

Beobachtungen an ceylonesischen Taubagamen (*Cophotis ceylanica*)

Werner Kästle

11 Abbildungen

Eingegangen am 22. Februar 1966

Inhalt: Einleitung — Terrarienhaltung — Imponierverhalten: Angstnicken, Drohen, Angriffsnicken — Paarungseinleitung — Rivalenkämpfe — Auslösung und Motivation sozialer Verhaltensformen — Summary — Schriften.

In vielen Tiergruppen gibt es Außenseiter, die durch besondere Körperform oder Lebensweise von ihren Verwandten abweichen. In der artenreichen Familie der Agamen fällt eine Gruppe von Gattungen, die DERANIYAGALA (1953) als *Lyriocephalinae* zusammenfaßt, durch merkwürdige Schnauzenanhänge auf.

Die meisten Arten, nämlich fünf, leben in Ceylon. Eine schwer abzugrenzende *Cophotis*-Art (*C. sumatrana*) bewohnt Sumatra und Java, während das Areal der Hakennasen-Agame (*Harpesaurus tricinctus*) auf Java beschränkt ist. Im gesamten Verbreitungsgebiet der Agamiden leben diese Formen zentral, in einem Raum mit einer großen Zahl verwandter Gattungen (Indien und Borneo etwa 10), offenbar nahe einem Artbildungs-Zentrum. Die „Vorposten“ dieser Familie in den gemäßigten Zonen, Arten der Gattungen *Agama*, *Phrynoce-*

phalus und *Amphibolurus*, sind in ihrer Gestalt viel unauffälliger und untereinander ähnlicher als viele der zentralen Gruppen. Vermutlich gilt auch hier, was HILLENIIUS (1959) für Chamäleonen nachwies, nämlich daß die primitiven Merkmale mit der Ausbreitung am weitesten vordringen konnten, während sich die später entstandenen nur in einem beschränkten Areal finden. Sehr erfolgreich scheinen die Lyriocephalinae freilich nicht zu sein; denn sie sind arm an Arten. Überdies bewohnen sie nach DERANIYAGALA auf Ceylon nur eine bestimmte Vegetationszone, nämlich das kühle Hügel- und Bergland zwischen 300 und 1500 m im Innern der Insel. Der genannte Autor begründet dies damit, daß sie in einer kühlen, etwa unseren Eiszeiten entsprechenden Pluvialzeit einwanderten und bei nachfolgender Erwärmung in die Höhenregionen auswichen. Die Taubagame (Abb. 1) erträgt das Tieflandsklima der Insel nur kurze Zeit. Zu dieser räumlichen Beschränkung kommt noch, daß die Art seit 1940 durch den Sporenkuckuck (*Centropus sinensis parroti*) immer mehr zurückge-

drängt wird. Sie bewohnt nach DERANIYAGALA vor allem die bemoosten unteren Teile der Baumstämme. Die deutsche Bezeichnung „Taubagame“, eine sinngemäße Übersetzung des griechischen Gattungsnamens *coph-otis* = Verborgener-Ohr, ist nicht gerade kennzeichnend, denn dieses Merkmal findet sich auch bei einer Reihe nahe und ganz entfernt verwandter Gattungen und sagt über das Hörvermögen nichts aus. An weiteren Besonderheiten fallen die großen Schuppen, ein zackiger Kamm und der nach unten einrollbare Greifschwanz auf. An Stelle eines Schnauzenfortsatzes, der z. B. bei *Ceratophora aspera* fast Kopflänge erreichen kann, finden wir allerdings nur eine etwas vergrößerte Schuppe.

Die sechs beobachteten Tiere lebten in reich bepflanzten Behältern, die täglich zweimal mit Wasser übersprüht wurden. Das erwachsene Paar bewohnte mit anderen Baumechsen ein Terrarium von 2 m³ Raum, die vier Jungtiere einen kleinen Kasten von 40 cm Kantenlänge. Alle wurden in der warmen Jahreszeit direkter Sonnenbestrahlung ausgesetzt, doch such-

