

Unterschiedliche Fortpflanzungsstrategien bei Geckos der Gattung *Tarentola* GRAY, 1825

BRIGITTE HIELEN

Mit 7 Abbildungen

Abstract

Reproduction of several species of the genus *Tarentola* was investigated in a captive breeding project. The studies resulted in differences between the subgenera *Makariogecko*, *Tarentola*, and *Sabelogecko* with respect to egg mass and time intervall between clutches. This corresponds with differences in clutch numbers, incubation time, and reproductive effort. Species of the subgenus *Tarentola* can be described as r-strategists with little egg mass and high clutch numbers, while *Makariogecko* and *Sabelogecko* seem to be more K-strategists. It seems to agree with their phylogenetic relationship as well as with their distributional range in more stable seasonal environments (Nile Valley and western Canary Islands), while *Tarentola* s. str. is distributed or at least has speciated in more desert like parts of Northwest Africa and the eastern Canaries.

Key words: Gekkonidae: *Tarentola*; number of clutches; clutch size; egg mass; incubation time; reproductive effort.

1. Einleitung

Innerhalb der Squamata gibt es Gruppen, von denen nur geringe grundlegende Daten zur Fortpflanzungsbiologie vorliegen, wie zum Beispiel Anzahl der Gelege pro Saison, Gelegegröße oder Eimasse. Dies gilt auch für die Gekkoniden, insbesondere für die afrikanischen und europäischen Arten. Zum Thema Fortpflanzung bei Reptilien gibt es einige Monographien und Übersichten, die sich jedoch meist mit anderen Familien als mit Gekkoniden befassen oder diese in der Bearbeitung weitestgehend ausschließen (z. B. TINKLE 1967, TINKLE et al. 1970, TINKLE & DUNHAM 1986, FITCH 1970). Bei anderen Arbeiten handelt es sich um ausführliche, vergleichende und statistisch aufbereitete Zusammenstellungen von Literaturdaten (SAINT-GIRONS 1985, DUNHAM et al. 1988), in denen die Geckos ebenfalls spärlich vertreten sind. Einige Untersuchungen über australische Geckos haben zum großen Teil Museumsmaterial zur Grundlage oder vergleichen relativ allgemein Geckos verschiedener Klimazonen (HOW et al. 1986, JAMES & SHINE 1988). So stellen die detaillierten Freilandstudien zur Populationsdynamik australischer Geckos, in der HENLE (1989, 1990a, b) einzelne Reproduktionsparameter unter dem Stichwort „life-history-Evolution“ diskutiert, bislang Einzelercheinungen dar. Über die Geckos der afrikanisch-europäisch

verbreiteten Gattung *Tarentola*, deren systematische Gliederung und Phylogenie intensiv bearbeitet wurde (JÖGER 1980, 1984a, b, c, 1985; JÖGER & BISCHOFF 1983), sind bis etwa 1980 nur wenige Gelegenheitsbeobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie publiziert (z. B. NETTMANN & RYKENA 1979, RIEPPEL 1981). LOPEZ-JURADO et al. (1982) haben in Freilandbeobachtungen „primeros datos“ zur Eizeitigungsdauer von spanischen *Tarentola mauritanica* erhoben. Vergleichende Daten einiger *Tarentola*-Arten wurden von NETTMANN & RYKENA (1985) veröffentlicht und sind in ähnlicher Form auch bei BARBADILLO ESCRIVA (1987) dargestellt. Die hier vorliegende Arbeit liefert weiteres Datenmaterial, das in zweijähriger kontrollierter Terrarienhaltung gewonnen wurde.

2. Material und Herkunft der Tiere

Die untersuchten Arten der Gattung *Tarentola* sind nach JÖGER (1984a, b, c) drei Untergattungen zuzuordnen (zur nomenklatorischen Verfügbarkeit der Namen siehe KLUGE 1983, 1987):

Untergattung *Tarentola*: *Tarentola mauritanica* und *T. angustimentalis* (von insgesamt 6 Formen der Untergattung).

Untergattung *Makariogecko*: *Tarentola boettgeri boettgeri*, *T. boettgeri hierrensis*, *T. delalandii* und *T. gomerensis* (von insgesamt 15 Formen).

Untergattung *Sahelogecko*: *Tarentola annularis* (von insgesamt 7 Formen).

Folgende Tiere standen zur Verfügung:

T. annularis: 1 Männchen und 1 Weibchen (Herkunftsort Luxor/Ägypten).

T. mauritanica: 1 Männchen und 2 Weibchen (unbekannter Herkunftsort). Das Männchen ist seit 1974 in Terrarienhaltung und damit das älteste Tier des untersuchten Bestandes.

T. mauritanica: 1 Männchen und 1 Weibchen ab Mitte 1988 (Menorca/Balearen). Diese Tiere sind morphologisch und in den Fortpflanzungsparametern deutlich von den anderen *T. mauritanica* verschieden und werden deshalb als eigene Form geführt.

T. angustimentalis: 1 Männchen und 2 Weibchen, ab 1989 dann insgesamt 3 Männchen und 3 Weibchen (Graciosa/Kanarische Inseln).

T. delalandii: 1 Männchen und 3 Weibchen (La Palma/Kanarische Inseln).

T. b. boettgeri: 1 Männchen und 2 Weibchen (Gran Canaria/Kanarische Inseln).

T. boettgeri hierrensis: 1 Männchen und 2 Weibchen, ab Mitte 1988 2 Männchen und 3 Weibchen (Hiero/Kanarische Inseln).

T. gomerensis: 1 Männchen und 1 Weibchen (Gomera/Kanarische Inseln).

Das Pärchen *T. mauritanica* von Menorca und 1 Männchen von *T. boettgeri hierrensis* wurden mir von B. BANNERT (Berlin) überlassen, *T. gomerensis* erhielt ich von C. MARTIN (Bremen). Alle übrigen Tiere stellte mir S. RYKENA (Bremen) zur Verfügung.

Für Angaben zur Verbreitung der Arten sei auf JÖGER (1984c) und BISCHOFF (1985) sowie BARBADILLO ESCRIVA (1987) verwiesen.

3. Methode

Die Tiere wurden in Terrarien unterschiedlicher Größe gehalten, zum Teil vergesellschaftet mit Eidechsen. Die Böden der Terrarien waren mit einer 3–5 cm hohen Schicht aus trockenem Sand bedeckt. Als Versteckmöglichkeiten dienten liegende oder senkrecht stehende Rinden sowie aufgeschichtete, flache Steinplatten. Alle Terrarien waren dem natürlichen Licht-/Dunkelrhythmus ausgesetzt. Handelsübliche Glühbirnen (25 bis 60 W) mit Reflektorschirm erwärmten die Terrarien zusätzlich; ihre Leuchtdauer war dem natürlichen Licht-/Dunkelrhythmus angepaßt. Die Temperatur fiel in der Dunkelphase auf Zimmertemperatur (minimal 15 °C).

