

# Zur Prädation und Antiprädationsstrategie von *Cycloderma aubryi* (DUMÉRIL, 1856)

DIETER GRAMENTZ

## Abstract

*Antipredation strategy of Cycloderma aubryi.*

*Cycloderma aubryi* shows passive and active defense and antipredator strategies which can be effective in a chemical, tactile, and acoustic way. The defense repertoire comprises: (1) escape by swimming away, (2) retraction of head, tail, and extremities, (3) closing of the shell, (4) extrusion of inguinal fluid, (5) biting, (6) hissing, (7) scratching, (8) turning the shell around from upside down position, and (9) escape by walking away. Frequently, the turtles hide almost completely covered beneath trunks and within the leaf layer on the ground during resting periods. The red brown to dark brown dorsal colouration represents an excellent camouflage. All 41 examined turtles showed retraction of head, extremities, and tail as well as closing of the shell. Next frequently, a malodorous secretion was extruded from Rathke's glands of the inguinal area. Less frequently, the turtles defended themselves by biting, hissing, or scratching. On land larger and heavier turtles walk slower when escaping than specimens which are smaller and lighter in mass.

Key words: Testudines: Trionychidae: Cyclanorbinae; *Cycloderma aubryi*; predation; primary defence; secondary defense; defensive behaviour.

## Zusammenfassung

*Cycloderma aubryi* zeigt passive und aktive Defensiv- und Antiprädationsstrategien die chemisch, taktil und akustisch wirksam sein können. Das Verteidigungsrepertoire umfaßt: (1) Flucht durch Wegschwimmen, (2) Einziehen von Kopf, Schwanz und Extremitäten, (3) Verschließen des Panzers, (4) Absonderung von Inguinalflüssigkeit, (5) Beißen, (6) Zischen, (7) Kratzen, (8) Umdrehen aus der Rückenlage und (9) Flucht durch Weglaufen. Häufig verbergen sich die Schildkröten während Ruhepausen fast komplett unter liegenden Baumstämmen und in der Laubschicht des Bodengrundes, wobei die rotbraune bis dunkelbraune Färbung der Oberseite eine ausgezeichnete Tarnung darstellt. Alle 41 untersuchten Schildkröten zogen den Kopf, die Extremitäten und den Schwanz ein und verschlossen den Panzer. Als nächsthäufige Defensivstrategie an Land wurde aus Rathkes Drüsen der Inguinalregion ein gelbes, stark riechendes Sekret ausgeschieden. Weniger häufig wehren sich die Schildkröten durch Beißen, Zischen oder Kratzen. Größere und schwerere Schildkröten gehen bei der Flucht an Land langsamer als kleinere, leichtere Exemplare.

Schlagwörter: Testudines: Trionychidae: Cyclanorbinae; *Cycloderma aubryi*; Prädation; primäre Verteidigung; sekundäre Verteidigung; Defensivverhaltensweise.

## 1 Einleitung

Tiere reagieren gegenüber einer Bedrohung typischerweise mit einer Hierarchie von Verhaltensweisen, denen die Erwägung der spezifischen Risiken, energetischen Bedürfnisse und inneren Zwänge zugrunde liegen. Bei Reptilien konzentriert sich das Defensiv- und Antiprädationsverhalten aufgrund der beschränkten aeroben Leistungsfähigkeit dabei meist auf Krypsis und kurzzeitige schnelle Bewegungen in schutzbietende Mikrohabitate anstelle einer Flucht über lange Distanzen oder fortdauernden Kampf (BENNETT 1983, POUGH 1983, GREENE 1988, BENNETT & HUEY 1990).

Die primären Antiprädationsstrategien bei Schildkröten konzentrieren sich auf kryptische Färbung und kryptisches Verhalten. Sekundäre Defensivstrategien sind

vielfältig, zum Beispiel Eingraben im Substrat, Einzug von Körperteilen in den Panzer, teilweiser Verschluss des Panzers durch Knochenelemente, Entleeren der Kloake, Absonderung chemischer Substanzen, Erzeugung von Geräuschen, aggressive Körperhaltung und Bisse.

