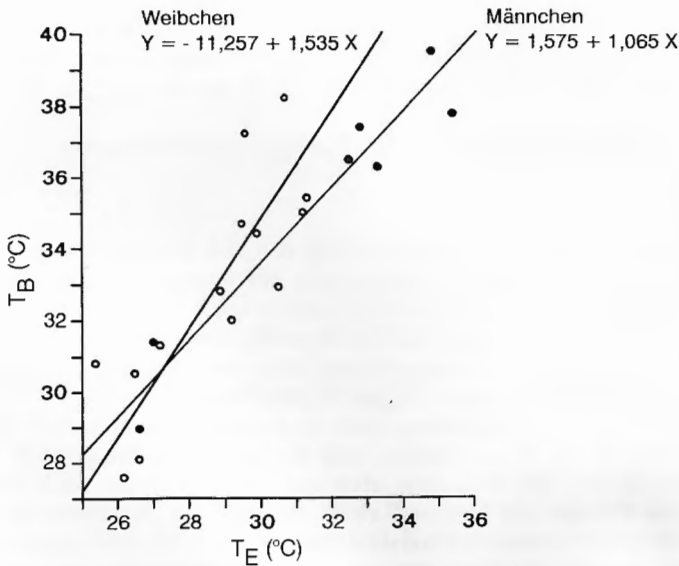


Abb. 2. Verhältnis von Körpertemperatur ( $T_B$ ) und Luftumgebungstemperatur ( $T_E$ ) von männlichen (■) und weiblichen (□) *Agama agama* in Lambaréné, mit einer sehr starken positiven Korrelation bei den Männchen ( $r = 0,962$ ;  $n = 7$ ) und den Weibchen ( $r = 0,835$ ;  $n = 14$ ). Beide Korrelationskoeffizienten besitzen eine sehr hohe statistische Signifikanz ( $\alpha < 0,001$ ).

Relationship of body temperature ( $T_B$ ) and air temperature ( $T_E$ ) of male (■) and female (□) *Agama agama* in Lambaréné, showing a very strong positive correlation in males ( $r = 0.962$ ;  $n = 7$ ) and a strong positive correlation in females ( $r = 0.835$ ;  $n = 14$ ). Both correlation coefficients are statistically highly significant ( $\alpha < 0,001$ ).



39 °C liegt. ABU-GHALYUN et al. (1988) geben in einer knappen Bemerkung für *A. agama* eine Vorzugstemperatur (TP) von 37 °C an.

Die durchschnittliche Körpertemperatur der Männchen lag mit 35,4 °C ( $n = 7$ ;  $s = 3,8$ ) 2,5 °C über der der Weibchen mit 32,9 °C ( $n = 14$ ;  $s = 3,1$ ). Die Differenz war statistisch nicht signifikant ( $t = 1,63$ ;  $\alpha > 0,05$ ).

Männchen und Weibchen unterscheiden sich auch nicht im Verhältnis zwischen Körper- und Luftumgebungstemperatur (Abb. 2). Der Unterschied zwischen den beiden Regressionsgeraden ist nicht signifikant ( $\text{♀♀}$ :  $r = 0,84$ ;  $\text{♂♂}$ :  $r = 0,96$ ;  $t = 1,68$ ;  $\alpha > 0,10$ ).

Die durchschnittliche Körpertemperatur (TB) betrug 33,7 °C (27,6–39,5 °C;  $n = 21$ ;  $s = 3,5$ ). Die durchschnittliche Lufttemperatur (TE) war mit 29,8 °C um 3,9 °C niedriger (25,4–35,4 °C;  $n = 21$ ;  $s = 2,9$ ). Die Differenz von TE und TB war hochsignifikant ( $t = 3,95$ ;  $\alpha < 0,001$ ). Die Körpertemperatur war immer höher als die Lufttemperatur. Die geringste Differenz zwischen Körper- und Lufttemperatur betrug 1,4 °C und die größte war 7,6 °C.

Es existiert nur eine sehr schwache Korrelation zwischen der Sitzhöhe am Baumstamm und der Lufttemperatur an dieser Stelle ( $r = 0,17$ ;  $n = 73$ ).

