# Etho-ökologische Untersuchungen einer Inselpopulation von Tropidurus atacamensis

MICHAELA HEISIG

Mit 5 Abbildungen

#### Abstract

An etho-ecological study of an island population of Tropidurus atacamensis

A population of the iguanid lizard *Tropidurus atacamensis* Donoso-Barros, 1966 has been observed on the Isle of Santa Maria off the desert coast of northern Chile. The omnivorous lizards fed in the supra-litoral on marine algae, crustaceans, molluscs, and insects. They were active during the day, depending on soil temperature; above 22°C all animals were active. Male *T. atacamensis* showed a strong territorial behaviour, defending their sexual partners and their foraging ranges. The size of the territory depended on the number of females in the harem (from 1 to 10). Juveniles and adults lived separately, the younger ones preferring the beach and the older ones the rocks near the shoreline.

Key words: Iguanidae: Tropidurus atacamensis; ethology; ecology; Chile.

## 1 Einleitung

Iguaniden der Gattung *Tropidurus* kommen in 28 Arten in Süd-Amerika und auf den Galapagos Inseln vor. Sechs *Tropidurus*-Arten sind in Chile verbreitet. Die in dieser Arbeit untersuchte Art *Tropidurus atacamensis* ist ein häufiger Bewohner des Litorals der Küsten-Wüsten-Region Chiles. Das Untersuchungsgebiet, die Insel Santa Maria, stellt einen typischen Teil dieser Küsten-Wüsten-Region Chiles dar.

Systematisch-taxonomische Arbeiten zu den in Chile vorkommenden Tropidurus-Arten liegen von Donoso-Barros (1966) und von Ortiz Zapata (1980 a, b) vor. Über die Biologie der Tiere ist bisher relativ wenig bekannt. Es gibt von Yanez (1951) und von Donoso-Barros (1949, 1960 b, 1966) Veröffentlichungen zur Biologie, die sich im wesentlichen auf Ernährung und Verbreitungsgebiete beziehen. Eingehende öko-ethologische Untersuchungen gibt es bisher für keine der in Chile vorkommenden Tropidurus-Arten. Besser untersucht sind vor allem die Tropidurus-Arten der Galapagos-Inseln (Carpenter 1966, 1969, 1970, Schluter 1984, Stebbins et al. 1967).

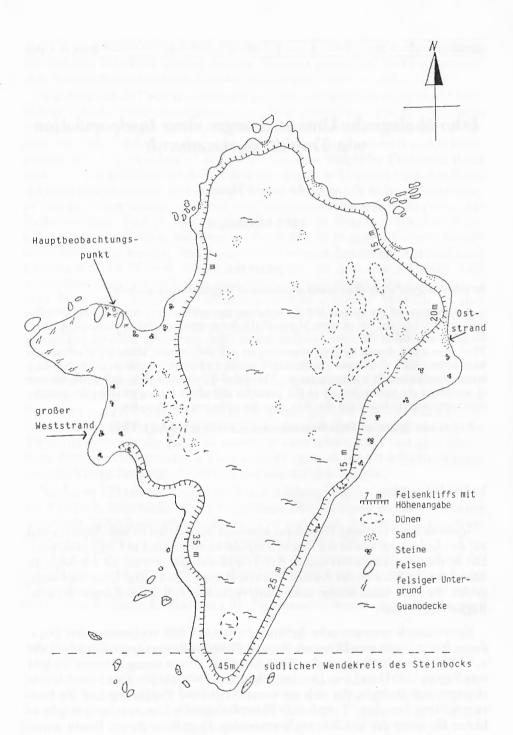


Abb. 1. Die Insel/The Island Santa Maria.

#### 2 Material und Methoden

#### 2.1 Das Untersuchungsgebiet

Alle Beobachtungen, Materialsammlungen und sonstigen Untersuchungen nahm ich von April 1986 bis Dezember 1990 auf der Insel Santa Maria vor. Wenn nicht anders vermerkt, beschränken sich die Ergebnisse und Untersuchungen auf adulte Tiere. Die Insel liegt in der 2. Region (Antofagasta) im Norden Chiles. Klimatisch und bio-geographisch ist die Region von der Wüste Atacama bestimmt. Die geographische Lage der Insel ist durch die Koordinaten 23° 25' südlicher Breite und 70° 33' westlicher Länge bestimmt. Der Wendekreis des Steinbocks erreicht gerade noch die Südspitze der Insel (Abb. 1). Die Insel Santa Maria ist ein typischer Teil der Küsten-Wüsten-Region Chiles. Die circa 140 ha große Insel ist vollständig von Kliffs umgeben, mit Ausnahme der Westseite. Sie ist vegetationslos. Süßwasser gibt es nicht, daher ist die Insel auch unbewohnt. Nur relativ selten kommen Menschen dorthin, um zu fischen oder den Guano abzubauen, der wie eine weiße Kappe einen großen Teil der Oberfläche bedeckt. Die Entfernung der Insel vom Festland beträgt circa 800 m. Die Trennung vom Festland datiert aus jüngster Zeit (BRÜGGE 1950).

## 2.2 Tropidurus atacamensis

#### 2.2.1 Systematik

Die Gattung Tropidurus in Chile wurde von Donoso-Barros (1966) in drei Arten untergliedert: T. tarapacensis, T. theresioides, T. peruvianus. Letztere wurde in sieben Unterarten gegliedert: T. p. heterolepis, T. p. tigris, T. p. maminensis, T. p. araucanus, T. p. quadrivittatus, T. p. atacamensis und die nur auf der Insel Santa Maria lebenden T. p. marianus. Nach neuerer Auffassung von Ortiz Zapata (1980a) sind T. p. araucanus und T. p. marianus Synonyme für T. atacamensis, der als eigene Art aufgefaßt wird und nicht mehr als Unterart von T. peruvianus. Ortiz Zapatas Auffassung nach sind in Chile sechs Tropidurus-Arten vertreten. T. atacamensis und T. quadrivittatus sind auf die Küste beschränkt. T. tarapacensis und T. theresioides leben in der Wüste Tarapaca. T. yanezi kommt nur im Tal von Lluta vor, und T. heterolepis ist auch im Süden Perus (Tacna) verbreitet.

