

Beobachtungen zum Paarungsverhalten von *Geoemyda spengleri*

JÜRGEN GAD

Abstract

Observations on the mating behaviour of Geoemyda spengleri.

The mating behaviour of *Geoemyda spengleri* was recorded on video. The behavioural sequences were interpreted with regard to their functions. In contrast to other turtle species, no olfactory sex discrimination (sniffing) was observed. A comparison with the behaviour of other species allowed a critical examination of models concerning the mating behaviour of turtles.

Key words: Reptilia: Testudines: Emydidae: *Geoemyda spengleri*, mating behaviour.

Zusammenfassung

Das Paarungsverhalten von *Geoemyda spengleri* wurde mit Hilfe eines Videorekorders aufgezeichnet und anschließend beschrieben. Die beobachteten Verhaltenssequenzen konnten im Hinblick auf ihre Funktion interpretiert werden.

Im Gegensatz zu anderen Schildkrötenarten konnten keine Hinweise auf eine olfaktorische Geschlechtsidentifizierung beobachtet werden. Die Ergebnisse aus den Beobachtungen wurden mit anderen Arten verglichen und erlaubten eine kritische Überprüfung von Modellen über das Paarungsverhalten von Schildkröten.

Schlagwörter: Reptilia: Testudines: Emydidae: *Geoemyda spengleri*, Paarungsverhalten.

1 Einleitung

Untersuchungen zum Paarungsverhalten von Schildkröten wurden meist an echten Landschildkröten (Testudinidae) oder an Wasserschildkröten durchgeführt (zusammenfassende Darstellungen in BERRY et al. 1980, BELS et al. 1994 und AUFFENBERG 1977).

Ausführliche Angaben über das Paarungsverhalten von landlebenden Schildkröten der Familie Emydidae (Gattungen *Geoemyda*, *Pyxidea*, *Cuora* und *Rhinoclemmys*) fehlen weitgehend.

Geoemyda spengleri ist eine kleine (maximal 13 cm große) landbewohnende Emydide, deren Verhalten bisher so gut wie unbekannt ist. Gerade ihre Kleinheit und leichte Haltbarkeit in menschlicher Obhut macht diese Art zu einem geeigneten Untersuchungsobjekt für Verhaltensstudien.

Ziel der Arbeit ist, das Paarungsverhalten zu dokumentieren und die Ergebnisse mit dem Verhalten von anderen Arten zu vergleichen.

2 Methodik

Das Versuchsterrarium maß 1,25 × 0,4 m Grundfläche. Der Bodengrund bestand aus Torfmoos, darüber war Laub ausgebreitet. In der Mitte befand sich eine undurchsichtige Blende, die dann zum Versuchsbeginn entfernt wurde. Vor Beginn des Versuchs hatten die Tiere insgesamt sieben Tage Zeit zur Eingewöhnung. In dieser Zeit war die Blende herabgelassen. Insgesamt wurden 38 Versuche vorgenommen, die sich wie folgt aufteilten:

Kontakte von Weibchen mit Weibchen zehn mal, Männchen mit Weibchen 23 mal und Männchen mit Männchen fünf mal. Außerhalb der eigentlichen Versuchszeit waren die Tiere in anderen Terrarien untergebracht. Zu dieser Zeit hatten die jeweiligen Versuchstiere keinerlei Kontakt zueinander, um möglichen Verhaltensstörungen vorzubeugen, die durch die in der Natur niemals vorkommende Vergesellschaftung ausgelöst werden könnten. Ein Videorekorder diente zur Dokumentation des jeweiligen Versuchsablaufes.

Für die Beobachtungen standen insgesamt sechs (2 ♂♂, 4 ♀♀) Tiere zur Verfügung. Bei den Tieren handelte es sich um Wildfänge.

Die Tiere hatten zur Versuchszeit folgende Plastronlängen: ♂ 1: 8,8 cm; ♂ 2: 7,9 cm, ♀ 1: 8,8 cm; ♀ 2: 8,4 cm; ♀ 3: 8,1 cm; ♀ 4: 8,1 cm. Während der Beobachtungszeit kam es bei ♀ 1 und ♀ 2 zu einer erfolgreichen Nachzucht, nach der Versuchszeit bei ♀ 3 und ♀ 4. Der Beobachtungszeitraum erstreckte sich über eineinhalb Jahre (Frühjahr bis Sommer).