### 3.8 Luftfeuchtigkeit

Die Luftfeuchtigkeit in Lambaréné liegt morgens bei 95–100 % und sinkt nachmittags auf etwa 75–80 % ab. Regnet es tagsüber, steigt die Luftfeuchtigkeit wieder über 95 %. Regnet es mehrere Tage hintereinander nicht, dann kann die Luftfeuchtigkeit nachmittags auf etwa 70 % sinken.

### 3.9 Defensivverhalten

Alle Siedleragamen versuchten bei der Annäherung, zuerst durch Flucht zu entkommen (Abb. 3). Bei der Flucht wird, egal ob sie den Baumstamm nach oben oder unten erfolgt, häufig erst auf die Stammrückseite gewechselt. Wenn die Siedleragamen den Stamm hinauf flüchteten, blieben sie meistens in einer Höhe von 6–7 m stehen und beobachteten nach unten. Bei keiner Gelegenheit ließ sich eine Siedleragame als Fluchtreaktion in die um die Stammbasis vorhandene Bodenvegetation fallen.

Die Art ist äußerst schnell bei der Flucht, sowohl horizontal als auch vertikal. ABU-GHALYUN et al. (1988) ermittelten über eine Meßstrecke von 4 m Laufgeschwindigkeiten von im Durchschnitt über 1 m / s. Da die Echsen auf der Gesamtstrecke aber auch noch Sprintintervalle zeigten, stellt dies nicht die Höchstgeschwindigkeit dar.

Nach dem Fang versuchten ebenfalls alle untersuchten Echsen ( $n = 45$ ) sich durch heftiges seitliches Hin- und Her-Schleudern des Körpers zu befreien. Etwas weniger als die Hälfte der Agamen (48,9 %;  $n = 22$ ) drohte mit aufgesperrtem Maul; 26,7 % der Echsen ( $n = 12$ ) biß oder versuchte zu beißen. Häufiger jedoch (33,3 %;  $n = 15$ ) wurden Kot und/oder Urin abgegeben. Sechs Agamen (13,3 %) wurden nach der ersten Phase des Körperschleuderns komplett inaktiv und konnten auf dem Boden abgelegt werden, ohne daß eine Verhaltensänderung erfolgte, wobei die Augen immer geöffnet blieben. Nach kurzer Zeit, während der Handhabung und auch bei inzwischen ungestörten Echsen, erfolgte plötzlich die Flucht oder der Fluchtversuch.

Jungtiere besitzen gegenüber älteren Siedleragamen ein weniger komplexes Defensivverhalten. Von den 12 Jungtieren zeigten alle Flucht und nach dem Ergreifen seitliches Körperschleudern. Nur zwei *A. agama* reagierten mit Kot- oder Urinabgabe und sogar nur eine mit Maulaufsperrern. Die kleinsten Siedleragamen, die mit Beißen reagierten, besaßen Kopf-Rumpf-Längen von 6,2 und 6,4 cm.

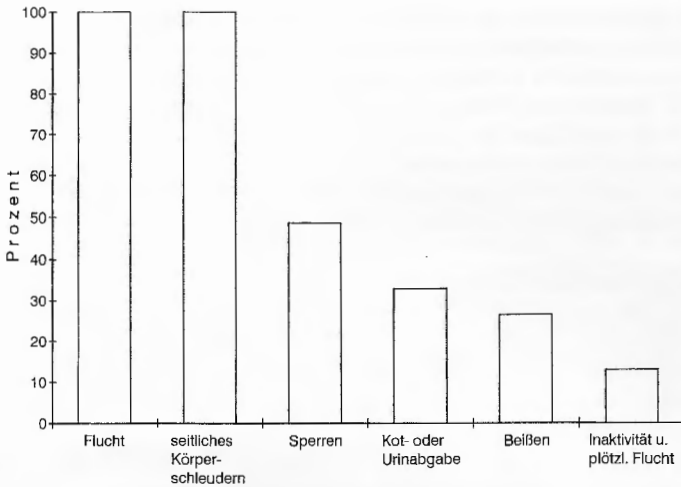


Abb. 3. Häufigkeitsverteilung der Defensivverhaltensweisen von *Agama agama* (n = 45).  
Frequency distribution of the defensive behaviour of *Agama agama* (n = 45).

Das Schwanzschlagen, wie es bei territorialen Auseinandersetzungen eingesetzt wird, ist kein Bestandteil des Defensivverhaltens gegen Prädatoren.

