

# Autökologie und Fortpflanzungsbiologie von *Ichnotropis squamulosa* PETERS, 1854 (Reptilia: Lacertidae)

ALMUTH D. SCHMIDT

## Abstract

*Ecological aspects and reproductive biology of Ichnotropis squamulosa* PETERS, 1854 (Reptilia: Lacertidae).

*Ichnotropis squamulosa* is a terrestrial lizard of arid and semiarid savannas in Africa. The species is characterized by a remarkable short life period of eight to nine months. Studies on biometrical aspects, growth, reproduction biology, annual rhythms and behaviour of this lizard were carried out within the framework of a population field study in the Northern Province of South Africa. Data on body length and body mass development suggest, that *I. squamulosa* is a rather quickly growing species. The growing rate was constant during the whole investigation time and was not influenced by the periods of sexually mature, mating and egg production.

Annual patterns of life like hatching, ontogenesis or egg development are well adapted to the optimal periods of climatic conditions and food supply during the year.

The sexes of *I. squamulosa* differ in their rate of caudal autotomy and in some biometrical data. The species mating behaviour is described for the first time. The results of the field study are discussed in detail under aspects of adaption strategies to the remarkable short life cycle of *I. squamulosa*.

Key words: Sauria: Lacertidae: *Ichnotropis squamulosa*; biometrical data, growth, body-mass development, caudal autotomy, activity rhythm, reproduction, mating behaviour, short-lived.

## Zusammenfassung

*Ichnotropis squamulosa* ist eine terrestrisch lebende Eidechsenart der Trocken- und Halbtrockensavannen Afrikas. Sie zeichnet sich durch einen kurzen Lebenszyklus von acht bis neun Monaten aus. Im Rahmen einer populationsökologischen Studie in der Nordprovinz Südafrikas wurden unter anderem Freilanduntersuchungen zur Biometrie, Wachstumsentwicklung, Fortpflanzungsbiologie, Jahres- und Tagesdynamik sowie zum Verhalten dieser Art durchgeführt.

Im Ergebnis der Wachstums- und Gewichtsentwicklung erweist sich die Art als außerordentlich schnellwüchsig. Das Wachstum nimmt dabei einen kontinuierlichen Verlauf über den Zeitraum von Geschlechtsreife, Paarung und Eiablage. In ihrer Jahresdynamik (Jungtierschlupf, Ontogenese, Eiablage, Eizeitigung) ist die Art hervorragend an die günstigere Klimasituation und das entsprechende Nahrungsangebot während der Regenzeit angepasst. Geschlechterspezifische Unterschiede bestehen in der Autotomie sowie – eingeschränkt – in den Körpermaßen. Das Paarungsverhalten der Art wird erstmals beschrieben und dokumentiert. Die Ergebnisse der Freilanduntersuchung werden im Sinne einer Anpassungsstrategie an die außergewöhnliche Kurzlebigkeit der Art ausführlich diskutiert.

Schlagwörter: Sauria: Lacertidae: *Ichnotropis squamulosa*; Biometrie, Wachstums- und Gewichtsentwicklung, Autotomie, Aktivitätsrhythmik, Fortpflanzung, Paarungsverhalten, Kurzlebigkeit.

## 1 Einleitung

Die Gattung *Ichnotropis* PETERS, 1854 umfasst sieben Arten, die innerhalb des tropischen und des südlichen Afrikas verbreitet sind (BISCHOFF 1991). Im südlichen Afrika wird die Gattung durch drei Arten repräsentiert, wovon nur die Art *Ichnotropis grandiceps* BROADLEY, 1967 endemisch für die genannte Region ist. *I. grandiceps* besitzt ein relativ eingeschränktes Verbreitungsgebiet und findet sich nur im westli-

chen Bereich des Caprivi-Streifens und angrenzender Gebiete Nordbotswanas und Nordost-Namibias (BROADLEY 1967, BRANCH 1999). *Ichnotropis squamulosa* hingegen ist von Tansania, Sambia und Südafrika bis Namibia und Südafrika verbreitet (BISCHOFF 1991, BRANCH 1999), überschreitet aber innerhalb Südafrika nicht den Oranje Fluss und bleibt damit im südlichen Afrika auf das Sommerregen-Gebiet beschränkt. Dies gilt auch für *I. capensis* (A. SMITH, 1838), die dritte Art der Gattung im südlichen Afrika, deren Verbreitungsgebiet sich ebenfalls über das südliche Afrika hinaus nach Sambia und Tansania nordwärts erstreckt (BISCHOFF 1991, BRANCH 1999).

Die weiteren vier Arten der Gattung *Ichnotropis* (*I. bivittata* BOCAGE, 1866, *I. chapini* SCHMIDT, 1919, *I. microlepidota* MARX, 1956 und *I. tanganicana* BOULENGER, 1917) sind auf das tropische Afrika beschränkt (BISCHOFF 1991).

Wie schon BISCHOFF (1991) bemerkte, besteht an der Eigenständigkeit der Gattung *Ichnotropis* seit langem keinerlei Zweifel (vgl. BOULENGER 1921). Die Gattung unterscheidet sich von den hierarchisch nächstverwandten Gattungen *Pedioplanis* FITZINGER, 1843 und *Heliobolus* FITZINGER, 1843 (vgl. hierzu ARNOLD 1989, MAYER & BENYR 1994) durch das völlige Fehlen eines Halsbandes sowie durch das Vorhandensein von gekielten und überlappenden Rückenschuppen und gefurchten und gekielten Kopfschuppen. Dieser Eigenschaft hat die Gattung ihren englischen Namen rough-scaled lizard zu verdanken.

*Ichnotropis squamulosa* PETERS, 1854 (Abb. 1) ist eine terrestrisch lebende Lacertiden-Art, die bevorzugt Sandböden der Trocken- und Halbtrockensavannen Afrikas besiedelt. Die Art stellt ein interessantes Studienobjekt für populations- und autökologische Untersuchungen dar, da sie eine bemerkenswert kurze Lebensdauer von acht bis neun Monaten besitzt (BROADLEY 1967, 1979). Die Weibchen legen ihre Eier in den Monaten April/Mai ab, die Schlüpflinge erscheinen erst in den Monaten Oktober/November. Die lange Inkubationszeit von vier bis fünf Monaten ist durch die kalte Wintertemperatur bedingt, welche damit den frühzeitigen Schlupf der Jungtiere in einem Zeitraum verhindert, der nur ungenügend Nahrung zur Verfügung stellt. Dies stellt einen untypischen Mechanismus für eine Art mit tropischem Ursprung dar (JACOBSEN 1987).

Die Art ist extrem schnellwüchsig und bereits nach vier bis fünf Monaten geschlechtsreif. Adulte Tiere sterben in der Regel nach der Eiablage in den Monaten Mai bis Juni. Die Art überlebt die Winterperiode in der Regel nur im Ei. Nur vereinzelte Adultfunde sind bisher aus den Monaten Juli bis November bekannt, woraus zu schließen ist, dass nur sehr wenige Individuen eine Lebensspanne von zirka einem Jahr erreichen (vgl. dazu BROADLEY 1979, JACOBSEN 1987). Diese kurze Lebensdauer hat erhebliche Konsequenzen für die biologischen Lebensleistungen, die binnen kürzester Zeit vollbracht werden müssen, wie Fortpflanzung, Individualentwicklung, insbesondere Wachstum und optimale Ausschöpfung der verfügbaren Ressourcen wie zum Beispiel Nahrung und Raumanspruch. Vor diesem Hintergrund erschien es reizvoll, einige biologisch-ökologische Aspekte dieser Art genauer zu untersuchen.

Hierzu bot sich die Gelegenheit im Rahmen einer umfassenden Studie zur Biologie und Ökologie der Lacertidenfauna des Langjan Nature Reserves (vgl. Kap. 2). Für *Ichnotropis squamulosa* sollen in der vorliegenden Arbeit Daten und Befunde zur Autökologie und Fortpflanzungsbiologie vorgestellt werden.

