

Zur Verbreitung, Biologie und Ökologie von *Heliobolus lugubris* A. SMITH, 1838 (Sauria, Lacertidae) im südlichen Afrika

ALMUTH D. SCHMIDT

Abstract

Distribution, biology, and ecology of Heliobolus lugubris A. SMITH, 1838 (Sauria; Lacertidae) in southern Africa.

An updated distribution map of *Heliobolus lugubris* is presented, based on an analysis of different museum collections and of recently published data. The distribution area includes southern Angola northwards to the 11th degree of latitude as well as the whole coastal region of Namibia up to Swakopmund and the Namib desert. Changes in the known distribution area occur furthermore in southern Namibia and RSA. Within this area, *Heliobolus lugubris* inhabits different vegetations zones, from dry savannas to desert regions. A detailed description of the habitat structure is given for two localities in the northern Cape Province and in northern Transvaal. Field observations of territorial and social behaviour suggest a strong pair-bonding, being maintained also outside the mating season. This long period of pair-bonding seems to be also important for the successful maintenance of *Heliobolus lugubris* in captivity, as the lizards proved to be unsociable in the terrarium regardless of sex.

Field data of diurnal and annual activity are given and discussed in relation to microclimatic preferences (temperature and moisture) evaluated in the laboratory. Adults and juveniles clearly differ in temperature preferences. Hatchlings are characterised by a jet black ground colour. Advantages and disadvantages of this body colouration are discussed in relation to their preferred temperature, habitat, and diurnal activity. Finally, the paper describes the foraging strategies and diet of *H. lugubris* in comparison with the related and sympatric lizard *Pedioplanis lineocellata*.

Key words: Sauria; Lacertidae; *Heliobolus lugubris*; distribution; habitat; behaviour; diurnal and annual rhythms; microclimatic preference (temperature and humidity); *Pedioplanis lineocellata*; foraging strategy; composition of diet.

Zusammenfassung

Nach Auswertung umfassender Sammlungsbestände verschiedener Museen und aktueller Literatur wird ein korrigiertes, zum Teil erweitertes Verbreitungsareal der lacertiden Eidechse *Heliobolus lugubris* gegeben. Es schließt Südafrika bis zum 11. Breitengrad ebenso ein wie die gesamte namibische Küstenregion bis Swakopmund einschließlich der Namib. Weitere Arealkorrekturen ergeben sich im südlichen Namibia und in Südafrika.

Hiernach besiedelt *H. lugubris* verschiedenste Vegetationszonen von Trockensavannen bis zu Wüstengebieten. Für zwei Fundpunkte in der nördlichen Kapprovinz sowie in Nordtransvaal wird die Habitatstruktur im einzelnen beschrieben. Freilandbeobachtungen zu Territorial- und Sozialverhalten lassen den Schluß zu, daß bei *H. lugubris* eine enge Paarbindung besteht, die über die Fortpflanzungszeit hinaus beibehalten wird. Diese langfristige Paarbindung ist offenbar auch entscheidend für eine erfolgreiche Terrarienhaltung dieser sonst als unverträglich geltenden Art.

Tages- und Jahresdynamik werden ausführlich besprochen und im Vergleich zu experimentell ermittelten Mikroklima-Ansprüchen (Temperatur und Feuchtigkeit) diskutiert. Es ließ sich ein deutlicher Präferenzunterschied in der Temperatur zwischen adulten und juvenilen Tieren feststellen. Vor- und Nachteile der von den Adulttieren völlig

verschiedenen schwarzen Körperfärbung der Jungtiere werden in Hinblick auf die Vorzugstemperatur, den Lebensraum und die Tagesdynamik diskutiert. Nahrungserwerb und Beutespektrum von *H. lugubris* werden im Vergleich mit der verwandten sympatrisch vorkommenden Art *Pedioplanis lineocellata* beschrieben.

Schlagwörter: Sauria: Lacertidae: *Heliobolus lugubris*; Verbreitung; Habitat; Verhalten; Tages- und Jahresdynamik; Mikroklima-Ansprüche; *Pedioplanis lineocellata*; Nahrungserwerb; Beutespektrum.

1 Einleitung

Die Gattung *Heliobolus* FITZINGER, 1843 umfaßt vier Arten, die isoliert voneinander in Afrika verbreitet sind (SCHTSCHERBAK 1974, BISCHOFF 1991). *Heliobolus lugubris* kommt als einzige Art dieser Gattung im südlichen Afrika vor. Zwei weitere Arten (*H. spekii* und *H. neumanni*) sind in Ostafrika und eine Art, *H. nitida*, ist in West- und Zentralafrika verbreitet.

Heliobolus lugubris zeichnet sich durch eine schlanke, oft abgeflachte Gestalt mit gut entwickelten Gliedmaßen, insbesondere der Hinterfüße, aus und stellt damit eine typische Wüstenrenner-Eidechse dar. Von anderen Wüstenrenner-Eidechsen des südlichen Afrika, speziell den hierarchisch nächstverwandten Gattungen *Ichnotropis* PETERS, 1854 und *Pedioplanis* FITZINGER, 1843 (vergl. dazu MAYER & BENYR 1994), ist *Heliobolus lugubris* durch sechs Längsreihen von Bauchschuppen im Vergleich zu zehn oder mehr bei *Pedioplanis* und durch eine gekrümmte Randlinie des Halsbandes im Vergleich zu einer geraden Randlinie bei *Pedioplanis* bzw. durch das völlige Fehlen eines Halsbandes bei *Ichnotropis*, zu unterscheiden. Zudem besitzt *Ichnotropis* gefurchte und gekielte Kopfschuppen (= rough-scaled-lizards), *Heliobolus* hingegen glatte oder nur leicht gerauhte Kopfschuppen.

Die Arten der Gattungen *Heliobolus* und *Pedioplanis* zählten früher zur Gattung *Eremias* WIEGMANN, 1834; SCHTSCHERBAK (1975) trennte sie unter den Namen *Lampreremias* BOULENGER, 1887 (für *Heliobolus*) und *Mesalina* GRAY, 1838 (für *Pedioplanis*) ab. Bereits vorher hatte jedoch BALLETO (1968) die äthiopischen



Abb. 1. *Heliobolus lugubris*, Männchen in Adultfärbung (Alldays, Nordtransvaal, RSA; Februar 1995). – Foto: A. SCHIERBAUM.