3 Ergebnisse

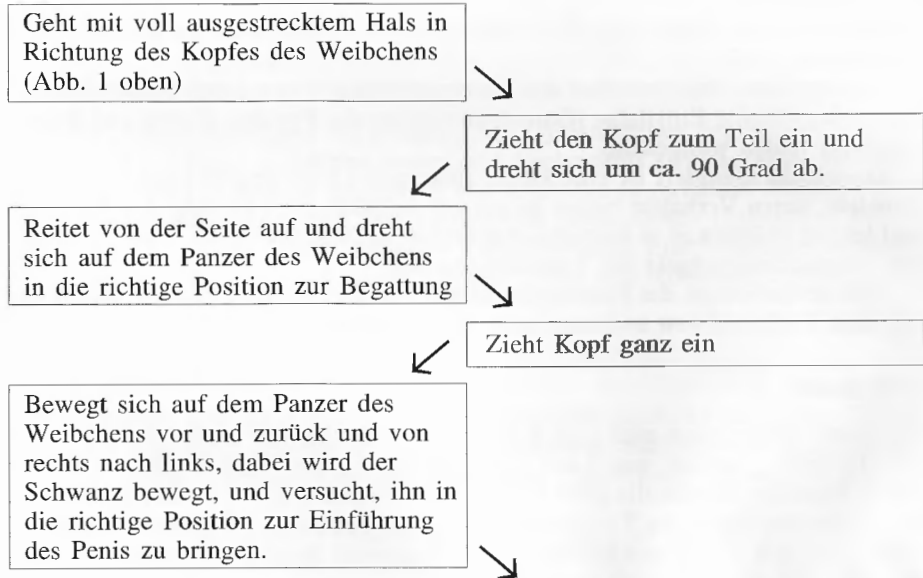
Das gezeigte Verhalten war relativ variabel, daher wird außer den häufigsten Abläufen auch das jeweils abweichenden Verhalten wiedergegeben. Die hohe Verhaltensvariabilität bezieht sich nicht nur auf unterschiedliche Individuen sondern kann auch bei den einzelnen Individuen beobachtet werden.

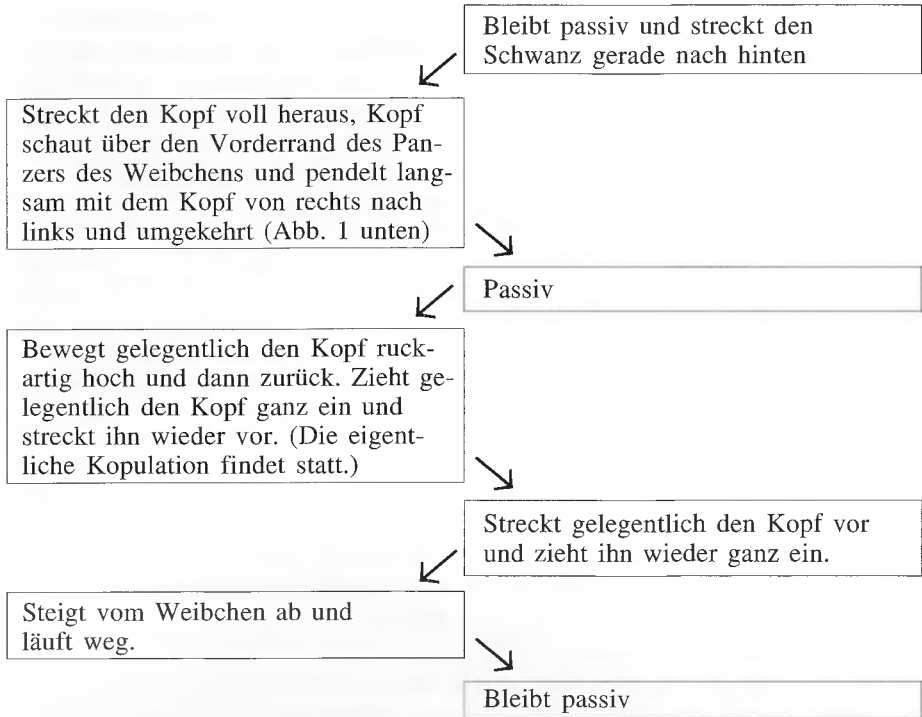
3.1 Interaktionen von Weibchen und Männchen