Nach dem Ergreifen durch einen Prädatoren verteidigt sich die Art mit verschiedenen Verhaltensweisen, die gegen dessen unterschiedlichen sensorischen Wahrnehmungsmöglichkeiten gerichtet sind. Das Körperschleudern und das Beißen sind taktil, die Absonderung von Kot und Urin wirkt olfaktorisch und das Aufsperrn des Mauls visuell.

Von 38 Männchen und 39 Weibchen wurde die Orientierung am Baumstamm und die Fluchtrichtung aufgezeichnet (Abb. 4). Der Unterschied zwischen den drei Orientierungskategorien der Sitzpositionen (nach oben, nach unten, waagrecht) von Männchen und Weibchen ist statistisch hochsignifikant ( $\chi^2 = 41,8$ ,  $\alpha < 0,01$ ). Auch im Vergleich der nach unten gerichteten Orientierung mit der waagerechten Sitzposition existiert ein statistisch hochsignifikanter Unterschied ( $\chi^2 = 9,71$ ,  $\alpha < 0,01$ ).

Von den Männchen waren 31 Siedleragamen (81,6 %) nach oben orientiert, vier (10,5 %) nach unten und drei (7,9 %) waagrecht. Von den Weibchen waren 27 Individuen (69,2 %) nach oben orientiert, sechs (15,4 %) nach unten und ebenfalls sechs (15,4 %) waagrecht. In keiner Orientierungsrichtung waren die Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen statistisch signifikant (nach oben orientiert -  $\chi^2 = 0,3$ ,  $\alpha > 0,05$ ; nach unten orientiert -  $\chi^2 = 0,4$ ,  $\alpha > 0,05$ ; waagrecht orientiert -  $\chi^2 = 1,0$ ,  $\alpha > 0,05$ ).

Von 77 adulten Siedleragamen, bei denen die Fluchtrichtung untersucht wurde, flüchteten mit 41 Echsen (53,3 %) mehr den Baum hinauf als in Richtung Boden (n = 36; 46,8 %), jedoch ist der Unterschied statistisch nicht signifikant ( $\chi^2 = 0,3$ ;  $\alpha > 0,05$ ). In einem Fall flüchtete ein Männchen nach oben und dann in eine 27 cm lange senkrechte Aushöhlung im Stamm.

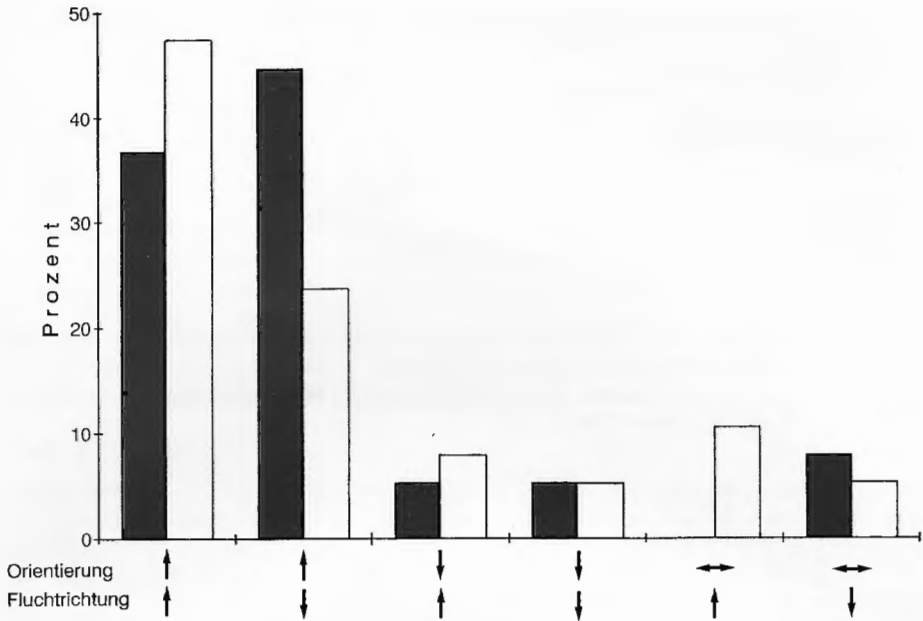


Abb. 4. Orientierung vor der Flucht und Fluchtrichtung am Baumstamm von *Agama agama* (♂♂: schwarz, n = 38; ♀♀: weiß, n = 38).