Heliobolus lugubris, adult male from Alldays, northern Transvaal (RSA), Feb. 1995. – photograph by A. SCHIERBAUM.

Mesalina-Arten von den paläarktischen als Gattung *Pedioplanis* abgetrennt und darauf hingewiesen, daß der Name *Heliobolus* Priorität gegenüber dem Namen *Lampreremias* besitzt (siehe dazu auch BÖHME 1981).

Bei adulten *H. lugubris* variiert die Oberseitenfärbung (Abb. 1) von graubraun bis rotbraun mit drei blassen weiß-gelben Längsstreifen. Der mittlere Streifen beginnt als Doppelstreifen hinter den Parietalia und verschmilzt zu einem Streifen, der bis zur Schwanzbasis verläuft. Zwischen diesen hellen Streifen finden sich unscharfe schwarze Querbalken. Im Kontrast zur Adultfärbung weisen die Jungtiere einen komplett tiefschwarzen Körper auf (Abb. 2) mit unterbrochenen, gelb-weißen lateralen und dorsalen Streifen, die meist nur als weitentfernt liegende Punkte in Erscheinung treten. Zusätzlich finden sich weiße Punkte und Streifen im Kopfbereich und auf den Füßen. Der Schwanz ist im deutlichen Unterschied zum Rumpf rotbraun bis gelb gefärbt.



Abb. 2. *Heliobolus lugubris*, ca. 2 Monate altes Jungtier (Laboraufnahme, eines aus Alldays, Nordtransvaal, RSA, stammenden Tieres; Feb. 1995).

Heliobolus lugubris, two months old juvenile from Alldays (northern Transvaal, RSA), Feb. 1995.

2 Material und Methoden

Die Freilanduntersuchungen wurden in Südafrika (Nordtransvaal und nördliche Kap-Provinz) und im südöstlichen Namibia vom 8.2.-22.3.1995 (Regenzeit) durchgeführt, sowie vom 7.10.-28.10.1995 (Ende der Trockenzeit) in Zimbabwe (Hwange National Park). *Heliobolus lugubris* konnte dabei an drei unterschiedlichen Standorten, (zwei davon werden in Kapitel 3.1. beschrieben) untersucht werden, wobei über einen Zeitraum von vier Tagen an einem Standort genauere Beobachtungen zu Aktivitätszeiten, Sozialverhalten und Territorialität durchgeführt wurden.

Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessungen erfolgten begleitend beim Fang oder der Beobachtung von *H. lugubris* während der gesamten Reise. Kontinuierliche Messungen der abiotischen Faktoren über einen längeren Zeitraum an einem Standort konnten nicht durchgeführt werden.

Die Präferenzversuche zu Temperatur-, Feuchtigkeits- und Helligkeitsansprüchen erfolgten umgehend nach Überführung der Tiere in die Laborhaltung, um eventuelle jahreszeitliche Änderungen des Präferenzverhaltens oder nachfolgende Beeinflussungen durch die Laborhaltung weitgehend auszuschließen (THIELE 1969, 1974,

NEUDECKER 1974), obwohl LUFTI (1936) und HERTER (1940) bei Reptilien durch die Gefangenschaft keinen Einfluß auf die Höhe der Vorzugstemperatur feststellen konnten. Für die Versuche standen insgesamt fünf Tiere zu Verfügung (4 Adulti und 1 Juvenes). Vier Tiere (3 Adulti und 1 Juvenes) stammen aus Alldays im Nordtransvaal und ein Tier aus Namibia, 80 km südwestlich Gobabis. In Anlehnung an vorliegende Literaturbefunde (HERTER 1940, THIELE 1964, NEUDECKER 1974) wurde bei der Auswertung von Präferenzversuchen auf eine Geschlechtertrennung verzichtet.

Da die Wasserbilanz im Tierkörper deutlich die Wahl von Vorzugstemperatur und Vorzugsfeuchtigkeit beeinflussen kann (GUNN 1934, SCHWERTFEGER 1977), wurden die Versuchstiere 2 h vor Versuchsbeginn in ein geschlossenes Terrarium mit nachweislich 90-100% relativer Luftfeuchtigkeit überführt.

Ausgehend von Befunden REMMERTS (1960) und THIELES (1964) wurden alle Versuche tagsüber zwischen 10-16 Uhr durchgeführt, um den Einfluß der Tageszeit so gering wie möglich zu halten. Dies erscheint insbesondere bei Wüsten- bzw. Halbwüsten- bewohnenden Tierarten von besonderer Bedeutung, da hier aufgrund der starken Schwankungsunterschiede bei Temperatur und Feuchtigkeit im Lebensraum durchaus die Möglichkeit tageszeitlicher Unterschiede in ihrer Temperatur- und Feuchtigkeitswahl besteht. Da es sich bei *H. lugubris* um eine rein tagaktive Art handelt (BRANCH 1988, JACOBSEN 1989) würde eine Versuchsanordnung im Dunkeln (vergl. SCHMIDT 1956) die natürliche Aktivität der Eidechsen deutlich reduzieren und damit beeinflussen. Dies wurde auch in Vorversuchen bestätigt. Deshalb fanden alle Versuche mit *H. lugubris* bei Beleuchtung durch zwei parallel zur Orgel ausgerichteten Neonröhren statt.

Für alle Präferenzversuche wurden ringförmige Apparate benutzt, wodurch den Versuchstieren das Aufsuchen des optimalen Bereichs ohne Umkehrzwang möglich war. Eventuelle Fehler durch ein thigmotaktisches Verhalten können ausgeschlossen werden (THIELE 1964).

Zur Ermittlung der Vorzugstemperatur kam eine ringförmige Temperaturorgel zum Einsatz, wie sie von KRÜGER (1952) beschrieben und in ähnlicher Weise von THIELE (1964) und LAUTERBACH (1964) zu Präferenzversuchen benutzt wurde. Die Orgel wird von einer Plexiglasscheibe abgedeckt, die 12 Öffnungen für die Thermometer besitzt. Diese werden von oben in die Orgel gesteckt, wobei ihr Quecksilberbereich auf der Aluminiumlaufschiene aufliegt. Die so gemessenen Temperaturen sind daher Mittelwerte aus Boden- und Lufttemperatur. Dies erscheint für die Untersuchung von Echsen aus trockenen, heißen Klimaten am geeignetsten zu sein, da in ihrem natürlichem Lebensraum die Temperaturdifferenzen zwischen dem Boden und der Luftschicht unmittelbar über der Oberfläche sehr erheblich sein können (vergl. dazu FRANZ 1932, GEIGER 1942). Durch die gleichmäßige Verteilung von 12 Thermometern entstand zwischen kaltem und warmem Pol ein zweiseitiges Temperaturgefälle, welches zwischen 15-45°C mit einer Konstanz von ± 1 °C eingestellt wurde.