Von November bis Januar wurden die Tiere in Winterruhe gehalten. Sie erhielten kein Futter, und die Glühbirnen wurden durch Neonröhren ersetzt, so daß lediglich Zimmertemperatur herrschte. Mit den ersten Anzeichen der Fortpflanzungsbereitschaft, meistens dem Rufen der Männchen, endete die Winterruhe.

Alle Eier nahm ich möglichst sofort aus dem Terrarium; das war meistens am Morgen, da die Weibchen in der Nacht ablegten. Vor der Registrierung der Eimäße mittels Lineal und Laborwaage entfernte ich, soweit möglich, den anhaftenden Sand. Die Registrierung unterblieb in den Fällen, wo der Sand zu stark an der Eischale haftete. Ich legte die Eier in Plastikbehälter von 4,5 × 4,5 × 5 cm. Die Unterlage für die Eier bestand aus einer 1–2 cm hohen Schicht aus trockenem Sand. Die Zeitigung erfolgte unter verschiedenen Temperaturbedingungen in Klimäräumen und Wärmeschränken. Die Temperaturen registrierte und kontrollierte ich mittels geeichter Thermometer und 14-Tage-Thermohygrographen.

Mehrmals im Jahr maß und wog ich die Tiere; im Untersuchungszeitraum war bei allen noch Wachstum festzustellen. Zur Berechnung des Fortpflanzungsaufwandes der Weibchen für ein Gelege wurde die Masse des Weibchens, die vor und nach der Winterruhe und in einigen Fällen direkt nach der Eiablage ermittelt worden ist, zur Masse des Geleges nach folgender Formel in Beziehung gesetzt:

$$\frac{\text{Gelegemasse} \times 100}{\text{Weibchenmasse} + \text{Gelegemasse}} [\%].$$

4. Ergebnisse

4.1 Gelegezahl

In Tabelle 1 sind die 1988 und 1989 beobachteten Zeiträume dargestellt, die zur Fortpflanzung genutzt wurden, sowie die maximalen Gelegezahlen der untersuchten Arten in einer Fortpflanzungssaison. Die Zahl der Gelege ist nur teilweise abhängig vom Zeitraum, der von den Tieren zur Fortpflanzung genutzt wird. Die Arten der Untergattung *Makariogecko* produzierten zwischen 5 und 7 Gelege in einer Saison. Sie sind in der Gelegezahl kaum verschieden voneinander. Die zur Untergattung *Tarentola* gehörenden Arten *T. angustimentalis* und

T. mauritanica können bis zu 15 Gelege pro Saison produzieren. Unter den gleichen Bedingungen hat *T. mauritanica* von Menorca nur 7 Gelege in einer Saison abgelegt. Bei *T. (Sabelogecko) annularis* kam es in beiden Jahren jeweils 6mal zur Eiablage. Da die unterschiedlichen Gelegezahlen offenbar nicht allein als Resultat verschieden langer Fortpflanzungszeiten erklärt werden können, kann versucht werden, die Gelegezahl in Relation zur Größe des Weibchens zu sehen.

Art	Fortpflanzungszeitraum im Terrarium	Zahl der Gelege (maximal)
<i>T. angustimentalis</i>	Anfang Februar - Ende August	13
<i>T. mauritanica</i>	Anfang März - Anfang September	15
<i>T. maurit.</i> (Menorca)	Anfang Mai - Ende August	7
<i>T. delalandii</i>	Ende April - Anfang September	7
<i>T. b. boettgeri</i>	Anfang März - Ende August	5
<i>T. b. hierrensis</i>	Anfang Mai - Anfang September	7
<i>T. gomerensis</i>	Anfang Mai - Ende August	6
<i>T. annularis</i>	Mitte März - Ende Juli	6

Tab. 1. Fortpflanzungszeitraum im Terrarium und maximale Zahl der Gelege für jede Art. Season of reproduction in captivity and maximal number of clutches for each species.

Aus Abbildung 1 ist zu ersehen, daß jeweils innerhalb der Untergattung *Tarentola* und *Makariogecko* gilt, daß die Anzahl der Gelege mit der Kopf-Rumpflänge (KRL) korreliert. Das kleinste Weibchen innerhalb der Untergattung *Makariogecko* (*T. b. boettgeri*) legte auch die wenigsten Gelege. Das größte Weibchen von *Makariogecko* (*T. delalandii*) deutet mit 7 Gelegen bei einer KRL von 6,9 cm die obere Grenze der Variation innerhalb der Untergattung an, während *T. mauritanica* von Menorca die untere Grenze der Untergattung *Tarentola* darzustellen scheint. Im Vergleich der Untergattungen macht die unterschiedliche Steigung deutlich, daß die KRL nicht die alleinige Ursache für die große Gelegezahl bei *Tarentola* s. str. sein kann.

Für *T. (Sabelogecko) annularis* ist in dieser Hinsicht keine Korrelation nachzuweisen, da es an Vergleichstieren mangelt. Diese Art ist mit 11 cm KRL die größte untersuchte Art, legte jedoch jeweils in einer Saison „nur“ 6 Gelege ab. Nach den Angaben von NETTMANN & RYKENA (1985) erreicht *T. annularis* eine Gelegezahl bis zu 8 Gelege pro Saison und bleibt damit hinsichtlich der Gelegezahl im Bereich der makaronesischen Artengruppe.

4.2 Eimasse

Einen Überblick über die Eimassen der untersuchten Arten gibt Abbildung 2. Die leichtesten Eier produzieren *T. angustimentalis* und *T. mauritanica* (unbekannter Herkunft) mit mittleren Eimassen um 620 mg. Hingegen legt *T. mauritanica* von Menorca deutlich schwerere Eier, im Mittel beträgt die Eimasse 770 mg. Dieser Unterschied ist auf 95%-Niveau signifikant (U-Test, SACHS 1984).