Orientation on tree before flight and flight direction of *Agama agama* (♂♂: black, n = 38; ♀♀: white, n = 38).

### 3.10 Territorialverhalten

Männliche *A. agama* errichten und verteidigen Territorien. Drei Territorialkämpfe wurden von mir mit einer S-VHS-C Videokamera gefilmt und ausgewertet. Dabei stellten sich die Männchen parallel und nach dem gegenseitigen Androhen mit Wippen des Vorderkörpers, Maulaufsperrern und Kehlhautspreizen schlugen sie sich mit den Schwänzen. Die einzelnen Attacken waren kurz und heftig und die Schwanztreffer hörbar. Jedoch zeigte die Videoanalyse, im Gegensatz zur Beobachtung von HARRIS (1964), daß nicht der Kopf getroffen wurde, sondern immer entweder der Schwanz oder der Rumpf.

Das Territorialverhalten der Art in Nigeria wurde ausführlich von HARRIS (1964) beschrieben. Im Gegensatz zu seinen Beobachtungen zeigten die männlichen Siedleragamen in Lambaréné während der Territorialkämpfe immer eine andere Körperorientierung, was auch einen Einfluß auf den Verlauf des Kampfes hat. In Ibadan stellten sich die Männchen parallel, aber entgegengesetzt gegenüber, und die Sequenzen aus Schwanzschlagen und Jagen verliefen mehr oder weniger in Kreisbewegungen. In Lambaréné standen sich die Männchen auch parallel gegenüber, aber immer mit derselben Körperorientierung (Abb. 5), und es kam in den Phasen des Jagens eher zu einer Art Geschiebe nach beiden Seiten, wobei die Männchen in Pausen etwa 30–60 cm voneinander entfernt waren. Annäherung, Herausforderung, Drohhaltung und

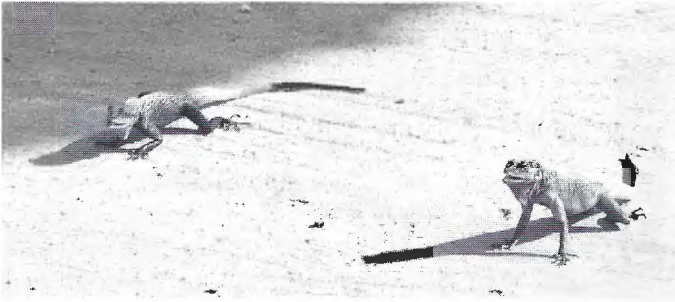


Abb. 5. Drohhaltung zweier Männchen von *Agama agama* mit gleichgerichteter paralleler Körperorientierung während einer kurzen Kampfpause.

Threat stance of two male *Agama agama* showing parallel body orientation and facing the same direction during a short fight break.

Nickbewegungen entsprachen den ausführlichen Beobachtungen von HARRIS (1964), aber lange vor dem Kampf stehen sich die Echsen in Lambaréné gleich orientiert gegenüber. Kämpfe zwischen Weibchen konnte ich nicht beobachten.

Trotz der kurzen Dauer der Territorialkämpfe erscheint es aufgrund ihrer Heftigkeit durchaus möglich, daß gelegentlich die schmalen terminalen Schwanzwirbel im Verlauf der Auseinandersetzungen verletzt werden und es zu einer Schwanzverkürzung kommt. Eine Schwanzverletzung kam jedoch bei den beobachteten Kämpfen nicht vor.

MERTENS (1946) gibt an, daß sich die Männchen eifrig nickend verfolgen, sich gegenseitig mit den Köpfen stoßen und Schwanzschläge austeilen, aber er beobachtete nicht, daß es zu irgendeiner Verletzung kommt. HARRIS (1964) gibt an, daß Territorialkämpfe nicht selten zu Schwanzverlusten durch zu heftigen Einsatz des Schwanzes führten. Daneben kann es sogar zu Unterkieferbrüchen kommen. BEIER (1974) beobachtete, daß Kämpfe zwischen Männchen zu einseitiger Erblindung führen konnten.