Um im Experiment die Komponenten Temperatur und Feuchtigkeit getrennt zu ermitteln, ist es notwendig, bei Temperaturversuchen ein Feuchtigkeitsgefälle in der Temperaturorgel weitgehend auszuschalten. In sogenannten „trockenen“ Orgeln stellt sich gleichzeitig mit dem Temperaturgradient ein Feuchtigkeitsgefälle ein. Um dies zu verhindern, wurde eine sogenannte „feuchte“ Orgel verwendet, in welcher feuchtes Fließpapier die Laufschiene bedeckte und während des Versuches regelmäßig nachgefeuchtet wurde (THIELE 1964).

Aufgrund der Größe der Tiere konnten bei den Temperaturpräferenzversuchen pro Versuch nur ein Tier getestet werden. Nach 30 Minuten Eingewöhnungszeit wurden im Abstand von fünf Minuten zehn Ablesungen pro Tier vorgenommen. Als Meßpunkte fungierte die Körpermitte des jeweiligen getesteten Tieres. In Anlehnung an SAUER (1972) wird in der Versuchsauswertung der Temperaturpräferenz eine Unterteilung in Temperaturbereiche unternommen, um nicht die Zahl der Aufenthalte für jede Temperatur darstellen zu müssen.

Zur Ermittlung der Feuchtigkeitspräferenz wurde eine fünfstufige ringförmige Feuchtigkeitsorgel verwendet, wie sie von LAUTERBACH (1964) und THIELE (1964) nach dem Vorbild von BARLOW (1957) entwickelt wurde. In den acht Sektoren der Feuchtigkeitsorgel wurden zwei parallele fünfstufige Feuchtigkeitsgefälle von 20-100 % relative Luftfeuchtigkeit hergestellt. Die verschiedenen Feuchtigkeitsstufen werden durch die Verwendung folgender gesättigter Salzlösungen erreicht (Werte für die Feuchtigkeit bei 20°C nach WINSTON 1960):

KAc	: 20 %	r.L.F.
MgCl ₂ 6H ₂ O	: 33 %	r.L.F.
Ca(NO ₂) ₃ 4H ₂ O	: 55,5 %	r.L.F.
NaCl ₂	: 76 %	r.L.F.
H ₂ O	: 100 %	r.L.F.

Die Versuche zur Feuchtigkeitspräferenz wurden in einem Raum mit konstanten Temperaturbedingungen von 20 ± 0,5 °C durchgeführt. Die Luftfeuchtigkeit konnte während der Versuche in den einzelnen Sektoren mit Hilfe von Hygroskopstreifen der Firma MACHEREY-NAGEL, Düren abgelesen werden. Durch ihre Farbänderung ermöglichen die mit Kobaltsalz als Indikator versehenen Meßstreifen eine ausreichend genaue Messung der r.L.F.

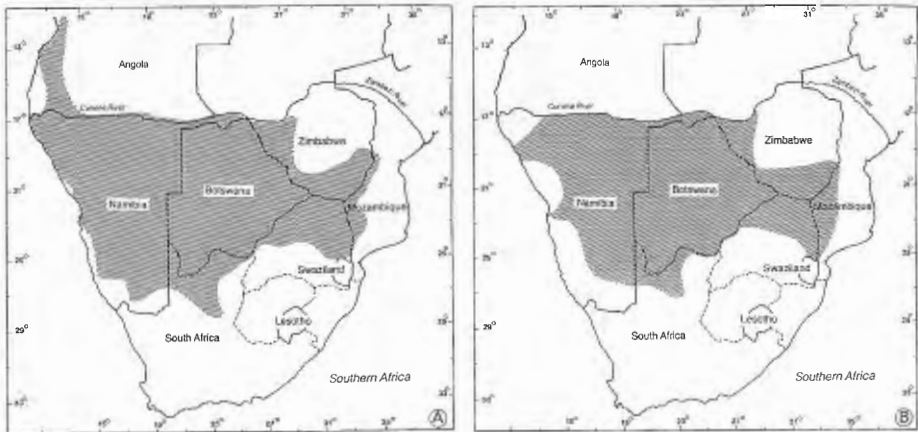


Abb. 3a & b. Vergleich der Verbreitung von *Heliobolus lugubris* im südlichen Afrika nach eigenen Auswertungen (A) sowie nach BRANCH (1988) (B).

Distribution area of *Heliobolus lugubris* in southern Africa according to my own data (A) and after BRANCH (1988) (B).

Während der Versuche konnte in den drei verwendeten Feuchtigkeitsorgeln keine Veränderung der Feuchtigkeit festgestellt werden; dies entspricht auch den Erfahrungen von THIELE (1964). Pro Tier erfolgten zehn Ablesungen im Abstand von 15 Minuten nach einer Eingewöhnungszeit von ebenfalls 15 Minuten. Meßpunkt war die Körpermitte der Versuchstiere.