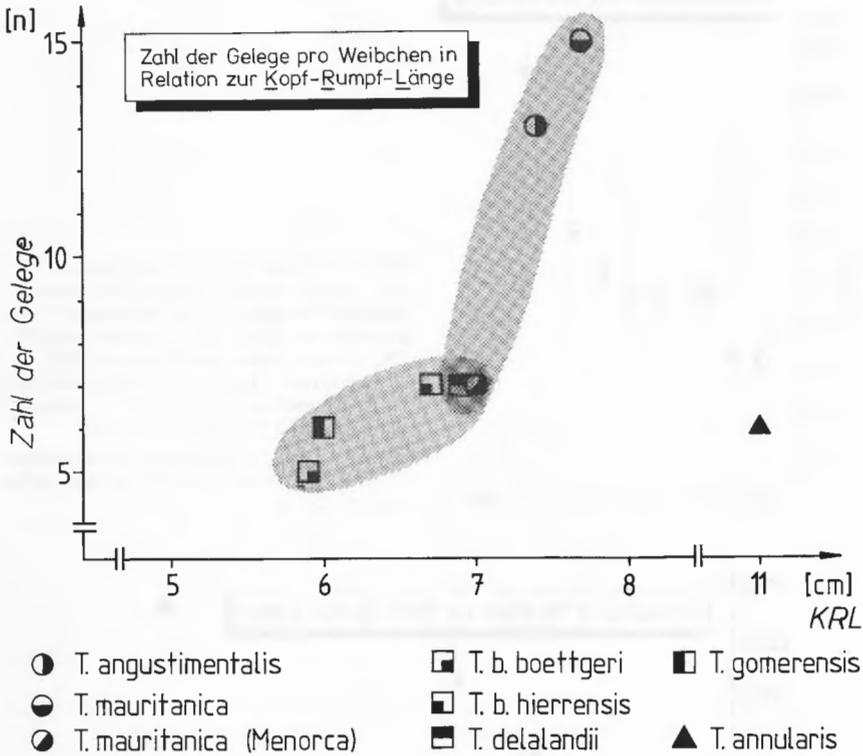


Abb. 1. Gelegeanzahl (n) in einer Fortpflanzungsperiode in Beziehung zur Kopf-Rumpf-Länge (cm). Dargestellt ist von jeder Art ein Einzelwert des Weibchens, das die höchste Gelegeanzahl in einer Saison erbrachte.

Number of clutches (n) per reproductive period in relation to snout-vent-length (cm). Of each species, the value of the female producing the highest number of clutches in one reproductive season is given.

Zwischen 770 und 920 mg schwer sind die Eier der *Makariogecko*-Arten. Innerhalb dieser Gruppe produziert *T. b. hierrensis* die Eier mit der größten Masse; diese Art ist in der Eimasse relativ zu den übrigen Arten der *Makariogecko* auf dem 95%-Niveau signifikant verschieden (U-Test, SACHS 1984).

Die Annahme, daß die größten Tiere auch die schwersten Eier legen, ist naheliegend. Daß dies jedoch nicht immer der Fall ist, zeigt Abbildung 3, in der die Eimasse in Beziehung zur KRL gesetzt wurde. Deutlich treten die Unterschiede zwischen den Untergattungen zutage. Die *Makariogecko*-Vertreter legen bei gleicher bzw. geringerer Größe schwerere Eier als die *Tarentola* s. str. Sowohl *T. delalandii* als auch *T. mauritanica* von Menorca markieren erneut die Grenzbereiche in der Variation der Untergattungen: In Relation zu *T. mauritanica* unbekannter Herkunft und *T. angustimentalis* legt *T. mauritanica* von Menorca schwere Eier, während *T. delalandii* relativ zu den ihr nächstverwandten Arten leichte Eier legt.

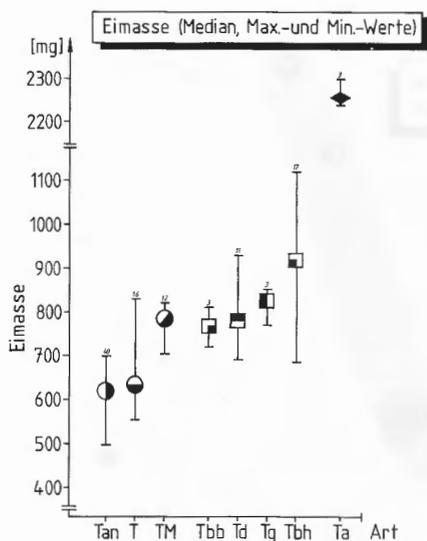


Abb. 2. Eimasse (mg) der untersuchten Arten. Von den einzelnen Arten (Abk.) standen folgende Eimassen (n) zur Verfügung: *T. angustimentalis* (Tan) (40), *T. mauritanica* (T) (16), *T. mauritanica* von Menorca (TM) (12), *T. b. boettgeri* (Tbb) (3), *T. delalandii* (Td) (11), *T. gomerensis* (Tg) (3), *T. b. hierrensis* (Tbh) (12) und *T. annularis* (Ta) (3).

Egg masses (mg) of all species. Abbreviations of species names and numbers of data (n) in parentheses.

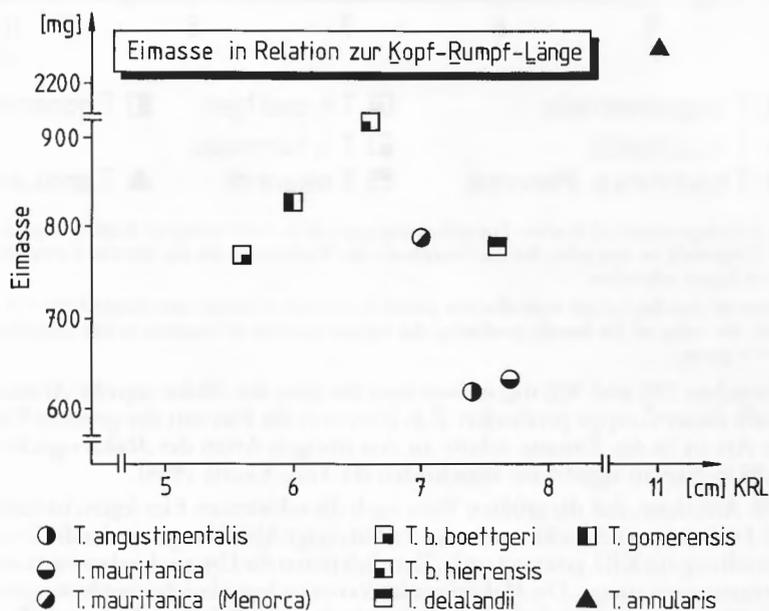


Abb. 3. Mittlere Eimasse (mg) in Relation zur maximalen Kopf-Rumpf-Länge (cm) der untersuchten Arten; (n) wie in Abb. 2.

Mean values of egg masses (mg) in relation to maximal snout-vent-length (cm) of the species studied; (n) as in fig. 2.

4.3 Gelegegröße

Der dritte Parameter ist die Gelegegröße. Die Geckos der Gattung *Tarentola* legen, wie die meisten Geckos, Gelege mit maximal 2 Eiern. Die Mittelwerte der beiden Untersuchungsjahre sind in Abbildung 4 dargestellt. Bislang legten *T. b. boettgeri* und *T. gomerensis* ausschließlich Gelege mit einem Ei. *T. b. hierrensis* legt vereinzelt Gelege mit zwei Eiern; in beiden Untersuchungsjahren waren 80% der Gelege Einzeleier. Bei *T. delalandii* bestehen circa 40% der Gelege aus Einzeleiern. Diese Arten gehören zur Untergattung *Makariogecko*. Die Geckos der Untergattung *Tarentola* legen bevorzugt Gelege, die aus zwei Eiern bestehen: Nur 15% der Gelege waren 1989 Einzeleier, im Jahr davor gab es sogar nur 1 Gelege (von 36 gesamt), das aus einem Ei bestand. Bei *T. (Sahelogecko) annularis* können bis zu 50% der Gelege aus einem Ei bestehen, wie es 1989 der Fall war; 1988 lag der Wert bei 33%.