Von nur wenigen Schildkrötenarten wurden bislang die verschiedenen Defensivstrategien ausführlich beschrieben. Zu einem großen Teil sind diese von MERTENS (1946) und GREENE (1988) zusammengefasst und diskutiert worden. Bei keiner einzigen Weichschildkrötenart wurde bislang der Versuch unternommen, das gesamte Repertoire an Defensivstrategien zu untersuchen.

## 2 Material und Methoden

Während einer umfangreichen feldherpetologischen Untersuchung im Flachlandregenwald von Gabun wurden bei 41 *Cycloderma aubryi* die Defensivverhaltensweisen untersucht. Davon wurden 40 Tiere im Wasser gefangen und ein Weibchen nach der Eiablage gesammelt.

Alle durchgeführten Versuche über das Verteidigungsverhalten der Art gingen natürlich nur soweit, daß den Schildkröten tatsächlich keine Verletzung zugefügt wurde. Die geschilderten Verhaltensweisen beziehen sich deshalb auf eine relativ moderate Belästigung. Es darf nicht außer acht gelassen werden, daß die Schildkröten bei Schmerzeinwirkung und Verletzung, zumindest in Einzelfällen, durchaus auch zu einer Verhaltensänderung oder -erweiterung in der Lage sein könnten. Dazu könnte gehören, offensiver zu reagieren und sich zum Beispiel stärker durch Bisse zu wehren.

Die verschiedenen Verhaltensweisen wurden mit einer S-VHS-C Videokamera gefilmt. Eine detaillierte Beschreibung der Haltungsbedingungen, unter denen die Art in Gefangenschaft beobachtet wurde, wird an anderer Stelle veröffentlicht (GRAMENTZ in Vorbereitung; Verhalten von *Cycloderma aubryi*).

Alle Angaben über Körpermaße sind Stockmaß-Messungen.

## 3 Ergebnisse

Über die Defensivstrategien der afrikanischen Cyclanorbinen liegen in der Literatur, wie im Fall von *Cycloderma aubryi* und *Cyclanorbis elegans*, keine Informationen vor und nur wenige qualitative von *Cycloderma frenatum* (PETERS 1882, LOVERIDGE & WILLIAMS 1957) und *Cyclanorbis senegalensis* (STERNFELD 1917). Quantitative Angaben fehlen von allen Cyclanorbinen. Einige wenige Angaben über *Lissemys punctata* publizierten MINTON (1966) und AUFFENBERG (1981).

### 3.1 Prädation

#### 3.1.1 Prädation durch Reptilien

Für die Gelege und die Schlüpflinge dürfte *Varanus niloticus* die größte Gefahr darstellen. Alle sechs gefundenen Gelege derselben Niststelle waren, wie Krallenspuren verriet, offensichtlich von Nilwaranen – zumindest teilweise – geplündert worden.

Neben den Gelegen von *C. aubryi* plündert *V. niloticus* auch die Gelege von *C. frenatum* (HAAGNER & MORGAN 1991). LOVERIDGE (1953) fand im Magen eines Warans aus Mtimbuka die Reste von drei Eiern.

BELLAIRS (1972) gibt an, daß sich *Osteolaemus tetraspis* neben Süßwasserkrebsen und Amphibien auch von Weichschildkröten ernährt, ohne jedoch die Schildkrötenart zu nennen. Eine Prädation dürfte aber nur unter juvenilen Schildkröten existieren, da die Krokodilart nicht in den von den *C. aubryi* bewohnten offenen Gewässerbereichen gefunden wurde, sondern nur in sumpfigen und dichten Waldgebieten, wo die jungen Schildkröten zuerst vorkommen.

### 3.1.2 Prädation durch Vögel

Eine Prädation an Juvenilen durch Vögel im Wald ist äußerst unwahrscheinlich, da sich dort in Bodennähe bis in eine Höhe von 10-15 m praktisch kein ausreichender Flugraum für größere Vögel bietet. Das Waldhabitat mit seinen flachen Teichen bietet somit auch guten Schutz während der ersten Zeit nach dem Schlupf.