3 Aktueller Kenntnisstand der Verbreitung im südlichen Afrika

Für *Heliobolus lugubris* liegt bereits eine zusammenfassende Verbreitungsdarstellung vor. So ist die Art nach BRANCH (1988) vom nördlichen Südafrika und dem

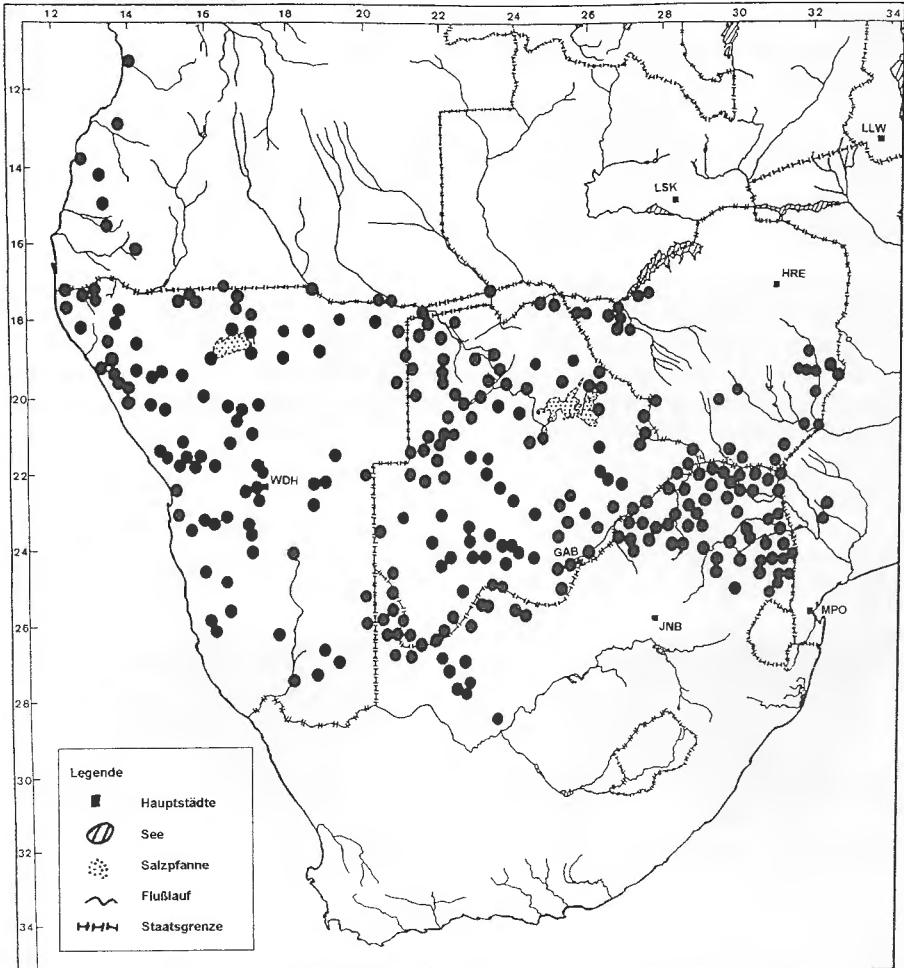


Abb. 4. Verbreitung von *Heliobolus lugubris* im südlichen Afrika als Punktkarte auf der Basis eigener Auswertungen.

Distribution of *Heliobolus lugubris* in southern Africa. Each plot represents one record according to my own studies.

Südosten Simbabwe über ganz Botswana sowie Zentral- und Nordnamibia bis Südafrika verbreitet (Abb. 3b).

Nach Sichtung der zum Teil umfangreichen Sammlungsbestände verschiedener Museen (insgesamt 704 Individuen aus: Transvaal Museum, Pretoria; Naturkundemuseum Wien; Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt; Museum für Naturkunde, Berlin; Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden; Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn) sowie nach Auswertung der Literatur (BOULENGER 1921, FITZSIMONS 1943, MERTENS 1971, PIENAAR et al. 1982, VISSER 1984, AUERBACH 1987), insbesondere der Dissertation von JACOBSEN (1989), muß das bei BRANCH (1988) dargestellte Verbreitungsgebiet in einigen Gebieten erweitert bzw. korrigiert werden.

So ist diese Art auch in Südafrika verbreitet, wobei sie ein schmales langgestrecktes Areal zwischen dem 14. und 11. Breitengrad besiedelt (Abb. 3a & 4), das sich schlauchförmig an der Küste entlang zieht (nach Funddaten coll. Transvaal Museum 1995). Dieses Verbreitungsbild wird durch alte Literaturangaben (BARBOZA DU BOGAGE 1895) bestätigt.

Weiterhin erreicht die Art in Namibia nicht nur – wie bisher bekannt – an zwei Stellen die Atlantikküste, sondern ist von der Grenze Angolas bis Swakopmund im gesamten Gebiet der Namib einschließlich der Küstenregion vertreten. Ausgenommen bleibt ein kleines Areal in Höhe des Brandberges. Auch im südlichen Namibia



Abb. 5. Offene Buschsavanne aus Akazienghölzern sowie dichten Gras- und Staudenfluren in unterschiedlicher Ausprägung. Habitat von *Heliobolus lugubris* in Nordtransvaal, Alldays, RSA, Feb. 1995.

Open savannah with small *Acacia* and dense grassland of different composition. Habitat of *Heliobolus lugubris* in northern Transvaal (Alldays, RSA), Feb. 1995.

dringt die Art weiter in Richtung Küste vor als bisher beschrieben. Ebenfalls ergeben sich am Südrand des Areals Änderungen im Vergleich zum bisher bekannten Verbreitungsbild (vergl. Abb. 3a, b). So dehnt sich die Verbreitung in Namibia keilförmig bis fast zum Oranjefluß aus, während sich in Südafrika die ebenfalls keilförmig verlaufende Arealgrenze breiter darstellt als bisher bekannt.

In Nordtransvaal beschreibt die Verbreitung einen etwas weiter nach Süden verlaufenden Bogen. In Zimbabwe zeigt die Verbreitung im Vergleich zu BRANCH (1988), dagegen einen stärker gebogenen Grenzverlauf (vergl. Abb. 3b & 4).

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß das bisher bekannte Verbreitungsareal von *H. lugubris* nach Auswertung aller vorliegenden Funddaten einer Korrektur bedarf, insbesondere hinsichtlich einer deutlich größeren Flächenausdehnung in Namibia und eines Nachweises in Angola bis zum 11. Breitengrad. Zu erwähnen ist weiterhin, daß die Funddaten – insbesondere in der Namib – auf unterschiedlichen Quellen (Transvaal Museum, gesammelt von HAACKE, ENDRÖDY, JACOBSEN und ERB; Naturkundemuseum Wien, gesammelt von BERGER; Museum Koenig Bonn und Senckenberg Museum Frankfurt sowie RICHTER pers. Mitt. 1995) basieren und als gesichert anzusehen sind. Die beschriebene Ausdehnung des Verbreitungsareals erweitert zudem das bisher bekannte Spektrum der von *H. lugubris* besiedelten Biototypen. Danach scheint die Art nicht nur ein typisches Faunenelement der Dornsavannen in der Kalahari zu sein, sondern besiedelt auch Wüsten und Halbwüstengebiete der Namib.