Das Grundschemata der Interaktionen von Weibchen und Männchen ist im folgenden Ablaufdiagramm dargestellt:

Männchen

Weibchen

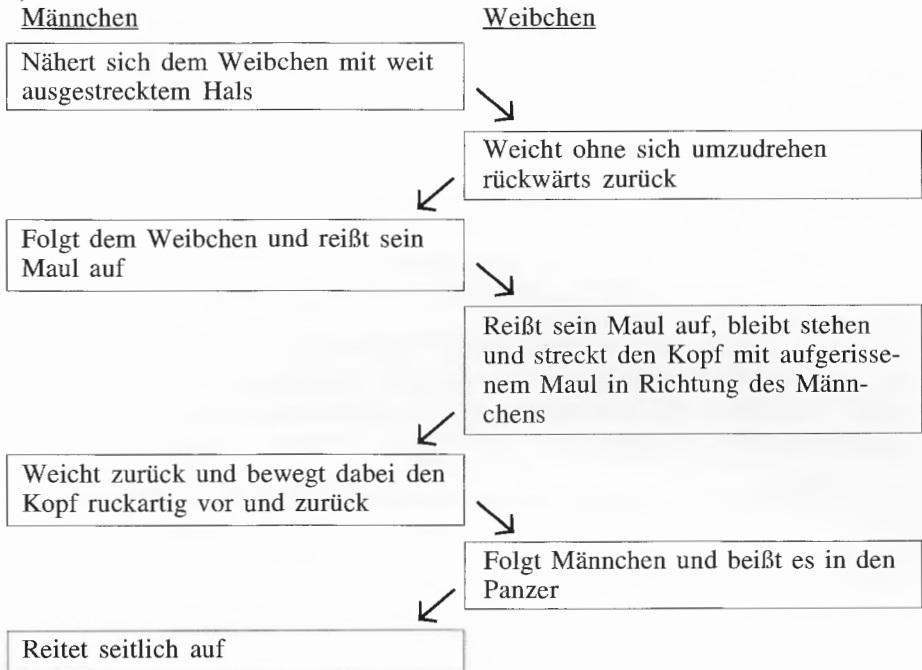




Wesentliche Abweichungen von diesem Schema kommen hauptsächlich vor dem Aufreiten und nach der Annäherung des Männchens vor.

- 1) Das Weibchen dreht sich nicht weg, sondern bleibt sitzen und zieht nur den Kopf ein. Daraufhin geht das Männchen seitlich am Weibchen vorbei und reitet von der Seite auf.
- 2) Das Weibchen dreht sich ganz um und läuft weg. Dann folgt das Männchen und reitet von hinten auf.
- 3) Das Weibchen bleibt sitzen statt sich zu drehen und zieht den Kopf nicht oder nur teilweise ein. Zwei alternative Verhaltensweisen sind dann möglich:
 - a) Das Weibchen dreht den Kopf weit ausgestreckt zur Seite; dabei kann es, allerdings selten, das Maul aufreißen. Dann dreht das Männchen den Kopf ebenfalls weitausgestreckt zur anderen Seite (mehrere Wiederholungen sind möglich) [Abb. 1 Mitte]. Wenn das Weibchen den Kopf einzieht, reitet das Männchen von der Seite auf.
 - b) Das Weibchen hält zunächst den Kopf halb ausgestreckt zur Seite und zieht ihn erst danach ein. Das Männchen reitet seitlich auf.
- 4) Das Weibchen kippt den Panzer in Richtung des Männchens. Das Männchen reitet von der Seite auf.
- 5) Das Weibchen bewegt sich in Richtung des Männchens und beißt es. Das Männchen beißt das Weibchen. Daraufhin dreht sich das Weibchen um und läuft weg. Das Männchen reitet von hinten auf.

