

Innerartliche Auseinandersetzungen bei freilebenden Bindenwaranen (*Varanus salvator*)

(Reptilia: Sauria: Varanidae)

PETER VOGEL

Mit 8 Abbildungen

Die vorliegende Arbeit basiert auf einer Freilandstudie über die Bindenwarane im westjavanischen Naturschutzgebiet Ujung Kulon (VOGEL 1979). Die Arbeit im Feld dauerte von Juli 1972 bis August 1973.

Das Ujung Kulon-Reservat ist mit Ausnahme einiger Weidefelder und einzelner Küstenabschnitte bewaldet. Das Vorkommen der Warane konzentriert sich auf Wasserläufe und sumpftartige Stellen mit Brack- oder Süßwasser; zudem wird die Küstenregion regelmäßig begangen. Diese Gebiete liefern offenbar die permanente Nahrungsbasis für die Warane.

Von einer gewissen Körpergröße an nutzen Warane einer lokalen Population geeignete Lebensräume gemeinsam; sie sind nicht territorial. An Lokalitäten, wo ein reiches Nahrungsangebot konzentriert vorhanden ist, insbesondere an Kadavern von Großtieren, kommt es zu Konkurrenzverhalten. Warane unter ca. 100 cm Länge erscheinen nicht am Aas; dies dürfte einerseits ihrer Gefährdung durch größere Artgenossen, andererseits ihren geringen Chancen in der Konkurrenz um Aas Rechnung tragen.

Abseits von Stellen mit lokal konzentriertem Nahrungsangebot verzeichnete ich nur wenige Interaktionen zwischen Waranen; in einem Fall konkurrierten die beiden beteiligten Echsen vermutlich um einen Ruheplatz.

Auseinandersetzungen bei freilebenden Bindenwaranen wurden bisher nur von HOOGERWERF (1951, 1970) erwähnt. Er stellte fest, daß diese Echsen sich bekämpfen und verfolgen. Eingehende Beobachtungen über Auseinandersetzungen bei zwei gefangenen, männlichen Individuen haben HONEGGER & HEUSSER (1969) publiziert.

Bezüglich der anderen Waranarten ist das antagonistische Verhalten bis jetzt erst beim Komodowaran *Varanus komodoensis* im Freileben umfassend untersucht worden (PFEFFER 1959, AUFFENBERG 1970, 1972, 1978). Von mehreren Waranarten wurden Kommentkämpfe beschrieben, teils aus der Gefangenschaft, teils aus dem Freileben (MURPHY & MITCHELL 1974, CARPENTER & al. 1976; diese Autoren zitieren auch die Mehrzahl der übrigen Beobachtungen von Kommentkämpfen). Bei freilebenden *Varanus mertensi* beobachteten SCHÜRER & HORN (1976) Auseinandersetzungen um offenbar besonders günstige Ruheplätze.

Im folgenden werden die außerordentlich variationsreichen Auseinandersetzungen der Bindenwarane an Freßstellen analysiert und am Schluß der Arbeit Besonderheiten von Auseinandersetzungen in Gefangenschaft besprochen.

Methoden

Innerartliche Auseinandersetzungen um Nahrung beobachtete ich an Kadavern von Großtieren sowie an einer Abfallstelle in der Nähe der Feldstation (diese wurde regelmäßig von Waranen über ca. 1 m Länge abgesucht). Bei der Abfallstelle legte ich auch einzelne Fleischstücke aus und befestigte diese an Baumwurzeln. Abseits der Feldstation baute ich Verstecke in der Nähe der jeweiligen Futterstelle. In der unmittelbaren Umgebung der Station hatten sich die Tiere soweit an Menschen gewöhnt, daß kein Versteck nötig war.

Ich versuchte jeweils, die einzelnen Besucher einer Futterstelle anhand individueller Zeichnungsmuster zu unterscheiden. Die Tiere der Population in der Umgebung der Feldstation habe ich mit Farbe individuell verschieden markiert. Die Beobachtungen betreffen ausschließlich Warane über ca. 1 m Länge, da — wie erwähnt — kleinere Tiere weder am Aas noch an der Abfallstelle der Feldstation erschienen.

Bei größerem Abstand zu den beobachteten Echsen benutzte ich einen Feldstecher. Die Beobachtungen hielt ich fest mit Notizen, Zeichnungen und Tonbandgerät. Als Dokumentationsmittel dienten Fotokamera (Spiegelreflex-Kleinbildkamera mit Wechselobjektiven $f = 55, 135$ und 300 mm) und Filmkamera (Superacht mit Zoomobjektiv $f = 6,5-65$ mm).

1. Resultate und Diskussion

Bei den innerartlichen Auseinandersetzungen kann man verschiedene Haupttypen von Szenenfolgen unterscheiden. Die einzelnen Glieder dieser Folgen umfassen Verhaltensleistungen, die in großen Zügen übereinstimmen und daher als Leistungskategorien anzusprechen sind (einleitende Annäherung, Zuwendung, frontales Bezüngen, Kommentkampf, Abwenden/Flucht und Verfolgung).

Die Ausgangslage der beobachteten Auseinandersetzungen ist fast immer die folgende: Ein Waran — im folgenden W1 genannt — nähert sich einer Freßstelle, die bereits von einem Artgenossen — W2 — besetzt ist. Darauf kann sich W2 seinem Gegner zuwenden, so daß beide Warane gegeneinander gerichtet sind. Damit ist eine erste Stufe der Konfrontation erreicht. Nähern sich die beiden Tiere einander weiter, kann eine zweite Stufe der Konfrontation folgen, das frontale Bezüngen. Anschließend ist eine dritte Stufe der Konfrontation möglich, der Kommentkampf. Bezeichnend für diese Stufen der Konfrontation ist ihre Symmetrie; beide Warane sind mit gleichartigen Leistungen beteiligt. Anfangs- und Schlußphase der Auseinandersetzungen sind dagegen asymmetrisch aufgebaut.

Die Schlußphase wird eingeleitet durch das Abwenden des Unterlegenen. Der Überlegene kann sich darauf sofort der Freßstelle zuwenden oder aber seinen Rivalen verfolgen. Jedoch auch nach einer Verfolgung kehrt der Überlegene schließlich zur Freßstelle zurück.

Die Hauptvarianten der Szenenfolgen sind in Abb. 1 festgehalten. Anfangs- und Schlußphase der Auseinandersetzungen sind ausführlich dargestellt in Abb. 2 beziehungsweise Abb. 3.