## 2 Untersuchungsgebiet und Datenerhebung im Freiland

Die Freilanduntersuchungen wurden in der Nordprovinz Südafrikas (Northern Province, früheres Transvaal) vom 14.1.1998 bis 25.4.1998 in dem staatlichen Schutzge-

biet Langjan Nature Reserve durchgeführt. Das im Jahre 1959 eingerichtete Schutzgebiet liegt nördlich der Soutpansberge und besitzt eine Größe von etwa 4850 ha. Es erhält eine mittlere jährliche Niederschlagsmenge von 300 bis 400 mm, die durchschnittliche Höhenlage des Gebietes beträgt etwa 800 m ü.NN (STUART & STUART 1993). Die Vegetation ist nach ACOCKS (1988) dem Feldtyp „arid sweet Bushveld“ zuzuordnen. Die Freilandstudien an *Ichnotropis squamulosa* wurden schwerpunktmäßig in einer 15 ha großen Untersuchungsfläche („Brak-River“) innerhalb des Schutzgebietes durchgeführt. Zu Topographie, Vegetation und Bodenverhältnissen des Schutzgebietes wie der Untersuchungsfläche wird an anderer Stelle genauer berichtet (SCHMIDT im Druck).

Die im Rahmen dieser Untersuchung ermittelten Daten stammen von insgesamt 87 individuell unterscheidbaren Exemplaren. Bei mehrfach gefangenen Tieren wurden jeweils die zuletzt ermittelten Biometrie- bzw. Wachstumswerte berücksichtigt.

Unmittelbar nach Fang wurden die individuellen Daten (biometrische Angaben, Färbungs- und Pholidosemerkmale, Geschlecht, Häutungszustand, Verletzungen) sowie die Fangumstände (Fundort, Zeitpunkt, Wetter) jedes Tieres auf speziell entwickelten Erfassungsbögen protokolliert. Bei den biometrischen Daten handelt es sich unter anderem um:

- Kopflänge (Abstand von der Schnauzenspitze bis zum Hinterende der Parietalia - KL)
- Kopfumfang (in Höhe der Augen - KU)
- Kopf-Rumpf-Länge (KRL)
- Schwanzlänge beziehungsweise Länge des Schwanzregenerates (SL)
- Gesamtlänge (GL)
- Vorder- und Hinterbeinlänge (jeweils vom Beinansatz bis zur Krallenspitze - VBL; HBL)
- Masse (M)
- relative Schwanzlänge (SL/KRL)
- relative Hinterbeinlänge (HBL/KRL  $\times$  100)
- relative Kopflänge (KL/KRL  $\times$  100)

Die Tiere wurden zur Massenbestimmung in Stoffsäcke gesetzt und mit Hilfe von Präzisionsfederwaagen gewogen. Um Aussagen zur Wachstums- und Massenentwicklung machen zu können, wurden zum einen die wöchentlichen Durchschnittswerte der Kopf-Rumpf-Länge sowie der Masse analysiert und zum andern die Entwicklung dieser Werte bei mehrmals wiedergefangenen Tieren individuell untersucht.

Eine Geschlechtsbestimmung erfolgte durch caudales Einführen einer medizinischen Knopfsonde in die Kloake (HONEGGER 1978). Eine zweifelsfreie Geschlechtsbestimmung war bei allen subadulten und adulten Tieren möglich.

Vor der Freisetzung am Fundort erfolgte eine fotografische Dokumentation, da die Tiere auf Grund ihres individuellen Zeichnungsmuster eindeutig wieder zu erkennen sind. Ergänzend wurden die Tiere mit Hilfe einer dorsalen Nummerbemalung und eines farbigen schmalen Bandes aus selbstklebender hochelastischer Folie markiert, um eine kurz- bzw. mittelfristige Wiedererkennung im Gelände zu ermöglichen.

### 3 Autökologische Befunde

#### 3.1 Biometrie

Zu Beginn des Untersuchungszeitraumes (Januar) besaßen alle gefangenen Individuen von *I. squamulosa* schon die vollständige Adultfärbung. Sie wiesen bereits Kopf-

Rumpf-Längen zwischen 43 und 53 mm auf – in einem anzunehmenden Alter von höchstens drei Monaten. Da eine Abgrenzung im Übergangsbereich zwischen subadulten und adulten Stadien bei dieser extrem schnellwüchsigen Art schwierig ist, wird im Folgenden nicht zwischen subadulten und adulten Tieren unterschieden.

Angaben zur Größe von Jungtieren gibt BROADLEY (1979). Hiernach liegt die bisher kleinste gemessene KRL bei 24 mm, für Mitte November gibt er Daten von 28-30 mm an. Nach JACOBSEN (1989) liegt die KRL von Jungtieren zwischen 24 und 35 mm, bei einem durchschnittlichem Gewicht von 0,39 g. Hauptschlupfmonat im südlichem Afrika ist der November, aus dem Monat Oktober liegen bisher nur vereinzelte Daten vor (vgl. BROADLEY 1979).

In Tabelle 1 sind die biometrischen Durchschnittswerte für *I. squamulosa* dargestellt. Hiernach ließ sich für männliche Tiere eine durchschnittliche Gesamtlänge von 183,7 mm sowie eine Kopf-Rumpf-Länge von 56,5 mm feststellen. Weibliche Tiere erreichten eine durchschnittliche Gesamtlänge von 179,5 mm, zeigten aber eine höhere durchschnittliche Kopf-Rumpf-Länge von 57,7 mm. Auch die ermittelten Absolutwerte bestätigen dieses Verteilungsbild. Das größte gefangene Männchen erreichte eine Gesamtlänge von 220 mm, im Gegensatz zu dem größten weiblichem Tier mit 211 mm Gesamtlänge. Ergänzend sei noch die Hinterbeinlänge genannt, deren Durchschnittswert 38,5 mm im männlichen Geschlecht höher lag als im weiblichen (vgl. Tab. 1).

In Tabelle 2 sind die durchschnittlichen Proportionswerte für männliche und weibliche *I. squamulosa* zusammengestellt. Bei einigen Proportionswerten (relative Schwanzlänge, Verhältnisse zwischen Vorderbein- und Hinterbeinlänge, Verhältnis Kopflänge zu Kopfumfang) lassen sich nur sehr geringfügige geschlechtsspezifische Unterschiede finden. Die Differenzen in der relativen Schwanzlänge, relativen Hinterbeinlänge und relativen Kopflänge sind dagegen deutlicher ausgeprägt. Im Ergebnis der dargestellten Durchschnitts- und Relationswerte zeigt sich als eindeutige Tendenz, dass männliche Tiere relativ langschwänziger, langbeiniger und langköpfiger sind als weibliche Tiere. Dies steht jedoch unter dem Vorbehalt, dass ein Wachstums-

|     | Männchen |                  | Weibchen |                  |
|-----|----------|------------------|----------|------------------|
| GL  | 183,7 mm | ± 23,7<br>n = 41 | 179,5 mm | ± 21,7<br>n = 31 |
| SL  | 127,2 mm | ± 16,9<br>n = 41 | 122,7 mm | ± 16,2<br>n = 31 |
| KRL | 56,5 mm  | ± 6,7<br>n = 48  | 57,7 mm  | ± 6,5<br>n = 39  |
| HBL | 38,5 mm  | ± 3,8<br>n = 48  | 37,7 mm  | ± 3,8<br>n = 39  |
| M   | 5,28 g   | ± 2,2<br>n = 48  | 5,21 g   | ± 2,0<br>n = 39  |

Tab. 1. Biometrische Durchschnittswerte für *Ichnotropis squamulosa* (± = Standardabweichung, n = Stichprobenumfang, die Bedeutung der übrigen Abkürzungen ist dem Kapitel 2 zu entnehmen). Average biometrical data of *Ichnotropis squamulosa* (± = standard deviation, n = number, GL = total length, SL = tail length, KRL = snout-vent length, HBL = hind leg length, M = mass).

ende bzw. eine deutliche Verlangsamung des Wachstums sich zum Ende der Untersuchung noch nicht eingestellt hatte (vgl. Kap. 3.2.).

Vergleichsdaten über Proportionswerte für diese Art sind aus der Literatur bisher nicht bekannt. Literaturdaten zur Kopf-Rumpf-Länge (JACOBSEN 1989) geben für Männchen durchschnittliche Werte von 61,38 mm ± 5,74 (n = 41) sowie für Weibchen 65,03 mm ± 8,31 (n = 34) an. Diese Werte liegen somit deutlich höher als die eigenen Befunde (vgl. Tab.1). Sie sind aber nur bedingt vergleichbar, da das dort untersuchte Sammlungsmaterial aus unterschiedlichen Regionen des Nordtransvaals stammte.