Frisch geschlüpfte Schildkröten, die unterhalb eines Hanges ins Wasser gelangen, oder überhaupt relativ früh in ihrer Entwicklung in offenere Gewässerbereiche geraten, sehen sich dagegen einer Reihe von größeren Vögeln gegenüber, die für sie eine Gefahr darstellen könnten. In unmittelbarer Nähe des zur Eiablage genutzten Hanges beobachtete ich Fischadler, Kormorane, Taucher und Reiher beim Fischfang. Es konnte jedoch nie tatsächlich beobachtet werden, daß eine Schildkröte erbeutet wurde.

### 3.2 Primäre Defensivstrategien

Als erste Defensivstrategie ist die kryptische Körperfärbung zu nennen. Grundsätzlich läßt sich sagen, daß die Dorsalfärbung von Carapax und Extremitäten dunkelbraun und die des Kopfes und Nackens rötlichbraun oder auch dunkelbraun ist. Damit entspricht die Körperfärbung der Oberseite weitgehend der Eigenfärbung des Wassers, beziehungsweise dem mit Laub bedeckten Gewässerboden. Mit einer Secchi-Scheibe wurden an Schildkrötenfundorten, je nach Trübung oder bräunlicher Eigenfärbung des Wassers, Sichttiefen von 90-165 cm ermittelt. Beim Fang oder beim Freilassen unter Wasser gehaltene Schildkröten waren jedoch bereits 35-60 cm unter der Wasseroberfläche nicht mehr zu erkennen.

Die Panzerunterseite weist eine kontrastreduzierende Gegenschattierung auf. Die Ventralfärbung von Carapax und Plastron variiert zwischen gelblich und fast weiß. Dazu weisen bestimmte Körperpartien eine punkt- oder strahlenartige dunkle Zeichnung auf. Neben ihrer Funktion als Schutz vor Prädatoren erfüllt die Färbung sicher auch die Funktion als Tarnung vor Beutetieren.

Die Schildkröten graben sich anscheinend nicht während Ruheperioden im Sandboden ein, wie die meisten anderen Weichschildkröten. Sie tun dies nicht, wenn nur Sand als Bodengrund und keine weitere Struktur vorhanden ist und auch nicht, wenn auf dem Sand eine Laubschicht liegt. Sie verbergen sich aber in fast jeder Ruhephase im Laub. Dabei kriechen sie in das Laub hinein, sind kurz davon ganz bedeckt und heben nach Einnahme der Ruheposition den Kopf ein wenig, so daß nur dieser Körperteil frei liegt und die Umgebung beobachtet werden kann. Auf dem Bodengrund liegende Baumstämme werden ebenfalls als Sichtschutz ausgenutzt. Die Schildkröten können, müssen sich aber nicht vorher durch Laub gewählt haben. Ruhepositionen können neben Baumstämmen bei nur geringer Bedeckung und direkt darunter, bei weitgehender Bedeckung gewählt werden, selbst wenn dazu der Baumstamm angehoben werden muß.

### 3.3 Sekundäre Defensivstrategien

Die Art verfügt über ein Repertoire aus aktiven und passiven Defensivverhaltensweisen. Die passiven Verhaltensweisen an Land sind äußerst einheitlich, die aktiven zeigen dagegen eine gewisse Variation. Neun Antiprädations- und Defensivverhaltensweisen konnten beobachtet werden.

#### 3.3.1 Flucht durch Wegschwimmen

Alle untersuchten Schildkröten versuchten, beim Fang einzig durch Abtauchen in tieferes Wasser zu entkommen. Beim Freilassen wurden die Schildkröten seitlich mit den Händen an den Panzerrändern wenige Zentimeter unter die Wasseroberfläche gehalten. Der zuvor geschlossene Panzer wurde unter Wasser immer nach wenigen Sekunden geöffnet. Erst wurde der Kopf ein wenig vorgestreckt und fast sofort darauf wurde in Richtung tieferes Wasser losgeschwommen.

#### 3.3.2 Einziehen von Kopf, Extremitäten und Schwanz

Der Kopf wird in der für die Cryptodira typischen Weise median weit bis unter den knöchernen Diskus zurückgezogen. Die Vorderbeine werden seitlich zwischen Carapax und Plastron in den Panzer gezogen; die Hinterbeine werden komplett oder fast komplett unter die Femoralklappen gezogen. Auch der Schwanz besitzt eine geringe Retraktionsfähigkeit von einigen Millimetern, die zumindest ausreicht, um ihn von Carapax und Plastron weitgehend abzudecken.