## 2.2.2 Verbreitung und Lebensraum

Das Verbreitungsgebiet von *T. atacamensis* reicht längs der Küste vom Südufer des Flusses Loa bis zum Nordufer des Rio Huasco und umfaßt die Insel Santa Maria (Abb. 2). Kennzeichnend für die Art ist neben einer mehr oder weniger charakteristischen Beschuppung ihre starke Bindung an einen engen Küstenstreifen. Abgesehen von einigen zum Teil ausgetrockneten Flußtälern ("quebradas"), findet man die Leguane nie weit vom Meer entfernt. Die Auffassung, daß *T. atacamensis* nur einen Küstenstreifen besiedelt, der nicht weiter vom Meer entfernt ist "als der Einfluß der höchsten Flut" (Ortiz Zapata



Abb. 2. Verbreitungsgebiet (schraffiert) von Tropidurus atacamensis (nach Donoso-Barros 1966 und Ortiz Zapata 1980).
Range (hatched) of T. atacamensis (after Donoso-Barros 1966 and Ortiz Zapata 1980)

1980 b) ist etwas übertrieben, da die Tiere, wie gesagt, auch Quebradas besiedeln und Ortiz Zapata selbst von Fängen am Cerro Moreno in 380 m Höhe berichtet (Ortiz Zapata 1980 b). Dies ist sicherlich ein Extremwert. Allgemein werden von Donoso-Barros (1966) ebenso wie von Ortiz Zapata die unmittelbare Nähe des Meeres als typisch angegeben. Der südliche Rand des Verbreitungsgebietes um Caldera, der einen weniger wüstenhaften Charakter hat und eine spärliche Vegetation aufweist, sowie Quebradas und Höhen über 100 m sind Ausnahmen. In diesem Sinn ist die Insel Santa Maria als ein typisches Habitat für *T. atacamensis* zu verstehen. Typisch sind: die Vegetationslosigkeit, die Kliffs im Wechsel mit Stein- und Sandstränden, die klimatischen Verhältnisse, die geographische Lage sowie die Küstenfauna. Gerade die felsigen Küsten werden von Ortiz Zapata (1980 b) als typisch angegeben. Es war mir wichtig, eine Population in einem für sie typischen Habitat zu untersuchen mit möglichst geringem menschlichem Einfluß. Unter diesem Aspekt war die Insel das ideale Untersuchungsgebiet.

#### 2.3 Methoden

## 2.3.1 Markierungsmethoden

Ich markierte die Leguane durch Beschneiden ihrer Krallen. Normalerweise reichte diese Markierung für sechs bis acht Wochen aus, bis die Krallen nachgewachsen waren. Für jede Kralle habe ich eine Nummer festgelegt. Mit dieser Methode lassen sich über tausend Tiere individuell kennzeichnen (Abb. 3). Zusätzlich markierte ich die Tiere mit derselben Nummer, die sich durch das Beschneiden der Krallen ergab, mit rotem Nagellack auf dem Rücken.

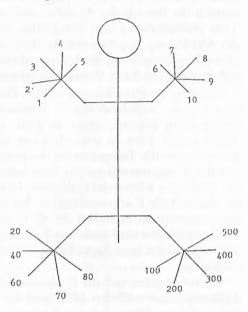


Abb. 3. Markierungsschema (Beschneiden der Krallen). Marking by claw clipping: code.

#### 2.3.2 Aktionsradien

Die Aktionsradien der einzelnen Tiere bestimmte ich durch Beobachtung der jeweiligen Standorte individuell bekannter oder markierter Tiere. Die jeweils zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Tagen ermittelten Aufenthaltsorte trug ich in eine Maßstabskizze ein. Hieraus ergaben sich nach einiger Zeit die Aktionsradien der Tiere.

## 2.3.3 Mageninhalte

Die Mageninhalte gewann ich präparativ (Donoso-Barros 1949).

## 3 Ergebnisse und Diskussion

## 3.1 Äktivitätsphasen und Aktivitätstemperaturen

Ausschlaggebend für die Aktivität der Tiere war nicht die Luft-, sondern die Bodentemperatur. Die Abhängigkeit von der Bodentemperatur bedeutete, daß Tiere, die dunkle, sich leicht aufheizende Felsen bewohnten, früher am Morgen erschienen und später am Abend verschwanden als Tiere, die zum Beispiel helle Steinstrände bevölkerten. Stieg die Bodentemperatur auf 20°C, begannen die Leguane aktiv zu werden, das heißt, sie kamen aus ihren Unterschlüpfen hervor. Blieb die Bodentemperatur unter 20°C, war kein Tier zu sehen. Erreichte die Bodentemperatur am Morgen 22°C, hatten alle Leguane ihre Unterschlüpfe verlassen. Während der Aufheizphase, deren Länge vom Anstieg der Bodentemperaturen abhing, hielten sich die Leguane auf Sonnenplätzen in direkter Umgebung ihrer nächtlichen Unterschlüpfe auf. Erreichten die Bodentemperaturen etwa 24–26°C, begaben sich die *Tropidurus* zu ihren Beutefangplätzen im Bereich der Spritzwasserzone. In den Mittagsstunden waren die Tiere normalerweise dort anzutreffen. Erst am Nachmittag, mit fortschreitender Abkühlung, begaben sich die Tiere wieder langsam zu den Sonnenplätzen in direkter Umgebung der Unterschlüpfe. Hier hielten sie sich oft noch lange auf, bevor sie in ihren Verstecken verschwanden.

Ähnliche Untersuchungen auf den Galapagos-Inseln haben ergeben, daß die dort lebende *Tropidurus*-Art, *T. albemarlensis* (Stebbins et al. 1966), ihren Tagesrhythmus beginnt, wenn die Luft- und Bodentemperaturen 23–25 °C erreicht haben. Dies ist normalerweise mit dem Aufgang der Sonne der Fall. Damit liegen die Temperaturen des morgendlichen Aktivitätsbeginns über denen der *T. atacamensis* auf der Insel Santa Maria, was angesichts des ausgeprägter tropischen Klimas der Galapagos-Inseln nicht verwunderlich ist. Interessant ist, daß sich die *T. albemarlensis* in den Mittagsstunden zurückziehen. Die Mittagstemperaturen erreichen 35–40 °C auf den Galapagos-Inseln. Mittägliche Rückzugsphasen sind auch von Echsen gemäßigter Zonen bekannt. Bei *T. atacamensis* auf der Insel Santa Maria konnte ich keine mittägliche Rückzugsphase feststellen.

Abends begeben sich die *T. albemarlensis* zu ihren Unterschlüpfen, wenn die Lufttemperatur noch bei 27 °C und die Bodentemperatur nahe der Verstecke bei 32 °C liegt. Hier scheint in Anpassung an die Tropen die schnell abnehmende Lichtintensität die entscheidende Rolle vor der Temperaturabnahme zu spielen. Auf der Insel Santa Maria hingegen spielte das Absinken der Bodentemperatur die ausschlaggebende Rolle. Sank sie unter 20 °C, so waren keine Echsen mehr anzutreffen.