2. Die Entscheidung der Auseinandersetzungen

Die Entscheidung einer Auseinandersetzung kann durch unterschiedliche Leistungen zum Ausdruck kommen, nämlich:

(1) W1 bricht die einleitende Annäherung ab und entfernt sich, ohne daß W2 eine auf ihn gerichtete Leistung gezeigt hat. Ausgelöst wird dieser Abbruch meist durch eine abrupte Freßbewegung von W2.

(2) W2 entfernt sich von der Freßstelle, ohne eine Konfrontation mit dem herankommenden W1 einzugehen.

(3) Einer der beiden Warane macht einen raschen Vorstoß — als einleitende Annäherung oder als Zuwendung — auf seinen Gegner (dieser floh darauf in allen beobachteten Fällen).

(4) Einer der beiden Warane bricht die Konfrontation auf einer der drei Stufen ab und entfernt sich.

(5) W2 ignoriert einen klar unterlegenen W1 und läßt ihn unmittelbar neben sich fressen.

Entscheidungen gemäß (1) bis (4) haben zur Folge, daß der unterlegene Waran von der Freßstelle ausgeschlossen ist. Fällt die Entscheidung gemäß (5), können jedoch die beiden Beteiligten die Freßstelle gemeinsam nutzen. Letzteres war allerdings nur als Ausnahmefall zu beobachten (siehe unten).

Bei den Szenenfolgen mit Entscheidungen gemäß (1) oder (5) zeigt jeweils nur der sich annähernde Waran auf den Rivalen gerichtete Verhaltensleistungen. Diese Begegnungen konnten nicht genau ausgezählt werden, da keine klare Abgrenzung einer einzelnen Annäherung möglich war. In den übrigen Fällen sind beide Warane aktiv — mit aufeinander bezogenen Leistungen — am Geschehen beteiligt. Von diesen Auseinandersetzungen beobachtete ich insgesamt 146.

Wie Tab. 1 zeigt, wird die Mehrzahl der Begegnungen an Freßstellen in der ersten Phase — ohne Konfrontation — entschieden; Auseinandersetzungen, die durch Konfrontation entschieden werden, sind um so seltener, je mehr Stufen der Konfrontation in die Auseinandersetzung einbezogen sind. Falls W2 auf die einleitende Annäherung nicht mit Abwenden/Flucht reagiert, sondern sich W1 zuwendet, setzt er sich in den meisten Fällen (in 70 von 82) gegenüber diesem durch.

3. Beschreibung der einzelnen Szenenelemente

3.1. Annäherung an die besetzte Freßstelle

Es lassen sich folgende Formen unterscheiden:

Zögernde Annäherung: W1 nähert sich sehr langsam. Häufig hält er inne und sichert. In einem Abstand von 2 bis 4 m macht er manchmal einen Bogen um W2, bevor er sich weiter annähert. Der zögernde Charakter dieser Annäherungsform kann mehr oder weniger stark ausgeprägt sein; der Übergang zur folgenden Form ist fließend.

Einfache, direkte Annäherung: W1 schreitet kontinuierlich auf die Freßstelle zu, ungefähr so, wie wenn sie nicht besetzt wäre.

Annäherung mit Kopfzucken: W1 nähert sich direkt. In einem Abstand von 2 bis 5 m beginnt er mit Kopfzucken. Kopfzucken („Zick-Zack-Bewegungen des Kopfes“ nach HONEGGER & HEUSSER 1969) besteht aus ruckartigen, kurzen Bewegungen des Kopfes in rascher Folge und wechselnder Richtung. Meist wird dazu intensiv gezüngelt. (Die gleiche Kopfbewegung zeigt auch das Männchen im Laufe von Paarungsaktivitäten.)

Annäherung mit „Großmachen“: W1 nähert sich direkt. In einem Abstand von 2 bis 5 m von W2 macht er sich groß. Beim Großmachen (vgl. Abb. 4-5) bewegt sich der Waran steifbeinig vorwärts mit stark vom Boden abgehobenem Rumpf. Dieser ist seitlich etwas abgeplattet, und die Rückenlinie bildet einen flachen Bogen. Die Region der Kehle und Halsunterseite ist stark erweitert und auch die Nackenregion ist aufgetrieben. Der Mund ist geschlossen, Züngeln kann aber vorkommen. Auf verminderter Intensitätsstufe sind eines oder mehrere dieser Elemente schwächer ausgeprägt oder fehlen.

Rascher Vorstoß: W1 nähert sich direkt. In einem Abstand von 3 bis 5 m rennt er plötzlich gegen W2. Dabei macht er sich oft groß. Gelangt W1 zu W2, ohne daß dieser irgendwie reagiert, so bezüngelt er diesen gelegentlich an einer Stelle der ihm zugewendeten Körperregion.

3.2. Zuwendung zum sich nähernden W1

Ähnlich wie bei der Annäherung von W1 können wir verschiedene Formen der Zuwendung von W2 unterscheiden:

Einfache Zuwendung: W2 wendet seinen Kopf gegen W1 oder geht ihm ein paar Schritte entgegen.

Zuwendung mit Kopfzucken: W2 wendet seinen Kopf gegen W1 und führt dabei Kopfzucken aus oder geht ihm ein paar Schritte kopfzuckend entgegen.

Zuwendung mit Großmachen: W2 wendet seinen Kopf gegen W1 oder geht ihm ein paar Schritte entgegen; dabei macht er sich groß (Abb. 4).

Rascher Vorstoß: W2 stürzt sich plötzlich auf W1 und macht sich dabei oft groß.

Tab. 1. Häufigkeit der Entscheidung innerartlicher Auseinandersetzungen in den verschiedenen möglichen Phasen. — Die Zahlen geben die Anzahl der Beobachtungen an. Obwohl die Häufigkeit von Abwenden/Flucht von Waran 1 (W1) ohne Konfrontation zahlenmäßig nicht genau erfaßbar ist, kann man doch sagen, daß sie etwa in der gleichen Größenordnung liegt, wie die Häufigkeit von Abwenden/Flucht von W2 ohne Konfrontation.

Frequency of decisions of intraspecific conflicts in the various possible phases. — Figures indicate the number of observations. Though the frequency of turning off/flight by W1 without confrontation could not be recorded exactly, it is about the same magnitude as the frequency of turning off/flight by W2 without confrontation.