Alle 41 Schildkröten reagierten mit dem gleichzeitigen Einziehen von Kopf, Extremitäten und Schwanz sowie Panzerverschluß. Die Auflösung beziehungsweise Aufgabe der Defensivhaltung durch Retraktion und Panzerverschluß geschieht etwa gleichzeitig.

#### 3.3.3 Verschließen des Panzers

Nach dem Einziehen von Kopf und Vorderextremitäten werden gleichzeitig der Nuchalbereich abgesenkt und die Epiplastra angehoben. Dadurch wird der Panzer im Nuchalbereich komplett geschlossen. Seitlich davon, im Bereich der Vorderbeine, verbleibt in der Regel ein mehr oder weniger schmaler Schlitz (Abb. 1). Die die Hinterbeine abdeckenden Femoralklappen werden fest gegen die Carapaxunterseite gedrückt. Der Schwanz wird geschützt, indem gleichzeitig die Caudalklappe angehoben und gegen die Carapaxunterseite und der Carapaxhinterrand nur im Schwanzbereich nach unten gedrückt wird (Abb. 2).

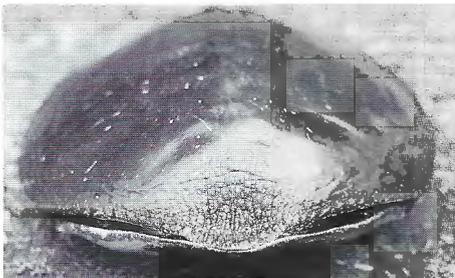


Abb. 1. Retraktion von Kopf und Vorderextremitäten und vorderer Panzerverschluß von *Cycloderma aubryi*.

Retraction of head and fore legs and closing of the anterior part of the shell of *Cycloderma aubryi*.

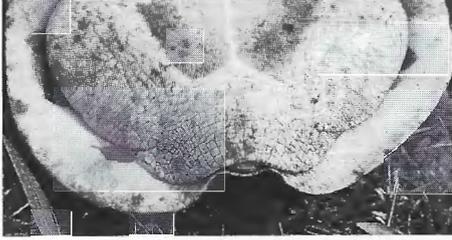


Abb. 2. Einziehen des Schwanzes und der Hinterextremitäten und Abdeckung durch Schwanz- und Femoralklappen sowie Absenkung des Carapaxhinterrandes nur im Caudalbereich.

Retraction of the tail and the hind legs. Note the covering of the tail and femoral flaps and the lowering of the posterior part of the carapace only in the caudal area.

Wenige Sekunden nach dem Gefährdungsstimulus kommt es zu einem allgemeinen Nachlassen des Muskeltonus. Nach der anfänglichen Maximalkontraktion öffnet sich der Panzer zu einem aber immer noch sehr schmalen Schlitz. Als nächstes wird der Kopf langsam soweit nach vorne geschoben, bis die Augen nicht mehr von den häutigen Bereichen der Vorderbeine verdeckt werden, sich größtenteils aber noch unter dem Nuchalbereich befinden (Abb. 3). Die Spitze der Proboscis ragt etwas vor den Nuchalbereich und befindet sich etwa auf gleicher Höhe mit dem Plastronvorderrand. Die Beine bleiben eingezogen. In dieser Haltung wird die meiste Zeit verbracht und die Umgebung beobachtet. Kommt es zu keiner Störung, schiebt die Schildkröte nach mehreren Minuten der Kopf ein wenig vor den Panzerrand und hebt ihn leicht. Während des Vorschiebens kommt es zu einigen kurzen aufeinanderfolgenden Atemzügen, wobei der Kopf leichte Nickbewegungen ausführt. Es folgt eine kurze Ruhephase, dann werden die Beine auf den Boden gesetzt und die Schildkröte beginnt sofort loszugehen. Bei einem sehr vorsichtigen Individuum (Carapaxlänge 28,7 cm) dauerte der Panzerverschluß 5,01 min, die Beobachtung der Umgebung bei leicht vorgeschobenem Kopf 20,52 min und die Beobachtung der Umgebung bei vor den Panzer geschobenem Kopf 34 s. Nach insgesamt 26,26 min ohne Störung lief die Schildkröte davon.