### 3.11 Verletzungen

Zwölf juvenile Agamen, 12 Männchen und 24 Weibchen wurden auf Schwanzverletzungen hin untersucht. Die Wahrscheinlichkeit, daß eine Echse eine Schwanzverletzung erleidet, steigt mit der Zeit. Alle Juvenilen (100 %) hatten intakte Schwänze, jedoch wiesen sieben Männchen (58,3 %) und neun Weibchen (37,5 %) eine Schwanzverletzung auf. Von 36 adulten Siedleragamen hatten demnach insgesamt 16 Individuen (44,4 %) eine Schwanzverletzung. Der Unterschied in der Schwanzverletzungsrate zwischen Männchen und Weibchen ist statistisch signifikant ( $\chi_1^2 = 4,5$ ;  $\alpha < 0,05$ ).

CHAPMAN & CHAPMAN (1964) geben für beide Geschlechter in ihrer ghanesischen Untersuchung eine niedrigere Schwanzverletzungsrate an. Demnach hatten 44 % der Männchen ( $n = 78$ ) und nur 16 % der Weibchen ( $n = 16$ ) einen defekten Schwanz. Die Gesamtverletzungsrate gleicht sehr der Angabe (48,6 %,  $n = 111$ ) von ARNOLD (1984), die sich allerdings auf eine Zusammenstellung verschiedener, nicht näher beschriebener Fundorte bezieht.

Differenzen in der Schwanzverletzungsrate von Männchen und Weibchen könnten in Verhaltensunterschieden liegen, da Männchen gegenüber einer Prädation eher exponiert sind und intraspezifische Auseinandersetzungen der Männchen mit den Schwänzen ausgetragen werden, die der Weibchen dagegen nicht (HARRIS 1964).

Das KRL/SL-Verhältnis bei Individuen mit defekten Schwänzen reichte von 0,57–2,67 ( $\bar{x} = 0,87$ ;  $s = 0,50$ ;  $n = 16$ ). Die durchschnittliche Länge autotomierter Schwänze betrug 130,6 % der Kopf-Rumpf-Länge ( $s = 34,4$ ; Bereich 37,5–176,5 %;  $n = 15$ ). Damit sind die autotomierten Schwänze im Durchschnitt 2,9 cm kürzer als ein unversehrter Schwanz.

Den kürzesten Schwanz besaß ein Weibchen (KRL 6,4 cm), bei dem er nur noch als Stumpf von 2,4 cm vorhanden war, was etwa 20 % der normalen Schwanzlänge entspricht. Bemerkenswert ist die rechtwinklige Biegung des Schwanzregenerats (Abb. 6).

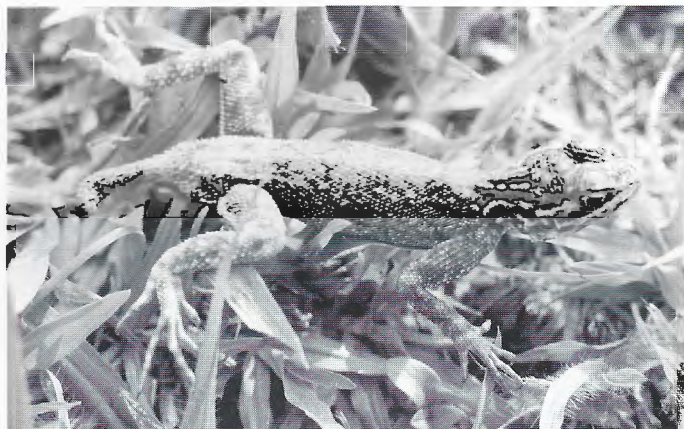


Abb. 6. Weibliche *Agama agama* mit stark autotomiertem Schwanz und rechtwinkligem Regenerat.

Female *Agama agama* with largely autotomized tail and right angled regenerate.

Bei den meisten Schwanzautotomien weist die Schwanzspitze ein verheiltes stumpfes, gelegentlich schwach keulenartig verdicktes Ende auf. In zwei Fällen ragte der letzte Wirbel über den verheilten Bereich hervor. Bei einem Männchen hatte sich ein gabelförmiges Regenerat mit etwa gleichlangen Abschnitten gebildet (Abb. 7).

Nach ALIBARDI & MEYER-ROCHOW (1989) wird bei *A. agama* häufig ein kurzes Schwanzregenerat produziert, das nur langsam wächst und von harter Konsistenz ist.