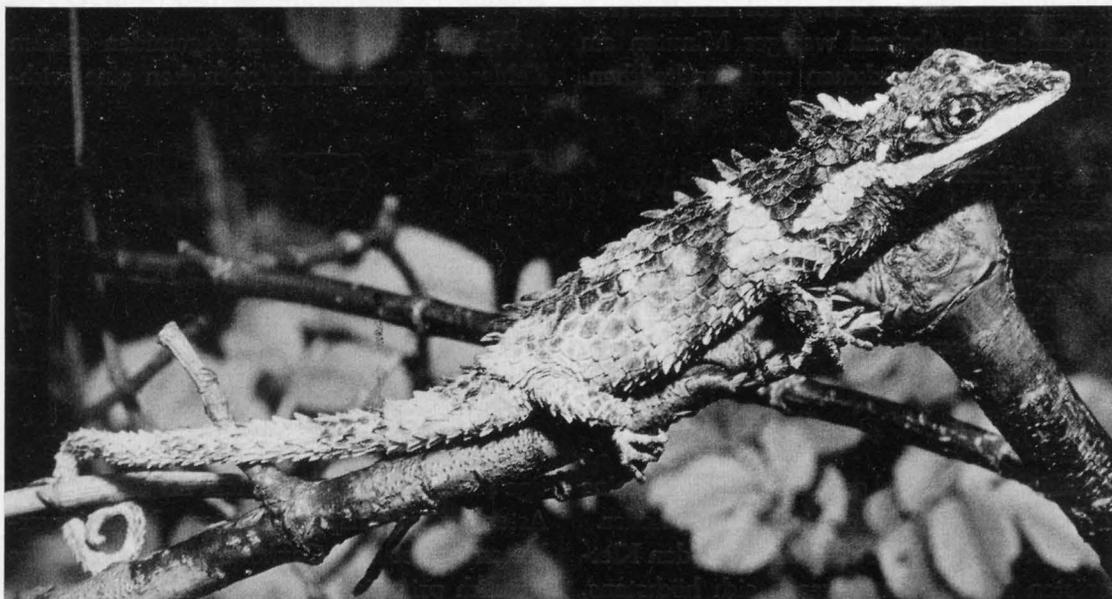


Abb. 1 *Cophotis ceylanica*, erwachsenes ♂ mit hochgestelltem Nacken- und teilweise aufgerichtetem Rückenkamm. Greifschwanz!

Cophotis ceylanica, adult ♂, nuchal crest raised, dorsal crest partly erected. Prehensile tail!

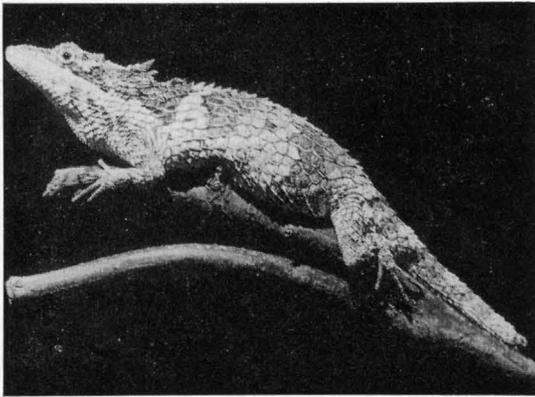


Abb. 2 *Cophotis ceylanica*, erwachsenes ♀, erregt.
Cophotis ceylanica, adult ♀, excited.

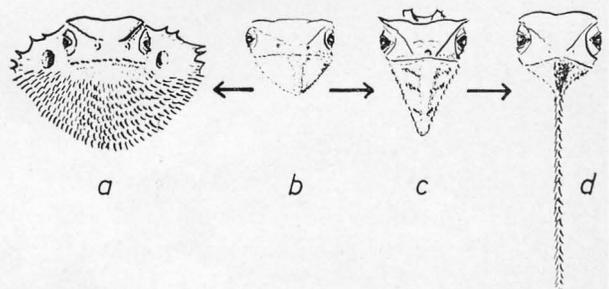
ten sie lieber den Schatten auf. Vermutlich bot diese Art der Haltung noch zu wenig Luftfeuchtigkeit, denn die Echsen schritten nie zur Fortpflanzung. Vielleicht wäre geringere Frischluftzufuhr und ein dicker Moosbelag am Boden besonders günstig.

Als Futter wurden kleine Insekten, nämlich Raupen, Grillen und Fliegen gegeben. Beim Beutefang pirschte sich die Agame auf etwa 2 cm heran und nahm dann die Beute mit schnell vorgestreckter Zunge auf. Ein Tier fraß mehrmals im Abstand weniger Minuten am Käfigboden Kalkstückchen und Sandteilchen.

Abb. 3 Differenzierung von Kehlsäcken bei Agamiden.

Differentiation of gular sacs in agamids.

- a) *Amphibolurus barbatus*,
- b) *Amphibolurus pictus*,
- c) *Cophotis ceylanica*,
- d) *Sitana ponticeriana*.



Zufällig mit ins Maul geratenen Kot sowie eine leere Fliegenpuppe entfernte es sofort wieder.