6)



Andere Reaktionen erfolgen zum Teil nach dem Aufreiten und der darauf folgenden Drehbewegung des Männchens in die richtige Position.

- 1) Das Weibchen wandert mit dem Männchen auf dem Rücken umher. Das Männchen klammert sich fest.
 - 2) Das Weibchen streckt die Hinterbeine aus, so daß der hintere Teil des Panzers angehoben wird.
 - 3) Das Weibchen streckt die Hinterbeine seitlich ab.
 - 4) Das Weibchen streckt den Kopf halb heraus und öffnet das Maul.
- Das Männchen kann sich, nachdem es aufgeritten und sich in die richtige Position gedreht hat, noch auf dem Panzer des Weibchens um 180 Grad drehen, so daß es mit dem Schwanz über dem Kopf des Weibchens zu liegen kommt. Das Weibchen bleibt entweder passiv oder es beißt das Männchen in die Hinterbeine.

3.2 Interaktionen zwischen zwei Weibchen

In acht von zehn Fällen erfolgte auf beiden Seiten keine Reaktion. In einem der übrigen beiden Fälle streckte ein Weibchen den Kopf in Richtung des anderen, daraufhin kippte dieses Weibchen den Panzer seitlich. Danach trennten sich die Tiere. Im anderen Fall streckte ein Weibchen den Kopf in Richtung der Extremitäten des anderen Tieres; dies zeigt keine Reaktion, worauf sich die Tiere trennten.

3.3 Interaktionen zwischen Männchen

Das Grundschema der Interaktion zwischen zwei Männchen umfaßt den folgenden Ablauf:

Beobachtungen zum Paarungsverhalten von *Geoemyda spengleri*

Männchen 1

Nähert sich mit ausgestrecktem Kopf in Richtung Kopf des zweiten Männchens.

Zieht Kopf ein

Läuft mit Männchen 2 auf dem Rücken umher

Männchen 2

Streckt Kopf heraus

Reitet seitlich auf und bringt sich in die für eine scheinbare Kopulation richtige Position (Kopf über Kopf)

Als Abwandlung konnte vor dem Aufreiten öfters noch folgender Ablauf beobachtet werden.

Männchen 1

Nähert sich mit ausgestrecktem Kopf in Richtung Kopf von Männchen 2.

Dreht den Kopf um etwa 90 Grad (so daß die Mundspalte senkrecht steht).

Bewegt sich in Richtung von Männchen 2.

Beißt Männchen 2 in den Panzer.

Reitet von hinten auf und streckt den Kopf weit aus.

Männchen 2

Streckt Kopf voll heraus und reißt sein Maul auf

Zieht Kopf ein

Dreht sich weg

Läuft weg

Zieht den Kopf ein

Das untere Männchen geht dann umher oder bewegt den Panzer von rechts nach links (und umgekehrt). Zum Teil beißt es vor dem eigentlichen Aufreiten das andere Männchen in den Fuß und hält es fest, so daß dieses nicht voll aufreiten kann. Falls es schon aufgeritten ist zieht es das obere Männchen am Bein herunter.

Innerhalb eines Versuchsablaufes können verschiedene Männchen aufreiten. Das Einziehen des Kopfes und/oder Wegdrehen des Körpers bewirkt immer ein Aufreiten des jeweils anderen Männchens.