Die in Kapitel 3.2. dargestellte Wachstumsentwicklung lässt erkennen, dass die untersuchten Tiere der Langjan-Population auch zu Ende der Untersuchung noch keine Verlangsamung des Wachstums zeigten (vgl. Abb. 2 und 3 a+b). Somit muss davon ausgegangen werden, dass die während des Untersuchungszeitraumes ermittelten Längenwerte keine abschließenden Daten darstellen können.

### 3.2 Wachstumsentwicklung

Die Analyse der wöchentlichen Wachstumsentwicklung zeigt für die KRL (Abb. 2) durchgängig höhere Mittelwerte bei weiblichen Tieren. Weibchen wiesen eine etwa 1,5 bis 3 mm höheren wöchentlichen Zuwachs der KRL auf als Männchen, mit Ausnahme des Zeitraumes vom 5.3. bis zum 11.3., innerhalb dessen keine Unterschiede zwischen den Geschlechtern feststellbar waren. Die ermittelte Wachstumskurve zeigt über den gesamten Untersuchungszeitraum eine mehr oder weniger konstante Längenzunahme für beide Geschlechter, die bemerkenswerterweise auch während des Zeitraumes März bis April, in welchem Paarung und erste Eiablagen stattfinden, nicht erkennbar stagniert.

Weibliche Tiere erreichten innerhalb des Untersuchungszeitraumes eine Zunahme der KRL von 48,4 mm (zwischen dem 22.1 - 28.1.) auf 66,8 mm (zwischen dem 3.4.-

|                      | Männchen    |                   | Weibchen    |                   |
|----------------------|-------------|-------------------|-------------|-------------------|
| SL/GL                | <b>0,69</b> | ± 0,015<br>n = 41 | <b>0,68</b> | ± 0,014<br>n = 31 |
| rel. Schwanzlänge    | <b>2,26</b> | ± 0,156<br>n = 41 | <b>2,16</b> | ± 0,125<br>n = 31 |
| rel. Hinterbeinlänge | <b>68,3</b> | ± 3,3<br>n = 48   | <b>67,2</b> | ± 2,7<br>n = 39   |
| VBL/HBL              | <b>0,55</b> | ± 0,024<br>n = 48 | <b>0,56</b> | ± 0,027<br>n = 39 |
| rel. Kopflänge       | <b>25,1</b> | ± 1,2<br>n = 48   | <b>24,5</b> | ± 1,1<br>n = 39   |
| KL/KU                | <b>0,59</b> | ± 0,027<br>n = 48 | <b>0,58</b> | ± 0,026<br>n = 39 |

Tab. 2. Durchschnittliche Relationswerte der biometrischen Daten für männliche und weibliche *Ichnotropis squamulosa* (die Bedeutung der Abkürzungen ist dem Kapitel 2 zu entnehmen).

Average relationship of biometrical data from male and female *Ichnotropis squamulosa* (SL/GL = tail length/total length, VBL/HBL = foreleg length/hind leg length, KL/KU = head length/head girth).

11.4.) also ein Zuwachs in der KRL von 18,4 mm in nur zehn Wochen. Männliche Tier wuchsen im Durchschnitt von 47,7 mm auf 65,6 mm, also insgesamt 17,9 mm in zehn Wochen. Häutungen erfolgten innerhalb des Untersuchungszeitraumes durchschnittlich alle zwei Wochen.



Abb. 1. *Ichnotropis squamulosa*, Männchen in Adultfärbung vor Anlage des Paarungskleides, Langjan Nature Reserve/Northern Province, RSA, Februar 1998.

*Ichnotropis squamulosa*, adulte male, body coloration before breeding season, Langjan Nature Reserve/Northern Province, RSA, February 1998.

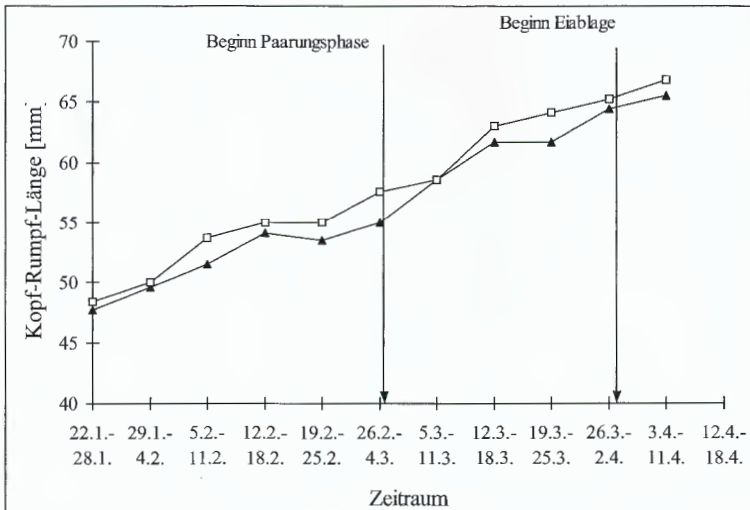


Abb. 2. Durchschnittliche wöchentliche Wachstumsentwicklung der Kopf-Rumpf-Länge von *I. squamulosa* (Quadrat = Weibchen; Dreieck = Männchen).

Average weekly growth development of snout vent length of *I. squamulosa* (square = females; triangle = males).

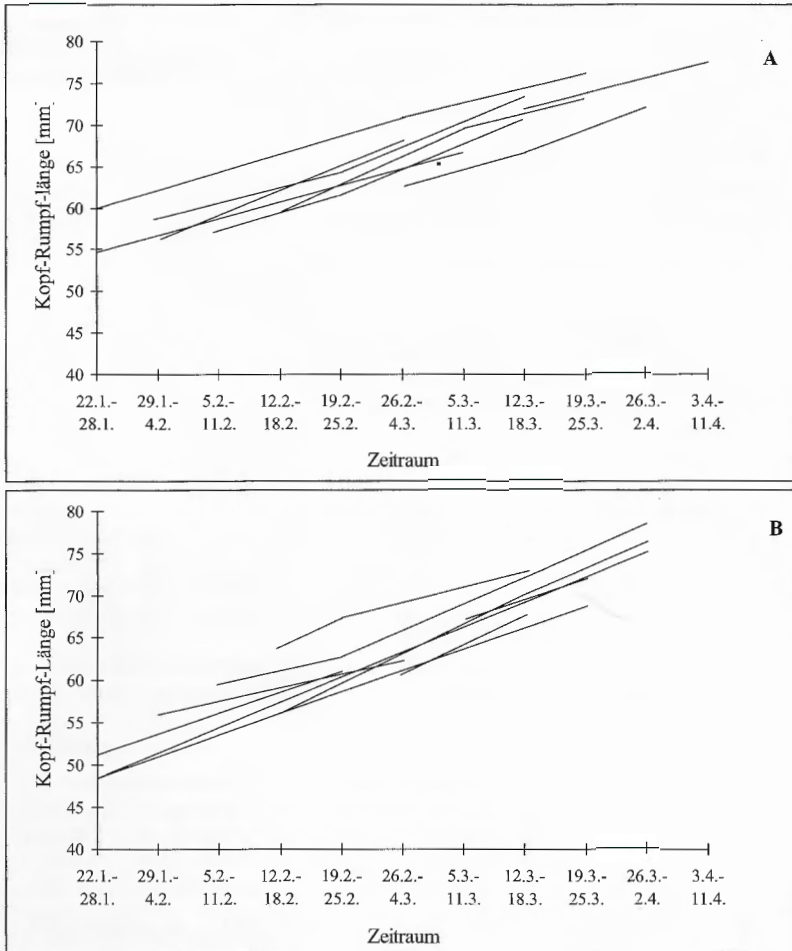


Abb. 3. Entwicklung der Kopf-Rumpf-Längen mehrfach wiedergefangener *I. squamulosa*; A : Weibchen, B: Männchen.

Development of snout vent length of multiple recaptured *I. squamulosa*; A : females, B: males.