Meist sitzen die Echsen ruhig auf den Kletterästen herum und bewegen sich höchstens, um der Sonne auszuweichen, Futter zu fangen oder bei Auseinandersetzungen mit Artgenossen. Im letzteren Fall wechseln sie oft die Far-

be. Während in der Ruhe das olivgraue oder braune, rauhe Schuppenkleid an einen flechtenbewachsenen, dünnen Ast erinnert, zeichnet sich in der Erregung ein grellweißer Seitenstreif ab. Er beginnt an der Schnauzenspitze und endet in einem großen, dreieckigen Fleck hinter dem Ansatz der Vorderbeine (Abb. 2). Diese Zeichnung ist sehr variabel, nicht nur von Tier zu Tier verschieden, sondern auch nicht völlig symmetrisch. Der Rand dieser weißen Zeichnung läuft mitten durch die großen Schuppen (Abb. 1), wie es analog für Streifen im Vogelfieder gilt, die über mehrere Federn hinwegziehen (HEINROTH, 1955). Neben einer Intensivierung der Färbung zeigen erregte Tiere auch eine auffällige Veränderung des Körperumrisses: Der Nackenkamm, auf dessen First vier vergrößerte Schuppen stehen, erhöht sich in beiden Geschlechtern und kommt dann erst richtig zur Geltung (Abb. 2). Der Rückenkamm besteht beim ♀ zeitlebens aus niederen Sägeschuppen. Schon beim jungen ♂♂ mit 6 Mon. sind sie deutlich größer und ragen weit über den Rückenfirst (Abb. 5,6). Später legen sie sich nach einer Seite um, können aber beim Imponieren aufgerichtet werden (Abb. 1).

Wie bei vielen anderen Agamiden spielen Kehlsackspreizen und Kopfnicken eine wich-

tige Rolle im Sozialverhalten. Im Vergleich zu Arten mit hochspezialisiertem Imponierverhalten mutet bei *Cophotis ceylanica* beides ziemlich primitiv an. Wir dürfen wohl breite Kehlsäcke, die von vorne und von der Seite deutlich sichtbar sind, als stammesgeschichtlich ursprünglich betrachten (Abb. 3). Hiervon

lassen sich als Extreme jene Formen ableiten, die nur in Frontalansicht bzw. nur in Seitenansicht ihre volle Wirkung entfalten können (Abb. 3 a bzw. 3 d). Der letztgenannte Typ

dann bleibt sie zumindest einige Sekunden lang entfaltet.

Die wichtigsten Imponierformen sind das Drohen (challenge display) und zwei Nickfor-

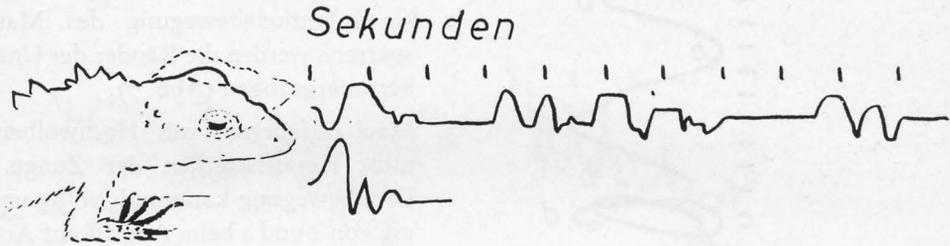


Abb. 4 Angst-Nicken bei *Cophotis ceylanica*.
Fear nodding of *Cophotis ceylanica*.

gleich von vorne gesehen geradezu einem Strich, während *Cophotis* etwa die Mitte hält (Abb. 3 c). Im Gegensatz zu *Sitana* weicht der Kehlsack auch weder in der Beschuppung noch in der Färbung von der übrigen Unterseite ab. Außerdem ist er in beiden Geschlechtern gleich groß. Ferner fehlen bei *Cophotis* rasche Kehlsackbewegungen. Wird die Kehle gespreizt,

men, die ich nach der Stimmung, in der sie geäußert werden, Angstnicken (fear nodding) und Angriffsnicken (aggressive nodding) nennen möchte. Das Angstnicken sieht man am häufigsten bei ♂♂ vor ranghöheren Rivalen, seltener spontan. Dabei nickt der Kopf merkwürdig abgehackt (Abb. 4). Die Nickkurven entstanden durch Bild-für-Bild-Ana-

Abb. 5 Junges ♂, leicht erregt.
Young ♂, slightly excited.