Hinsichtlich der Gelegegröße können Unterschiede zwischen *Makariogecko* und *Tarentola* s. str. festgestellt werden. Auch hier ist die KRL der Weibchen von Bedeutung. Bei den kleinwüchsigen Arten von *Makariogecko*, die zudem noch schwerere Eier produzieren, stellt die Körpergröße den limitierenden Faktor für die Gelegegröße dar. Das wird zum einen deutlich an *T. delalandii*, der

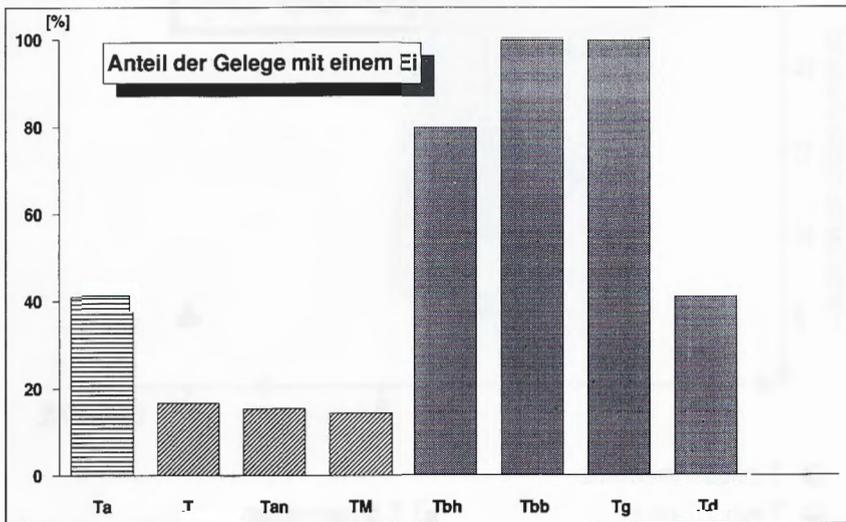


Abb. 4. Anteil der Gelege (%) mit einem Ei an der Gesamtgelegezahl jeder Art. Dargestellt ist das Mittel über zwei Jahre. Abkürzungen siehe Abbildung 2. Quergestreift: *Sahelogecko*, schraffiert: *Tarentola* s. str., grau: *Makariogecko*.

Amount of one-egg clutches (%) in relation to the total number of clutches of each species. The mean value of two years is given. Abbreviations as in fig. 2. Cross striped: *Sahelogecko*, hatched: *Tarentola* s. str., grey: *Makariogecko*.

größten Art innerhalb *Makariogecko*. Sie tendiert zu Gelegen mit zwei Eiern ähnlich wie die *Tarentola* s. str. Zum anderen legte das kleinste Weibchen von *T. b. hierrensis* ausschließlich Einzeleier ab. Dieser Unterschied in der Gelegegröße läßt sich auch an den maximal produzierten Eizahlen pro Saison ablesen: Die Arten von *Makariogecko* erreichten im Maximum 10 Eier pro Weibchen und Saison (*T. delalandii*), die *Tarentola* s. str. 25 Eier pro Saison und Weibchen (*T. angustimentalis*).

4.4 Fortpflanzungsaufwand für ein Gelege

Bei der Betrachtung des Fortpflanzungsaufwandes pro Gelege wurde unterschieden in Gelege mit einem Ei und mit zwei Eiern. In Abbildung 5 ist der Fortpflanzungsaufwand für ein Gelege mit zwei Eiern gegen die Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen aufgetragen.

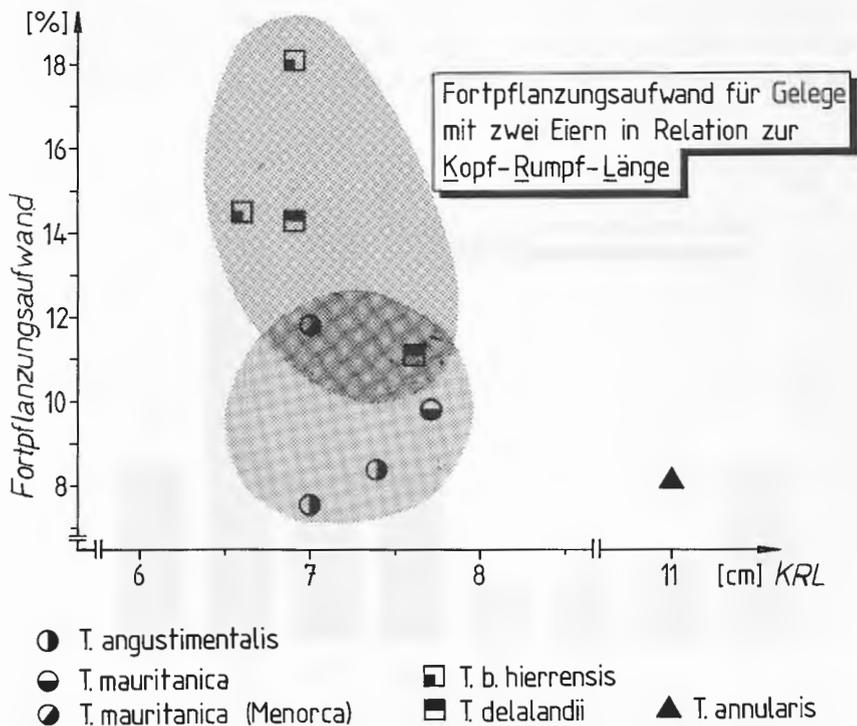


Abb. 5. Fortpflanzungsaufwand (%) der Weibchen für Gelege mit zwei Eiern in Relation zur Kopf-Rumpf-Länge (cm).

Females' reproductive effort (%) in clutches consisting of two eggs in relation to the snout-vent-length (cm).

Die *Makariogecko*-Arten betreiben im Mittel mehr Aufwand für die Produktion eines Geleges als die Arten der Untergattung *Tarentola*. Die Werte für die beiden Vertreter, die Gelege mit zwei Eiern produzieren, liegen zwischen 11 und 18% ihres Eigengewichts, wobei *T. b. hierrensis* mit 18% die obere Grenze beschreibt. Die Arten der Untergattung *Tarentola* betreiben einen Aufwand, der 8–12% ihres Eigengewichts entspricht. Damit überschneiden sich die beiden Untergattungen nur geringfügig. Im Überschneidungsbereich weist *T. (Makariogecko) delalandii* den geringsten und *T. (Tarentola) mauritanica* von Menorca den höchsten Wert seiner Untergattung auf. *T. (Sabelogecko) annularis* investiert bis zu 8,5% seines Eigengewichts in ein Gelege, das aus zwei Eiern besteht.