Als sympatrische Reptilienart kommt auf den Galapagos-Inseln der Gecko *Phyllodactylus galapagoensis* vor. Als dämmerungs- und nachtaktives Tier fällt sein Erscheinen am Abend exakt mit dem Rückzug der *T. albemarlensis* zusammen. Die auf der Insel Santa Maria vorkommende Geckoart *P. gerrhopygus* ist ebenfalls dämmerungs- und nachtaktiv und erscheint erst, wenn die *T. atacamensis* sich bereits zurückgezogen haben. Der Gecko ernährt sich vorwiegend von kleinen Dipteren (Yanez 1951, Quintanilla Perez 1983). Hier scheint in beiden Fällen die Konkurrenz mit der gleichen Strategie ausgeschaltet zu sein: den unterschiedlichen Aktivitätsphasen der beiden Arten.

Bei *T. atacamensis* maß ich rektale Körpertemperaturen zwischen 25,4 und 39,1 °C. Temperaturen unter 29 °C maß ich nur in den frühen Morgenstunden, wenn die Tiere sich noch auf den Sonnenplätzen erwärmten. Temperaturen über 38 °C stellten Ausnahmefälle dar.

Der Vergleich der Körpertemperaturen von *T. albemarlensis* auf Galapagos und von *T. atacamensis* auf der Insel Santa Maria ergibt folgendes Bild: für *T. albemarlensis* wurden bei tags aktiven Echsen Körpertemperaturen (rektal) zwischen 31 und 38 °C festgestellt. Höhere Temperaturen waren die Ausnahme, niedrigere wurden nur in den frühen Morgenstunden gemessen. Damit gehen die für *T. atacamensis* gefundenen Körpertemperaturen im normalen Bereich etwas weiter herunter als bei *T. albemarlensis*. Nach oben hin sind die gemessenen Körpertemperaturen etwa gleich, wenn man die Extremwerte außer acht läßt. Das kühlere Klima kann hier für die etwas niedrigeren Werte bei *T. atacamensis* wichtig sein.

#### 3.2 Nahrungsaufnahme 3.2.1 Beutefangverhalten

Der Beutefang der *T. atacamensis* spielte sich in der Regel in der Zeit zwischen den späten Vormittags- und den frühen Nachmittagsstunden ab (siehe Aktivitätsphasen). Die Leguane begaben sich zur Nahrungssuche von ihren Sonnenplätzen hinab ins Supralitoral. Hier hielten sie sich auf etwas erhöhtem Posten – wie etwa größeren Steinen – auf und beobachteten die nähere Umgebung. Vor größeren ankommenden Wellen flüchteten die Echsen landeinwärts, kehrten aber sofort nach dem Auslaufen der Wellen um und begaben sich wieder auf die Beobachtungsposten oder erjagten blitzschnell zwischen den ankommenden Wellen Beutetiere, die von den Wellen aufgescheucht wurden. Die kurzen Phasen, in denen sich die Tiere ruhig auf ihren Beobachtungsposten verhielten, wurden immer wieder unterbrochen durch das ständige Hinundherlaufen mit den Wellen.

Der eigentliche Vorgang des Beutefangs war relativ einfach und normalerweise frei von Übersprunghandlungen. Hatte ein Leguan von seinem Beobachtungsposten aus ein Beutetier erspäht, so rannte er schnell zwischen den Wellen hin, ergriff die Beute und rannte noch vor Ankunft der nächsten Welle zurück auf den Beobachtungsplatz, wo er die Beute verschlang. Kleinere Beutetiere verschluckte er schon im Zurücklaufen. Näherte sich ein Beutetier einer Echse auf ihrem Beobachtungsposten, so wurde es direkt aus dem ruhigen Sitzen heraus ergriffen und gefressen. Bei Niedrigwasser konnte ich die Echsen beobachten, wie sie auf algenbewachsenen Steinen herumliefen, Algen abrupften oder zwischen den Algen nach Beute suchten. Große Beutetiere wurden totgeschüttelt oder auf dem Boden aufgeschlagen.

Übersprunghandlungen waren, wie gesagt, sehr selten zu beobachten. Wenn sie auftraten, bestanden sie in kurzem Kopfnicken direkt vor dem Zuschnappen. Dies war bei Fangversuchen von Fluginsekten am häufigsten zu beobachten.

## 3.2.2 Nahrung

Die Nahrung bestand im wesentlichen aus Algen (bei adulten Tieren bis zu 85 Volumenprozent), Mollusken der Gattung *Patella* und aus amphipoden und decapoden Krebsen. Daneben wurden noch diverse Insekten aufgenommen,

allerdings in geringerer Zahl. Damit war die Nahrung der Inselleguane weitgehend marinen Ursprungs.

Die Nahrung der Jungtiere war eher auf Insekten ausgerichtet. Alle in den Mageninhalten gefundenen Collembolen und Dipteren (Fliegen) fanden sich in den Mägen von Jungtieren. In den untersuchten Jungtieren fand ich weder Algen noch Krebse, jedoch Mollusken der Gattung *Patella*. In ihrer Zusammensetzung zeigten die beiden Proben keine signifikanten Unterschiede (Tab. 1). Allgemein waren die Tiermägen am 19. 11. 1986 besser gefüllt. *Tropidurus atacamensis* sind omnivor mit breitem Nahrungsspektrum.

Datum	Sex	Collem- bola	Thysa- nura	Coleo- ptera	Lepido- ptera	Hemi- ptera	Di- ptera	Deca- poda	Amphi- poda	Poly- chaeta	Mol- lusca	Algen	Stein- chen
1. April 1966	juv.	2						- "					
	juv.	2				1	2						
	juv.		5	1			1				2		
	juv.	4									2		
	m												
	m							3			3	×	
	m							1				х	
	m							5		1	3	х .	
	w										1		8
	w										1		7
	w		6										
	w				1			2				х	
19. Nov. 1986	juv.	6					1						
	m			1				2				×	
	m							5			6		
	m							1				х	
	w							1	11			×	
	w							15					
	w							1			1		
	w							1		1	5	х	
	w		3								4	x	
	w							12					
	w	7,000						3	7		15		
	w							2			2	x	
	w								5		3	x	

Tab. 1. Mageninhalte von 25 Individuen *Tropidurus atacamensis*. Stomach contents of 25 specimens sampled in two lots. Algen = algae, Steinchen = little stones.