Die Dauer des Panzerverschlusses wurde nicht bei jeder Schildkröte quantitativ bestimmt, da Störfaktoren nicht immer ausgeschlossen werden konnten. Jedoch läßt sich auch so ein Trend erkennen. Ab einer Carapaxlänge von etwa 30-35 cm lassen sich die Schildkröten, sofern sie nicht gestört werden, relativ viel Zeit (mehrere Minuten), bis sie langsam davonzulaufen beginnen. Schildkröten von etwa 20-30 cm sind dagegen agiler. Retraktion und Panzerverschluß können aber auch etwas weniger als 30 s lang dauern, und die Schildkröten beginnen sofort für diese Art relativ zügig zu laufen.

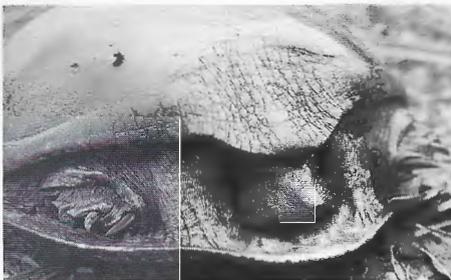


Abb. 3. Beobachtungshaltung nach beendetem Panzerverschluß. Die Vorderbeine bleiben weitgehend zurückgezogen. Der Kopf ist nur gerade soweit vorgestreckt, daß die Umgebung vor der Schildkröte überschaut werden kann.

Observation stance at the beginning of shell opening. The fore legs remain largely retracted. The head is extended just sufficiently to enable scanning of the surroundings.

### 3.3.4 Absonderung von Inguinalflüssigkeit

Wird eine Schildkröte aus dem Wasser gehoben und in Rückenlage gedreht, oder bei einer heftigeren Handhabung zu einem späteren Zeitpunkt, kommt es zur Absonderung einer stark riechenden, gelben, etwas viskosen Flüssigkeit aus beiden Inguinaldrüsen (Abb. 4). Diese Flüssigkeit stammt aus großen exokrinen Drüsen (Rathkes Drüsen), die nach EHRENFELD & EHRENFELD (1973) auf die Produktion und schnelle Abgabe einer Kohlehydrat-Protein-Substanz spezialisiert sind. Die Autoren sprechen der Sezernierung eine Verteidigungsfunktion zu, da sie zum Beispiel auftritt, wenn Schildkröten gehandhabt werden.

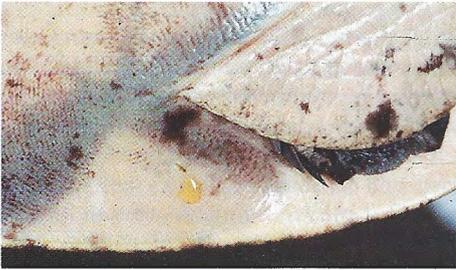


Abb. 4. Absonderung von Inguinalflüssigkeit unmittelbar nach dem Fang.

Extrusion of fluid from the inguinal gland right after the capture.

### 3.3.5 Beißen

Bisse oder Beißversuche wirken zaghaft. Sie fanden nur auf einen taktilen Reiz bei der Berührung der Proboscis oder Lippen statt. Der Kopf wird dabei nur wenig und auch nicht sehr schnell aus dem Panzer hervorgestreckt. Beißen oder Beißversuche werden in normaler Körperlage oder in Rückenlage durchgeführt.

Bei der Proboscisberührung bei einem subadulten Individuum (Carapaxlänge 24,0 cm) wurde mir in den Zeigefinger der linken Hand gebissen. Die Art beißt sehr fest und anhaltend. Der Biß verursachte eine starke Quetschung und eine mäßige Blutung. Ein bis zwei Tage nach der Verletzung kam es erst zu einer Schwellung um den Bißbereich und nach drei Tagen des ganzen Fingers. Nach sechs Tagen wurde eine Streptococcen-Infektion diagnostiziert, die antibiotisch behandelt wurde.

### 3.3.6 Zischen

Ein Schnaufen oder Zischen kann gelegentlich durch Berührung des Schildkrötenvorderkörpers ausgelöst werden, und es ist beim Einziehen des Kopfes zu hören.