Auch bei Betrachtung der Wachstumsentwicklung mehrfach wiedergefangener Tiere ist für alle untersuchten Individuen ein stetiges Wachstum über den gesamten Untersuchungszeitraum nachweisbar (Abb. 3a+b). Die Beobachtung der Entwicklung einzelner Tiere zeigte auch im März/April eine konstante Zunahme der KRL bei beiden Geschlechtern, obwohl auf Grund von Paarung und Eiablage eigentlich eine Abflachung der Wachstumskurve zu erwarten wäre.

Während des Untersuchungszeitraumes von zehn Wochen konnte auch eine deutliche und zumeist konstante Massenzunahme von durchschnittlich 5,6 g verzeichnet werden, wobei es geschlechtsspezifisch zu Beginn und am Ende der Untersuchung keine nennenswerten Unterschiede gab (jeweils nur 0,05 g). Der Kurven-

verlauf in Abb. 4 zeigt, dass die Massenzunahme der Männchen stärkeren Schwankungen unterliegt als die der Weibchen. Weibliche Tiere zeigen eine deutlich konstantere Zunahme, es sind keine zwischenzeitlichen Gewichtsverluste erkennbar, etwa bedingt durch Aktivitäten der Fortpflanzung.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass die Ergebnisse zur Wachstums- und Massenentwicklung deutlich die Schnellwüchsigkeit von *I. squamulosa* belegen. Bemerkenswert ist zudem, dass auch während der Fortpflanzungszeit keine Verminderung sowohl des Längenwachstums als auch der Massenentwicklung erkennbar war.

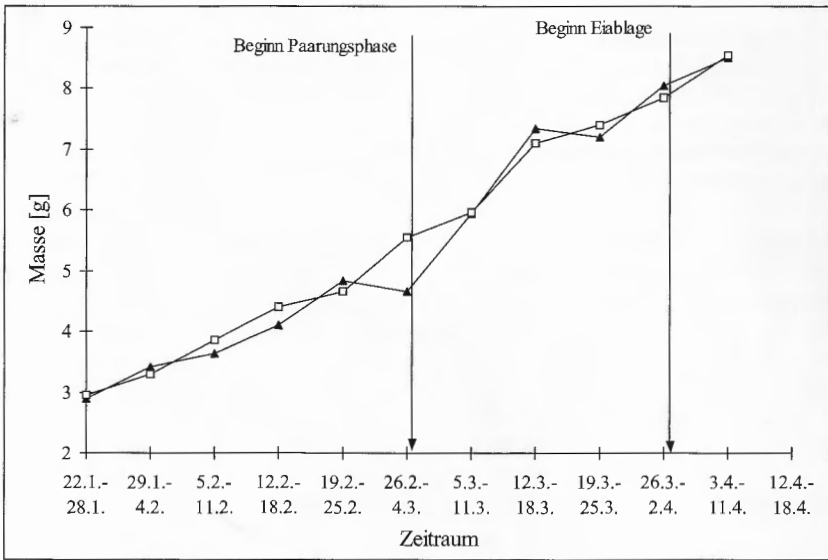


Abb. 4. Durchschnittliche wöchentliche Gewichtszunahme von *I. squamulosa* (Quadrat = Weibchen; Dreieck = Männchen).

Average weekly mass development of *I. squamulosa* (square = females; triangle = males).

### 3.3 Autotomieerate

Die Population weist insgesamt eine Autotomieerate von 17 % auf (N = 87), für Männchen liegt der Wert bei 15 % (n = 48) und für Weibchen bei 21 % (n = 39). HUEY & PIANKA (1981) geben eine Autotomieerate von 24,2 % (N = 120) an, ermittelt innerhalb einer Studie über Kalahari-Lacertiden. JACOBSEN (1989) hingegen gibt für die in verschiedenen Gebieten des Nordtransvaal gesammelten Exemplare mit 7,78 % (N = 90) eine deutlich niedrigere Autotomieerate an, die jedoch nicht innerhalb einer geschlossenen Einzelpopulation ermittelt wurde.

Ob im Laufe von intra- oder interspezifischen Aktivitäten autotomiert wird und welche Schlussfolgerungen (z.B. Prädatorendruck) daraus möglich sind, stellt eine vielfach und oftmals kontrovers diskutierte Frage dar (RAND 1954, BUSTARD & HUGHES 1966, PIANKA 1967, 1970, TINKLE & BALLINGER 1972, SCHOENER 1979, JAKSIC & FUENTES



1980, SCHALL & PIANKA 1980). *I. squamulosa* stellt sich nach den eigenen Beobachtungen als eine intraspezifisch sehr friedfertige Art dar. Aggressionen zwischen Männchen oder zwischen Weibchen konnten entweder gar nicht festgestellt werden oder blieben auf der Ebene einer reinen Drohgebärde stehen. Dies gilt auch während der Fortpflanzungszeit. Individuen von *I. squamulosa* zeigen im Vergleich zur syntop vorkommenden Art *Heliobolus lugubris* eine stärker kumulative Verteilung im Untersuchungsgebiet (SCHMIDT unpubl.), oftmals fanden sich auch zwei Exemplare gemeinsam unter einem Busch, ohne dass Aggressionen beobachtet werden konnten.

Im interspezifischen Kontakt konnten in unserer Population hingegen Aggressionen zwischen den syntop vorkommenden Arten *H. lugubris* und *I. squamulosa* beobachtet werden. Im Januar waren die Individuen von *I. squamulosa* kleiner als *H. lugubris* und wurden zumeist bei Begegnungen von diesen über kurze Distanzen gejagt. Etwa ab Februar kehrten sich die Verhältnisse um, da die Individuen von *I. squamulosa* zusehends größer wurden als die von *H. lugubris* und nunmehr dominierten. Begegnungen führten aber nie zu wirklichen Kämpfen oder endeten gar in Beißaktionen mit zum Beispiel einem Schwanzverlust. Für Autotomie-Effekte ist nach meinen Beobachtungen (SCHMIDT unpubl.) vielmehr der Prädatoreinfluss als Hauptursache anzusehen. Als wichtigste Prädatoren kommen dabei verschiedene Schlangengattungen infrage (*Psammophis subtaeniatus*, *Psammophis brevirostris*, *Bitis caudalis* u.a.), die zum Teil hohe Abundanzen im Untersuchungsgebiet erreichten.

Auffallend ist bei der Analyse der Autotomierate ein deutlicher geschlechtsspezifischer Unterschied, der bei nahezu 6 % liegt (siehe oben). Zur Klärung dieser Unterschiede stellt sich die Frage nach geschlechtsspezifischen Aktivitäts- oder Verhaltensunterschieden.

Ein Unterschied lässt sich bei den Geschlechtern in ihrer Mobilität oder ihrem Aktionsradius feststellen. Männliche Tiere legen im Mittel nahezu doppelt so hohe Distanzen zurück wie weibliche Tiere (SCHMIDT unpubl.). Eine höhere Mobilität kann durchaus zu einem höheren Prädatordruck führen, da die Chancen für einen Prädatorenkontakt steigen (BOAG 1973, HUEY et al. 1984, NAGY et al. 1984). Hiernach würden für männliche Tiere höhere Autotomieraten zu erwarten sein als für Weibchen. Ein umgekehrtes Verhältnis ist aber feststellbar.

Bei Betrachtung der Länge des Schwanzregenerates lässt sich in etwa der Zeitpunkt des Schwanzverlustes der Tiere abschätzen. Alle männlichen Tiere mit Regenerat wiesen bis auf eine Ausnahme deutlich längere Regenerate (zwischen 31 und 55 mm) auf. Auf Grund ihrer Länge im Vergleich zum durchschnittlichen Wachstum des Schwanzes und dem Zeitpunkt der Messung kann bei der überwiegenden Mehrzahl der Männchen von einem Schwanzverlust innerhalb der subadulten Phase (also deutlich vor Januar) ausgegangen werden. Bei den weiblichen Tieren besaßen hingegen 37,5 % der Tiere mit autotomiertem Schwanz in dem Zeitraum vom 24.2. bis 16.3. eine frische Autotomiestelle, ohne dass die Bildung des Regenerates schon eingesetzt hätte. Sie zeigen also in deutlich höherem Anteil einen Schwanzverlust im adulten Stadium während der Paarungszeit.