In Terrarien gehaltenen *T. atacamensis* wurden Algen angeboten, um zu erfahren, ob es sich bei der Algennahrung um eine aktive oder eine passive Aufnahme handelt. Im Freiland auf einige Meter Entfernung war mit dem Fernglas nicht auszumachen, ob die Tiere Algen aktiv aufnahmen oder nur winzige Beutetiere von den Algen sammelten. In keinem Fall konnte ich die Leguane im Terrarium dazu bewegen, Algen aufzunehmen. Das legte zunächst die Vermutung nahe, daß es sich um eine passive Aufnahme handelte. Andererseits war der Literatur zu entnehmen, daß große Mengen Algen in Mageninhalten gefunden wurden. Bei eigenen Untersuchungen fand ich dann tatsächlich Algenballen in solchen Mengen in den Mägen, daß ich eine passive Aufnahme ausschließen mußte. Eventuell war das im Terrarienversuch angebotene Algenmaterial

nicht mehr frisch genug, da es sich in Salzwasserbottichen relativ schnell zersetzte. Den Tieren bot ich auch Früchte an; sie wurden nicht gefressen.

Nahrung, die weitgehend aus dem Meer stammt, ist für Reptilien ebenso ungewöhnlich wie die Art des Nahrungserwerbs: ein Beutefang im Supralitoral zwischen den ankommenden Wellen. Obwohl das bisher nicht so genau beschrieben worden ist, ist es möglich, daß *T. heterolepis* und *quadrivittatus*, die auch direkt an der Küste vorkommen, auf diese Weise Beute fangen. Auch deren Nahrung ist zum guten Teil mariner Herkunft (Ortiz Zapata 1980b).

Donoso-Barros (1960b) macht zu den *Tropidurus* der Insel Santa Maria folgende Angabe: "Ihre Nahrungspräferenzen orientieren sich an den Insekten auf den Algen, hauptsächlich an Dipteren. Trotzdem werden, obwohl in geringer Menge auch Algen und Amphipoden verzehrt." (übersetzt von M. H.). Leider fehlt die Angabe des Fangzeitpunktes und des genauen Fangortes. Es wäre möglich, daß der hohe Insektenanteil in den Mageninhalten dadurch zustandekommt, daß Donoso-Barros hauptsächlich Jungtiere untersucht hatte.

Ortiz-Zapata (1980b) gibt als Mageninhalt von *T. atacamensis* vorwiegend Algen und Dipteren an, in geringerem Umfang auch Käfer und marine Schnekken. Leider ist auch seinen Angaben keine Differenzierung in adulte und juvenile Tiere zu entnehmen, ebenso fehlt die Angabe des Fangzeitpunktes und ortes. In jedem Fall fällt ein hoher Anteil an Insekten auf, während Crustaceen nicht einmal erwähnt sind. Diese Diskrepanz zu meinen Ergebnissen könnte folgende Ursachen haben: 1) ein hoher Anteil der untersuchten Tiere waren Jungtiere; 2) ein hoher Anteil der untersuchten Tiere stammt aus Extrembiotopen, wie sie etwa die Quebradas darstellen, oder aus dem südlichen Rand des Verbreitunsgebietes der Art; 3) die Tiere wurden zu einem Zeitpunkt mit hohem Insektenaufkommen gefangen.

Yanez (1951) gibt als Nahrung für *T. peruvianus* angeschwemmte Algen, Crustaceen und Dipteren an. Leider ist seinen Angaben weder ein Ort des Fanges noch eine Differenzierung in juvenile und adulte Tiere zu entnehmen, so daß es schwierig ist, diese Angaben zu vergleichen, da sie zu allgemein sind und man nicht weiß, um welche der in Chile vorkommenden *Tropidurus*-Arten es sich genau handelt, sofern man der neueren taxonomischen Auffassung folgt.

Donoso-Barros (1949) untersuchte die Mageninhalte von *Tropidurus*, die alle nahe von Arica an der Küste gefangen wurden. Damit wird deutlich, daß es sich um *T. heterolepis* handeln mußte. Er kommt zu dem Schluß, daß es sich um omnivore Tiere handelt, da in fast allen Fällen in den Mageninhalten sowohl tierische als auch pflanzliche Nahrung gefunden wurde. Das ist für *T. heterolepis* nicht verwunderlich, da die Tiere in Quebradas auch weit ab von der Küste vorkommen und es in der Gegend von Arica auch zahlreiche Täler und Oasen mit reicher Vegetation gibt. Als pflanzliche Nahrung kommen für *T. atacamensis* auf der Insel Santa Maria nur Algen in Frage.

Ein breites Nahrungsspektrum vereinfacht das Überleben in so schwierigen Biotopen, wie sie *T. atacamensis* besiedelt. Doch ist das keine besondere Anpassung gerade dieser Art; viele weitere *Tropidurus*-Arten sind als omnivor mit breitem Nahrungsspektrum beschrieben: *T. albemarlensis* (Stebbins et al.

1966), T. pacificus (Schluter 1984), T. tarapacensis, T. theresioides, T. quadrivittatus, T. heterolepis und T. peruvianus (Donoso-Barros 1966, Ortiz Zapata 1980a, b).

Bemerkenswert ist, daß *T. atacamensis* trotz des Beutefanges im Supralitoral und dem damit verbundenen ständigen Kontakt mit dem Meer nicht die Fähigkeit entwickelt hat zu schwimmen. Werden die Tiere ins Wasser geworfen, so versuchen sie entweder sich unter Wasser zu verstecken, oder sie treiben auf dem Wasser, bis sie völlig ausgekühlt sind. Ein einziges Mal beobachtete ich einen Leguan aktiv schwimmend. Über *T. heterolepis* dagegen berichtet Donoso-Barros (1966): "Manchmal flieht ein Tier in die Meerwassertümpel, in denen es agil schwimmt." (übersetzt von M. H.).