Entscheidung folgt auf	Abwenden/Flucht von Waran 1 (W1)	Abwenden/Flucht von Waran 2 (W2)	total
Annäherung von W1	*	64	(64)
Zuwendung von W2 (1. Stufe der Konfrontation)	48	2	50
Frontales Bezügeln (2. Stufe der Konfrontation)	19	8	27
Kommentkampf (3. Stufe der Konfrontation)	3	2	5

* keine Zahlenangabe möglich; vgl. Anmerkung 1 in Abb. 1.

3.3. Toleranz von W 2

Ein einziger, sehr großer Waran zeigte sich weitgehend tolerant gegenüber klar unterlegenen Artgenossen. Verschiedene Tiere näherten sich ihm zögernd und wichen vorerst auf abrupte Fraßbewegungen seinerseits zurück, wagten sich aber immer weiter heran und fraßen schließlich unmittelbar neben ihm. Selbst einen mittelgroßen Waran, der sich ihm kopfzuckend näherte, beachtete er überhaupt nicht. Lediglich dreimal stupste er unterlegene Artgenossen, die ihm die Fraßstelle versperren, mit der Schnauze am Rumpf; die betreffenden Tiere liefen darauf einige Meter weg, kehrten aber bald wieder zurück. Gegenüber zwei großen Waranen verhielt er sich vorerst intolerant; in beiden Fällen kam es zu einem Kommentkampf, aus dem er als Sieger hervorging (siehe unten, Abschnitt „Zur Abklärung des Rangverhältnisses“).

3.4. Frontales Bezü ngeln

Frontal gegeneinander gerichtet, bezü ngeln sich die beiden Warane gegenseitig die Kopfregion; die Schnauzenspitzen sind dabei wenige Dezimeter bis wenige Zentimeter voneinander entfernt. Manchmal ist das Bezü ngeln mit leichtem Großmachen oder Kopfzucken des einen oder beider Gegner verbunden.

3.5. K o m m e n t k a m p f

In der typischen Ausprägung des Kommentkampfes nähern sich die beiden beteiligten Warane nach dem Bezü ngeln soweit, daß sich ihre Hä lse kreuzen. Nun umklammern sie sich mit den Vorderbeinen und stemmen sich aneinander hoch, indem beide auf den Hinterbeinen vorwärts gehen. Auf den Hinterbeinen und dem Schwanz stehend, halten sie ihre Brustpartien aneinander gepreßt; mit den Vorderbeinen umklammern sie sich weiterhin. Die Hals-Kopf-Partien sind ungefähr an der Stelle des Trommelfells gekreuzt; die Mäuler sind geschlossen (Abb. 6).

Jeder der beiden versucht nun, den anderen zu Boden zu drücken. Druck wird dabei in zwei Richtungen ausgeü bt: nach vorn (gegen die Brust des Gegners) oder auf die Seite. In einem längeren Kampf schwankt die Säule der beiden Rivalen mehrmals nach vorn und zurü ck, nach links und nach rechts (Abb. 7).

Gelingt es dem einen Waran, seinen Gegner zu Boden zu bringen, kommt er auf den Vorderkörper des Verlierers zu liegen. Unter Umständen richten sich die beiden Warane erneut auf und nehmen wieder die Kampfposition ein (eine Beobachtung). Der Kampf ist endgü ltig entschieden, wenn der zu Boden gebrachte Verlierer davonrennt.

Dreimal spielte sich der Kommentkampf in der geschilderten Weise ab; die einzelnen Kämpfe dauerten ca. 6, 30 und 120 sec. In zwei Fällen richteten sich die Warane jedoch nur halb auf (Abb. 8); der eine dieser Kämpfe dauerte 2 bis 3, der andere ca. 10 sec.

3.6. A b w e n d e n / F l u c h t u n d V e r f o l g u n g

A b w e n d e n. Folgende Formen sind zu unterscheiden:

L a n g s a m e s A b w e n d e n m i t G r o ß m a c h e n („gespreiztes Abwenden“ nach HONEGGER & HEUSSER 1969); der unterlegene Waran dreht ausgesprochen langsam ab und macht sich dabei groß.

E i n f a c h e s A b w e n d e n i n N o r m a l h a l t u n g; weder betont langsam noch rasch-fluchtartig.

R a s c h e s A b w e n d e n; meist in Normalhaltung, gelegentlich mit Großmachen.

S i c h e n t f e r n e n ü b e r w e n i g e M e t e r; falls der unterlegene Waran nicht verfolgt wird, geht oder rennt er wenige Meter vom Gegner weg.

V e r f o l g u n g. Bezü glich Geschwindigkeit der Verfolgung kann man zwei Formen unterscheiden:

Rasche Verfolgung: Die beiden Warane laufen mit großer Geschwindigkeit hintereinander her; der Verfolger macht sich dabei häufig groß, gelegentlich auch der Verfolgte (Abb. 5).