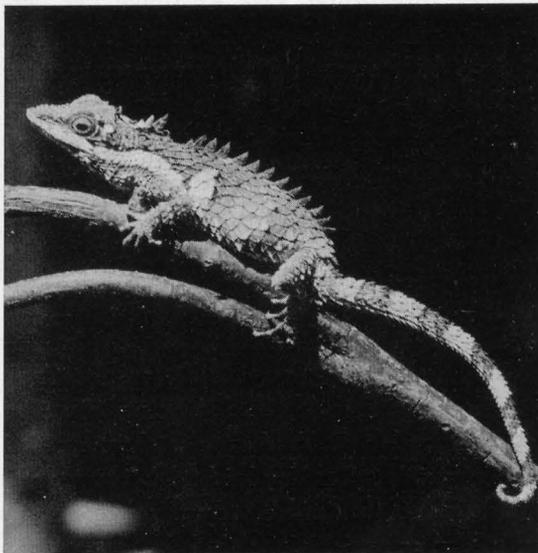
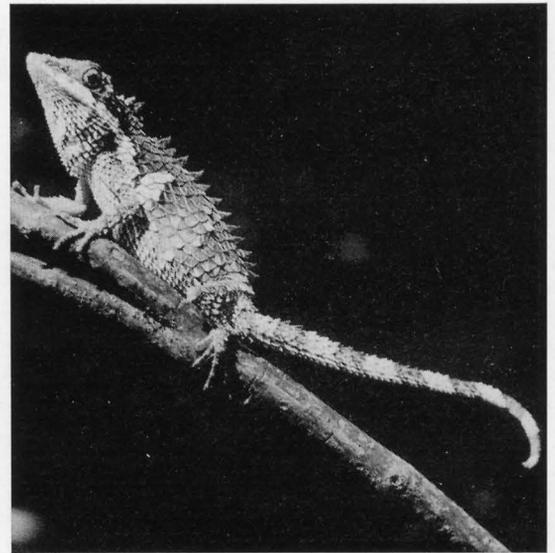


Abb. 6 Junges ♂, Drohstufe 1.
Young ♂, challenge display 1st degree.



lyse von 8-mm-Filmen. Frequenz und Amplitude erscheinen auf den ersten Blick völlig regellos, jedoch wird häufig nach zwei oder drei „Gipfeln“ eine mehr oder weniger lange Pause

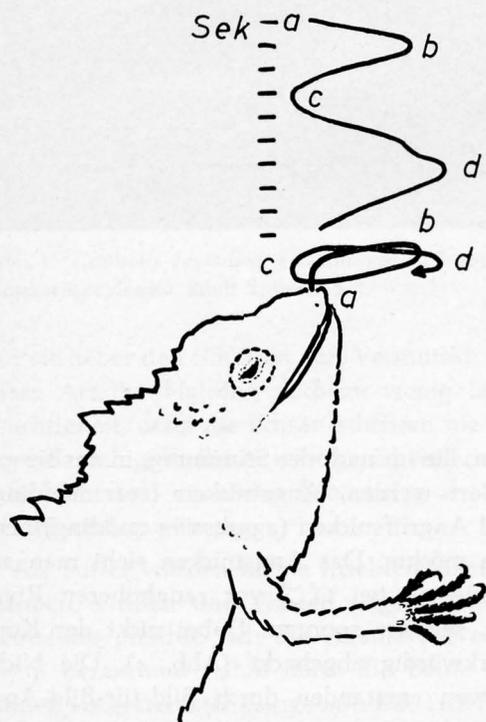


Abb. 7 ♂ von *Cophotis ceylanica*, Drohschwanken.
♂ of *Cophotis ceylanica*, challenge rocking.

ingelegt. Die Amplitude nimmt innerhalb einer solchen Zweier- oder Dreiergruppe ab. Sehr oft wird Angstnicken durch Schwanzschlängeln unterbrochen und endet mit Verbergen oder Flucht des rangniederen Tieres.

Eine Auslöserwirkung des Angstnickens auf Artgenossen ist nach den bisherigen Beobachtungen fraglich. Nur einmal antwortete ein Rivale mit der gleichen Kopfbewegung. Das Drohen findet sich in ähnlicher Form bei vielen Agamen sowie Echsen anderer Familien (Gekkonidae, Chamaeleonidae, Lacertidae, Iguanidae). Gemeinsam mit hochspezialisierten, kletternden Leguanen z. B. dem „Gras-Anolis“ *Norops auratus* und dem Anden-Anolis *Phenacosaurus richteri* (KÄSTLE 1963,

1965) sind mehrere Drohstufen zu unterscheiden:

1. Querorientierung zum Gegner, Aufrichten besonders der Vorder-Beine, seitliches Abflachen des Körpers, Kehlspreizen, bogenförmiges Heben des Schwanzes (Abb. 6).
2. Als Intentionsbewegung des Maul-Aufsperrns werden die Ränder der Unterlippe heruntergezogen (Abb. 7).
3. Maul-Aufsperrn mit Hochwölben, aber nicht Herausstrecken der Zunge. Diese Drohbewegung kann auch völlig unabhängig von 1 und 2 beim Angriff auf Artgenossen auftreten. Sie kann auch übersprungen werden und auf 2. folgt dann sofort
4. Droh-Schwanken (Abb. 7), bei dem sich der Körper auf allen vier Beinen ungefähr in Längsrichtung bewegt. Die Schnauzenspitze beschreibt dabei eine langgestreckte Ellipse, die zeigt, daß es sich um „ein stark deformiertes Nicken“ handelt. Von den beiden anderen Nickformen unterscheidet es sich auch noch durch die wesentlich geringere Geschwindigkeit.