Für Gelege mit nur einem Ei ergibt sich ein ähnliches Bild. Auch hier investieren die Weibchen von *Makariogecko* mehr als die von *Tarentola* s. str. und *Sabelogecko*. Betrachtet man den Gesamtproduktionsaufwand eines Weibchens für eine Saison, so ist aufgrund der größeren Gelegezahl für *Tarentola* s. str. ein höherer Aufwand als für die Arten von *Makariogecko* und *T. (Sabelogecko) annularis* anzunehmen.

4.5 Entwicklungsdauer des Geleges im Körper des Weibchens

Als Maß für diesen Parameter gilt der zeitliche Abstand zweier aufeinanderfolgender Gelege. Wer die schwersten Eier legt, braucht auch für ihre Produktion die längste Zeit: *T. annularis* im Durchschnitt 26 Tage. Die Arten mit den leichtesten Eiern benötigen auch den geringsten Zeitraum für diese Entwicklungsphase: *T. angustimentalis* im Mittel knapp 15 Tage, *T. mauritanica* 12,5 Tage. *T. mauritanica* von Menorca, die im Vergleich zu den anderen Tieren

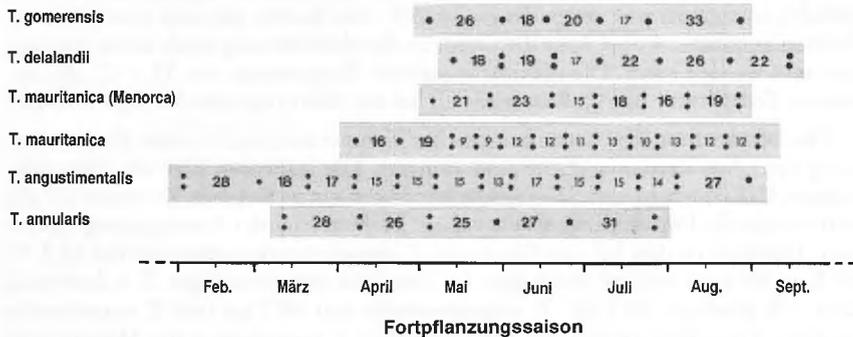


Abb. 6. Zeitliche Gelegeabstände (Tage) innerhalb einer Fortpflanzungssaison. Für jede Art sind alle Gelege eines Weibchens aufgetragen. Doppelpunkt bedeutet ein Gelege mit zwei Eiern, ein Punkt bedeutet Einzelei.

Temporal intervals (days) between clutches of one season. For each species, all clutches of one female are recorded. Two points: clutches with two eggs; one point: clutches with one egg.

der Untergattung *Tarentola* recht schwere Eier legt, benötigt im Mittel 19 Tage für die Erzeugung eines Geleges und erreicht damit Gelegeabstände wie manche Arten von *Makariogecko*.

In Abbildung 6 sind, exemplarisch für einige Arten, die zeitlichen Abstände zwischen den Gelegen je eines Weibchens im Verlauf der Saison dargestellt. Es ist zu erkennen, daß die Zeitabstände zur Mitte der Saison kürzer werden, im Extremfall (*T. angustimentalis*) um mehr als die Hälfte der Zeit (von 28 auf 13 Tage). Außerdem läßt sich zum Saisonende eine Tendenz zur Verlängerung der Zeitabstände feststellen. Während die großen zeitlichen Abstände zum Saisonbeginn (Januar/Februar) als Reaktion auf die Licht- und Temperaturverhältnisse zu verstehen sind (siehe auch BUSTARD 1968, 1970, MARCELLINI 1971), ist der Erschöpfungszustand beziehungsweise sind die angegriffenen Fettreserven der Weibchen als Ursache für die Verlängerung der Zeitabstände zum Saisonende anzunehmen.

4.6 Zeitigungsdauer

Die Zeitigungsdauer beschreibt den Zeitraum von der Eiablage bis zum Schlupf. Die Zeitigung erfolgte unter verschiedenen, sowohl konstanten als auch wechselnden Temperaturbedingungen. Aus 12 Temperaturwerten pro Tag wurde der Tagesmittelwert errechnet. In Abbildung 7, die eine Übersicht für alle Arten gibt, sind die Mittelwerte der Tagesmittel während der gesamten Inkubationszeit gegen die Zeitigungsdauer aufgetragen. Es sind lediglich Ergebnisse aus der Zeitigung bei konstanten Temperaturen dargestellt. Bei schwankenden Temperaturen ergeben sich Eizeitigungswerte, die von der Zeitigungsdauer bei einem dem Mittelwert entsprechenden Konstantwert abweichen (in Vorb.) — dies im deutlichen Unterschied zur Situation bei Lacertiden (RYKENA 1988).

Auch bei Geckos wird deutlich, daß die Zeitigungsdauer abnimmt, wenn die Inkubationstemperatur steigt. Es ergibt sich eine Kurve, die sich jeweils an die Achsen annähert, wobei über die Grenzen der Annäherung noch keine Aussage gemacht werden kann. Die maximale geprüfte Temperatur war 32,3 °C, die minimale Temperatur betrug knapp 23 °C, bei der allerdings kein Schlupf erfolgte.

Die Betrachtung der Arten bei gleicher Temperatur ergibt einen Zusammenhang zwischen Zeitigungsdauer und Eimasse. Die schweren Eier der Untergattungen *Makariogecko* und *Sabelogecko* benötigen einen längeren Zeitraum für die extracorporale Entwicklung als die relativ leichten Eier der Untergattung *Tarentola*. Deutlich ist dies bei den Eiern von *T. annularis* erkennbar, die bei 32,3 °C 62 Tage bis zum Schlupf benötigen. Im Vergleich dazu benötigen *T. b. hierrensis* und *T. b. boettgeri* 50 Tage, *T. angustimentalis* nur 48 Tage und *T. mauritanica* 44 Tage. Trotz ihrer recht schweren Eier gehört *T. mauritanica* von Menorca mit nur 41 Tagen Entwicklungszeit zu den Arten mit einer sehr kurzen extracorporalen Entwicklungszeit. Berücksichtigt man die Zeit der intracorporalen Entwicklung bei dieser Form, so ergeben sich allerdings mit den übrigen Arten der *Tarentola* s. str. vergleichbare Zeiträume hinsichtlich der gesamten Embryonalentwicklung.