### 3.4 Aktivitätsrhythmik

Auf das Phänomen der Kurzlebigkeit der Art ist bereits verschiedentlich hingewiesen worden, vor allem in Zusammenhang mit der Jahresrhythmik (vgl. dazu auch BROADLEY 1967, 1979). Nähere Befunde zur Tagesrhythmik von *I. squamulosa* sind in Abb. 5 zusammengestellt. Im Untersuchungszeitraum, welcher dem südafrikanischem Sommer entspricht, konnte ein zweigipfeliges Verteilungsmuster festgestellt werden. Ein

deutlicher Schwerpunkt liegt dabei in den Vormittagsstunden zwischen 8.00 und 11.00 Uhr. Während der heißen Mittagszeit konnten nur vereinzelte Beobachtungen gemacht werden. Ein zweiter, in der Intensität deutlich niedrigerer Aktivitätsschwerpunkt, findet sich am Nachmittag zwischen 16.00 und 18.00 Uhr. Eine zweigipflige Aktivität ist vielfach typisch für tagaktive terrestrische Arten heißerer Klimazonen (PIANKA 1986) in den warmen Sommermonaten, um die Hitze der Mittagszeit zu meiden. Sie wird beispielsweise von HUEY & PIANKA (1977) für weitere elf Echsenarten der Kalahari beschrieben.

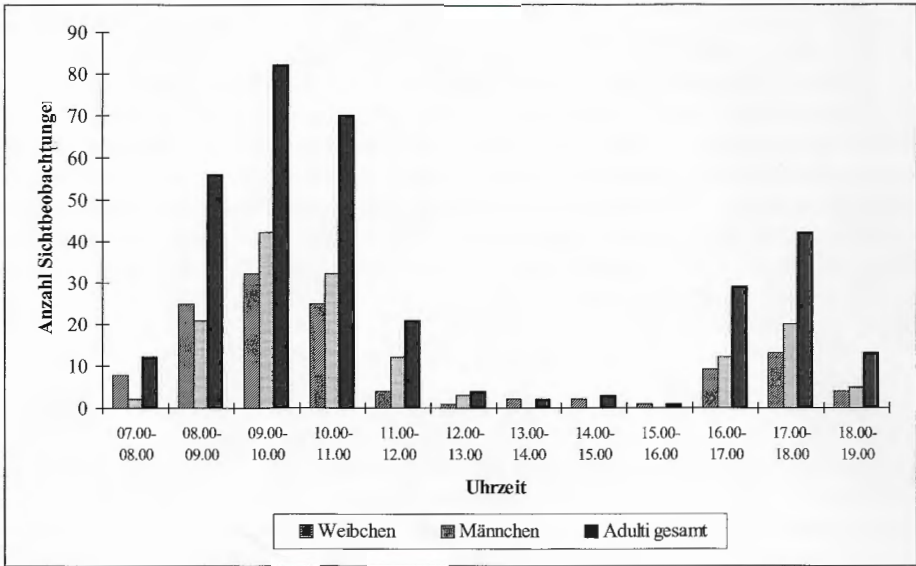


Abb. 5. Tagesrhythmik von *I. squamulosa* (im Zeitraum Mitte Januar bis Ende April).  
Daily rhythms of *I. squamulosa* (middle of January to end of April).

Bei geschlechtsspezifischer Bewertung der Tagesaktivität lassen sich geringfügige Unterschiede im Aktivitätsmuster finden. Die Weibchen zeigen sich am Vormittag früher und stärker aktiv als die Männchen (Aktivitätsbeginn ab 7.00 Uhr, deutlich mehr Sichtbeobachtungen von 7.00-9.00 Uhr). Im weiteren Verlauf des Tages kehrt sich das Verhältnis um. Es gelangen immer geringfügig mehr Sichtbeobachtungen männlicher Tiere. Das Verhältnis entsprach dabei in etwa dem ermittelten Geschlechterverhältnis von 1,2:1. Wenn man das nicht ganz ausgewogene Geschlechterverhältnis berücksichtigt, tritt die höhere Anzahl von Sichtbeobachtungen der Weibchen (Verhältnis um 7.00 Uhr von 1 Männchen auf 4,5 Weibchen; bzw. um 8.00 Uhr von 1:1,2) in den ersten beiden vormittäglichen Aktivitätsstunden auf und damit der Unterschied im Aktivitätsmuster deutlicher hervor.

Das beschriebene Muster der Tagesaktivität blieb während des gesamten Untersuchungszeitraumes konstant.

## 4 Fortpflanzungsbiologie

### 4.1 Geschlechtsreife

Bei den Männchen von *I. squamulosa* konnte ab Ende Februar eine Veränderung in der Körperfärbung festgestellt werden. Die Tiere wiesen ein intensivere orange oder orange-rote Färbung, vor allem in der Flankenregion auf. Zudem färbte sich der Schwanzwurzelbereich oberseits intensiv hellgrau (Abb. 6). Eine von FITZSIMONS (1943) beschriebene Orangefärbung der Kehle und Brust kann nach unseren Beobachtungen nicht bestätigt werden. BRANCH (1999) gibt für adulte Männchen ein schwarze Fleckung der Kinnschilder und Sublabialia an. Dieses Merkmal war im Langjan nicht bei allen Tieren ausgeprägt. Färbungsänderungen bei weiblichen Tieren waren nicht zu beobachten. Zum Zeitpunkt der Färbungsänderung der Männchen Ende Februar/Anfang März besaßen die männlichen Tiere eine durchschnittliche KRL von 55 mm, Weibchen hingegen waren mit 58 mm etwas größer.

Paarungen wurden erstmals am 4. März sowie am 20. März und 4. April im Freiland beobachtet. Zwischen dem Auftreten der beschriebenen Färbungsintensivierung im männlichen Geschlecht und der Erstbeobachtung einer Kopulation im Freiland lagen zirka 7-10 Tage. Das Männchen der ersten beobachteten Paarung besaß eine KRL von 57 mm, das Weibchen war mit 58 mm nur minimal größer. Bei der letzten beobachteten Paarung am 4. April waren die Individuen mit einer KRL von 65 mm (Männchen) und 68 mm (Weibchen) deutlich größer.



Abb. 6. *Ichnotropis squamulosa*, Männchen in Adultfärbung nach Anlage des Paarungskleides, Langjan Nature Reserve/Northern Province, RSA, März 1998.

*Ichnotropis squamulosa*, adulte male, body coloration during breeding season, Langjan Nature Reserve/Northern Province, RSA, March 1998.

### 4.2 Paarungsverhalten

Insgesamt konnten drei Paarungen im Feld beobachtet werden. Alle Paarungen fanden am Vormittag zwischen 8.30 und 10.00 Uhr statt.

Bei den beiden im gesamten Ablauf beobachtbaren Paarungen entwickelte sich das Paarungsvorspiel aus einer Spontanbegegnung. Die Männchen liefen jeweils bei Sichtung eines Weibchens schnell und zielorientiert auf dieses zu. Die Weibchen wurden sogleich vom Männchen mit einem Flankenbiss festgehalten. Die Weibchen drehten sich daraufhin um die eigene Körperachse und zeigten ein angedeutetes Abwehrverhalten, wobei das Maul geöffnet und Beißbewegungen angedeutet wurden. Es folgten mehrfache Körperdrehungen beider Partner, die Abwehr des Weibchens wurde mit der Zeit schwächer. Der Kiefergriff des Männchen rutschte nunmehr ruckweise nach vorne, zwischenzeitlich blieb das Männchen auf dem Weibchen liegen. Erst als die Nackenregion erreicht wurde, kam es unverzüglich zur Kopulation (vgl. Abb. 7). Während der Kopula hielt das Männchen den seitlichen Nackenbiss aufrecht. Dieser lag, wie in der Abb. 7 erkennbar, auf der dem Männchen abgewandten Körperseite des Weibchens. Bewegungen oder eine Veränderung der Stellung fanden erst zum Ende der Kopula statt. Die beobachteten Paarungsvorspiele dauerten 6 Minuten 20 Sekunden und 8 Minuten 30 Sekunden, die Kopulationsdauer lag bei 10 Minuten 43 Sekunden und 11 Minuten 50 Sekunden. Die Paarung wurde jeweils vom Weibchen durch eine langsame Vorwärtsbewegung beendet. Die Männchen blieben nach der Paarung jeweils für zirka zwei bis drei Minuten reglos liegen, um sich anschließend ebenfalls relativ langsam zu entfernen. Ein Paarungsnachspiel war nicht zu beobachten.