War die Echse vorher düster gefärbt, so tritt während des Drohens oft die erwähnte Aufhellung des Seitenstreifens ein. Nacken- und (beim erwachsenen Männchen) Rückenkamm werden aufgerichtet. Das Auftreten der verschiedenen Drohstufen ist stark stimmungsfähig. So kann man durch Annäherung einer einfachen Attrappe — einer grünen Kugel von 1 cm Durchmesser mit 2 schwarzen Stecknadelköpfen als „Augen“ — sämtliche Drohstufen oder Verbergen auslösen. Merkwürdigerweise zeigten ein ♂ und ein ♀ die „Drohstufe“ 1 beim Bestrahlen mit einer UV-Lampe. Beim ♂ ging sie spontan in Stufe 2 über, beim ♀ (7 Beobachtungen) in Angriffsnicken. Im Sozialverhalten der ♀♀ spielt dieses allerdings eine recht geringe Rolle, denn einer einzigen entsprechenden Beobachtung stehen 13 bei ♂♂ gegenüber. Der Kopf nickt dabei so schnell, daß man die einzelnen Bewegungsphasen nicht zu zählen vermag. Meist sind deren 3 oder 4

zu einer Gruppe zusammengefaßt, innerhalb der, ähnlich wie beim Angstnicken, die Amplitude abnimmt. Diese schnellen Nick-„Anfälle“ können einander unmittelbar oder im Abstand von mehreren Sekunden folgen (Abb. 8 a, b). In mindestens 10 Fällen leitete ein schnelles

Angriffsnicken, Rucken oder ohne besondere Einleitung kletterte ein ♂ auf den Rücken eines Artgenossen, umklammerte ihn mit den Vorderbeinen, ohne sich in seinem Nacken festzubeißen und versuchte, seine Kloake unter die Schwanzwurzel des überkletterten Tie-

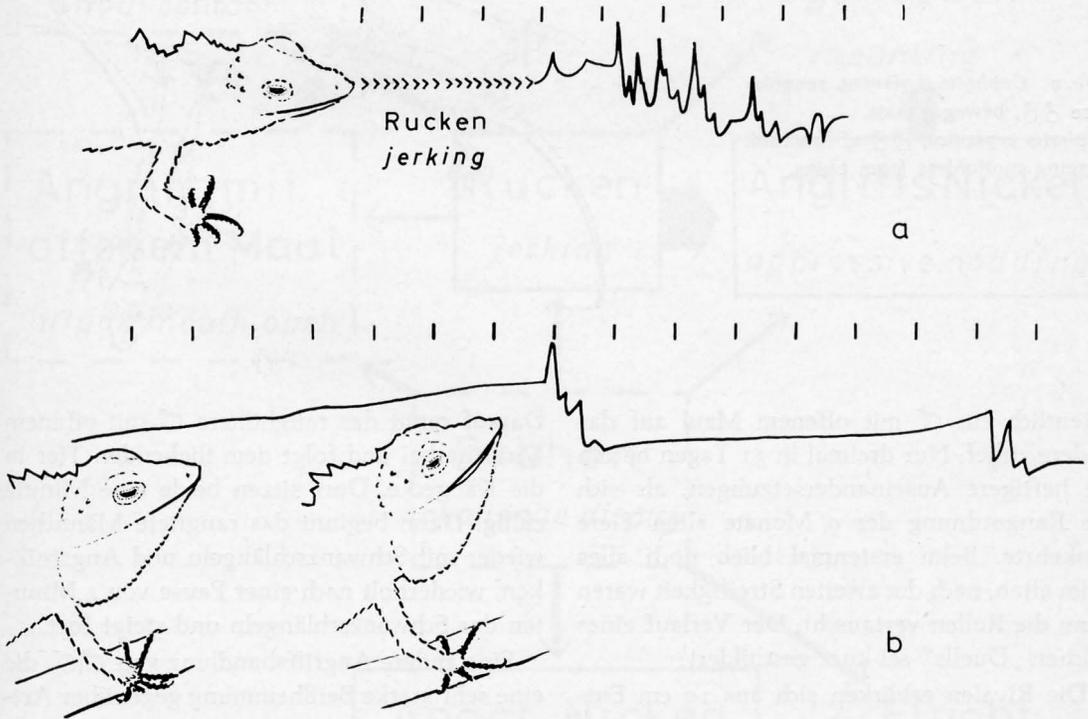


Abb. 8 ♂ von *Cophotis ceylanica*, a) Rucken, b) Angriffs=Nicken. Näheres im Text.
♂ of *Cophotis ceylanica*, a) jerking, b) aggressive nodding. For details see text.

Rucken das Angriffsnicken ein (Abb. 8a). Der Körper bewegt sich dabei ungefähr fünfmal pro Sekunde in Richtung zum Artgenossen. Dabei kommt die Echse entweder nur langsam von der Stelle oder sie bleibt sitzen. Es sieht dann so aus, als habe sich das Tier mit einer Hinterzehe verhängt und versuche, sich loszureißen.