Heliobolus lugubris vermag demnach die verschiedensten Vegetationszonen von Trockensavannen bis zu Wüstengebieten zu nutzen, was auf eine sehr hohe ökologische Valenz der Art hindeutet. Die Verbreitungslücken im Osten Namibias sind sicherlich als Kartierungslücken aufzufassen, da die infrage kommenden Gebiete nach Aussagen von erfahrenen Feldherpetologen (HAACKE pers. Mitt. 1995) bisher weniger bereist und besammelt wurden.

4 Biologie und Ökologie

4.1 HABITATSTRUKTUR UND FREILANDBOBSACHTUNGEN ZU TERRITORIAL- UND SOZIALVERHALTEN

Heliobolus lugubris konnte während eines sechswöchigen Aufenthaltes im südlichen Afrika an zwei sehr unterschiedlichen Standorten im Sommer (Februar/März) beobachtet werden. Der erste Fundort befindet sich im nördlichen Kapland, im Bereich des Kalahari-Gemsbok Nationalparks. Der zweite Fundort liegt im Nordtransvaal; hier konnten insgesamt zehn adulte, ein subadultes und sechs juvenile Tiere auf dem Gelände bzw. im weiteren Umfeld der „Cosa Nostra Hunting Lodge“ in Alldays beobachtet werden.

Das Lodgengelände ist durch eine offene Buschsavanne charakterisiert, die sich zum größten Teil aus Akaziengehölzen sowie dichten Gras- und Staudenfluren in unterschiedlicher Ausprägung zusammensetzt, unterbrochen von offenen vegetationslosen Sandflächen (Abb. 5).

Die vorhandenen Sande lassen sich aufgrund ihrer Konsistenz und Farbe eindeutig den Lateritböden zuordnen. Sie sind durch hohen Eisenoxyd Gehalt kräftig rot gefärbt und bilden oftmals eine für Pflanzenwurzeln nur schwer zu durchdringende, verfestigte Bodenoberfläche aus. Diese ist an vielen Stellen von kleinen Hohlräumen und Spalten durchsetzt. Ein bevorzugter Aufenthaltsort eines Paares von *Heliobolus lugubris* befand sich im Bereich eines exponierten kleinen

Sandhügels am Rande eines unbefestigten Parkplatzes der Lodge. Er wurde nur am Spätnachmittag von einem ca. 2,5 m hohen Akazienbusch spärlich beschattet und war rundum von einer offenen Sandfläche und Sandwegen umgeben (Abb. 6). Das dort beobachtete Paar erwies sich als äußerst standorttreu und nutzte die Hohlräume und Spalten des Sandhügels als Unterschlupf bzw. grub selbst tiefere Löcher in den Sand, da hier der Sandboden eine deutlich lockere Konsistenz besaß.



Abb. 6. Habitat von *Heliobolus lugubris* in Nordtransvaal (Alldays, RSA, Feb. 1995). Reviermittelpunkt und Versteck eines Pärchens befanden sich im Bereich des Sandhügels (Bildmitte). Jungtiere wurden vor allem in der Umgebung dieses Hügels festgestellt (anthropogen überprägte Savanne im Bildhintergrund).

Habitat of *Heliobolus lugubris* in northern Transvaal (Alldays, RSA, Feb. 1995). The sandy hill (centre) represents the hiding-place and centre of the home range of one pair. Hatchlings could be observed in the neighbourhood of this hill (anthropogenically influenced savannah in the background).

Weitere Eidechsen wurden auf stärker bewachsenen Flächen mit einem höheren Deckungsgrad niederwüchsiger Vegetation beobachtet. Dennoch zeigten die Gras- und Staudenfluren auch hier einen lückigen Bewuchs mit offenen Stellen. Bei Störung flüchteten die Tiere in diese bultenartige Vegetation oder unter nächstgelegene Akazienbüsche.

Es war auffallend, daß mit Ausnahme des beobachteten Paares immer nur Einzeltiere beobachtet werden konnten und ein mehr oder weniger großer Abstand bis zum nächsten Tier vorhanden war. Dies gilt ebenso für Adulte wie Subadulte oder Jungtiere und konnte auch von anderer Seite bestätigt werden (RICHTER pers. Mit. 1996). Schon MAYER & RICHTER (1990) wiesen auf eine extreme Unverträglichkeit der Art bei der Terrarienhaltung hin. Die Haltung eines Paares von *H. lugubris* war bisher nicht möglich.

Meine Beobachtungen im Freiland zeigten nun, daß ein Pärchen von *H. lugubris* gemeinsam einen kleinen Sandhügel als Unterschlupf nutzte und diesen

auch zusammen gegenüber Artgenossen verteidigte. Sobald sich Adulttiere der gleichen Art dem Sandhügel bis auf ca. 3-4 m näherten, wurden diese gemeinsam vom Pärchen oder nur von einem Partner aggressiv vertrieben. Der Revierbesitzer lief dabei zielstrebig und sehr schnell auf den Eindringling zu und stellte sich direkt vor diesen in seitlich zugewandter Position, mit einem gewölbten Rücken (Buckelhaltung) auf. Meistens floh der Eindringling daraufhin sofort, manchmal reagierte er aber seinerseits mit der gleichen Imponierhaltung, worauf sich dann Revierbesitzer und Eindringling gegenseitig jagten. Der Revierbesitzer blieb dabei in den beobachteten Fällen ($n = 6$) immer Sieger. Diese aggressive „Scheinposition“ bei intraspezifischem Kontakt ähnelt der von MERTENS (1946) als „Katzenbuckel“ bezeichneten Verstärkung der oft üblichen Imponierhaltung, die aus einem Senken des Kopfes besteht, bis die Schnauzenspitze den Boden berührt. Sie ist bei einigen Lacertiden und Scinciden nachgewiesen. Der Katzenbuckel ist aber vor allem eine typische Körperhaltung bei vielen Geckoarten. NOBLE & BRADLEY (1933) konnten diese Haltung auch beim nordamerikanischen Zaunleguan *Sceloporus undulatus*, feststellen.