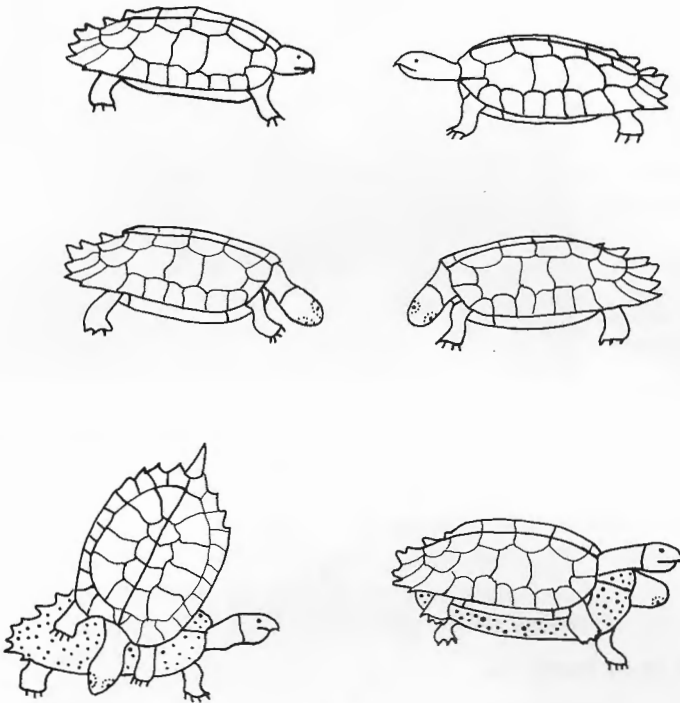


Abb. 1. Häufige Verhaltensmuster bei der Paarung von *Geoemyda spengleri*.

Oben: Das Männchen (rechts) nähert sich dem Weibchen (links) mit weit ausgestrecktem Kopf, woraufhin das Weibchen seinen Kopf einzieht.

Mitte: Beide Tiere drehen den Kopf weit ausgestreckt zur Seite.

Unten: (links): Das Männchen (oben) reitet von der Seite auf.

Unten (rechts): Das Männchen (oben) pendelt mit dem Kopf über dem eingezogenen Kopf des Weibchens.

Fig. 1. Frequent behavioural patterns during the mating of *Geoemyda spengleri*.

Top: The male (right) approaches the female with widely extended head where upon the female (left) withdraws her head.

Middle: Both animals turn their widely extended heads sideways.

Bottom (left): The male (top) mounts the female from the side.

Bottom (right): The male (top) oscillates with his head, the female (bottom) withdraws her head.

4 Diskussion

Zunächst ist festzuhalten, daß die jeweiligen Verhaltenssequenzen nicht vollkommen stereotyp sind, sondern daß das Verhalten relativ variabel ist. Kein Versuchsablauf hatte vollkommen identische Verhaltenssequenzen. Ob diese relativ hohe Verhaltensplastizität für Schildkröten ungewöhnlich ist, vermag ich nicht anzugeben, da aus den in der Literatur angegebenen Verhaltensbeschreibungen meist nicht hervorgeht, ob die dargestellten Verhaltenssequenzen idealisiert wiedergegeben wurden oder nicht.

Eine Ausnahme macht die Arbeit von BELS et al. (1994) über das Balz- und Paarungsverhalten von *Sternotherus minor*. Hier werden quantitative Angaben über die Häufigkeit von bestimmten Verhaltenssequenzen gemacht und es zeigt sich eine relativ große Plastizität. Eine statistische Auswertung wie bei BELS et al. (1994) erscheint in diesem Fall aber aufgrund der relativ geringen Anzahl der Versuchsdurchgänge und der wenigen Versuchstiere unangebracht.

Einige der beschriebenen Verhaltensmuster lassen sich in Bezug auf ihre Funktion aufgrund der Reaktion des Versuchspartners relativ leicht deuten, andere sind schwieriger zu interpretieren.

Das Kopfeinziehen oder das Wegdrehen des Panzers der Weibchen ist als Auslöser für das Männchen zum Besteigen der Weibchen zu sehen. Der weit ausgestreckte Kopf des Männchens in Richtung des Kopfes des Weibchens bewirkt das Einziehen des Kopfes beim Weibchen.

Das Vor- beziehungsweise Zurückschieben oder das Rechts- und Linksverschieben des Panzers des Männchens auf dem Panzer des Weibchens dient in Verbindung mit Bewegungen des Schwanzes dazu, die optimale Position zur Einführung des Penis in die Kloake des Weibchens zu finden.