### 3.3.7 Kratzen

Gelegentlich kommt es bei manchen Tieren beim Hochheben des Körpers zu ein paar kurzen stoßartigen Strampelbewegungen der Beine, was durch die scharfen Krallen in der Regel an der menschlichen Haut zu blutigen Kratzern führt.

### 3.3.8. Umdrehen aus der Rückenlage

Alle von mir untersuchten Schildkröten waren, wie es auch die meisten Trionychiden sind, zum Umdrehen aus der Rückenlage fähig. Nach der Rückkehr in die

Normallage wird kurz gewartet und dann davongelaufen. Wie auch in Normallage werden in Rückenlage Kopf, Schwanz und Extremitäten zurückgezogen und der Panzer wie oben beschrieben verschlossen. Das Hervorstrecken von Kopf, Schwanz und Extremitäten und der darauf folgende Körperumdrehversuch erfolgt ebenfalls erst wenn die Schildkröte längere Zeit keine Störung beobachtete.

In Rückenlage werden die Krallen der Vorder- und Hinterbeine derselben Körperseite direkt neben dem Panzer im Boden verankert und der Hals entgegengesetzt zur Verankerungsseite seitlich hervorgestreckt. Der Panzer wird dann durch den Hals nach oben gestemmt, und noch bevor sich der Panzer in senkrechter Position befindet, drücken sich die festgekrallten Beine im Boden ruckartig ab, was den unteren Drehpunkt unter den Panzer bringt und die Schildkröte fällt in Normallage zu Boden.

### 3.3.9 Flucht durch Weglaufen

Das Defensivverhalten bezüglich der Flucht an Land verändert sich während der Ontogenese. Größere Schildkröten (ab etwa 30 cm Carapaxlänge) beginnen erst davonzulaufen, wenn von ihnen längere Zeit keine Störung beobachtet wurde. Stellen die Schildkröten während der Flucht eine potentiell gefährliche Situation fest, wird die Fortbewegung sofort wieder beendet und erneut mit dem Einziehen von Kopf und Extremitäten und Panzerverschluß reagiert. Kleinere Schildkröten (bis etwa 30 cm Carapaxlänge) geben ihre passive Körperschutzhaltung vergleichsweise früher auf und versuchen eher durch Davonlaufen zu entkommen. Um sie abermals zum Zurückziehen von Kopf und Extremitäten sowie zum Panzerverschluß zu bringen, muß häufig ein stärkerer taktiler Stimulus vorhanden sein.

Alle Schildkröten wirken bei der Fortbewegung an Land unsicher, aber größere Individuen geradezu wackelig. Zudem neigen größere Schildkröten eher dazu, Pausen einzulegen.

Es liegt eine negative Korrelation zwischen Carapaxlänge und der Fortbewegungsgeschwindigkeit an Land vor. Größere und somit schwerere Schildkröten gehen langsamer als kleinere leichtere (Abb. 5). Wahrscheinlich aus diesem Grund lohnt sich eine Flucht für größere Individuen weniger, und eine fortgesetzte Retraktion sowie Panzerverschluß sind die effektiveren Defensivstrategien.

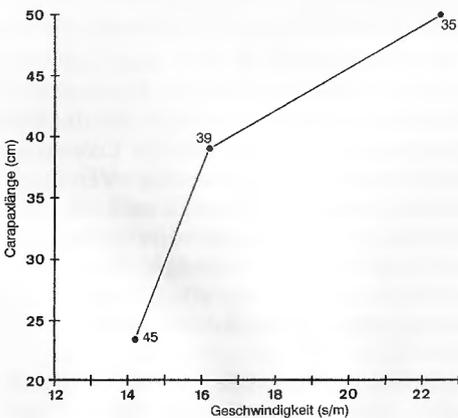


Abb. 5. Durchschnittliche Fortbewegungsgeschwindigkeit an Land von drei Schildkröten in insgesamt 14 Gehanalysen über eine Meßstrecke von 2 m.

Average walking speed of three turtles in a total of 14 locomotion analyses over a distance of 2 m on land.