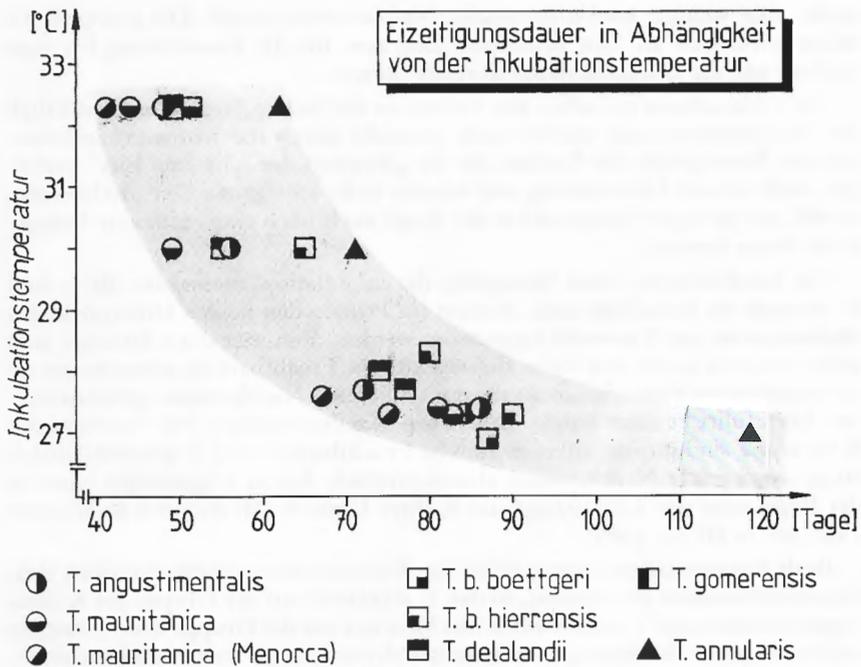


Abb. 7. Eizeitigungsdauer (Tage) in Abhängigkeit von der Inkubationstemperatur (°C). Dargestellt sind Ergebnisse einzelner Gelege.

Duration of incubation (days) as a function of incubation temperature (°C). Values of single clutches are given.

5. Diskussion

Die vorliegenden Befunde lassen die Beschreibung von unterschiedlichen Fortpflanzungsstrategien zu. Zum einen die Strategie, relativ schwere Eier zu produzieren. Das Ergebnis sind relativ große Nachkommen (NETTMANN & RYKENA 1985), die von Beginn an recht konkurrenzstark sind und somit eine größere Überlebenschance haben (HENLE 1989). Die Produktion von Eiern mit großer Masse hat eine verlängerte intracorporale Entwicklungsphase zur Folge, was eine geringere Zahl an Gelegen pro Fortpflanzungsperiode nach sich zieht. Ebenso korreliert die Zeitigungsdauer mit der Eimasse. Je schwerer das Ei ist, desto längere Zeit braucht es für die Entwicklung von der Eiablage bis zum Schlupf.

Die andere Strategie ist die Produktion von relativ leichten Eiern. Da das Weibchen für die Entwicklung bis zur Ablagereife nur einen geringen Zeitraum benötigt und weniger investieren muß, ist es möglich, innerhalb der Fortpflanzungssaison eine größere Anzahl von Gelegen zu produzieren. Es werden also

mehr, aber weniger konkurrenzstarke Nachkommen erzielt. Die geringere Eimasse wirkt sich auf den benötigten Zeitraum für die Entwicklung bis zum Schlupf aus: die Zeitigungsdauer ist relativ kürzer.

Die Unterschiede zwischen den Vertretern der beiden Strategien hinsichtlich der Nachkommensrate werden noch verstärkt durch die Körpergrößenunterschiede. Denn gerade die Geckos, die die „Strategie der schweren Eier“ verfolgen, sind zumeist kleinwüchsig und können nicht zwei große Eier produzieren, so daß zur geringen Gelegezahl in der Regel auch noch eine reduzierte Gelegegröße hinzu kommt.

Die beschriebenen zwei Strategien, die in Relation zueinander als r- und K-Strategie zu betrachten sind, können im Prinzip den beiden Untergattungen *Makariogecko* und *Tarentola* zugeordnet werden. Vertreter der r-Strategie sind unter anderem durch eine hohe altersspezifische Fruchtbarkeit, einen hohen altersspezifischen Reproduktionsaufwand und kleine Nachkommen gekennzeichnet. Dies führt zu einer hohen natürlichen Wachstumsrate r. Für Vertreter der K-Strategie sind geringe altersspezifische Fruchtbarkeit und Reproduktionsleistung sowie große Nachkommen charakteristisch. Solche Organismen leben in der Regel nahe der Kapazitätsgrenze K ihrer Umwelt (MCARTHUR & WILSON 1967, zit. in HENLE 1989).

Beide Untergattungen zeigen dabei eine Variationsbreite in den einzelnen strategiebestimmenden Merkmalen, so daß *T. delalandii* aus der Gruppe der K-Strategen einerseits und *T. mauritanica* von Menorca aus der Gruppe der r-Strategen andererseits sich der Strategie der jeweils anderen Gruppe weitgehend annähern. Der afrotropische Gecko *T. annularis* ist hinsichtlich der Gelegezahl ebenfalls als K-Strategie einzustufen, allerdings mit relativ zur Körpergröße kleinen Eiern. Hierzu ist zu bedenken, daß bei der dargestellten Beziehung zwischen Eigröße und Inkubationszeit größere Eier als die von *T. annularis* sehr lange Inkubationszeiten benötigen würden, was die Entwicklung solcher Eigrößen selektiv beeinträchtigen müßte.

JOGER (1984c) hat auf der Basis serologischer und biochemisch-immunologischer Daten einen Stammbaum der Gattung *Tarentola* erstellt. Aus diesem geht hervor, daß die Gruppen *Sahelogecko*, *Makariogecko* und *Tarentola* s. str. in unterschiedlichem Grad verwandt sind. Die Untergattung *Tarentola* hat sich zu einem frühen Zeitpunkt (nach der provisorischen Zeitskala von JOGER im späten Eozän) vom gemeinsamen Vorfahren von *Sahelogecko* und *Makariogecko* getrennt, das heißt, daß *Makariogecko* und *Sahelogecko* sich verwandtschaftlich näher stehen als *Makariogecko* und *Tarentola* s. str. einander. Im mittleren Oligozän erfolgte die Trennung von *Sahelogecko* und *Makariogecko*.

Im Sinne dieses Ansatzes ließe sich die Eigenschaft „große zeitliche Gelegeabstände“ als Ausdruck der Gemeinsamkeit von *Makariogecko* und *Sahelogecko* verstehen, während die Strategie „hohe Gelegezahl“ ein Merkmal der *Tarentola* s. str. wäre. Da keine weiteren Gruppen untersucht sind, muß offen bleiben, welche der beiden Strategien ursprünglich ist. Außerdem wäre an anderen Vertretern der Untergattung *Sahelogecko* zu prüfen, ob der hier untersuchte Vertreter das „typische“ Verhalten zeigt oder eine Ausnahme darstellt.