Die gleiche Funktion hat auch das Ausstrecken des Schwanzes des Weibchens und wahrscheinlich das Ausstrecken der Hinterbeine, im Zusammenhang mit dem Anheben des Panzers. Ist das Weibchen nicht paarungswillig, wird der Schwanz unter den Panzer gekrümmt.

Das Pendeln des voll ausgestreckten Kopfes des Männchens über den Vorderrand des Panzers des Weibchens soll eventuell ein Vorstrecken des Kopfes des Weibchens verhindern und dient daher wahrscheinlich zur Immobilisation des Weibchens. Männchen von anderen Arten, zum Beispiel *Rhinoclemmys pulcherrima incisa*, beißen das Weibchen hierbei in den Kopf (HIDALGO 1982). Das Einziehen und Wiederausstrecken des Kopfes bei aufgerittenem Männchen bewirkt nach HIDALGO (1982) ein Anschwellen des Penis.

Unterschiedliche Kopfbewegungen dienen nach AUFFENBERG (1965) zur Arterkennung bei sympatrisch lebenden Schildkröten. Möglicherweise hat das seitliche Kopfabbiegen (Fall 3a) hier die gleiche Funktion.

Das seitliche Abkippen des Panzers des Weibchens in Richtung des Männchens kann leicht als Abwehrverhalten gedeutet werden. Das gleiche Verhalten zeigte sich bei *Macrolemmys temmincki* (HARREL et al. 1996) und wird hier als Maximierung der Schutzwirkung des Panzers erklärt.

Das Maulaufreißen ohne Zubeißen konnte auch beim Sonnenbaden von *Clemmys marmorata* beobachtet werden (BURY et al. 1973). Die Autoren interpretierten es als eine Ritualisierung einer Intension zum Beißen. Bei *Geoemyda spengleri* hat es sicher die gleiche Funktion als Drohgebärde. Manchmal geht das Maulaufreißen auch in einen Biß über, aber es kommt auch ohne vorheriges Maulaufreißen zum Biß. Das Zubeißen konnte bei beiden Geschlechtern beobachtet werden und dient

zur Abwehr des jeweils anderen Tieres. Agonistisches Verhalten in Form von Bissen ist zum Beispiel bei *Clemmys insculpta* sehr häufig und dient den Männchen zum Aufbau von Hierarchien (KAUFMANN 1992). Ob dies auch bei *G. spengleri* der Fall ist, kann natürlich aufgrund der geringen Anzahl der Versuchstiere nur vermutet werden.

Das Hin- und Herbewegen des unteren Männchens soll bewirken, daß das obere Männchen abgeschüttelt wird. Dieses Verhalten konnte ebenfalls beim Sonnenbaden von *Chrysemys picta* festgestellt werden, um auf dem Panzer sitzende Artgenossen abzuschütteln (LOVICH 1988).

Ein auffälliges Verhaltenselement war das Aufreiten der Männchen untereinander. Auch bei anderen Arten kommt es zum gegenseitigen Aufreiten der Männchen, zum Beispiel bei *Clemmys insculpta* (KAUFMANN 1992) und bei *Gopherus agassizii* (RUBY et al. 1994). Es wird als Fehler bei der Geschlechtsunterscheidung interpretiert oder soll zum Aufbau einer sozialen Hierarchie dienen (KAUFMANN et al. 1992). Bei *G. spengleri* scheint es unter Vorbehalt am wahrscheinlichsten, daß auch hier das Aufreiten zum Aufbau einer Hierarchie dienen könnte, da nach wenigen erfolgreichen Aufreitversuchen des einen Männchens bei der darauffolgenden Annäherung das vorher unterlegene Männchen Drohgebärden oder eigene Aufreitversuche unterläßt und dann sofort den Kopf einzieht.

Mit Hilfe der Untersuchungen von *Sternotherus minor* und Literaturoswertungen erstellten BELS et al. (1994) drei verschiedene Modelltypen für das Balz- und Paarungsverhalten bei Schildkröten: 1) der „Premounting“-Typ, zum Beispiel bei *Trachemys scripta*, 2) der „Mounting“-Typ, zum Beispiel bei *Emydoidea blandingii* und 3) der intermediäre Typus, zum Beispiel bei *Sternotherus minor*.