Das beobachtete Pärchen benutzte dieselben Höhleneingänge und zeigte untereinander keinerlei Aggression. Erstaunlicherweise wurden auch zwei Jungtiere im Bereich des Sandhügels für kurze Zeit akzeptiert; sie konnten den Hügel frühmorgens ungehindert als Sonnenplatz nutzen. Zeitweise verließ ein Partner, selten beide, das Revier und unternahm längere Exkursionen in die nähere Umgebung.

Dieses im Freiland nun während des Beobachtungszeitraumes nachweislich ohne Aggressionen zusammenlebende Pärchen von *H. lugubris* konnte nach seinem Fang in einem Terrarium mit den Maßen 120×45×35 cm problemlos gemeinsam gehalten werden. Die Tiere zeigten auch im Terrarium keinerlei Aggressionen untereinander, sondern lagen im Gegenteil immer zusammen, ruhten unter denselben Steinen und waren auch fast immer gemeinsam aktiv. Die von MAYER & RICHTER (1990) beschriebene Unverträglichkeit der Art, die es bisher nicht ermöglichte, ein Pärchen gemeinsam zu halten, beruht vermutlich auf der Tatsache, daß bisher stets versucht wurde, wie allgemein üblich, zwei sich zuvor fremde Tiere gemeinsam zu halten.

Demnach ist eine paarweise Haltung der Art im Terrarium doch möglich, wenn man ein nachweislich im Freiland zusammenlebendes Pärchen fängt. Anscheinend besteht bei dieser Art eine enge Paarbindung, die vermutlich weit über die Fortpflanzungszeit hinaus beibehalten wird. Verstärkt wird diese Bindung noch durch ein ausgeprägtes Territorialverhalten des Paares und gemeinsamer Verteidigung eines relativ großen Revieres (ca. 8-10 m²). Dies würde erklären, warum man aus zwei einander fremden Tieren auf der Größe zum Beispiel eines 1 m langen Terrariums keine verträglichen Pärchen zusammenstellen konnte.

Ein ähnlicher Fall findet sich bei der Tannenzapfenechse Australiens (*Trachydosaurus rugosus*). Hier ist die Berücksichtigung der sehr engen Paarbindung wesentlich für die Haltung und Nachzucht (BULL & SATRAWAHA 1981). Allerdings handelt es sich um eine vivipare Art, woraus intensivere Beziehungen zwischen Eltern und Nachzucht resultieren, weshalb dieses Beispiel nur bedingt vergleichbar ist.

Eine Paarbindung, die über die Fortpflanzungszeit hinaus beibehalten wird, ist für Lacertiden im allgemeinen unüblich. Von *Lacerta agilis* und *L. viridis* sind kurzzeitige Paarbildungen bekannt. Nach KITZLER (1940), PETERS (1970) sowie NETTMANN & RYKENA (1984) kommt es bei *L. viridis* bei geringer Siedlungsdichte

in Arealrandsituationen zu mittelfristigen Paarbildungen, wobei sich vor Beginn des eigentlichen Paarungsverhaltens die Territorien von Männchen und Weibchen überlagern und gemeinsame Schlupfwinkel und Sonnenplätze genutzt werden. Bei *L. agilis* finden sich Paarbildungen während der Paarungszeit ebenfalls nur auf dünnbesiedelten Flächen am Arealrand (BISCHOFF 1984).

Die beobachtete gemeinsame Verteidigung eines Revieres sowie die vermutlich monatelang andauernde Paarbindung bei einer ansonsten als unverträglich geltenden Art wie *Heliobolus lugubris* deutet auf ein außergewöhnliches Sozial- und Territorialverhalten für eine Eidechse hin. Bemerkenswert ist dabei, daß unser Beobachtungsort sich nicht an der Arealgrenze der Verbreitung befindet und auch keinen Extremstandort darstellt.

Im Kalahari-Gemsbok Nationalpark, dem ersten oben genannten Beobachtungsort, lag der Fundpunkt von *H. lugubris* im Bereich der offenen Dornsavanne (Abb. 7). Er wies nahezu keine Bodenbedeckung durch Gräser, Kräuter oder Stauden auf, zweifellos eine Folge fehlenden Pflanzenwuchses aufgrund der extremen Trockenzeit. Der Fundort stellte sich als eine große offene Sandfläche dar, auf der zum Beobachtungszeitraum nur blattlose Akazienbüsche und Bäume (*Acacia giraffae*, *A. haematoxylon*), Witgat- und Vaalbäume (*Boscia albitrunca*; *Terminalia sericea*) sowie horstbildende, größtenteils vertrocknete Gräser (*Eragrostis*-Arten) zu finden waren. Der Sandboden im Bereich des Fundortes zeigte eine weißgelbe Farbe. Er wies dementsprechend einen hohen Kalkanteil und kein Eisenoxyd auf.



Abb. 7. Offene Dornsavanne im Kalahari Gemsbok N.P., RSA, März 1995. Habitat von *H. lugubris*.

Arid savannah in Kalahari Gemsbok N.P., RSA, March 1995. Habitat of *H. lugubris*.

Ergänzend zu der eigenen Habitatbeschreibung sei zum Vorkommen von *Heliobolus lugubris* in der Namibwüste angemerkt, daß die Art hier vorzugsweise die Randbereiche ausgetrockneter Flußbette (sogenannte Wadis und Rivièrè) besiedelt und hier auf steinigen, nahezu vegetationslosen Flächen vorkommt (RICHTER und HAACKE pers. Mitt. 1994, 1995).

4.2 TAGESDYNAMIK UND MIKROKLIMATISCHE ANSPRÜCHE

Über die diurnale Rhythmik von *Heliobolus lugubris* bestehen in der Literatur unterschiedliche, teilweise widersprüchliche Angaben. *H. lugubris* ist nach BRANCH (1988) eine tagaktive terrestrisch lebende Art, die zu den heißesten Tageszeiten aktiv ist. Alle im Rahmen unserer Studienreisen in den Monaten Februar und März (Sommer) festgestellten *H. lugubris* wurden dagegen tagsüber nur in den Vormittagsstunden zwischen 8.00-12.00 Uhr (maximal 12.45 Uhr) beobachtet. Zu späteren Tageszeiten und vor allem in den heißen Mittagsstunden konnten keine Individuen von *H. lugubris* beobachtet werden. Dies deckt sich gut mit den Ergebnissen von NAGY et al. (1984), die ein vormittägliches eingipfliges Aktivitätsmuster zwischen 8.00-10.45 Uhr anführen. Ergänzend geben NAGY et al. (1984) für *H. lugubris* eine auf lediglich 2,75 Stunden begrenzte Tagesaktivitätsdauer an. Die Untersuchung von NAGY et al. (1984) wurde zu Beginn des Sommers (Ende November) durchgeführt.