Aus der Literatur sind bisher keine Beschreibungen des Paarungsverhalten von *I. squamulosa* bekannt. JACOBSEN (1982) gibt eine kurze Beschreibung zum Paarungsverhalten von *I. capensis*. Diese Art zeigt ebenfalls einen Nackenbiss, als Paarungsdauer werden insgesamt 96 Minuten angegeben. Das Paarungsvorspiel von *I. squamulosa* stellt sich im Vergleich zu dem hochritualisierten Paarungsvorspiel, dem so genannten „Paarungsmarsch“ der *Lacerta*-Arten (KITZLER 1940, WEBER 1957) als sehr vereinfacht da.

Die meisten Arten der Familie Lacertidae wenden während der Paarung einen Flankenbiss an. Nach LOUW & HOLM (1972), BÖHME & BISCHOFF (1976), BISCHOFF (1981)



Abb. 7. Kopulation von *I. squamulosa*, mit Nackenbiss des Männchens, Langjan Nature Reserve, März 1998.

Copulation of *I. squamulosa* with the male biting the neck of the female; Langjan Nature Reserve, Langjan Nature Reserve/Northern Province, RSA, March 1998.

sowie BÖHME (1981) tritt der im Nacken des Weibchen ausgeführte Paarungsbiss nach derzeitigem Kenntnisstand nur bei *Meroles anchietae*, *Psammodromus algirus*, *Mesalina olivieri*, *Omanosaura jayakari* sowie bei den *Gallotia*-Arten auf. Er wird als ein plesiomorphes Verhaltensmerkmal gewertet. Es ist bemerkenswert, dass der Nackenbiss bei *I. squamulosa* und *I. capensis* im Gegensatz zu den meisten anderen Laceriden-Arten an der dem Männchen abgewandten Körperseite auftritt.

Außerhalb der Fortpflanzungszeit konnten keine aggressiven Interaktionen zwischen den Geschlechtern beobachtet werden, die über kurze Drohgebärden hinausgingen. Zumeist beachteten die Individuen einander überhaupt nicht. Innerhalb der Fortpflanzungszeit änderte sich naturgemäß das Verhalten. An dieser Stelle soll auf die spezielle Interaktion zwischen einem paarungsunwilligen graviden Weibchen und einem Männchen kurz eingegangen werden, da dies von grundsätzlichem Interesse für das wenig bekannte Paarungsverhalten afrikanischer Laceriden ist. Das Weibchen nahm bei Annäherung des Männchens eine Abwehrstellung in Form eines erhobenen gewölbten Rückens und bodenwärts gesenkten Kopfes ein. Das Männchen versuchte daraufhin das Weibchen zu umrunden und von hinten in die Flanke zu beißen. Mit ausgeprägtem Fauchen und Drehen des Körpers versuchte das Weibchen den Angriff abzuwehren, um danach wieder in gewölbter Haltung gegenüber dem Männchen zu verharren. Dies wiederholte sich einige Male. Nach einiger Zeit verlor das Männchen das Interesse und verschwand. Ein Biss in den Schwanz konnte nicht beobachtet werden, zumal bei dieser Art die Paarung durch einen Flankenbiss eingeleitet wird (siehe oben). Bisse in den Schwanz sind dennoch grundsätzlich nicht auszuschließen, da die Männchen innerhalb der Paarungszeit bei Sichtung eines Weibchen zunächst sehr hartnäckig und schnell reagieren.

#### 4.3 Gravidität und Eiablage

Es ist davon auszugehen, dass innerhalb des frühen Untersuchungszeitraumes nur wenige Tiere zur Eiablage gelangten. Zeitraum der Eiablage sind im Allgemeinen die Monate April/Mai. 41,6 % der in den letzten drei Untersuchungswochen (zwischen dem 26.3. und 18.4.) gefangenen Weibchen wurden anhand von deutlichen äußerlich sichtbaren Merkmalen, zum Beispiel nach Abtasten des Bauches, als gravid eingestuft.

Bei einem Weibchen konnte der Zeitpunkt der Eiablage und seine Wanderbewegung vor und nach der Eiablage nachvollzogen werden. Das Tier wurde schon beim ersten Fang am 19. März als gravid identifiziert, was sich am 23. März nochmals bestätigte. Beim Wiederfang am 28. März waren erkennbar die Eier abgelegt worden. Bei diesem Weibchen handelte es sich um das erste als gravid einzustufende Tier innerhalb der Untersuchung. Während des Fangzeitpunktes am 23. März befand sich das Weibchen jeweils zirka 165 m vom ersten und letzten Fangpunkt entfernt. Auf der Suche nach einem geeignetem Eiablageplatz legte es damit die sechsfache Distanz seiner normalen Reichweite zurück (SCHMIDT unpubl.) und kehrte danach wieder an den Ort der Erstbeobachtung zurück (28. März). Die durchschnittlich zurückgelegten Distanzen der Weibchen betragen hingegen normalerweise nur 26 m (SCHMIDT unpubl.).

#### 5 Schlussfolgerungen zu biologischen Strategien auf Grund der Kurzlebigkeit

Mit acht bis neun Monaten hat *Ichnotropis squamulosa* eine außerordentliche kurze Lebensdauer, für die innerhalb der Reptilien kein vergleichbares Beispiel bekannt ist. Die nah verwandte Art *I. capensis* erreicht eine Lebensspanne von 13 bis 14 Monaten

(BRANCH 1999). Bei den Geckos *Pachydactylus namaquensis* und *P. serval purcelli* deuten Daten aus Terrarienhaltungen auf eine einjährige Lebenserwartung hin (RÖSLER 1995). *Anolis carolinensis* zeigt nach Freilanduntersuchungen eine ebenfalls einjährige Lebenserwartung, wenngleich Tiere in Terrarienhaltung mehrere Jahre leben können (BELLAIRS 1968).

Ordnet man die kurze Lebensdauer von *I. squamulosa* in den Jahres- bzw. Reproduktionszyklus der Art ein, so ist als überaus interessantes biologisches Phänomen festzustellen, dass die Art den (südafrikanischen) Winter im Ei überlebt und somit in ihrem biologischen Jahreszyklus als ontogenetisch ausdifferenziertes Tier zeitweise nicht existent ist. Derartige Verhältnisse sind hinlänglich bei Wirbellosen bekannt, etwa als Überwinterungsstrategie bei Insekten. Vergleichbare Fälle bei Wirbeltieren sind für Fische aus der Familie Cyprinodontidae (z.B. Gattungen *Aphyosemion*, *Nothobranchius*, *Cynolebias*) bekannt (MAYER pers. Mitt. 2001). Die Kurzlebigkeit von *I. squamulosa* erfordert zwingend eine Reihe von Strategien, welche die Eidechse in die Lage versetzen, die biologisch notwendigen Lebensleistungen zur Arterhaltung binnen kürzester Zeit unter optimaler Ausnutzung der Umfeldressourcen zu vollbringen. So ist bei *I. squamulosa* sowohl die Wachstumsentwicklung als auch die Reproduktionsstrategie hervorragend in das jahreszeitlich günstigere Ressourcenangebot eingepasst. Wichtige Voraussetzungen für das Wachstum sind vor allem ein günstiges Nahrungsangebot sowie optimale klimatische Bedingungen. Die Wachstumszeit von *I. squamulosa* fällt im südlichen Afrika in die Sommerregenzeit und damit normalerweise in eine Zeit mit gutem Nahrungsangebot und hohen Temperaturen. Das Nahrungsspektrum von *I. squamulosa* besteht hauptsächlich aus Termiten und Heuschrecken (SCHMIDT unpubl.). Ein gutes Nahrungsangebot, insbesondere an den genannten Insektengruppen, hängt vom Niederschlag der jeweiligen Region ab.