#### 3.2.3 Wasseraufnahme und Salzaufnahme

Ich konnte durch das Fernglas nicht erkennen, ob die T. atacamensis Salzwasser aufgenommen haben. Die Feuchtigkeit der Luft bildet keine Tautropfen auf der Insel, so daß die Aufnahme von Süßwasser praktisch ausgeschlossen war, von sehr seltenen Regenfällen abgesehen. Im wesentlichen war ich bei der Untersuchung der Wasser- und Salzaufnahme auf Terrarienuntersuchungen angewiesen (Eickhoff & Heisig 1991). Im Freiland zeigten die Tiere Salzausscheidungen um die Nasenränder und oft auch an anderen Stellen des Kopfes. So kompensierten sie ihre erhöhte Salzaufnahme infolge der überwiegend marinen Nahrung. Extrarenale Salzausscheidung ist auch von anderen Echsen bekannt: vom Nordafrikanischen Dornschwanz (Uromastyx acanthinurus), der ein typischer Wüstenbewohner ist, und vom Spitz-Krokodil (Crocodylus acutus), das Brackwassersümpfe und Ästuare bewohnt (KLOFT 1978). Extrarenale Salzausscheidung ist sicherlich eine Anpassung an extreme Biotope. Abhängig ist T. atacamensis in keiner Weise von einer erhöhten Salzaufnahme, wie Haltungsversuche ohne Salznahrung zeigten (EICKHOFF & HEISIG 1991). Die Fähigkeit der Tiere, ohne Wasser auszukommen, ist enorm.

#### 3.3 Ortstreue und Aktionsradien

Die Untersuchungen belegten die außerordentliche Ortstreue der Leguane, die sich nicht nur auf ein Gebiet bezieht, sondern auch auf die Benutzung immer wieder derselben Sonnen-, Unterschlupf- und Beutefangplätze.

Am Beobachtungspunkt entfernten sich die Tiere nie weiter als 20 m von der Küste (normale Hochwasserlinie). Insgesamt traf ich auf der Insel niemals Tiere weiter als 35 m von der Küste entfernt an. Männliche Tiere beanspruchten Reviere von einer Größe von circa 10–40 m entlang der Küste und 15–35 m landeinwärts. Während die männlichen Tiere Aktionsradien aufwiesen, die durch ihre Reviergrößen bestimmt waren, waren die Aktionskreise der Weibchen bedeutend kleiner. Sie wurden bestimmt durch den Abstand ihrer Verstecke zu den Beutefangplätzen und durch den Abstand zur nächsten Nachbarin, der mindestens 1–2,50 m betragen mußte, sonst kam es zu Kampfhandlungen. So legte auch die Anzahl der Weibchen in der Reviergruppe eine gewisse

Mindestgröße für die Reviere fest. Der kleinste Aktionsradius eines Weibchens führte 6 m entlang der Küste und 8 m landeinwärts, der größte 15 m entlang der Küste und 20 m landeinwärts (am großen Weststrand). Ich ermittelte Aktionsräume zwischen 150 und 1400 m² für männliche Tiere, zwischen 48 und 300 m² für weibliche Tiere. Wurden die Tiere gejagt und ihnen dabei die Möglichkeit der Zuflucht innerhalb ihres Aktionskreises verwehrt, verließen sie auf der Flucht weit ihre normalen Aktionskreise. In Versuchen konnte ich Tiere bis zu 50 m aus ihren Aktionskreisen heraustreiben.

Stebbins et al. (1967) belegen für *T. albemarlensis*, daß die Tiere immer wieder die gleichen oder zumindest sehr nahebei gelegene Schlafplätze aufsuchen. Diese Tendenz ist bei *T. atacamensis* sogar noch stärker ausgeprägt.

STEBBINS (1966) gibt die durchschnittlichen Aktionsräume der untersuchten *T.-albemarlensis-*Männchen mit 463 yd² (= 387,11 m²) an, die der Weibchen liegen weit darunter mit 159 yd² (= 132,94 m²). Deutlich ist in beiden Fällen der wesentlich größere Aktionsraum der männlichen *Tropidurus*. Da auch für *T. albemarlensis* ein Territorialverhalten der männlichen Tiere festgestellt wurde, ist es wahrscheinlich, daß der größere Aktionsraum der Männchen in beiden Fällen mit der Territorialverteidigung in Zusammenhang steht.

## 3.4 Das Gruppenleben3.4.1 Geschlechterverhältnis

Die Leguane lebten in Gruppen von in der Regel nur einem männlichen Tier und mehreren weiblichen. Ich beobachtete Gruppen mit 1–10 Weibchen und jeweils einem Männchen. In der Umgebung des Hauptbeobachtungspunktes lebten 28 *T. atacamensis*, davon waren 5 männlichen Geschlechts, was einem Zahlenverhältnis von 1:5,6 entspricht. Wenn man alle adulten während der Untersuchungen gefangenen Tiere berücksichtigt, so kommt man auf ein Verhältnis zwischen männlichen und weiblichen Tieren von 1:3,8.

## 3.4.2 Intraspezifische Kommunikation

Im Verhalten dominierte das männliche Tier in der jeweiligen Gruppe. Es verteidigte sein Revier und damit seine Paarungspartnerinnen ebenso wie den nahrungssichernden Küstenstreifen, den sie bewohnten. Die Revierverteidigung richtete sich gegen Nachbarmännchen, die Reviergrenzen verletzten. Reviergrenzen waren in diesem Fall Bezirke von wenigen Metern Breite, die die Tiergruppen voneinander trennten. Kein Tier einer Gruppe konnte diesen Bereich betreten, ohne Drohgebärden oder zumindest erhöhte Nervosität in der Nachbargruppe zu erzeugen. In der Regel waren es die männlichen Tiere, die die Reviergrenzen verletzten. Näherte sich ein fremdes Männchen dem Territorium, war das revierverteidigende Männchen zunächst nur aufmerksamer und beobachtete intensiv das Verhalten des Nachbarn. Näherte sich der potenzielle Eindringling weiter an, so stieg die Nervosität. Der Revierverteidiger begab sich an die Reviergrenze. Er drohte, das heißt, er richtete seinen Oberkörper auf, blähte sich auf, zeigte eine leuchtende Gelbfärbung dorsal und lateral und nickte schnell mit dem Kopf. Floh der potentielle Eindringling jetzt

nicht, sondern näherte sich noch weiter an – ebenfalls unter Drohgebärden –, so rannte der Revierverteidiger auf ihn zu. Der Abstand der beiden Tiere betrug dabei nur noch zwischen 2 und 4 m. Machte der Eindringling jetzt nicht endgültig kehrt, kam es zu Kämpfen. Kämpfend versuchten beide Tiere in die Schwanzwurzel des Gegners zu beißen. Dabei schlugen beide Tiere mit den Schwänzen. In allen beobachteten Kampfhandlungen endete der Kampf jeweils nach wenigen Sekunden mit der Flucht des Angreifers.