Obwohl keine vollzogenen Paarungen beobachtet wurden, konnte ich bei den verhältnismäßig eng zusammenlebenden Jungtieren wiederholt Paarungseinleitungen sehen: Nach

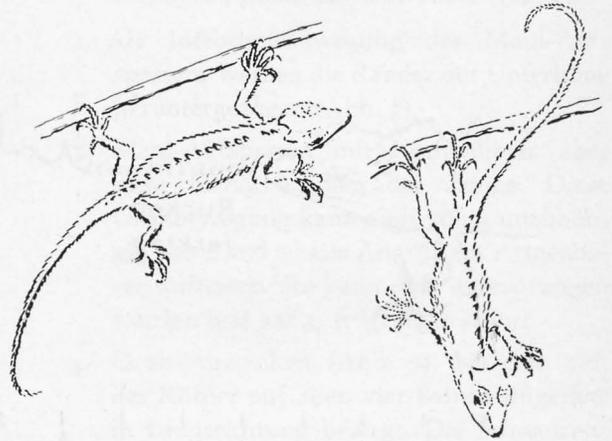
res zu schieben. 5 von 13 Paarungseinleitungen richteten sich allerdings gegen ♂♂. Diese färbten sich innerhalb einer Minute düster, schlängelten die Schwanzspitze schnell nach der Seite und versuchten zu fliehen. *Cophotis ceylanica* ist ovovivipar. Nach DERANIYAGALA (1963) kommen bis 5 Junge zur Welt.

Jedem, der schon kämpfende Chamäleonen oder andere raufende Echsen sah, werden die Taubagamen sehr friedfertig vorkommen. Das liegt zunächst schon daran, daß es sehr lange dauert, bis sie stärker erregt sind. Ein Männ-

chen besah 10 Minuten lang sein Spiegelbild, ehe es drohte. Ein anderes saß 40 Min. ruhig davor und wandte sich dann langsam zur Flucht. Nie bissen sie sich gegenseitig, wenn auch ge-

fernung. 3 Min. sitzen sie unbeweglich, das überlegene Tier in Drohstellung. Dann zeigt der Rangniedere 3x Angstnicken, heftiges Schwanzschlängeln. Beides wiederholt sich.

Abb. 9 *Cophotis ceylanica*, rangniedere ♂♂, bewegungslos.
Cophotis ceylanica, ♂♂ of low rank hanging motionless from twigs.



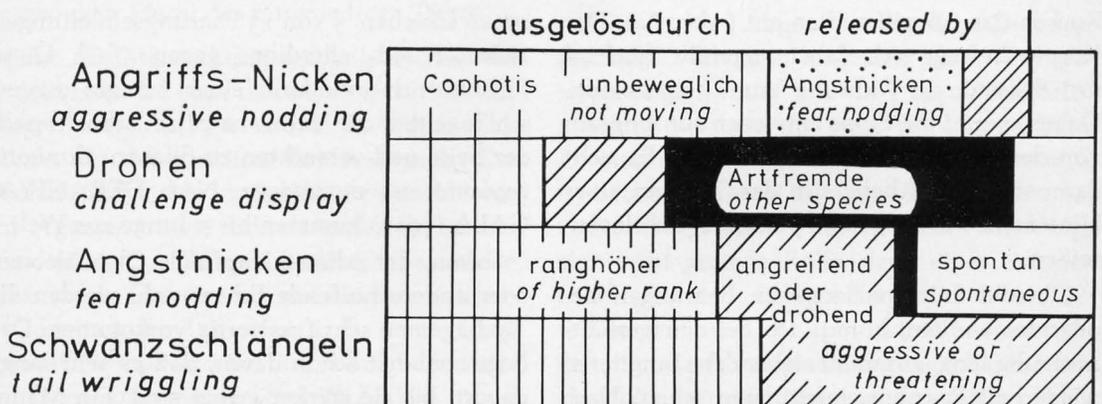
legentlich ein ♂ mit offenem Maul auf das andere zulief. Nur dreimal in 11 Tagen hatten sie heftigere Auseinandersetzungen, als sich die Rangordnung der 9 Monate alten Tiere umkehrte. Beim erstenmal blieb noch alles beim alten, nach der zweiten Streitigkeit waren dann die Rollen vertauscht. Der Verlauf eines solchen „Duells“ sei kurz geschildert:

Die Rivalen erblicken sich aus 10 cm Ent-

Darauf rennt das ranghöhere ♂ mit offenem Maul herbei und folgt dem fliehenden Tier in die Käfigecke. Dort sitzen beide eine Minute ruhig. Dann beginnt das rangtiefe Männchen wieder mit Schwanzschlängeln und Angstnicken, wiederholt nach einer Pause von 2 Minuten das Schwanzschlängeln und steigt fort.