#### 4 Diskussion

Zum Verteidigungsrepertoire der Art gehören komplett passive Verhaltensweisen, aber auch chemische, akustische und taktile. Interessanterweise folgt auf Retraktion und Panzerverschluß als nächsthäufiges Defensivverhalten eine chemische Verteidigungsstrategie (Abb. 6). 29,3% der Schildkröten reagierten mit der Absonderung einer gelben, stark riechenden Flüssigkeit aus Rathkes Drüsen der Inguinalregion. Dieses wurde neben Retraktion und Panzerverschluß durchgeführt, was bedeutet, daß bei der nächsthäufigeren Verteidigungsstrategie die passive Körperschutzhaltung beibehalten werden kann. Verhaltensweisen, bei denen zur Ausführung zumindest kurzfristig diese Schutzhaltung aufgegeben werden mußte, wurden insgesamt nur bei acht Schildkröten (19,5%) beobachtet.

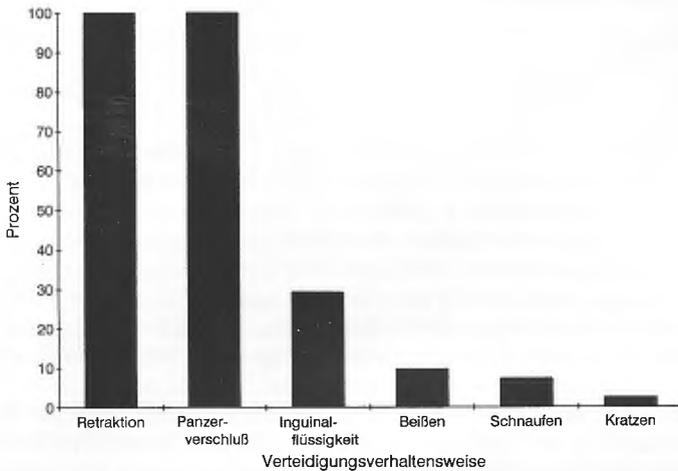


Abb. 6. Häufigkeitsverteilung der beobachteten Defensivverhaltensweisen von 41 Schildkröten.

Frequency distribution of the observed defensive behaviours of 41 turtles.

Das Verhalten von Retraktion und Panzerverschluß ist eine sehr energiesparende Verteidigungsstrategie. Die zur olfaktorischen und auditiven Kommunikation mit einem potentiellen Prädator bestimmten chemischen und akustischen Signale, wie die Absonderung einer übelriechenden Substanz und die Erzeugung eines Zischlautes, sind energetisch ebenfalls nicht kostenaufwendig. Vereinzelt durchgeführte Beißversuche weniger Individuen fallen vom Energieaufwand auch sehr niedrig aus. Die energetisch kostenaufwendigste Verhaltensweise an Land ist die Flucht durch Weglaufen. Damit diese auch tatsächlich erfolgreich verläuft, wird, besonders bei den schwereren Schildkröten, solange wie nötig passiv in der kostengünstigsten Körperschutzhaltung bis zu einer Situationsveränderung abgewartet.

Es wurden keine Verhaltensweisen wie Beißversuche bei Berührung der Extremitäten, des Carapax oder Plastron beobachtet, wie sie von anderen Trionychiden

gezeigt werden (GRAMENTZ in Vorbereitung). Auch wird der Panzer nicht bei visuellen oder taktilen Stimuli in Richtung des Reizes aufgestellt.

Tabelle 1 zeigt, daß im Repertoire der Defensivverhaltensweisen von *C. aubryi* die meisten Übereinstimmungen mit der nächstverwandten Art *C. frenatum* existieren. Es mag auf der einen Seite erstaunen, daß sich *C. frenatum* nicht komplett auch derselben Verteidigungsstrategien bedienen soll, wie *C. aubryi*. Andererseits halte ich es eher für wahrscheinlich, daß aufgrund des gegenwärtigen Kenntnisstandes die Defensivstrategien der anderen Arten unzureichend geklärt sind und Vergleiche zum augenblicklichen Zeitpunkt lediglich Trends aufzeigen.