Am Beobachtungspunkt beobachtete ich 78 Konfliktsituationen zwischen den Männchen, in nur 6 Fällen kam es zu Kämpfen. Der Abstand zweier Männchen, der zum Konflikt unterschritten werden mußte, war sehr unterschiedlich. Dasselbe Männchen wies unterschiedliche Toleranzschwellen (zwischen 3,5 und 9 m) zu verschiedenen Nachbarn auf.

Die männlichen Tiere verhielten sich auch gegenüber den Weibchen der eigenen Gruppe aggressiv. Kämpfe zwischen männlichen und weiblichen Tieren beobachtete ich allerdings nie. Das aggressive Verhalten der Männchen bestand im Vertreiben der Weibchen von Sonnen- und Beutefangplätzen. Die Männchen zeigten dabei dasselbe Kopfnicken und Aufrichten des Oberkörpers wie bei Revierkonflikten. Sie waren aber weniger erregt; auch ihre Gelbfärbung war weniger intensiv. Die Weibchen wichen den Männchen aus. Meistens wurden sie noch ein Stück weit verfolgt. Die weiblichen Tiere waren immer bestrebt, einen Mindestabstand zueinander von 1–2,50 m einzuhalten; den Männchen gingen sie möglichst noch weiter aus dem Wege. Wurde der Mindestabstand zwischen zwei Weibchen unterschritten oder versuchte ein Weibchen ein anderes von seinem Sitzplatz zu vertreiben, so kam es zu Drohgebärden

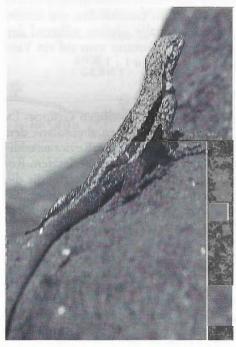


Abb. 4. *Tropidurus-atacamensis-*Weibchen, drohend aufgerichtet.

T. atacamensis in threat positure.

(Abb. 4), die denen der Männchen ähnelten. Jedoch zeigten die Weibchen niemals eine Gelbfärbung. Auch die Kampfhandlungen der Weibchen ähnelten im Ablauf denen der Männchen; sie waren jedoch wesentlich häufiger zu beobachten. So kam es vor, daß dasselbe Weibchen binnen 1 h bis zu vier Konfliktsituationen mit anderen Weibchen erlebte.

Alle Tiere, Männchen wie Weibchen, verteidigten ihre Unterschlüpfe. Es kam aber auch vor, daß sich zwei Tiere einen Unterschlupf teilten. Dies stellte ich in zwei Fällen sogar bei männlichen Tieren fest, wobei unklar war, ob es sich in diesen Fällen um Männchen ohne Revier handelte.

Die Gelbfärbung der männlichen Tiere war von ihrem Gemütszustand abhängig, das heißt, nervös gesteuert. So zeigten die Männchen nachts die grau-grüne Färbung, die auch die Weibchen aufwiesen. Morgens begannen sie sich langsam gelb zu färben. Die Gelbfärbung gewann an Intensität mit steigender Erregung (Abb. 5). Die Färbung war nicht von der Brechung des Sonnenlichts abhängig. Der jeweilige Farbeindruck blieb im Schatten wie in der Sonne bestehen.



Abb. 5. *Tropidurus-atacamensis*-Männchen mit kräftiger Gelbfärbung. *T. atacamensis* male with the intensively yellow coloration during defense of territory.

Wurden im Terrarium mehrere männliche Tiere zusammen gehalten, so hörten einige Männchen sehr schnell auf, Nahrung zu sich zu nehmen und starben nach wenigen Tagen unverletzt und ohne daß es zu Kämpfen zwischen ihnen gekommen wäre. Wegen der Kürze der Zeit schieden Hunger und Mangelerscheinungen als Todesursachen aus. Sicherlich führte der Streß durch die Präsenz weiterer Männchen zum Tode.

Tropidurus-Arten weisen immer einen Sexualdimorphismus auf. In der Regel sind die männlichen Tiere größer, schwerer und zeigen Farbspiele im Aggressionsverhalten (Donoso-Barros 1966, Stebbins 1980, Ortiz Zapata 1980 a, b). Für die Population von T. atacamensis auf der Insel Santa Maria gibt Ortiz Zapata an, daß ihr Sexualdimorphismus innerhalb der Art besonders ausgeprägt sei. Stebbins (1980) beschreibt auch für T.-albemarlensis-Männchen ein starkes Territorialverhalten. Im Unterschied zu T. atacamensis stellt er jedoch kaum ein aggressives Verhalten gegenüber den Weibchen fest. Bei anderen Iguaniden wurde jedoch oft von aggressivem Verhalten der Männchen auch

gegenüber weiblichen Tieren berichtet, ebenso von aggressivem Verhalten zwischen den Weibchen (Crotaphytus collaris: Fitch 1956; Sceloporus olivaceus: Blair 1960; Sceloporus occidentalis: Stebbins & Robinson 1946; Uta stansburiana: Tinkle et al. 1962).

Für T. albemarlensis beschreibt Stebbins (1980), daß sich die Männchen Harems bis zu 11 weiblichen Tieren halten und daß die Reviergrößen mit der Anzahl der Weibchen im Harem korrelieren. Diese Form der Polygamie ist auch für T. atacamensis auf der Insel Santa Maria festzustellen. Beide Arten zeigen ein Farbspiel bei aggressivem Verhalten. T. albemarlensis präsentiert orange-farbene Flanken, die sonst nicht zu sehen sind.

## 3.4.3 Räumliche Trennung juveniler und adulter Gruppen

Die T. atacamensis lebten relativ streng getrennt in Gruppen von adulten und juvenilen Tieren. So waren zum Beispiel am zentralen Beobachtungspunkt ausschließlich adulte Exemplare anzutreffen. Am großen Weststrand fand ich nur adulte Tiere und am Oststrand nur juvenile. Zu den juvenilen Tieren zählten nicht nur diejenigen, die noch die typische juvenile Punktzeichnung zeigten (s. Eickhoff & Heisig 1991: Abb. 1), sondern auch kleine, schon ausgefärbte Exemplare. Deshalb prüfte ich, bei welcher Masse beziehungsweise welchen Körpermaßen sich die Gruppen klar voneinander trennen ließen. Die Trennung erfolgte bei einer Masse von 22-28 g und einer Gesamtlänge von 19,5–22,5 cm (nur Tiere ohne Schwanzverluste) oder von einer Kopf-Rumpf-Länge (KRL) von 7,4-10 cm. Die zum Teil recht hohen Masse- und Gewichtsdifferenzen am Zeitpunkt der Trennung juveniler und adulter Gruppen resultiert daraus, daß die männlichen Tiere höhere Massen und größere Längen erreichten als die weiblichen und somit auch schneller wuchsen. Adulte Männchen erreichten Längen bis 31,5 cm (KRL bis 14 cm) und Massen bis zu 85 g. Die größten vermessenen Weibchen erreichten Längen bis 24,5 cm (KRL bis 12.5 cm) und Massen bis zu 36 g.