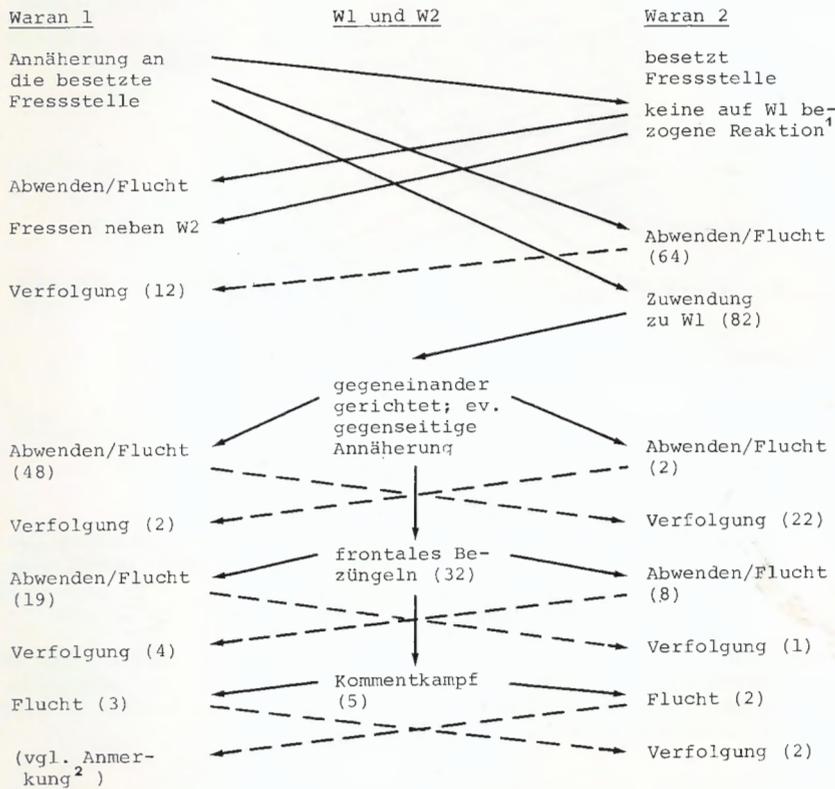


Abb. 1. Innerartliche Auseinandersetzungen bei *Varanus salvator*. — Schematische Darstellung der möglichen Szenenfolgen. Die Zahlen in Klammern geben die Anzahl der beobachteten Fälle an. In der mittleren Kolonne aufgeführte Verhaltensweisen werden von beiden Tieren zugleich gezeigt. Wendet sich ein Tier ab, kann es vom anderen verfolgt werden (gestrichelte Pfeile).

Intraspecific conflict in *Varanus salvator*. — Scheme of possible sequences. Figures in parentheses indicate the number of observed cases. Behaviours listed in the middle column are mutually shown by both lizards. If one animal turns off, it may be chased by the other one (broken arrows).

¹ Für die Fälle, in denen W2 keine Reaktion auf W1 zeigt, fehlen Zahlenangaben, da keine klare Abgrenzung einer einzelnen Annäherung möglich ist.

² Möglichkeit der Verfolgung anzunehmen, jedoch keine Beobachtung.

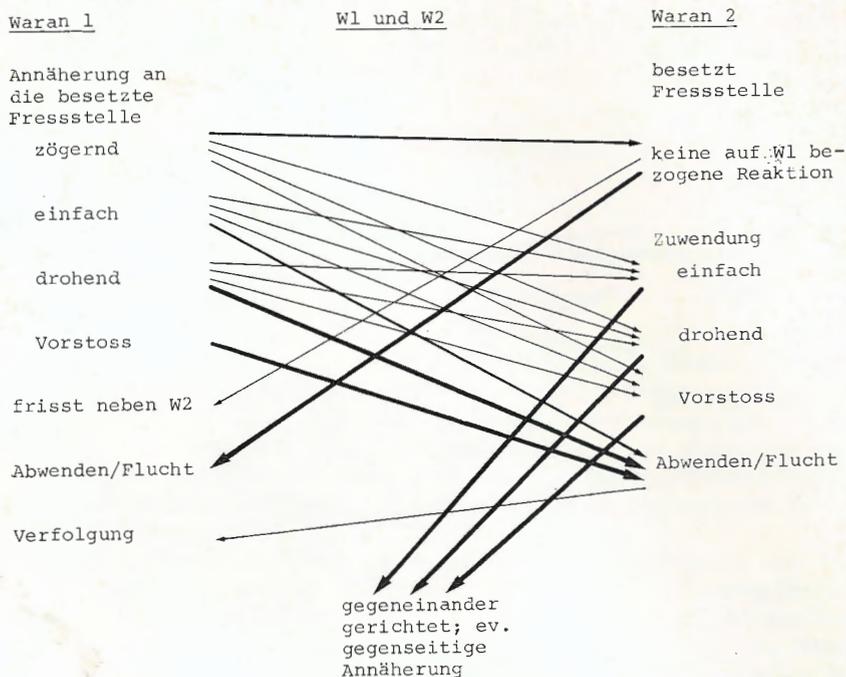


Abb. 2. Anfangsphase der innerartlichen Auseinandersetzungen. — Schematische Darstellung der möglichen Szenefolgen. Die Strichdicke markiert die relative Häufigkeit, mit der einem Szenenelement ein nächstes folgt: dünn ... in weniger als ein Drittel, mittel ... zwischen ein und zwei Drittel, dick ... in mehr als zwei Drittel der Fälle.

First phase of intraspecific conflict. — Scheme of possible sequences. The breadth of the lines indicates the relative frequency by which each element is followed by the next one: narrow ... in less than one third, medium ... between one and two third, broad ... in more than two third of the cases.

Langsame (gespreizte) Verfolgung: Die beiden Tiere gehen betont langsam hintereinander her. Der Verfolger und häufig auch der Verfolgte machen sich dabei groß.

Innerhalb einer einzelnen Verfolgung kann das Tempo wechseln. Die Mehrzahl der insgesamt 43 beobachteten Verfolgungen führten nicht weiter als ca. 10 m. Rasche Verfolgungen erstreckten sich manchmal über größere Distanzen; 14 erreichten mindestens 30 m, drei davon gingen über sicher mehr als 100 m.

Bei einem Aas in der Nähe eines Weiher führten Verfolgungen wiederholt ins Wasser hinein. Der Verfolger schwamm dann seinem Rivalen hinterher. Wurde der Verfolgte eingeholt, tauchte er unter Wasser. Sein Widersacher schaute

Unterlegener

Ueberlegener

Abwenden

langsam, mit
Grossmachen

einfach

rasch

Sich-Entfernen
über wenige Meter

langsame Flucht

rasche Flucht

Abbruch der Flucht

drohendes Folgen

rasches Verfolgen

Zuwendung zur
Fressstelle

1 vorangehend keine Verfolgung

2 vorangehend Verfolgung

Abb. 3. Schlußphase der innerartlichen Auseinandersetzungen bei *Varanus salvator* (Erklärungen wie in Abb. 2). — Innerhalb einer einzelnen Verfolgung kann die Geschwindigkeit wechseln (gestrichelte Pfeile).

Last phase of intraspecific conflict in *Varanus salvator* (explanations as in fig. 2). — Within a single chase speed may change (broken arrows).

darauf suchend umher und tauchte gelegentlich selbst für wenige Sekunden. Erschien der Verfolgte an der Wasseroberfläche, konnte sich das gleiche Spiel wiederholen, bis schließlich der Verfolger zum Aas zurückkehrte. Auch der andere Waran erschien bald wieder dort. Ein verfolgtes, untergetauchtes Tier, das ich nicht mehr auftauchen sah, war jedoch erst wieder nach knapp 40 min am Aas.