Sie unterscheiden sich durch den Zeitpunkt, an dem intersexuelle Verhaltensabläufe (z. B. Beißen, Verfolgen, Betrillern) stattfinden. Diese intersexuellen Verhaltensabläufe sind beim ersten Typ vor dem Aufreiten und beim zweiten Typ während des Aufreitens des Männchens zu sehen. Beim dritten Typ sollen niemals komplexe Verhaltensweisen, wie das Betrillern bei *Trachemys*-Arten, vor der Besteigung des Männchens vorhanden sein, sondern es kommt nur zum Beißen und Verfolgen vor und während des Aufreitens. Außerdem ist im Flußdiagramm von BELS et al. (1994) für alle drei Typen immer die Geschlechtsunterscheidung durch Beschnüffeln eingetragen. Die Autoren unterscheiden dabei zwei verschiedene Vorgehensweisen des Beriechens: 1) Cloacal sniffing; 2) Bridge sniffing). Hierbei wird die Nase des Männchens durch Ausstrecken des Halses entweder in die Nähe der Kloake oder der Brücke gebracht. Diese Art der Geschlechtsunterscheidung fehlt bei *Goemyda spengleri* völlig. Das heißt, das beobachtete Verhalten kann nicht in die Schemata von BELS et al. (1994) eingepaßt werden.

Aus diesem Grund sind diese zumindest unvollständig. Allerdings kann durch die hier vorgenommene Versuchsanordnung nicht ausgeschlossen werden, daß trotzdem eine olfaktorische Geschlechtsunterscheidung ohne auffälliges Kopfausstrecken und Beriechen stattfindet. Wahrscheinlicher ist aber eine andere Art der Geschlechtsunterscheidung. Wie weiter oben angeführt, bewirkt das Kopfeinziehen oder das Panzerwegdrehen der Weibchen ein Aufreiten der Männchen. Deshalb erscheint es auf den ersten Blick nicht unwahrscheinlich, daß diese Verhaltensweise zur Geschlechtsunterscheidung benutzt wird. Dieser Annahme widerspricht allerdings die Tatsache, daß bei den beobachteten Interaktionen der beiden Männchen auf ein Kopfeinziehen des einen Männchens ein Aufreiten des anderen Männchens folgte. Die Geschlechtsunterscheidung erfolgt daher wahrscheinlich erst nach dem Aufreiten. Vergleicht man nun die oben beschriebenen

Interaktionen der beiden Gruppen, so ergibt sich als wesentlicher Unterschied, daß sich die Weibchen nach dem Aufreiten passiv verhalten. Reitet hingegen ein Männchen bei einem gleichgeschlechtlichen Artgenossen auf, so versucht das untere Männchen das obere abzuschütteln. Daher erscheint es mir am wahrscheinlichsten, daß das passive Verweilen der Weibchen nach dem Aufreiten von den Männchen als Geschlechtsunterscheidung benutzt wird.

Das Verhalten von *Geoemyda spengleri* fügt sich daher in keines der angeführten Typen ein. Zunächst fehlt die Geschlechtsunterscheidungsphase durch Beschnüffeln (im Sinne von BELS et al. 1994) völlig. Außerdem kommt es vor dem Besteigen des Männchens zu komplexen intersexuellen Verhaltensmustern wie dem Maulaufreißen und seitlichem wiederholtem Umbiegen der Köpfe. Nachdem das Männchen aufgeritten ist, läßt sich fast immer das Kopfpendeln beobachten. Auch der dritte intermediäre Typus kommt nicht in Frage, da hier das seitliche Kopfabbiegen vor dem Besteigen auftritt.

BERRY & SHINE (1980) kombinierten Daten über das Paarungsverhalten und den geschlechtsbedingten Größendimorphismus bei Schildkröten. Sie unterschieden drei Fortpflanzungskategorien:

1) Aquatische Schwimmer wie zum Beispiel *Trachemys*. Hier sind die Männchen meist kleiner als die Weibchen und zeigen oft ein „Liebesspiel“ oder andere komplexe Verhaltensmuster vor dem Aufreiten.