CONGDON et al. (1974) und VITT et al. (1977) erkannten, daß bei verschiedenen Echsenarten mit autotomierfähigen Schwänzen unterschiedlich starke Bindungen der Schwanzsegmente existieren. Unterschiede dürften diesbezüglich noch größer zwischen Arten sein, die eine erleichterte Autotomierfähigkeit mit intravertebralen Autotomieebenen besitzen, als zwischen solchen Arten, die wie die Agamidae keine Autotomieebenen besitzen. Im Gegensatz zu Echsen, die eine Autotomierfähigkeit





Abb. 7. Männliche *Agama agama* mit gegabeltem Schwanz.

Male *Agama agama* with forked tail.

besitzen, wo die Schwanzverletzungsrate die Ineffektivität von Prädatoren widerspiegelt (SCHOENER 1979, JAKSIC & GREENE 1984, GRAMENTZ 1995), dürfte sie, insbesondere bei männlichen *A. agama*, ein Maß für intraspezifische Auseinandersetzungen sein.

Von 12 untersuchten Männchen wiesen vier große Exemplare (33,3 %) mit 10,5 cm, 11,8 cm, 12,1 cm und 12,6 cm Kopf-Rumpf-Länge neben autotomierten Schwänzen als einzige weitere Beschädigungen auch Hinterbeinverletzungen auf. Erstaunlicherweise war immer nur das rechte Hinterbein betroffen, an dem bei jeweils zwei Siedleragamen mehrere Glieder entweder der zweiten oder fünften Zehe fehlten. Die Weibchen und die Juvenilen wiesen keine Rumpf- oder Extremitätenverletzungen auf.

Die Männchen sind meistens sehr aufmerksam gegenüber Störungen und potentiellen Gefahren, jedoch nicht, wenn sie Territorialkämpfe austragen, weswegen sie dann sehr gefährdet sind. BEIER (1974) beobachtete mehrere Male, wie in Ife, Nigeria, Männchen während territorialer Kämpfe von Habichten erbeutet wurden. HARRIS (1964) stellte fest, daß während der Kämpfe die orange Kopffärbung durch eine graubraune ersetzt wird und der Körper grau wird, was die Auffälligkeit der Siedleragamen für Prädatoren reduziert. Die Kopffärbung kämpfender Männchen in Lambaréné war dunkelbraun, der Nacken war gelbbraun und die Kehle rotbraun. Der Körper ist grauschwarz mit einem hellgrauen Bereich in der Rückenmitte (besonders im Anschluß an den Nackenbereich) und verstreuten grünlich türkisen Einzelschuppen. Damit sind sie für die Dauer der Auseinandersetzung auf einem natürlichen Untergrund weit weniger auffällig gefärbt. Nachts sind die Männchen ebenfalls grauschwarz oder graubraun gefärbt.

EDMUNDS (1974) weist auf den Konflikt der Selektion einerseits durch Prädation für kryptische Färbung und andererseits der Fortpflanzungsselektion für auffällig gefärbte territoriale Männchen hin. Das Männchen von *A. agama* zeigt gewöhnlich einen orangefarbenen Kopf, einen grauen oder graublauen Körper und einen Schwanz mit orangen, weißen und schwarzen Bereichen. Vermutlich werden die Männchen wegen ihrer Färbung von Prädatoren leichter gesehen.

Weibchen und Jungtiere sind dagegen kryptisch grau oder graubraun gefärbt; die Weibchen weisen vereinzelte orange Flecken an den Flanken auf. Nach HARRIS (1964) stellt die Färbung der Juvenilen und Weibchen ein Schutz vor Feinden dar, da sie gewöhnlich der Umgebung entspricht und sie somit unauffällig macht.

## Dank

Die Arbeit profitierte von der Förderung einer Untersuchung an *Cycloderma aubryi* durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft, der an dieser Stelle herzlich gedankt sei.