Eindeutige Beißversuche während Verfolgungen konnte ich nicht feststellen. Bei raschen Verfolgungen ist der Bewegungsablauf aber so schnell, daß ein kurzes Schnappen nur schwer auszumachen wäre. Auch die Analyse der Filmaufnahmen ließ die Frage offen, ob in seltenen Fällen der Verfolger nach dem Schwanz des Verfolgten schnappt.

3.7. Verhalten nach der Auseinandersetzung

Nach Beendigung einer Auseinandersetzung wendet sich der überlegene Waran regelmäßig der Fressstelle zu. In zehn Fällen nach relativ intensiven Auseinandersetzungen zuckte er dabei mit dem Kopf; Großmachen war dagegen bei der Zuwendung zum Aas nie zu beobachten.

Der unterlegene Waran nähert sich oft nach kurzer Zeit erneut der besetzten Fressstelle. In einigen Fällen legte sich ein unterlegener Waran in der Nähe des Aases für kürzere Zeit nieder.

3.8. Besonderheiten einiger Auseinandersetzungen

Schwanzschlag

Schwanzschlagen gegenüber Artgenossen war nur in wenigen Fällen zu beobachten. Zweimal schlug ein sich langsam, unter Großmachen abwendender Waran mit dem Schwanz gegen seinen Rivalen. Ein weiteres Mal schlug ein Tier gegen einen herankommenden Gegner; darauf bezügelten sich die beiden und bestritten einen Kommentkampf.

Schnauzenstups

In zwei Fällen winkelte ein sich annähernder Waran auf der Schwanzhöhe des fressenden Artgenossen den Kopf nach unten ab und stupste den Gegner mit einer seitlichen Kopfbewegung am Schwanz. Beidemale flüchtete der fressende Waran.

Ein Stupsen seitens eines großen, relativ toleranten Warans gegen den Rumpf von Artgenossen wurde bereits oben erwähnt.

Über den Einsatz des Fauchens in innerartlichen Auseinandersetzungen im Freiland kann ich nichts aussagen, da allfällige Lautäußerungen der Warane infolge der großen Beobachtungsdistanz in der Regel von den Umgebungsgeräuschen übertönt wurden. In Gefangenschaft fauchten Warane bei Annäherung und langsamem Abwenden mit Großmachen (HONEGGER & HEUSSER 1969).

4. Zur Abklärung des Rangverhältnisses

Die vorangehenden Abschnitte haben gezeigt, daß die Entscheidung einer Auseinandersetzung nur selten durch ein direktes Kräftemessen (Kommentkampf) zustande kommt. Trotzdem entspricht das Rangverhältnis, wie es durch die Entscheidung sichtbar wird, praktisch immer dem Größen- und damit dem ungefähren Kräfteverhältnis. Nur in sechs Fällen vermochte sich ein kleinerer Waran gegenüber einem größeren durchzusetzen. In fünf dieser Fälle herrschten besondere Umstände; sie sind im folgenden kurz beschrieben:

Zweimal löste überraschendes, plötzliches Auftauchen eines Individuums die Flucht eines größeren aus; im einen Fall trat ersteres aus dichtem Unterholz her-

aus, im anderen erschien es plötzlich am Rand einer Abfallgrube, in der das größere Futter suchte.

An einem Großtierkadaver bestand zwischen zwei Waranen von ca. 20 cm Längenunterschied kein bestimmtes Rangverhältnis. Dreimal wich der größere vor dem kleineren aus, zweimal war es umgekehrt. Die beiden zeigten gegenüber anderen Waranen auffällige „Temperaments“-Unterschiede. Der kleinere benahm sich sehr forsch und näherte sich auch dem größten der anwesenden Tiere ohne langes Zögern; der größere Waran verhielt sich sehr vorsichtig und näherte sich überlegenen Artgenossen nur langsam, mit häufigem Innehalten und Sichern.

Die vielen Fälle von Abwenden/Flucht des kleineren Tieres ohne vorangehende Konfrontation zeigen, daß die Abklärung des Rangverhältnisses bereits am Anfang einer Begegnung vollzogen werden kann. Dies kommt auch in den unterschiedlichen Formen der einleitenden Annäherung zum Ausdruck. Die zögernde Annäherung war nur bei unterlegenen Waranen zu beobachten; dagegen war in 26 von 31 Fällen drohender Annäherung (mit Großmachen oder Kopfzucken) der sich annähernde der überlegene; den raschen Vorstoß führte nur das überlegene Tier aus.

Es stellt sich nun die Frage, auf welche Art eine Einschätzung des Gegners zustande kommt. Eine Möglichkeit bestünde darin, daß die beiden beteiligten Warane die Kräfte des Gegners aus früheren Kommentkämpfen kennen. Was läßt sich aus unseren Beobachtungen darüber aussagen?

Nach drei der fünf beobachteten Kommentkämpfe kehrte der Verlierer (B) zum Aas zurück, und es folgten erneut Auseinandersetzungen mit dem Sieger (A). Diese Begegnungen sollen kurz geschildert werden (beteiligte Tiere A1, A2, B1, B2, B3).

F a l l 1 : Der Verlierer des Kommentkampfes B1 nähert sich erneut dem Aas. Zuerst trifft er auf einen kleineren Waran. Die beiden bezünglein sich, der kleinere flüchtet. Nun geht B1 auf den Sieger des vorausgegangenen Kommentkampfes, A1, zu. Es folgt ein Bezünglein, viel kürzer als das vor dem Kampf. Darauf wendet sich B1 ab, A1 frißt weiter. Bald danach wiederholt sich eine ähnliche Szene. Schließlich fressen beide an verschiedenen Stellen. Als A1 sich zufällig etwas in Richtung B1 verschiebt, rennt dieser sofort einige Schritte davon.

F a l l 2 : Beim Sieger des Kommentkampfes, A2, handelt es sich um den sehr großen Waran, der klar unterlegene weitgehend toleriert (siehe oben). Nach dem Kommentkampf verfolgt A2 seinen Gegner B2 und kehrt darauf zum Aas zurück. Bald erscheint auch B2 wieder. Er nähert sich extrem zögernd dem fressenden A2. Da A2 nun aber B2 ebenfalls ignoriert, wagt sich dieser schließlich ganz heran; beide fressen Kopf an Kopf. Einmal verfolgt B2 sogar einen kleineren Waran, der auf der anderen Seite von A2 gefressen hat, über den Rücken von A2 hinweg. Als A2 einmal seinen Kopf, wohl zufällig, gegen B2 dreht, rennt dieser rasch einige Meter davon.