Das eigene Untersuchungsgebiet zeichnet sich durch durchschnittliche Niederschläge von 300 bis 400 mm aus, die im Allgemeinen von November bis April fallen. Genau in den Beginn dieser Zeit fällt auch der Schlupf der Jungtiere.

Die Wachstumsentwicklung der untersuchten Tiere aus der Langjan-Population zeigte eine konstante und stetige Zunahme, die sich über Paarung und Eiablage hinaus fortsetzte. Ein Verflachen der Wachstumskurven war nicht nachweisbar. Hierzu liegen interessante und z.T. abweichende Vergleichswerte aus anderen Populationen im südlichen Afrika vor, deren Standorte sich durch höhere Niederschlagsmengen und damit ein ausgeprägteres Nahrungsangebot auszeichnen. So gibt BROADLEY (1979) Daten zur Wachstumsentwicklung von *I. squamulosa* von einer Population aus Zimbabwe nahe Umtali an. Im erstem Jahr der Untersuchung stellte er ein stetiges Wachstum in der KRL von November bis Februar fest, auf das dann eine deutliche Abflachung der Wachstumskurve in den Monaten März/April folgte. Obwohl der Stichprobenumfang dieser Untersuchung relativ gering ist ( $N = 18$ ) und in jedem Monat nur über einen Tag Erhebungen durchgeführt wurden, geben die Daten Anhaltspunkte dafür, dass sich in dieser Region mit 800 mm Niederschlag das Wachstum von *I. squamulosa* in den Monaten März/April verlangsamt bzw. stagniert. JACOBSEN (1987) ermittelte in einer Region mit durchschnittlich 600 bis 700 mm Niederschlag (Nysvley Nature Reserve, Northern Province, Südafrika) ebenfalls einen steilen Wachstumsverlauf von *I. squamulosa* zwischen Dezember und Februar, dem eine Verflachung der Wachstumskurve im März und April folgte.

Vergleicht man nun direkt die durchschnittlichen KRL der eigenen Untersuchung in den einzelnen Wochen mit den Daten von JACOBSEN (1987), so erreichen die Tiere in Langjan erst Ende Februar/Anfang März den von JACOBSEN (1987) für Januar angegebenen Durchschnittswert in der KRL. Auch die in der eigenen Untersuchung

höchste ermittelte Durchschnittsgröße von 67 mm innerhalb der letzten Untersuchungswoche für weibliche Tiere (Mitte April) erreicht nicht annähernd den von JACOBSEN für weibliche Tiere (70,05 mm) im Monat März angegebenen Wert.

Demnach zeigen die Eidechsen des eigenen Untersuchungsgebietes (300-400 mm Niederschlag) gegenüber den Tieren des Untersuchungsgebietes von JACOBSEN (1987) (600-700 mm Niederschlag) eine zeitverzögerte Wachstumsentwicklung von zirka zwei Monaten. Somit kann die Schlussfolgerung gezogen werden, dass bei *I. squamulosa* ausgeprägte lokalspezifische Unterschiede in der Wachstumsentwicklung einzelner – auch benachbarter – Populationen bestehen können, die durch unterschiedliche klimatische Bedingungen (Niederschlag) und damit eine unterschiedliche Ressourcenverfügbarkeit (Nahrung) geprägt sind. In Regionen mit doppelt so hohen durchschnittlichen Niederschlagsmengen kann sich dieser Unterschied in einem deutlich schnelleren Wachstum äußern, das sich zeitlich auf zirka zwei Monate Unterschied quantifizieren lässt. Angesichts der Lebenserwartung von ohnehin nur acht bis neun Monaten ist dies ein bemerkenswerter Befund, der die außergewöhnliche Wachstumsleistung von *I. squamulosa* unterstreicht.

Der Vergleich zu den Studien von BROADLEY (1979) und JACOBSEN (1987) zeigt für die eigene untersuchte Population einerseits den beschriebenen verzögerten Wachstumsverlauf; er belegt aber andererseits auch, dass die Tiere weit über die Paarungszeit hinaus bis hin zur Eiablage stetig und konstant wachsen. Dieses Phänomen wird durch die Befunde von BROADLEY (1979) und JACOBSEN (1987) aus Populationen mit günstigerem Nahrungsangebot nicht bestätigt und ist darüber hinaus generell für Lacertiden untypisch.

Es wäre eigentlich zu erwarten, dass die Tiere bis zur Paarungszeit je nach Nahrungsangebot in einem mehr oder weniger kontinuierlichen Wachstumsprozess stehen, ab dem Monat Februar aber ihre Energien auf Fortpflanzung und Eiproduktion konzentrieren, und sich das Wachstum deutlich verlangsamt. Tatsächlich wachsen die Tiere aus dem Untersuchungsgebiet Langjan in beiden Geschlechtern konstant auch nach erfolgter Paarung weiter. Parallel mit dem Wachstum vollzieht sich die Geschlechtsreife und spätere Eireife.

Durch die extreme Kurzlebigkeit von *I. squamulosa* und den klimatisch bedingt eingeschränkten Fortpflanzungszeitraum muss die Art spätestens im März geschlechtsreif werden, damit die Eier noch rechtzeitig im April/Mai (spätestens Juni) vor Einbruch des Winters und vor Ablauf der Lebensspanne abgelegt werden können.

Die Gründe für die offensichtliche Fähigkeit von *I. squamulosa*, zumindest in Regionen mit eingeschränkten Nahrungsressourcen auch im Adultstadium unabhängig von Fortpflanzung und Eiablage konstant weiter zu wachsen, können im Rahmen dieser Arbeit nicht abschließend geklärt werden. Sie stehen sicherlich in Zusammenhang mit der Kurzlebigkeit der Art und der zwingenden biologischen Erfordernis, die verfügbare Nahrungsressource in dem kurzen verfügbaren Zeitrahmen möglichst optimal zu nutzen.

Nach den Wachstumsdaten sollen auch die ermittelten Fortpflanzungsdaten nachfolgend einem kurzen Literaturvergleich unterzogen werden.

JACOBSEN (1987) gibt den Zeitraum Februar bis März als Hauptpaarungszeit an. Dies entspricht den eigenen Befunden, zwei von drei Paarungen lagen hier ebenfalls im Monat März. JACOBSEN (1987) führt Daten zum Reproduktionszustand von *I. squamulosa* aus verschiedenen Regionen der Nordprovinz an. Danach tragen 80 % der untersuchten Weibchen im Monat März bereits sich entwickelnde Eier. Die durchschnittliche KRL dieser graviden Weibchen lag bei 70,05 mm (N = 11). Die eigenen Werte für gravide Weibchen liegen mit 66 mm deutlich niedriger, was in Zusammen-

hang mit der bereits oben diskutierten Wachstumsentwicklung zu sehen ist. Der Datenvergleich steht hier jedoch unter dem Vorbehalt einer nicht gegebenen populationseinheitlichen Stichprobe bei JACOBSEN (1987).

Neben den Wachstums- und Fortpflanzungsdaten können auch eine Reihe verhaltensbiologischer Daten im Sinne einer Anpassung an die Kurzlebigkeit von *I. squamulosa* interpretiert werden. Im Ergebnis der dargestellten Freilandbefunde lassen sich hierzu die nachstehenden Schlussfolgerungen ziehen:

- Durch das auffallend „friedfertige“ und aggressionsarme intraspezifische Verhalten der Art werden unnötige Energieverluste und Gefährdungspotenziale vermieden oder minimiert.
- Die im Vergleich zu anderen, auch syntop vorkommenden Arten auffällige kumulative Verteilung im Raum schafft in Verbindung mit hoher Mobilität der Männchen wesentliche Voraussetzungen für eine erfolgreiche Partnersuche.
- Die auf die Partnersuche folgende Geschlechterfindung ist bei *I. squamulosa* durch schnelle, hartnäckige, „überfallartige“ und sehr zielorientiert Verhaltensmuster der Männchen gekennzeichnet. Diese können eventuell im Sinne einer erfolgreichen und Zeit sparenden Nutzung des Geschlechterkontaktes vor dem Hintergrund einer nur begrenzten Zeitspanne interpretiert werden. Auf die heftigen Interaktionen bei der Paarung weist interessanterweise auch JACOBSEN (1982) hin, wenngleich im Zusammenhang mit *I. capensis*. Sie können durchaus auch als eine Ursache für die ermittelte höhere Autotomie rate der adulten Weibchen vermutet werden. Auch das beschriebene vereinfachte und wenig ritualisierte Paarungsspiel von *I. squamulosa* steht möglicherweise in Zusammenhang mit der Notwendigkeit einer zeitgewinnenden und energieschonenden Fortpflanzungsstrategie.