2) Am Boden laufende oder semiaquatische Schildkröten wie zum Beispiel Kinosterniden. Die Männchen sind etwa gleich groß wie die Weibchen oder größer. Die Fortpflanzungsstrategie ist erzwungene Befruchtung.

3) Terrestrische Arten, zum Beispiel Testudiniden und einige Emydiden, wie *Terrapene*. Die Männchen sind gleich groß oder größer als die Weibchen. Außerdem kommt es bei den Männchen zu Kommentkämpfen.

Aufgrund ihrer Lebensweise muß *Geoemyda spengleri* in die terrestrische Kategorie gestellt werden. Kommentkämpfe konnten nicht beobachtet werden. Das seitliche Kopfabbiegen vor dem Aufreiten kann aber als kompliziertes Verhalten im Sinne von Kategorie 1 aufgefaßt werden. Das heißt, das Verhalten der hier untersuchten Art paßt ebenfalls nicht in die oben genannten Kategorien. Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß das Verhalten von *G. spengleri* als relativ ungewöhnlich angesehen werden kann.

Dieser Umstand mag dadurch zu erklären sein, daß die meisten Untersuchungen bisher entweder an echten Landschildkröten (Testudinidae) oder Wasserschildkröten durchgeführt wurden, die aufgrund ihrer unterschiedlichen Lebensweise andere Fortpflanzungsstrategien im Laufe ihrer Evolution entwickelt haben. Letztlich scheinen mir die hier angeführten Verhaltensmuster nur ein Beispiel für den unzureichenden bisherigen Kenntnisstand über das Verhalten von Schildkröten darzustellen. Verstärkte Bemühungen auf diesem Teilgebiet der Herpetologie sind daher sinnvoll.

Danksagung

Ich danke Herrn W. SACHSSE und Herrn K. HENLE für die kritischen Bemerkungen zum Manuskript.

Schriften

- AUFFENBERG, W.(1965): Sex and species discrimination in two sympatric South American tortoises. – *Copeia*, Gainesville, **3**: 335-342.
- (1977): Display behavior in tortoises. – *Amer. Zool.*, Lawrence, Kansas, **17**: 241-250.
- BELS, V.L.& Y.J.-M. CRAMA (1994): Quantitative analysis of the courtship and mating behavior in the loggerhead musk turtle *Sternotherus minor* (Reptilia: Kinosternidae) with comments on the courtship behavior in turtles. – *Copeia*, Gainesville, **1994**(3): 676-684.
- BERRY, J.F. & R. SHINE (1980): Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). – *Oecologica*, Berlin, **44**: 185-191.
- BURY, R.B. & J.H. WOLFHEIM (1973): Aggression in free-living pond turtles (*Clemmys marmorata*). – *Bioscience*, Arlington, **23**(11): 659-662.
- HARREL, J.B., N.H. DOUGLAS, M.M. HARAWAY & R.D. THOMAS (1996): Mating behaviour in captive alligator snapping turtle (*Macrochelys temminckii*). – *Chelonian Conserv. Biol.*, Leominster, **2**(1): 101-105.
- HIDALGO, H. (1982): Courtship and mating behavior in *Rhinoclemmys pulcherrima incisa* (Testudines: Emydidae: Batagurinae). – *Trans. Kansas Acad. Sci.*, Lawrence, **85**(2): 82-95.
- KAUFMANN, J.H. (1992): The social behavior of wood turtles, *Clemmys insculpta*, in central Pennsylvania. – *Herpetol. Monogr.*, Washington, **6**: 1-25.
- LOVICH, J. (1988): Aggressive basking behavior in eastern painted turtles (*Chrysemys picta picta*). – *Herpetologica*, Elmhurst, **44**(2): 197-202.
- RUBY, D.E. & H.A. NIBLICK (1994): A behavioral inventory of the desert tortoise: Development of an ethogram. – *Herpetol. Monogr.*, Washington, **8**: 88-102.

Eingangsdatum: 18. August 1997

Verfasser: JÜRGEN GAD, Hahnheimer Straße 5, D-55578 Wolfsheim.