F a l l 3 : A2 (gleiches Individuum wie in Fall 2) besiegt B3 in einem Kommentkampf und kehrt nach einer Verfolgung von B3 zum Aas zurück. Bald darauf nähert sich B3 wiederum A2; es erfolgt nochmals ein kurzes Bezünglein und B3 flüchtet einige Meter zur Seite. Als sich A2 einmal etwas vom Aas entfernt, geht B3 heran und frißt. A2 nähert sich bald darauf erneut dem Aas; B3 rennt davon, ohne sich seinem Gegner zugewandt zu haben. Gegenüber zwei kleineren Waranen, die sich zur gleichen Zeit in der Nähe des Aases aufhalten, ist B3 überlegen.

Der Verlierer zeigt sich also in allen drei Fällen dem Sieger des vorausgegangenen Kommentkampfes unterlegen, ohne daß ein weiterer Kampf nötig ist. Diese Unterlegenheit ist spezifisch auf den Sieger bezogen, denn der Verlierer erweist sich gegenüber anderen, kleineren Waranen als überlegen.

Diese Beispiele belegen, daß Erfahrungen, die im Kommentkampf mit einem bestimmten Gegner gemacht wurden — wenigstens für die unmittelbar folgende Zeit — behalten werden. Jedoch ist nicht zu entscheiden, ob der Gegner als Individuum oder als Vertreter einer bestimmten, relativen Größenkategorie erkannt wird. Möglicherweise identifiziert ein Waran einen bestimmten Artgenossen olfaktorisch beim Bezüngen, aber auch darüber läßt sich nichts Sicheres aussagen; immerhin ist bemerkenswert, daß auf 27 der 32 beobachteten Fälle des Bezüngelns ein Abwenden des einen Gegners erfolgte.

Kommentkämpfe beobachtete ich nur zwischen Waranen über ca. 1,5 m Länge und gleicher Größenkategorie. Ob auch Tiere unter dieser Größe Kommentkämpfe bestreiten, weiß ich nicht. Kämpfe zwischen sehr verschieden großen Tieren scheinen mir unwahrscheinlich zu sein. Sicher entspricht aber auch bei kleinen sowie Waranen verschiedener Größenkategorie das Rangverhältnis dem Größenverhältnis. Falls in gewissen Fällen das Rangverhältnis tatsächlich auch ohne Erfahrungen aus Kommentkämpfen geklärt wird, muß man annehmen, daß die Warane eine angeborene Potenz besitzen, einen Artgenossen als Vertreter einer bestimmten, relativen Größenkategorie einzuschätzen.

5. Motivation im Gesamtverlauf und Triebziel

Die innerartliche, ökologische Konkurrenzsituation um Nahrung manifestiert sich an Stellen, wo ein reiches Nahrungsangebot konzentriert vorhanden ist, als Verhaltenskonkurrenz um die jeweils bestehenden Freßstellen.

Die primäre Motivation beider an einer Auseinandersetzung beteiligten Warane — sowohl des sich annähernden als auch des fressenden — ist die Freßappetenz. Der Artgenosse wirkt nun aber als Aggression beziehungsweise Furcht auslösender Reizkomplex. Ist das Rangverhältnis bereits im Laufe der einleitenden Annäherung geklärt worden, setzt sich beim Unterlegenen die Flucht-tendenz durch. Andernfalls besteht bei beiden Gegnern eine überwiegende aggressive Tendenz, bis schließlich über eine oder mehrere Stufen der Konfrontation das Rangverhältnis geklärt ist und sich damit beim Unterlegenen die Flucht-tendenz durchsetzt.

Eine Interaktion an der Freßstelle führt in den meisten Fällen dazu, daß das überlegene Tier gegenüber dem unterlegenen das Privileg behauptet, an der umstrittenen Stelle zu fressen. In diesem Sinne ist das primäre Triebziel das Erreichen eines Futterprivilegs, die Rangabklärung hingegen nur ein Mittel dazu.

Folgende Beobachtungen weisen aber darauf hin, daß die Rangabklärung auch eine gewisse eigene Dynamik besitzt:

(1) Der Ausgang der beobachteten Auseinandersetzungen zeigte keine Korrelation zum Sättigungsgrad (gemäß der Freßdauer) der beteiligten Tiere, son-

dern entsprach — wie gezeigt — in praktisch allen Fällen dem Größenverhältnis. Auch eine Verringerung der Aggressivität mit zunehmender Sättigung war nicht festzustellen.

(2) Auseinandersetzungen können gelegentlich in lange Verfolgungen münden (die Freßstelle wird dann oft durch einen dritten Waran besetzt). Der Verfolger nimmt damit einen relativ großen körperlichen Aufwand in Kauf, nach-



Abb. 4-5. Zuwendung mit Großmachen und rasche Verfolgung bei *Varanus salvator*. — Waran B hat sich dem fressenden Artgenossen A genähert. A wendet sich B mit Großmachen zu, B dreht langsam von A ab (Abb. 4) und rennt davon. A verfolgt B in raschem Tempo und macht sich dabei weiter groß (Abb. 5).

Turning towards an approaching conspecific in tall posture and rapid chase in *Varanus salvator*. — Monitor B has approached the feeding conspecific A. A turns to B in tall posture, B turns off slowly (fig. 4) and runs away. A chases B rapidly and is still showing tall posture (fig. 5).

dem er sein Futterprivileg bereits durchgesetzt hat. Das lange Verfolgen könnte daher eine Rangdemonstration unabhängig vom Futterprivileg darstellen. Alternativ dazu scheint mir aber auch folgende Interpretation möglich zu sein: Langes Verfolgen wird von paarungsbereiten Männchen ausgeführt; diese prüfen dabei, ob es sich beim verfolgten Artgenossen um ein paarungsbereites Weibchen handelt. Allerdings war nie zu beobachten, daß eine Auseinandersetzung um Futter in Paarungsverhalten umschlug.

(3) Wie oben beschrieben, war ein einzelner, sehr großer Waran selektiv tolerant; er duldete Artgenossen, die ihre Unterlegenheit dokumentierten, unmittelbar neben sich. Ob es sich dabei um eine individuelle Besonderheit des betreffenden Tieres oder um eine Eigenart sehr großer Individuen handelt, läßt sich noch nicht entscheiden. In diesem Zusammenhang ist jedoch bemerkenswert, daß bei den Komodowaranen, den größten Vertretern der Varanidae, große Artgenossen gegenüber kleineren beim Fressen offensichtlich weniger intolerant sind als bei den Bindenwanen; es kommt dabei zu einer einfachen Form von Kooperationen (AUFFENBERG 1972).