Einen anderen Erklärungsweg verfolgen NETTMANN & RYKENA (1985), indem sie der Theorie von TINKLE et al. (1970) folgen und die Unterschiede in der Jungtiergröße und die darauf basierende Fortpflanzungsstrategie als Resultat unterschiedlich intensiver innerartlicher Konkurrenz interpretieren. Im Zusammenhang mit Jungtiergröße, Eimasse und innerartlicher Konkurrenz ist die unterschiedliche Lebensweise von *Makariogecko* und *Tarentola* s. str. von Bedeutung (VITT & PRICE 1982). Im Terrarium ist zu beobachten, daß die Arten der Untergattung *Makariogecko* sehr versteckt leben. Durch diese versteckte Lebensweise sind sie seltener der Gefahr ausgesetzt, von Prädatoren erbeutet zu werden. Selbst zur Fütterungszeit wagen sie sich nur selten aus ihrem Versteck, sie sind ausgesprochene Ansitzjäger. Ein anderer Aspekt dieser Form des Beuteerwerbs ist, daß Ansitzjäger ein begrenztes Nahrungsangebot haben. Hinsichtlich Zeiten mit sehr knappem Nahrungsangebot sind daher große, kräftige Nachkommen in den ersten Monaten bevorteilt.

Im Vergleich dazu sind die *Tarentola* s. str. als Halbsansitzjäger zu charakterisieren. Sie sind auch tagsüber zu sehen (siehe auch RIEPPEL & HALLER 1973) und zur Fütterung leicht hervorzulocken. Der zu *Sabelogecko* gehörende *T. annularis* verhält sich im Terrarium ähnlich den *Makariogecko*-Arten, wenn auch weniger versteckt und deutlicher tagaktiv. Auch nach Freilandangaben von BÖHME (1975, 1978) für *T. (Sabelogecko) annularis* und *T. (Sabelogecko) ephippiata* sind Geckos dieser Artengruppe im Freiland tagsüber anzutreffen.

Beide Erklärungsansätze ergänzen einander. Lassen sich die beiden Untergattungen *Tarentola* s. str. und *Makariogecko* in Relation zueinander als r- bzw. K-Strategen charakterisieren, so zeigen die Beispiele *T. mauritanica* von Menorca und *T. delalandii* von La Palma, daß auch innerhalb der Gruppen eine Verteilung der Populationen in ein r-K-Kontinuum erfolgt. Fortpflanzungsmerkmale gelten als Merkmale, die sich in Anpassung an ökologische Faktoren leicht ändern und daher phylogenetisch weniger aussagekräftig scheinen. Die Variabilität innerhalb der Untergattungen bestärkt diese Ansicht. Da sich aber dennoch phylogenetische Einheiten wie die Untergattungen durch diese Merkmale gegeneinander charakterisieren lassen, kann versucht werden, dies als Resultat unterschiedlichen adaptiven Wandels bei der Differenzierung der Untergattungen zu verstehen, wenn begründete Vorstellungen zur Verbreitungsgeschichte verfügbar sind.

Allgemein sollte die r-Strategie in instabilen Umweltsituationen vorteilhaft sein (STERN & TIGERSTEDT 1974). Dies ließe die Entstehung der r-Strategie bei *Tarentola* s. str. als Resultat eines Lebens in relativ ariden Gebieten mit unvorhersehbaren Dürrezeiten verständlich werden. Die Inselform auf Menorca mit ihrem weniger extremen Klima würde dann die Selektion zu relativer K-Strategie erklären. Ebenso wäre die K-Strategie bei *T. (Sabelogecko) annularis* im vergleichsweise ausgeglichenen Klima des Nilgebietes (nach JOGER 1984c vermutliches Verbreitungsgebiet der *Sabelogecko*-Vorfahren) und von *Makariogecko* auf den Westkanaren, deren gemeinsamer Vorfahre vermutlich von Madeira oder den Selvagens stammt (JOGER 1984c), verständlich.

Obwohl die unterschiedlichen Reproduktionsstrategien innerhalb der Gattung *Tarentola* „lediglich“ Ergebnisse aus Terrarienhaltung zeigen, lassen sie eine sinnvolle Interpretation zu und ermöglichen damit gezielte Freilanduntersuchungen. So wäre jetzt zu prüfen, ob sich bei den makaronesischen Geckos im Höhengradienten der Inseln Differenzierungen im r-K-Kontinuum ergeben haben, so daß Eigrößen und Gelegeabstände verschieden sind. Auch bei *T. angustimentalis* ist zu vermuten, daß Populationen in höheren Lagen von Lanzarote oder Fuerteventura stärker K-selektiert sind als die hier untersuchten Tiere von Graciosa. Ebenso wäre es lohnend, auf den Kanarischen Inseln die Rolle der Eidechsen und Skinke als Konkurrenten und Prädatoren zu untersuchen. Ob die Tatsache, daß es auf La Palma keine Skinke als Gelegeprädatoren gibt (siehe NETTMANN & RYKENA 1985), ein Faktor für das relativ r-selektierte Verhalten von *T. delalandii* von La Palma sein kann, bleibt ebenfalls zu klären. Zum Vergleich sollten Populationen von Teneriffa hinsichtlich der dargestellten Fortpflanzungsparameter geprüft werden. Weiterhin sind entsprechende Untersuchungen an den übrigen Arten der Gattung erforderlich, insbesondere der übrigen Arten der *Tarentola* s. str., um ein umfassendes Bild von der Evolution der Fortpflanzungsstrategie gewinnen zu können.

6. Dank

Bedanken möchte ich mich bei Prof. Dr. DIETRICH MOSSAKOWSKI (Bremen), der die Untersuchungen ermöglichte, sowie bei BRIGITTE BANNERT (Berlin) und CHRISTINA MARTIN (Bremen), die mir Geckos für die Zucht zur Verfügung stellten. Bei der Erstellung und Durchsicht des Manuskripts halfen ULF RAHMEL und HANS-KONRAD NETTMANN (beide Bremen) mit aufbauender Kritik. Auch an sie einen herzlichen Dank. SABINE und KIM BRAUN (Bremen) danke ich ebenfalls für das kritische Lesen des Manuskripts. SILKE RYKENA (Bremen) gebührt besonderer Dank. Sie überließ mir nicht nur ihre Geckos und half bei der abschließenden Durchsicht des Manuskripts, sondern war mit wertvollen Hinweisen an der Entstehung und Durchführung dieser Untersuchung maßgeblich beteiligt.

7. Zusammenfassung

In einer zweijährigen Untersuchung an einigen Geckos der Gattung *Tarentola* wurden folgende fortpflanzungsbiologische Parameter betrachtet: Gelegezahl, Eimasse, Gelegegröße, zeitlicher Gelegeabstand, Zeitigungsdauer und Fortpflanzungsaufwand. Die Arten der Untergattung *Makariogecko* (*Tarentola* b. *boettgeri*, *T. boettgeri hierrensis*, *T. delalandii* und *T. gomerensis*) produzieren nicht mehr als 7 Gelege pro Saison. Dies ist im Zusammenhang mit der relativ zu den *Tarentola* s. str. größeren Eimasse und den daraus resultierenden längeren Zeitintervallen zwischen den Gelegen zu sehen. Ihre Gelege bestehen meist aus einem Ei. Bei *T. (Sabelogecko) annularis* ist eine vergleichbar geringe Zahl an Gelegen pro Saison festzustellen, die Eier sind im Verhältnis zur Körpergröße klein. Die Arten der Untergattung *Tarentola* (*T. mauritana* und *T. angustimentalis*) legen bis zu 15 Gelege pro Saison, die in der Regel aus 2 relativ kleinen Eiern bestehen.