Eine andere Angriffshandlung von ♂♂, die eine sehr starke Beißhemmung gegenüber Art-

Abb. 10 Auslösung einiger sozialer Verhaltensformen bei ♂♂ von *Cophotis ceylanica*.
Releasing of some social behaviour forms in ♂♂ of *Cophotis ceylanica*.



genossen erkennen läßt, ist der „Schnauzenkontakt“ (snout contact), bei dem der Angreifer den Kopf des Gegners mit der Schnauzen-

spitze berührt. Es löst nach etwa einer Minute Flucht aus. Diese Verhaltensform sowie den Angriff mit offenem Maul sah ich bei ♀♀ nie.

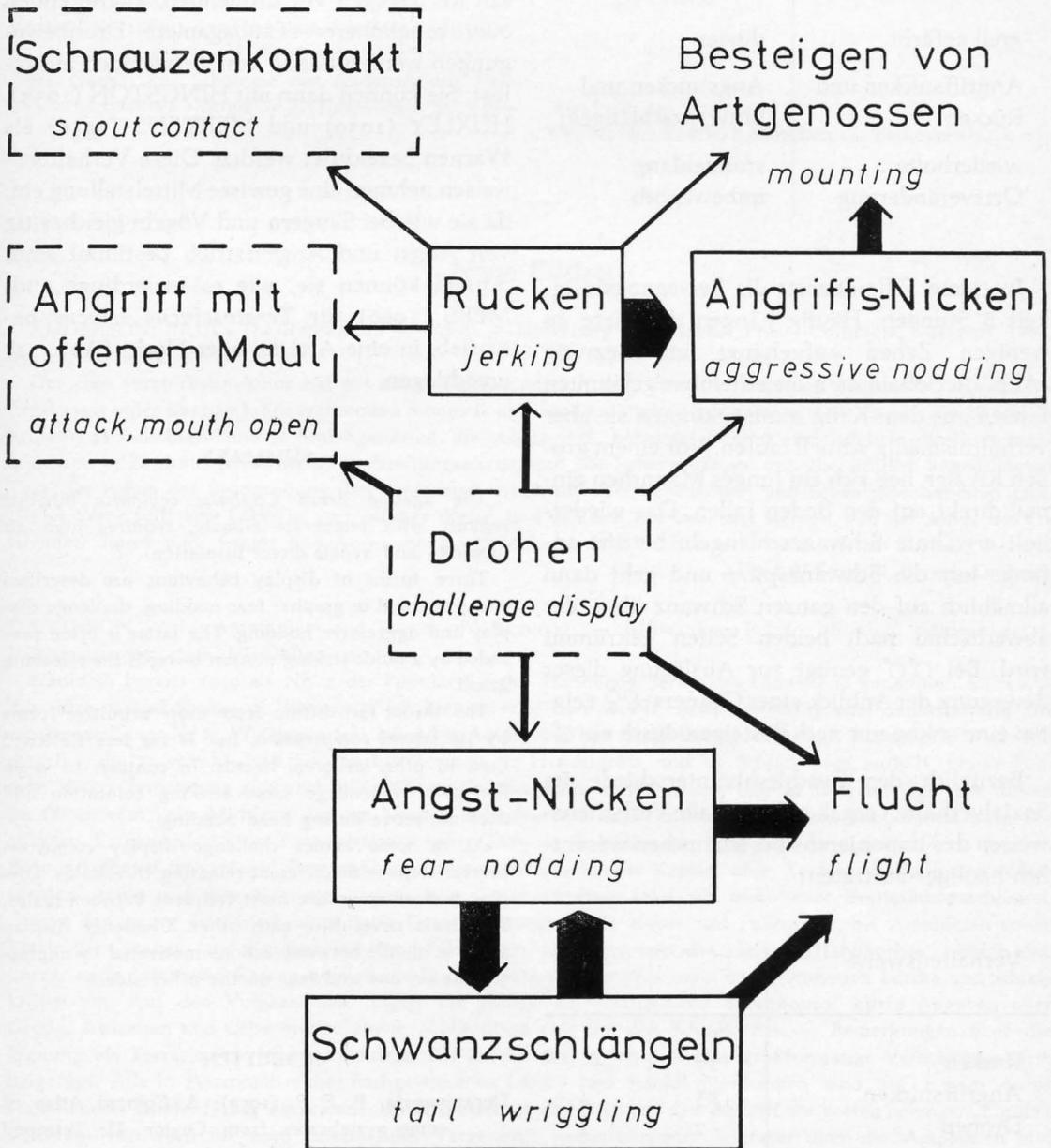


Abb. 11 Übergänge zwischen sozialen Verhaltensformen bei ♂♂ von *Cophotis ceylanica*. Die Dicke der Pfeile entspricht der Zahl der Beobachtungen (von 1–10). Gestrichelte Umrandung: schwach ritualisiert; ausgezogener Rand: stark ritualisiert.