6. Zur Unterscheidung von Großmachen und Kopfzucken

Großmachen und Kopfzucken können im Laufe von Auseinandersetzungen als Elemente aggressiver Initiative auftreten und sind daher als Drohleistungen anzusprechen. Es fragt sich nun, wieweit sich diese beiden Leistungen in ihrer Motivation unterscheiden. Hinweise dazu geben folgende Beobachtungen:

(1) Bei der einleitenden Annäherung und der Zuwendung treten Kopfzucken und Großmachen in gleichem Szenenzusammenhang auf. Zusätzlich war Großmachen aber auch in Situationen zu beobachten, in denen Kopfzucken nie vorkam, und zwar:

- während eines raschen Vorstoßes,
- während Verfolgungen (vom Verfolger und weniger häufig auch vom Verfolgten),
- beim drohenden Abwenden.

(2) In elf von einundzwanzig Fällen, in denen ein Unterlegener sich abwandte, nachdem er vom Überlegenen mit Großmachen bedroht wurde (rascher Vorstoß nicht eingerechnet), verfolgte dieser seinen Rivalen, nach Bedrohung mit Kopfzucken jedoch nur in sechs von vierunddreißig Fällen. Offensichtlich ist ein mit Großmachen drohender Waran stärker für eine anschließende Verfolgung motiviert als ein mit Kopfzucken drohender.

Abb. 6-8. Kommentkampf bei *Varanus salvator*. — 6) Aufrechte Stellung; 7) Drücken zur Seite; 8) Halb aufrechte Stellung.

Ritualized fighting in *Varanus salvator*. — 6) Upright position; 7) pressing to the side; 8) half upright position.



6



7



8

(3) Erhöht sich der aggressive Charakter einer Auseinandersetzung (weitere Annäherung nach Zuwendung des Gegners, Übergang zur Verfolgung), kann ein Wechsel von Kopfzucken zu Großmachen erfolgen, vermindert er sich hingegen (Ablassen von der Verfolgung, Hinwendung zur Freistelle), ein Wechsel von Großmachen zu Kopfzucken.

Nach diesen Feststellungen zeigt Großmachen in der Initiative einen höheren Grad der Aggressivität an als Kopfzucken. Im Rückzug des Unterlegenen tritt nur noch Großmachen als Drohverhalten auf. Dies könnte so interpretiert werden, daß die aggressive Tendenz bei einem überwiegend durch die Fluchtbereitschaft motivierten Tier relativ hoch sein muß, damit sie noch als Verhaltensleistung zum Ausdruck kommt.

7. Einige Besonderheiten von Auseinandersetzungen in Gefangenschaft

HONEGGER & HEUSSER (1969) studierten das Verhalten zweier männlicher Bindenwarane im Zürcher Zoo. Die meisten Verhaltenselemente der innerartlichen Auseinandersetzungen, die ich im Freiland feststellte, beobachteten die Autoren auch in Gefangenschaft. So beschrieben sie Drohverhalten mit Großmachen, Fauchen und Schwanzschlagen, Kopfzucken („Zick-Zack-Bewegungen des Kopfes“) bei frontalen Begegnungen über einer Beute, Kommentkampf, Flucht und Verfolgung.

Daneben zeigten die beiden Männchen folgende Besonderheiten, die ich im Freiland nicht beobachten konnte:

Fehlen eines dauernden Dominanzverhältnisses: „Weder beim Kommentkampf noch bei den Beißereien entstand auch nur zeitweilig eine Hierarchie zwischen den beiden Männchen . . . Aggression und Defensivität wechselten regellos . . .“ Nach den Autoren ist dies durch die annähernd gleiche Körpergröße der beiden Tiere erklärbar. Im Vergleich zum Freiland erstaunt aber trotzdem, daß selbst nach Kommentkämpfen kein — wenigstens zeitweise — stabilisiertes Dominanzverhältnis auftrat. Im Ujong Kulon beobachtete ich lediglich einmal zwischen zwei Tieren ein mehrmals wechselndes „Dominanz“-Verhältnis (siehe oben); die beiden bestritten aber, zumindest nicht unmittelbar vorangehend, keine Kommentkämpfe.

Beißereien: Hatte einer der Warane (A) eine Beute im Mund, packte der andere (B) gelegentlich mit seinen Kiefern die Schnauzenspitze von A. Dies ist nach den Autoren möglicherweise als „Entladungen des frustrierten Beuteverhaltens“ zu verstehen, das heißt als auf den Artgenossen anstelle des Futterstücks gerichtetes Beißen. Der so angegriffene Waran konnte darauf zurückbeißen, fauchen und drohen. Flüchtete das angegriffene Tier, verfolgte es das andere und versuchte zu beißen. Man kann nicht ausschließen, daß Beißen von Artgenossen auch im Freiland vorkommt; falls es auftritt, ist es aber sicherlich selten.

Bewegungsloses Verharren in liegender Position und paarungsähnliches Verhalten: Blieb das gebissene oder

verfolgte Männchen bewegungslos und flach an den Boden geschmiegt liegen, schien das Beißen des anderen blockiert zu sein. Dieses bezügelte das passive Tier nur noch und ging manchmal in eine Art „Paarungsstellung“ über. Es bestieg dabei von hinten oder seitwärts das passive Tier, machte tastende Bewegungen mit den Hinterbeinen an dessen Schwanzwurzel, bezügelte dessen Kopf und Nackenregion und zuckte mit dem Kopf; in einigen Fällen führte es auch einen Nackenbiß aus.

Das gleiche Verhalten trat auch wiederholt auf, wenn eines der Tiere bewegungslos im Wasserbecken ruhte. Da das „breite“ Daliegen des einen Tieres das wahllose Beißen des Angreifers zu hemmen vermochte, hat es nach Ansicht der Autoren die Funktion einer „Demutgebärde“. Zudem vermochte dieses Liegen aber in Ansätzen auch männliches Paarungsverhalten auszulösen. Es dürfte demgemäß selbst Merkmale der weiblichen Paarungsrolle besitzen. Daß „Demuts“-Verhalten in gewissen Zügen mit der weiblichen Paarungsrolle übereinstimmt, ist unter Wirbeltieren weit verbreitet.