Zusammenfassend wird deutlich, dass die ermittelten Freilandergebnisse zu Wachstum, Fortpflanzung, Jahresdynamik und Verhalten von *I. squamulosa* eine Fülle von biologisch überaus interessanten Daten liefern, die in ihrer Gesamtheit als Anpassungsstrategie an die extreme Kurzlebigkeit dieser Art interpretiert werden können.

### Danksagung

Herrn W. HAACKE, Transvaal Museum, Pretoria, danke ich herzlich für seine vielfache wissenschaftliche und organisatorische Unterstützung. Herrn Dr. H.-K. NETTMANN und Frau S. RYKENA, Universität Bremen, sowie Herrn P. SNYMAN, Blouberg Nature Reserve, RSA, danke ich für anregende wissenschaftliche Diskussionen. Der Nature Conservation Division of the Northern Province, RSA danke ich für die Genehmigung und Möglichkeit, im Langjan Nature Reserve arbeiten zu dürfen, der Deutschen Gesellschaft für Herpetologie und Terrarienkunde gilt mein Dank für die finanzielle Unterstützung im Rahmen eines Sachmittel-Zuschusses.

### Schriften

- ACOCKS, J.P.H. (1988): Veld Types of South Africa (3rd edn.). – Memoirs of the Botanical Survey of South Africa No. 57, Pretoria, 146 S.
- ARNOLD, E.N. (1989): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. – Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.). London, 55: 209-257.
- BELLAIRS, A. (1968): The Life of Reptiles. – London (Weidenfeld & Nicolsen), 238 S.
- BISCHOFF, W. (1981): Freiland- und Terrarienbeobachtungen an der Omaneidechse, *Lacerta jayakari* BOULENGER, 1887 (Reptilia: Sauria: Lacertidae). – Z. Kölner Zoo, 24(4): 135-143.
- (1991): Übersicht der Arten und Unterarten der Familie Lacertidae 2. Die Gattungen *Eremias*, *Gallotia*, *Gastropholis*, *Heliobolus*, *Holaspis* und *Ichnotropis*. – Die Eidechse, Bonn, Bremen, 2: 14-21.



- BOAG, D. A. (1973): Spatial relationships among members of a population of wall lizards. – *Oecologia*, Berlin, **12**: 1-13.
- BÖHME, W. (1981): *Psammodromus algirus* (LINNAEUS, 1766) – Algerischer Sandläufer. – S. 479-491 in BÖHME, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 1 Echsen (Sauria) I. – Wiesbaden (Aula-Verlag), 520 S.
- BÖHME, W. & W. BISCHOFF (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. – *Salamandra*, Frankfurt, **12**(3): 109-119.
- BOULENGER, G.A. (1921): Monograph of the Lacertidae, Volume II. London (Brit. Mus. of Nat. Hist. Pub.), 451 S.
- BRANCH, B. (1999): Field Guide to the Snakes and other Reptiles of Southern Africa. – Cape Town (Struik Pub.), 398 S.
- BROADLEY, D.G. (1967): The life cycles of two sympatric species of *Ichnotropis* (Sauria: Lacertidae). – *Zoologica Africana*, Cape Town, **3**(1): 1-2.
- (1979): A field study of two sympatric „annual“ lizards (genus *Ichnotropis*) in Rhodesia. – *S. Afr. J. Zool.*, Pretoria **14**(3): 133-138.
- BUSTARD, H.R. & H.D. HUGHES (1966): Gekkonid lizards: average tail loss data. – *Science*, New York, **153**: 1670-1671.
- FITZSIMONS, V.F. (1943): The Lizards of South Africa. – Johannesburg (Voortrekkerpes, Beperk), 528 S.
- HONEGGER, R.E. (1978): Geschlechtsbestimmung bei Reptilien. – *Salamandra*, Frankfurt, **14**(2): 69-79.
- HUEY, R.B. & E.R. PIANKA (1977): Seasonal variation in thermoregulatory behaviour and body temperature of diurnal Kalahari lizards (with an appendix by J.A. Hoffman). – *Ecology*, Lancaster, **58**: 1066-1075.
- (1981): Ecological consequences of foraging mode. – *Ecology*, Lancaster, **62**: 991-999.
- HUEY, R.B., A.F. BENNETT, H. JOHN-ALDER & K.A. NAGY (1984): Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari lacertid lizards. – *Anim. Behav.*, London, **32**: 41-50.
- JACOBSEN, N.H.G. (1982): The Ecology of the Reptiles and Amphibians in the *Burkea africana* - *Eragrostis pallens* Savanna of the Nyslvley Nature Reserve. – University of Pretoria (unveröffentlichte MSc.-Arbeit), 251 S.
- (1987): Notes on reproduction in *Ichnotropis squamulosa* and interspecific competition with *I. capensis* (Reptilia, Lacertidae) in the Transvaal. – *J. of Herpetol. Asso. Afr.*, **33**: 13-17.
- (1989): A Herpetological Survey of the Transvaal. – University of Pretoria (unveröffentlichte Dissertation), 1569 S.
- JAKSIC, F.M. & E.R. FUENTES (1980): Correlates of tail losses in twelve species of *Liolaemus* lizards. – *J. Herpetol.*, **14**: 137-141.
- KITZLER, G. (1940): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. – *Z. Tierpsychol.*, Hamburg, **4**: 353-402.
- LOUW, G. & E. HOLM (1972): Physiological, morphological and behavioral adaptations of the ultrapsammophilous Namib desert lizard *Aporosaura anchietae* (BOCAGE). – *Madoqua* (II), Windhoek, **1**: 67-85.
- MAYER, W. & G. BENYR (1994): Albumin-Evolution und Phylogenese in der Familie Lacertidae. – *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, **96 B**: 621-648.
- NAGY, K.A., R.B. HUEY & A.F. BENNETT (1984): Field energetics and foraging mode of Kalahari lacertid lizards. – *Ecology*, Lancaster, **65**: 588-596.
- PIANKA, E.R. (1967): On lizards species diversity: North American flatland deserts. – *Ecology*, Lancaster, **48**: 333-351.
- (1970): Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. – *Ecology*, Lancaster, **51**: 703-720.

- (1986): Ecology and Natural History of Desert Lizards. Analyses of the Ecological Niche and Community Structure. – Princeton (Princeton University Press), 207 S.
- RAND, A.S. (1954): Variation and predator pressure in an island and mainland population of lizards. – *Copeia*, **1954**: 260-262.
- RÖSLER, H. (1995): Geckos der Welt. – Leipzig, Jena, Berlin (Urania), 256 S.
- SCHALL, J.J. & E.R. PIANKA (1980): Evolution of escape behavior. – *Amer. Natur.*, **115**: 551-556.
- SCHOENER, T.W. (1979): Inferring the properties of predation and other injury-producing agents from injury frequencies. – *Ecology*, Lancaster, **60**: 1110-1115.
- SCHMIDT, A.D. (im Druck): The reptiles and amphibians of the Langjan Nature Reserve (Northern Province, Republic of South Africa). – *Mitt. Mus. Naturkunde, Zool. Reihe*, Berlin.
- STUART, C. & T. STUART (1993): Guide to Southern African Game & Nature Reserves. – Cape Town (Struik Publ. Ltd.), 374 S.
- TINKLE, D.W. & R.E. BALLINGER (1972): *Sceloporus undulatus*: A study of intraspecific comparative demography of a lizard. – *Ecology*, Lancaster, **53**: 571-584.
- WEBER, H. (1957): Vergleichende Untersuchungen des Verhaltens von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis*), Mauereidechsen (*L. muralis*) und Perleidechsen (*L. lepida*). – *Z. Tierpsych.*, Hamburg, **14**: 448-472.

Eingangsdatum: 1. Dezember 2000

Verfasserin: ALMUTH D. SCHMIDT, Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie, Universität Bremen/FB 2, Postfach 330 440, D-28344 Bremen.