Adulte Gruppen bewohnten die Steilküste. In den Felsenkliffs fanden sie Vorsprünge und Spalten, die ihnen als Sonnen- und Unterschlupfplätze dienten. Am felsigen Grund der Kliffs suchten sie ihre Nahrung. Nur zur Eiablage begaben sich die Weibchen zu den kleinen Stränden zwischen den Kliffs. Sie legten die Eier unter Steinen im Sand ab oder am Steinstrand zwischen kleinen Steinen. In den Felsen der Steilküste fand ich keine Jungtiere. Gruppen adulter Tiere besetzten auch Steinstrände, vorausgesetzt, der Steinstrand wies genügend große Steine oder Felsbrocken auf, die als Verstecke dienen konnten. In diesem Fall fanden sich keine Jungtiere in diesen Strandabschnitten. Nur an den Rändern konnte ich ganz selten einmal frisch geschlüpfte Jungtiere antreffen.

Das typische Habitat der Jungtiere war der flache Strand. Hier fanden sie unter Muschelschalen, kleinen Steinen und Algenresten Schutz. Ganz junge *Tropidurus*, die noch die Punktfärbung aufwiesen, bevorzugten Sandstrände. Mit ihrer Punktzeichnung waren sie an den sandigen Untergrund perfekt angepaßt. Etwas ältere Tiere bewohnten eher Strandabschnitte mit steinigerem Un-

tergrund. Es bestand bei diesen jugendlichen Altersgruppen aber keine strikte Trennung der Aufenthaltsbereiche. Der Übergang von der Punktzeichnung zur Zeichnung der adulten Tiere war fließend.

Auch Ortiz Zapata (1980b) weist darauf hin, daß er Jungtiere immer in Sandstrandbereichen gesehen und gefangen hatte, wo sich keine adulten Tiere fanden. Er äußert die Vermutung, daß dies mit einer Strategie zur Vermeidung von Kannibalismus zusammenhängt. Da in meinen Versuchen alle adulten T. atacamensis zu bewegen waren, Jungtiere zu fressen, scheint die Vermutung Ortiz Zapatas berechtigt zu sein. Die Vermeidung von Kannibalismus durch das Leben in getrennten Gruppen scheint recht erfolgreich zu sein, denn ich beobachtete nur einmal auf der Insel einen Fall von Kannibalismus und fand in Mageninhalten keine Leguanreste.

In der Literatur finden sich allerdings mehrere Hinweise, die auf Kannibalismus bei Tropidurus-Arten hindeuten könnten. So berichtet Donoso-Barros (1949) von Teilen von Tropidurus sowie von Hautresten in Mageninhalten. Hautreste allein sind noch kein Beweis für Kannibalismus, da die Tiere möglicherweise ihre eigenen Häutungsreste fressen. Eher ist es ein Hinweis, daß - wie Donoso-Barros (1949) berichtet – Kadaver von T. peruvianus von deren Artgenossen verzehrt wurden. Eine eindeutige Beobachtung kannibalischen Verhaltens macht er aber nicht. Schluter (1984) berichtet von mehreren Hautresten und dem Schwanz eines Artgenossen in den Mageninhalten von T. pacificus. Stebbins (1966) berichtet für T. albemarlensis vom Fund des Schwanzes eines juvenilen Tieres in Mageninhalten. Die Befunde können darauf hindeuten, daß die Leguane der Gattung Tropidurus insgesamt zum Kannibalismus neigen und daß das Leben in getrennten Gruppen juveniler und adulter Tiere, wie es für T. atacamensis festgestellt wurde, damit im Zusammenhang steht. Ob auch unterschiedliche Nahrungsansprüche juveniler und adulter Tiere eine Rolle spielen, läßt sich noch nicht sagen, da die wenigen untersuchten Mageninhalte keine Aussage darüber erlauben. Es könnte aber sein, daß die Tendenz des höheren Insektenanteils bei juvenilen Tieren, während sich adulte eher an Nahrung marinen Ursprungs halten, auch einen Einfluß hat auf die Trennung von adulten und juvenilen Gruppen. Hier wären genauere Untersuchungen, insbesondere auch der Etho-Ökologie der juvenilen Tiere, erforderlich.

#### 3.5 Feinddruck

Als Prädatoren kommen auf der Insel nur Seevögel, insbesondere Möwen, in Frage. Niemals konnte ich aber einen Angriff von Möwen auf die Leguane beobachten, so daß ihre Bedeutung als Feinde sicherlich gering ist. Populationsbegrenzend dagegen wirken das Nahrungsangebot, der Kannibalismus, höhere Fluten und das begrenzte Angebot von geeigneten Unterschlupf- und Eiablageplätzen. Auf dem Festland müssen die *T. atacamensis* mit einem höheren Feinddruck rechnen durch Füchse und, insbesondere in der Nähe menschlicher Siedlungen, durch Haustiere.

Abschließend stellt sich die Frage, ob es sich bei Tropidurus atacamensis um eine Art handelt, die an einen extremen Lebensraum besonders angepaßt ist

oder auf einen extremen Lebensraum zurückgedrängt wurde. Wahrscheinlich stimmt beides. Für eine Anpassung sprechen die Nahrung weitgehend marinen Ursprungs, die Salzdrüsen und die Fähigkeit, mit geringsten Wassermengen auszukommen. Für das Zurückdrängen auf extreme Lebensräume spricht das breite Nahrungsspektrum, daß die Echsen nicht schwimmen und daß keinerlei Abhängigkeit von mariner Nahrung zu bestehen scheint.

#### Zusammenfassung

Die Insel Santa Maria vor der Küste Nordchiles ist ein typischer Biotop für *Tropidurus atacamensis* Donoso Barros, 1966. Die Tiere besiedelten den schmalen Küstenstreifen der Insel mit Felsenkliffs und Sandstränden. *T. atacamensis* ist omnivor mit breitem Nahrungsspektrum. Besonders erstaunlich waren der Nahrungserwerb im Supralitoral und die weitgehend marine Nahrung: Algen, Crustaceen, Mollusken und Insekten. *T. atacamensis* sind tagaktive Echsen, deren Aktivität von der Bodentemperatur bestimmt wird. Stieg sie über 22°C, waren alle Tiere aktiv. Eine mittägliche Rückzugsphase gab es nicht. Die Leguane waren ortstreu und benutzten auch immer wieder dieselben Sonnen-, Unterschlupf- und Beutefangplätze.