Die Ergebnisse lassen eine Klassifizierung der Arten in r-Strategen (*Tarentola* s. str.) und K-Strategen (*Makariogecko*, *T. (Sabelogecko) annularis*) zu. Dies korrespondiert sowohl mit ihrer phylogenetischen Entwicklung als auch mit den ökologischen Bedingungen ihrer Verbreitungsgebiete, beziehungsweise der Areale, in denen vermutlich ihre Spezifikation stattgefunden hat. Die beobachtete Variabilität sowohl zwischen als auch innerhalb den/der Untergattungen führt zu weiteren Fragestellungen für Freilanduntersuchungen.

8. Schriften

- BARBADILLO ESCRIBA, J. I. (1987): La guía de Incafo de los Anfibios y Reptiles de la Península Iberica, Islas Baleares y Canarias. — Madrid (Incafo, S. A.), 694 S.
- BISCHOFF, W. (1985): Die Herpetofauna der Kanarischen Inseln. II. Die Geckos der Gattung *Tarentola*. — Herpetofauna, Weinstadt, 7 (Hef 35): 27–34.
- BÖHME, W. (1975): Zur Herpetofaunistik Kameruns mit Beschreibung eines neuen Scinciden. — Bonn. zool. Beitr. 26: 2–48.
- (1978): Zur Herpetofaunistik des Senegal. — Bonn. zool. Beitr. 29: 360–417.
- BUSTARD, H. R. (1968): Temperature dependent activity in the Australian gecko *Diplodactylus vittatus*. — Copeia, Lawrence, 3: 606–612.
- (1970): Activity cycle of the tropical house gecko, *Hemidactylus frenatus*. — Copeia, Lawrence, 1970: 173–176.
- DUNHAM, A. E., D. B. MILES & D. N. REZNICK (1988): Life history patterns in squamate reptiles. — In: GANS, C. & R. B. HUEY (Hrsg.): Biology of the Reptilia. Vol. 16: Ecology B. — New York (A. Liss), 441–522.
- FITCH, H. S. (1970): Reproductive cycles in lizards and snakes. — Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 52: 1–247.
- HENLE, K. (1989): Life-history-Evolution. — In: STREIT, B. (Hrsg.): Evolutionsprozesse im Tierreich. — Basel (Birkhäuser Verlag), 181–197.
- (1990a): Population ecology and life history of three terrestrial geckos in arid Australia. — Copeia, Lawrence, 1990: 759–781.
- (1990b): Population ecology and life history of the arboreal gecko *Gehyra variegata* in arid Australia. — Herpetological Monographs 4: 30–60.
- HOW, R. A., J. DELL & B. D. WELLINGTON (1986): Comparative biology of eight species of *Diplodactylus* geckos in Western Australia. — Herpetologica, Lawrence, 42 (4): 471–482.
- JAMES, C. & R. SHINE (1988): Life-history strategies of Australian lizards: a comparison between the tropic and temperate zone. — Oecologia, Würzburg, 75: 307–316.
- JÖGER, U. (1980): Eine neue Art der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) aus Westafrika. — Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, 1: 137–147.
- (1984a): Taxonomische Revision der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Bonn. zool. Beitr. 35: 129–174.
- (1984b): Die Radiation der Gattung *Tarentola* in Makaronesien. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, Frankfurt/Main, 71: 91–111.
- (1984c): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. Jb. Anat., Jena, 112: 137–256.
- (1985): The African gekkonine radiation — preliminary phylogenetic results, based on quantitative immunological comparisons of serum albumins. — Proc. intern. Symp. African Vertebr., Bonn: 479–494.
- JÖGER, U. & W. BISCHOFF (1983): Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Bonn. zool. Beitr. 34: 459–468.
- KLUGE, A. G. (1983): Cladistic relationships among gekkonid lizards. — Copeia, Lawrence, 1983: 465–475.
- (1987): Cladistic relationships in the Gekkonoidea (Squamata, Sauria). — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 173: 1–54.
- LOPEZ JURADO, L. F., M. RUIZ & J. GALLEG0 (1982): Primeros datos sobre la duración del periodo de incubación de los huevos de *Tarentola mauritanica* en Cordoba (sur de España). — Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, 3: 65–70.

- MARCELLINI, D. L. (1971): Activity patterns of the gecko *Hemidactylus frenatus*. — *Copeia*, Lawrence, 1971: 631–635.
- NETTMANN, H. K. & S. RYKENA (1979): Mauergeckos, die ihre Eier im Sand vergraben. — *Salamandra*, Frankfurt a. M., 15 (1): 53–57.
- (1985): Verhaltens- und fortpflanzungsbiologische Notizen über kanarische und nordafrikanische *Tarentola*-Arten. — *Bonn. zool. Beitr.* 36: 287–305.
- RIEPEL, O. (1981): *Tarentola mauritanica* (LINNAEUS 1758) — Mauergecko. — In: BÖHME, W. (Hrsg.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. — Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft), Bd. 1 Echsen I: 119–133.
- RIEPEL, O. & C. HALLER (1973): Offene Fragen zur Ökologie von *Tarentola m. mauritanica* (L.) 1758 (Reptilia: Gekkonidae). — *Verh. Naturf. Ges. Basel* 83: 119–124.
- RYKENA, S. (1988): Innerartliche Differenzen bei der Eizeitigungsdauer von *Lacerta agilis*. — In: GLANDT, D. & W. BISCHOFF (Hrsg.): *Biologie und Schutz der Zauneidechse (Lacerta agilis)*. — *Mertensiella*, Bonn, 1: 41–53.
- SACHS, L. (1984): *Angewandte Statistik*. — Berlin, etc. (Springer), 551 S.
- SAINT-GIRONS, H. (1985): Comparative data on lepidosaurian reproduction and some time tables. — In: GANS, C. (Hrsg.): *Biology of the Reptilia*. Vol. 14: Dev. A. — New York (J. Wiley & Sons), 37–52.
- STERN, K. & P. M. A. TIGERSTEDT (1974): *Ökologische Genetik*. — Stuttgart (G. Fischer), 211 S.
- TINKLE, D. W. (1967): The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. — *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, No. 132.
- TINKLE, D. W., H. M. WILBUR & S. G. TILLEY (1970): Evolutionary strategies in lizard reproduction. — *Evolution*, Lawrence, 24: 55–74.
- TINKLE, D. W. & A. E. DUNHAM (1986): Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. — *Copeia*, Lawrence, 1986: 1–18.
- VITT, L. J. & H. J. PRICE (1982): Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. — *Herpetologica*, Lawrence, 38: 237–255.

Eingangsdatum: 28. Dezember 1990

Verfasserin: BRIGITTE HIELEN, Fachbereich Biologie/Chemie, AG Evolutionsbiologie, Universität Bremen, Postfach 330 440, D (W)-2800 Bremen 33.