## Schriften

- ABU-GHALYUN, Y., L. GREENWALD, T.E. HETHERINGTON & A.S. GAUNT (1988): The physiological basis of slow locomotion in Chamaeleons. – J. Exp. Zool., **245**: 225-231.
- ALIBARDI, L. & V.B. MEYER-ROCHOW (1989): Comparative fine structure of the axial skeleton inside the regenerated tail of some lizard species and the tuatara (*Sphenodon punctatus*). – Gegenbaurs morphol. Jahrb., **135**: 705-716.
- ARNOLD, E.N. (1984): Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. – J. Nat. Hist., **18**: 127-169.
- BAZZAZ, F.A. & S.T.A. PICKETT (1980): Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. – Annu. Rev. Ecol. Syst., **11**: 287-310.
- BEIER, U. (1974): Observations on the rainbow lizard. – Niger. Fld., **39**: 137-140.
- BÖHME, W. (1978): Zur Herpetofaunistik des Senegal. – Bonn. zool. Beitr., **29**: 360-417.
- CHAPMAN, B.M. & R.F. CHAPMAN (1964): Observations on the biology of the lizard *Agama agama* in Ghana. – Proc. Zool. Soc. London, **143**: 121-132.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. (1994): Predation and defence amongst reptiles. – Taunton (R & A Publishing Ltd.), 138 S.
- COBORN, J. (1975): Post-mortem removal and artificial incubation of rainbow lizard eggs. – Int. Zoo Yearbook, **15**: 92-94.
- COOPER, W.E. (1994): Multiple functions of extraoral lingual behaviour in iguanian lizards: Prey capture, grooming and swallowing, but not prey detection. – Anim. Behav., **47**: 765-775.
- EDMUNDS, M. (1974): Defence in animals. – Harlow (Longman Group Ltd.), 357 S.
- EKUNDAYO, C.A. & L.A.O. OTUSANYA (1969): Population estimation of the agama lizard at the Lagos University campus. – Niger. Fld., **34**: 83-90.
- FOWLER, J. & L. COHEN (1995): Practical Statistics for Field Biology. – Chichester (John Wiley & Sons), 227 S.
- GRAMENTZ, D. (1995): Zur Mobilität und Antiprädationsstrategie von *Lacerta agilis* LINNAEUS, 1758 (Reptilia: Squamata: Lacertidae). – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden, **48**(16): 279-292.
- GUPTA, J.C. (1982): Evaluation of *Agama agama* (Squamata, Agamidae) as a natural control agent of insect pests. – Z. ang. Ent., **93**: 397-402.
- HALSTEAD, L.B. (1970): Some observations of the rainbow lizard, *Agama agama* (L.), at the University of Ife. – Niger. Fld., **35**: 86-89.
- HARRIS, V.A. (1964): The Life of the Rainbow Lizard. – London (Hutchinson Tropical Monographs), 174 S.
- INOUE, S. & Z. INOUE (1977): Colour changes induced by pairing and painting in the male rainbow lizard, *Agama agama agama*. – Experientia, **33**: 1443-1444.
- LAMBORN, W.A. (1913): Notes on the habits of certain reptiles in the Lagos district. – Proc. zool. Soc. London, **1913**: 218-224.
- LOVERIDGE, A. (1935): Reports on the scientific results of an expedition to rain forest regions in Eastern Africa. – Bull. Mus. Comp. Zool., **79**: 207-337.
- MARSHALL, A.J. & R. HOOK (1960): The breeding biology of equatorial vertebrates: Reproduction of the lizard *Agama agama lionotus* BOULENGER at Lat. 0° 01' N. – Proc. Zool. Soc. London, **134**: 197-205.



- MERTENS, R. (1946): Die Warn- und Droh-Reaktionen der Reptilien. – Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., **471**: 1-108.
- PETERSON, J.A. (1984): The locomotion of *Chamaeleo* (Reptilia: Sauria) with particular reference to the forelimb. – J. Zool., London, **202**: 1-42.
- ROSS-THOMAS, A. (1953): A lizard cannibal. – Niger. Fld., **18**: 76-77.
- SODEINDE, O. (1992): Nesting behaviour and perinatal biology of the rainbow lizard *Agama agama* (L.) in Ijebu-Ode, Ogun state. – Niger. Fld., **57**: 55-60.
- SOEPADMO, E. & T. KIRA (1977): Contribution of the IBP-PT Research Project to the understanding of Malaysian forest ecology. – S. 63-90 in: Sastry, C.B., P.B.L. Srivastava & A. MANAP AHMAD (Eds.): A New Era in Malaysian Forestry. – Serdang (Univ. Pertanian Malaysia).
- WERMUTH, H. (1967): Agamidae. – Das Tierreich, **86**: 1-127.
- YIM, Y.-J., H. OGAWA & T. KIRA (1969): Light interception by stems in plant communities. – Jap. J. Ecol., **24**: 247-254.

Eingangsdatum: 10. Dezember 1997

Verfasser: DIETER GRAMENTZ, Földerichstraße 7, D-13595 Berlin.