HUEY & PIANKA (1977b) geben in einem Diagramm die Tagesaktivität über das Jahr verteilt an. Sie stellen im Sommer eine zweigipflige Aktivität dar mit einer morgendlichen Aktivitätszeit von ca. 8.00-10.00 Uhr und eine sehr kurze Aktivität um ca. 14.00 Uhr. Im Frühling und Herbst wird eine mittägliche Aktivität von ca. 10.00-14.00 Uhr angegeben. Textlich wird von HUEY & PIANKA (1977b) allerdings das Aktivitätsmuster von *H. lugubris* im Sommer als vermutlich nicht bimodal verteilt beschrieben. Diese Diskrepanz läßt sich leider nicht erklären, da weitergehende Erläuterungen fehlen.

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 (1977b) für 11 weitere Echtenarten der Kalahari beschrieben und wäre eigentlich auch für *H. lugubris* zu erwarten. Bei diesen elf Arten liegt der zweite Aktivitätsgipfel aber durchgängig während des Nachmittags ab ca. 16.00 Uhr.

Die vormittägliche Aktivitätsphase und damit das Meiden der heißesten Tageszeit deckt sich gut mit experimentell ermittelten Mikroklima-Ansprüchen. Im Rahmen abiotischer Präferenzversuche konnte eine mittlere Vorzugstemperatur von $33,21 \pm 1,84$ °C ($n = 120$) für die Adulttiere und von $29,28 \pm 1,55$ °C ($n = 30$) für ein Jungtier ermittelt werden (Abb. 8). Da der Stichprobenumfang mit $N = 4$ (Adulti) und $N = 1$ (Juvenes) leider sehr klein war, sind die Ergebnisse mit Vorbehalt zu bewerten. Sie besitzen aber zumindest einen orientierenden Charakter, da nach HERTER (1940) thermotaktische Abweichungen eines Einzeltieres von der artspezifischen Vorzugstemperatur bei Reptilien äußerst selten sind. HERTER (1940) wies allerdings auch darauf hin, daß es Unterschiede in der Vorzugstemperatur zwischen geographisch weit voneinander entfernten Populationen geben kann.

Im Vergleich zu Vorzugstemperaturmessungen von HERTER (1940) bei verschiedenen Lacertidenarten scheint die mittlere Vorzugstemperatur von $33,21$ °C bei *Heliobolus lugubris* für eine in Afrika lebende tagaktive Savannenart relativ niedrig zu sein. HERTER (1940) ermittelte zum Beispiel für den in Nordafrika verbreiteten *Acanthodactylus boskianus* eine mittlere Vorzugstemperatur von $39,47 \pm 0,33$ °C ($N = 3$; $n = 150$). Da HERTER in seinen Versuchen eine andere Temperaturorgel verwendete, sind die ermittelten Werte aber nicht direkt vergleichbar.

Die relativ niedrige Vorzugstemperatur entspricht einerseits dem Verhalten von *H. lugubris*, die heißeste Tageszeit stets zu meiden. Andererseits machten LUFTI

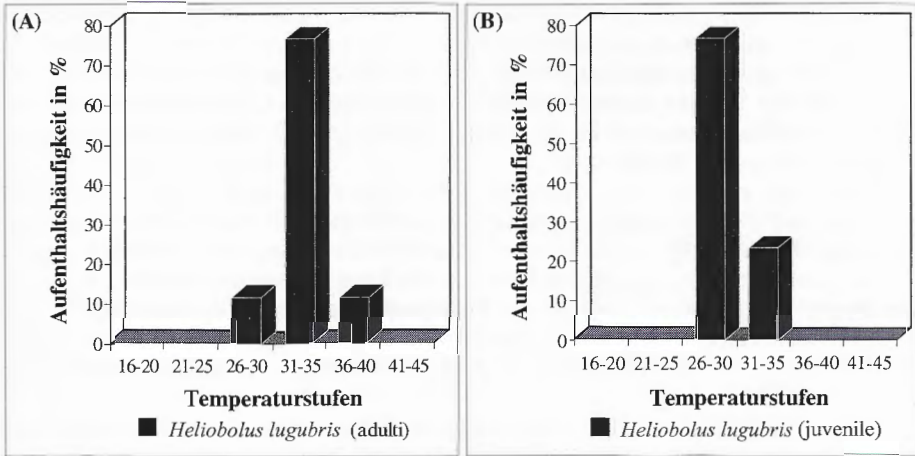


Abb. 8. Temperaturpräferenz von *Heliobolus lugubris*, dargestellt als Aufenthaltshäufigkeit in verschiedenen Temperaturstufen (°C) und differenziert nach adulten (A) und juvenilen Tieren (B) (nähere Erläuterungen im Text).

Temperature preference of *Heliobolus lugubris*, described as frequency of voluntary presence within a temperature gradient (°C). A = Adults (A); B = juveniles.

(1936) und HERTER (1940) die Erfahrung, daß bei Verwendung einer „feuchten“ Orgel (vergl. Kap. 2) die Vitalität von Reptilien, welche im allgemeinen trockenere Biotope bevorzugen, vermindert wird und dies ihre Vorzugstemperatur senken kann.

In den Präferenzversuchen konnte für die fünf untersuchten *H. lugubris* ein Temperaturunterschied in der Vorzugstemperatur zwischen adulten und juvenilen Tieren festgestellt werden. Das Jungtier zeigte mit 29,28 °C eine um fast 4 °C niedrigere Vorzugstemperatur als die Adulttiere. Eine Erklärung dafür könnte sich aus der schwarzen Körperfärbung der Jungtiere ergeben. Schwarze Flächen erwärmen sich stärker und schneller als weiße bzw. hellere Flächen, da sie die Strahlung absorbieren (MEINERTZHAGEN 1954). Dies könnte dazu führen, daß Jungtiere Bereiche mit niedrigerer Temperatur aufsuchen, um so möglicherweise einer zu starken Erhitzung besser entgegenwirken zu können.