Die Männchen zeigten ein starkes Territorialverhalten. Sie verteidigten die Fortpflanzungspartnerinnen und den von der Gruppe bewohnten nahrungsichernden Küstenstreifen. Die Anzahl der Weibchen im Harem (1 bis 10) bestimmte die Mindestgröße der Territorien. Jung- und Alttiere lebten in getrennten Gruppen. Unterschiedliche Habitatspräferenzen und die Veranlagung der erwachsenen Tiere zu Kannibalismus sind die Gründe (Jungtiere bewohnten Sandstrände, ältere Felsen und Steinstrände). *T. atacamensis* haben durch Salzdrüsen, durch ihre Anpassung an marine Nahrung und durch ihre Fähigkeit, mit geringsten Wassermengen auszukommen, gute Voraussetzungen für das Leben im extremen Küstenwüsten-Gebiet. Andererseits schwimmen die Echsen nicht, es besteht auch keine Abhängigkeit von mariner Nahrung.

#### Resumen

La isla Santa María, en la región desertica-ostanera de Chile, es un biotopo tipico para *Tropidurus atacamensis* Donoso Barros, 1966, donde la iguana habita los acantilados rocosos y las playas arenosas. *T. atacamensis* es omnivoro. Lo más llamativo es la dieta de gran parte de origen marino y su forma de alimentarse cazando en el supra-litoral. *T. atacamensis* comen algas, crustaceos, moluscos e insectos. Los largatos tienen actividad diurna, dependiente de la temperatura del suelo. Los *T. atacamensis* estan activos cuando la temperatura del suelo sube encima de 22 °C. Fieles a su area usan siempre los mismos escondites y lugares para cazar y calentarse.

Los machos muestran un fuerte comportamiento territorial, defendiendo a sus embras y a la franja costanera que garantiza la alimentación del grupo. Los harenes cuentan entre 1 y 10 hembras. La cantidad de hembras en el harén determina la extensión del territorio. *T. atacamensis* adultos y juveniles viven en grupos separados. Los juveniles habitan las playas arenosas, los adultos las rocas de la costa; asi *T. atacamensis* evita el canibalismo.

#### Schriften

Blair, W. F. (1960): The Rusty Lizard. – Austin (University of Texas Press), 185 S.
 Brügge, J. (1950): Fundamentos de la geología de Chile. – Santiago (Instituto Geografico Militar), 374 S.

- CARPENTER, C. C. (1966): The marine iguana of the Galapagos Islands, its behaviour and ecology. Proc. Calif. Acad. Sci., San Francisco, Ser. 4, 34: 329–376.
- (1969): Behavioural and ecological notes on the Galapagos Island iguanas. Herpetologica, Lawrence, 25: 155–164 S.
- (1970): Miscellaneous notes on Galapagos lava lizards (Tropidurus Igunanidae). Herpetologica, Lawrence, 26: 377–386.
- Donoso-Barros, R. (1949): Alimentación del *Tropidurus peruvianus* (Lesson). Boln Mus. nac. Hist. nat. Chile, Santiago, tomo XXIV.
- (1960 a): Estado actual del género Tropidurus en Chile.
   Sesiones Biología Univ. Nac. Cuyo, Mendoza, 27.
- (1960 b): Ecología de los reptiles chilenos. Investnes zool. chil., Santiago de Chile, 6:
   65–72.
- (1966): Reptiles de Chile. Santiago de Chile, (Ediciones de la Universidad de Chile).
- Eickhoff, H. P. & Heisig (1991): Zur Haltung des chilenischen Kielschwanzleguans Tropidurus atacamensis. Herpetofauna, Weinstadt, 13 (Heft 72): 6–10.
- FITCH, H. S. (1956): An ecological study of the collared lizard (Crotaphytus collaris). Univ. Kan. Pub. 8: 213–274.
- Heisig, M. (1987): Untersuchungen zu Ökologie und Ethologie einer Inselpopulation des Kielschwanzleguans *Tropidurus atacamensis* (Iguanidae). – Diplomarbeit Univ. Hamburg, 78 S.
- KLOFT, W. J. (1978): Ökologie der Tiere. Stuttgart (Ulmer UTB), 304 S.
- ORTIZ ZAPATA, J. C. (1980a): Revisión taxonómica del genero *Tropidurus* en Chile. I Reunión Iberoamer. Zool. Vert. La Rabida, 355–377.
- (1980 b): Estudios comparativos de algunas poblaciónes de *Tropidurus* de la costa chilena.
   An. Mus. Hist. nat. Valparaiso, 13: 267–280.
- ORTIZ ZAPATA, J. C. & I. SEREY (1978): Análisis factorial de correspondencias de las especies del gènero *Tropidurus* en Chile. Revta Med. exp. Santiago de Chile.
- QUINTANILLA PEREZ, V. (1983): Geografía de Chile, tomo III, Biogeografía. Santiago de Chile (Instituto Geografíco Militar)
- Schluter, D. (1984): Body size, prey size, and herbivory in the Galapagos lava lizard *Tropidurus*. Oikos, Kopenhagen, **43**: 291–300.
- STEBBINS, R. C., J. M. LOWENSTEIN & N. W. COHEN (1967): A field study of the lava lizard (*Tropidurus albemarlensis*) in the Galapagos islands. Ecology, Brooklyn etc., 48: 839–851.
- STEBBINS, R. C. & H. B. ROBINSON (1946): Further analysis of a population of the lizard *Sceloporus graciosus gracilis*. Univ. Calif. Publs Zool., Berkeley, **48**: 149–168.
- TINKLE, D. W., D. M. MAC GREGOR & S. DANA (1962): Home range ecology of *Uta stansburiana stejnegeri.* Ecology, Brooklyn etc., 43: 223–229.
- YANEZ, P. (1951): Vertebrados marinos chilenos. 3. Reptiles. Revta Mar., Valparaiso, 3 (1/2): 1–18.

Einige Ergebnisse dieser Arbeit sind Teil einer Dissertation, die zur Zeit an der Universität Hamburg erstellt wird. Ich danke der Universität für die Erlaubnis der Vorausveröffentlichung.

Eingangsdatum: 1. März 1991

Verfasserin: Dipl.-Biol. MICHAELA HEISIG, Casilla 331, Ovalle, Chile.