	Retraktion	Panzer- verschluß	Inguinal- flüssigkeit	Beißen	Schnaufen	Kratzen
<i>Cycloderma aubryi</i>	×	×	×	×	×	×
<i>Cycloderma frenatum</i>	×	×	–	–	×	×
<i>Cyclanorbis senegalensis</i>	×	×	–	–	–	–
<i>Cyclanorbis elegans</i>			nicht	bekannt		
<i>Lissemys punctata</i>	×	×	×	–	–	–

Tabelle 1. Sekundäre Defensivverhaltensweisen der Cyclanorbinæ [*C. frenatum* nach LOVERIDGE & WILLIAMS (1957), *C. senegalensis* nach STERNFELD (1917), *L. punctata* nach AUFFENBERG (1981)].

Secondary defensive behaviour of the Cyclanorbinæ [*C. frenatum* data from LOVERIDGE & WILLIAMS (1957), *C. senegalensis* data from STERNFELD (1917), *L. punctata* data from AUFFENBERG (1981)].

## Dank

Ich danke PETER, RUPRECHT, BERNHARD, DORIS und BERTRAND (Laboratoire de Recherches, Hôpital Schweitzer, Lambaréné) für Ihre engagierten Bemühungen um meine medizinische Versorgung. Mein besonderer Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG), die das Projekt finanziell komplett förderte.

## Schriften

- AUFFENBERG, W. (1981): Behaviour of *Lissemys punctata* (Reptilia, Testudinata, Trionychidae) in a drying lake in Rajasthan, India. – J. Bombay Nat. Hist. Soc., **78**(3): 487-493.
- BELLAIRS, A. (1972): Die Amphibien und Reptilien. – Lausanne (Editions Recontre), 383 S.
- BENNETT, A.F. (1983): Ecological consequences of activity metabolism. – S. 11-23 in HUEY, R.B., E.R. PIANKA & T.W. SCHOENER (eds.): Lizard Ecology: Studies of a Model Organism. – Cambridge, Mass. (Harvard University Press).
- & R.B. HUEY (1990): Studying the evolution of physiological performance. – S. 251-284 in FUTUYAMA, D.J. & J. ANTONOVICS (eds.): Oxford Surveys in Evolutionary Biology, 7. – Oxford (Oxford University Press).
- BROADLEY, D.G. (1990): The Zambezi flapshelled turtle or Nkasi (*Cycloderma frenatum*). – Zimbabwe Science News, Salisbury, **24**: 100-101.
- EHRENFELD, J.G. & D.W. EHRENFELD (1973): Externally secreting glands of freshwater and sea turtles. – Copeia, Washington D.C., **1973**: 305-314.
- GREENE, H.W. (1988): Antipredator mechanisms in reptiles. – S. 1-152 in GANS, C. & R.B. HUEY (eds.): Biology of the Reptilia, 16, Ecology B. – New York (Alan R. Liss).

- HAAGNER, G.V. & D.R. MORGAN (1991): *Chelonii*, Family Trionychidae, *Cycloderma frenatum*, Zambesi soft-shelled terrapin, reproduction. – J. Herpetol. Assoc. Afr., Bloemfontein **39**: 26-27.
- LOVERIDGE, A. (1953): Zoological results of a fifth expedition to East Africa. III. Reptiles from Nyasaland and Tete. – Bull. Mus. Comp. Zool., Cambridge Mass., **110**: 141-322.
- & E.E. WILLIAMS (1957): Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. – Bull. Mus. Comp. Zool., Cambridge Mass., **115**: 163-557.
- MERTENS, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. – Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., Frankfurt, **471**: 1-108.
- MINTON, S.A. (1966): A contribution to the herpetology of West Pakistan. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, **134**(2): 27-184.
- POUGH, F.H. (1983): Amphibians and reptiles as low-energy systems. – S. 141-188 in ASPEY, W.P. & S.I. LUSTICK (eds.), Behavioral Energetics. – Columbus (Ohio State University Press).
- STERNFELD, R. (1917): Reptilia. – S. 407-510 in SCHUBOTZ, H. (Hrsg.): Ergebnisse der Zweiten Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910-1911, unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg. – Bd I, Zool., Leipzig (Klinkhardt & Biermann).

Eingangsdatum: 3. Juli 1997

Verfasser: DIETER GRAMENTZ, Földerichstraße 7, D-13595 Berlin.