Im Freileben dürften entsprechende Szenen unter Männchen nicht oder nur höchst selten vorkommen. Es ist anzunehmen, daß die Männchen einer Situation ausweichen, in der sie in die Weibchenrolle gedrängt werden. Im Gegensatz zum Freileben ist das Ausweichen in Gefangenschaft jedoch nur kleinräumig möglich. Dies ist vermutlich der entscheidende Grund für das Auftreten paarungsähnlichen Verhaltens zwischen Männchen im Terrarium. Entsprechendes gilt wahrscheinlich auch für das Beißen von Artgenossen.

D a n k s a g u n g

Die Freilandstudie über die Bindenwarane entstand im Rahmen eines Projektes des „World Wildlife Fund“ zur Erhaltung des Javanischen Nashorns. Die Finanzierung der Reise und des Aufenthaltes in Java übernahm in großzügiger Weise das für dieses Projekt zuständige Basler Patronatskomitee. Mit zahlreichen Anregungen und kritischer Überprüfung förderte Herr Prof. Dr. R. SCHENKEL die Arbeit in allen Phasen. Bei meiner Tätigkeit im Feld unterstützten mich freundschaftlich und tatkräftig der Leiter des Reservats, Herr WIDODO S. RAMONO, und seine Angestellten. Ich danke allen, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, aufs herzlichste.

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

Die Ausgangslage innerartlicher Auseinandersetzungen bei *Varanus salvator* ist fast immer die folgende: Ein Waran nähert sich einer Freßstelle, die von einem Rivalen besetzt ist. In manchen Fällen wendet sich der Ankömmling wieder ab, ohne daß der Artgenosse am Futter reagiert hätte; in anderen setzt er seine Annäherung fort, bis der fressende flieht oder sich ihm zuwendet. Im letzteren Fall ist eine erste Stufe der Konfrontation erreicht. Ihr können sich zwei weitere anschließen, nämlich frontales Bezügeln und Kommentkampf. Die Schlußphase wird durch Abwenden des unterlegenen Tieres eingeleitet. Der Überlegene kann dieses über eine kurze, gelegentlich auch eine längere Strecke verfolgen; stets aber wendet er sich der Freßstelle zu.

Während Auseinandersetzungen werden Großmachen oder Kopfzucken als Drohelemente eingesetzt. Kopfzucken scheint eine mildere Form der Drohung zu sein als Großmachen.

Die Mehrzahl der Auseinandersetzungen wird in der ersten Phase — also ohne Konfrontation — entschieden. Auseinandersetzungen mit Konfrontation sind um so seltener, je mehr Stufen sie umfassen.

Verlierer von Kommentkämpfen manifestieren in nachfolgenden Interaktionen mit dem Sieger stets ihre Unterlegenheit.

In den meisten Fällen führen Auseinandersetzungen an einer Freßstelle zu einem Futterprivileg des größeren Tieres gegenüber dem kleineren. Ein an einer Aasstelle beobachteter, sehr großer Waran bildete eine Ausnahme, indem er klar unterlegene Artgenossen unmittelbar neben sich fressen ließ.

Summary

Intraspecific conflict in *Varanus salvator* usually starts in the following way: One monitor is approaching a feeding place occupied by another one. In many cases the approaching lizard turns away before the other one has shown any reaction to the former's approach, in others the approach is continued until the individual at the food either flees or turns to face the intruder. The latter occurring, a first level of confrontation is reached. Two higher levels may ensue, i. e. mutual frontal licking and ritualized fighting. One individual's, the inferior's, turning off initiates the final phase of the interaction. The dominant individual may chase the inferior one over a short, sometimes a longer, distance. Eventually it will return to the feeding place.

In the course of such encounters "tall posture" or "head jerking" are displayed. Both are forms of threat, the former apparently the more rigorous, the latter the weaker one.

The majority of the encounters at a feeding place is settled in the first phase, i. e. without confrontation. The higher the level of confrontation, the rarer its occurrence.

Losers in ritualized fights display their inferiority to the winners in subsequent encounters.

In most cases the interactions at a feeding place eventually result in the feeding privilege of the larger individuals vis-à-vis the smaller ones. A very large monitor once observed at a carcass behaved exceptionally: he tolerated clearly inferior conspecifics which were feeding next to him.

Schriften

- AUFFENBERG, W. (1970): A day with number 19 — A report on a study of the Komodo monitor. — *Animal Kingdom*, 73: 18-23. New York.
- — — (1972): Komodo dragons. — *Nat. Hist.*, 81: 52-59. New York.
- — — (1978): Social and feeding behavior in *Varanus komodoensis*. — In: GREENBERG, N. & MACLEAN, P. D. (eds.), *Behavior and neurology of lizards*, 1978: 301-331.
- CARPENTER, C. C., GILLINGHAM, J. C., MURPHY, J. B. & MITCHELL, L. A. (1976): Further analysis of the combat ritual of the pygmy mulga monitor, *Varanus gil- leni* (Reptilia; Varanidae). — *Herpetologica*, 32: 35-40.
- HONEGGER, R. E. & HEUSSER, H. (1969): Beiträge zum Verhaltensinventar des Bindenwarans (*Varanus salvator*). — *Zool. Garten*, N. F., 36: 251-260. Jena.

- HOOPERWERF, A. (1951): Waarnemingen bij voedsel zoekende watervogels en waranen. — *Limosa*, 24: 55-59. Kampen.
- — — (1970): Ujung Kulon. The land of the last Javan rhinoceros. — Leiden.
- MURPHY, J. B. & MITCHELL, L. A. (1974): Contributions to the behavior of the pygmy mulga monitor lizard, *Varanus gilleni*. — *Herpetologica*, 30: 90-97.
- PFEFFER, P. (1959): Observation sur le varan de Komodo *Varanus komodoensis* OUWENS 1912. — *Terre et Vie*, 106: 195-243. Paris.
- SCHÜRER, U. & HORN, H.-G. (1976): Freiland- und Gefangenschaftsbeobachtungen am australischen Wasserwaran, *Varanus mertensi*. — *Salamandra*, 12: 176-188. Frankfurt am Main.
- VOGEL, P. (1979): Zur Biologie des Bindenwarans (*Varanus salvator*) im westjavanischen Naturschutzgebiet Ujung Kulon. — Diss. Univ. Basel.

Verfasser: Dr. PETER VOGEL, Zoologisches Institut der Universität Basel, Rheinsprung 9, CH-4051 Basel, Schweiz.