Transitions between different forms of social behaviour in ♂♂ of *Cophotis ceylanica*. Fat arrows correspond more observations (1–10). Frames in broken lines: weakly ritualized; full lines: strongly ritualized.

Alle Abbildungen: Dr. Werner Kästle

Unterschiede der Männchen:

ranghoch	rangniedrig
grell gefärbt	düster
Angriffsnicken und Rucken	Angstnicken und Schwanzschlängeln
wiederholte Ortsveränderung	stundenlang unbeweglich

In einem Falle dauerte die Bewegungslosigkeit 8 Stunden. Häufig hängen die Tiere an wenigen Zehen aufgehängt im Gezweig (Abb. 9). Sobald man die scheinbar gelähmten Echsen aus dem Käfig nimmt, können sie aber verhältnismäßig schnell laufen. Vor einem großen Rivalen ließ sich ein junges Männchen einmal direkt auf den Boden fallen. Das wiederholt erwähnte Schwanzschlängeln betrifft anfangs nur die Schwanzspitze und geht dann allmählich auf den ganzen Schwanz über, der abwechselnd nach beiden Seiten gekrümmt wird. Bei ♂♂ genügt zur Auslösung dieser Bewegung der Anblick eines Gegners; ♀♀ zeigen eine solche nur nach Besteigen durch ein ♂.

Bezüglich der Geschlechtsunterschiede im Sozialverhalten ergab sich, daß alle Verhaltensweisen des Imponierens bei Männchen wesentlich häufiger auftraten:

Verhaltensweise	♂♂	♀♀
Rucken	17	—
Angriffsnicken	13	1
Drohen	7	1
Angstnicken	23	1
Schwanzschlängeln	24	2

Schnauzenkontakt und Angriff mit offenem Maul scheinen bei ♀♀ völlig zu fehlen.

Zur Auslösung verschiedener Ausdrucksbewegungen sei festgestellt, daß Angriffsnicken meist vor friedlichen Artgenossen zu beobachten ist. Angstnicken und Schwanzschlängeln sah ich dagegen vor drohenden, angreifenden oder ranghöheren Taubagamen. Drohbewegungen werden häufig von Artfremden ausgelöst. Sie können dann mit HINGSTON (1933), HUXLEY (1939) und MERTENS (1946) als Warnen bezeichnet werden. Diese Verhaltensweisen nehmen eine gewisse Mittelstellung ein, da sie wie bei Säugern und Vögeln gleichzeitig von Angst und Angriffstrieb bestimmt sind. Schnell können sie, wie es neuerdings auch MEBS (1966) für *Teratoscincus scincus* beschrieb, in eine Attacke oder Flucht (Abb. 11) umschlagen.

SUMMARY

The agamid lizard *Cophotis ceylanica* inhabits regions with temperate climate, requires high air humidity and avoids direct insolation.

Three forms of display behaviour are described and presented in graphs: fear nodding, challenge display and aggressive nodding. The latter is often preceded by a quick jerking motion towards the releasing lizard.

The throat fan differs from more primitive forms by its lateral compression, but is far less flattened than in other arboreal lizards. In contrast to them the gular appendage lacks striking coloration and does not move during head nodding.

As in some anoles challenge display comprises several steps with different releasing thresholds. Display performances are most frequent between males, but rivals never bite each other. Challenge display keeps a middle between actions motivated by aggressiveness on one and fear on the other side.

SCHRIFTEN

- Deraniyagala, P. E. P. (1953): A Colored Atlas of some vertebrates from Ceylon. II: Tetrapod Reptilia. — Colombo.
- Heinroth, O. (1955): Aus dem Leben der Vögel. — Verständliche Wissenschaft Bd. 34, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Hillenius, D. (1959): The differentiation within the genus *Chamaeleo*. Laurenti, 1768. — Beaufortia 89: 1—92.

- Hingston, R. W. G. (1953): The meaning of animal colour and adornment. — London.
- Huxley, J. S. (1939): Droh- und Warnfärbung bei Vögeln nebst einer allgemeinen Erörterung der biologischen Funktionen der Farbe. — J. Ornith. 87: 240—271.
- Kästle, W. (1963): Zur Ethologie des Grasanolis (*Norops auratus*). — Z. Tierpsychol. 20: 16—33.
- Ders. (1965): Zur Ethologie des Anden-Anolis *Phenacosaurus richteri*. — Z. Tierpsychol. 22: 751—769.
- Mebs, D. (1966): Studien zum aposematischen Verhalten von *Teratoscincus scincus*. — Salamandra 1: 16—20.
- Mertens, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. — Abh. senckenberg. naturf. Ges. 471: 1—108.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Werner Kästle, 8 München 54, Pelkovenstraße 117