Vergleicht man diesen Befund einer verringerten Vorzugstemperatur mit anderen Lacertidenarten, so zeigt sich, daß Jungtiere einiger mitteleuropäischer oder mediteraner Eidechsen (z.B. *Lacerta agilis*, *L. viridis*, *Zootoca vivipara*, *Podarcis sicula*) durchschnittlich zwei bis vier Wochen länger im Jahr aktiv sind als Adulttiere. Sie vermögen anscheinend niedrigere Temperaturen zu tolerieren (CLERX & BROERS 1983, GRILLITSCH et al. 1983, NETTMANN & RYKENA 1984, HENLE 1988, KOLLAR 1990, TIEDEMANN 1990). Dies legt die Vermutung nahe, daß auch Jungtiere anderer Eidechsenarten niedrigere Vorzugstemperaturen aufweisen. Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen kleineren Tieren, also in diesem Fall den Jungtieren, eine schnellere Erwärmung ermöglicht, d.h. Nutzung von weniger Sonne, wodurch eine längere Aktivität im Herbst möglich ist. Somit muß die Ursache nicht zwingend in einer niedrigeren Vorzugstemperatur liegen.

Es stellt sich aber die Frage, ob juvenile *Heliobolus lugubris* durch die schwarze Körperfärbung in heißen Savannengebieten auch Nachteile erleiden. In vielen Wüsten- und heißen Savannenregionen kommen schwarzgefärbte Tiere sehr häufig vor, bei Vertebraten ebenso wie bei Invertebraten (BUXTON 1923, HAMILTON 1973, CLOUDSLEY-THOMPSON 1979). Starke Erhitzung stellt aber gerade in solchen Gebieten ein großes Problem dar.

Andererseits ergeben sich durch die Schwarzfärbung auch Vorteile. So kann morgens und in den späten Nachmittagsstunden durch bessere Absorption eine schnellere Erwärmung erreicht werden, sozusagen die „Betriebstemperatur“ schneller eingestellt werden. Hierdurch kann, speziell bei den poikilothermen Insekten und Reptilien die tägliche Zeit für die Futtersuche maximiert werden. Gleichzeitig wird die Zeitperiode minimiert, in der die Tiere morgens durch noch zu geringe Betriebstemperatur einem starken Feinddruck ausgesetzt sind (HAMILTON 1973, LOVEGROVE 1993).

Zu bestimmten Aktivitätszeiten kann eine Schwarzfärbung somit positiv wirken; negative Folgen können zusätzlich durch thermoregulatorische Verhaltensweisen aufgefangen werden. Dazu gehört sicherlich die Vermeidung der mittäglichen Hitzeperiode durch Eingraben oder Schattennutzung. Juvenile *Heliobolus lugubris* besitzen eine vormittägliche Aktivitätszeit und graben sich rechtzeitig vor der heißesten Periode des Tages ein (SCHMIDT 1997a). Sie nutzen die Vorteile der Schwarzfärbung und weichen den Nachteilen aus.

Die vermutlich primäre Funktion für die schwarze Körperfärbung liegt letztendlich aber weder in einem möglichem Schutz vor UV-Strahlung (PORTER 1967, PORTER & NORRIS 1969) noch in der Thermoregulation. Ihr kommt vielmehr eine aposematische Funktion zu (HUEY & PIANKA 1977a, SCHMIDT 1997a). Durch gezielte Verhaltensweisen und mögliche physiologische Anpassungen werden aber die positiven Auswirkungen der Schwarzfärbungen, thermoregulatorisch und im Sinne eines Schutzes vor UV-Strahlung, zusätzlich genutzt (SCHMIDT 1997a).

Auch die ermittelte mittlere Vorzugsfeuchtigkeit (Abb. 9) juveniler *H. lugubris*, wonach das Jungtier als mesostenohygr (THIELE 1964) einzustufen ist, entspricht

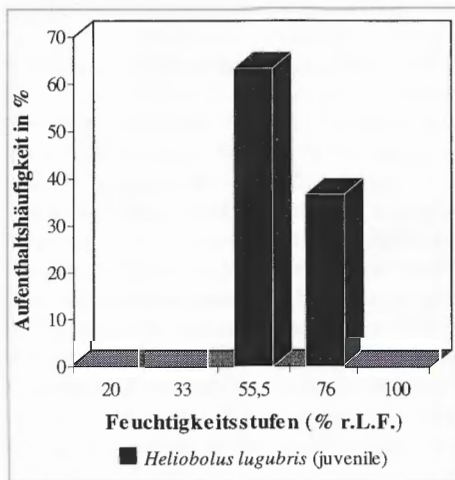


Abb. 9. Feuchtigkeitspräferenz von *Heliobolus lugubris*, dargestellt als Aufenthaltshäufigkeit in verschiedenen Feuchtigkeitsstufen.

Humidity preferences of *Heliobolus lugubris*, described as frequency of voluntary presence within a humidity gradient.

dem Gesamtverhalten. Es bevorzugt den mittleren Feuchtigkeitsbereich (Feuchtigkeitsindex: 3,37; dies entspricht ca. 60 % relative Luftfeuchtigkeit) mit einer Aufenthaltshäufigkeit von 63,33 % im mittleren Intensitätsbereich (55,5 % r. L.F.).

4.3 JAHRESDYNAMIK

Um einen Überblick über die Jahresdynamik von *H. lugubris* zu erhalten, wurden die Funddaten des gesamten untersuchten Museumsmaterials (n = 704) sowie die eigenen Freilanddaten ausgewertet und zusammengestellt (Abb. 10). Dabei ist zu berücksichtigen, daß das ausgewertete Sammlungsmaterial verschiedener Museen sehr heterogen hinsichtlich der Sammlungsschwerpunkte, Fundumstände, -zeiträume und -örtlichkeiten sowie hinsichtlich geographischer Regionen zusammengesetzt ist. Aufgrund dessen handelt es sich bei Abbildung 10 nur um eine Übersichtsdarstellung ohne Berücksichtigung vergleichend statistischer Verteilungssicherheit des Tiermaterials. Dennoch vermittelt die Zusammenstellung aufgrund der Fülle des Datenmaterials einen Überblick zur Jahresdynamik von *H. lugubris*. Die Schlußfolgerungen zur Jahresaktivität sind jedoch mit gewissem Vorbehalt zu sehen im Vergleich zu der lokal begrenzten, aber spezifischen Studie von HUEY &

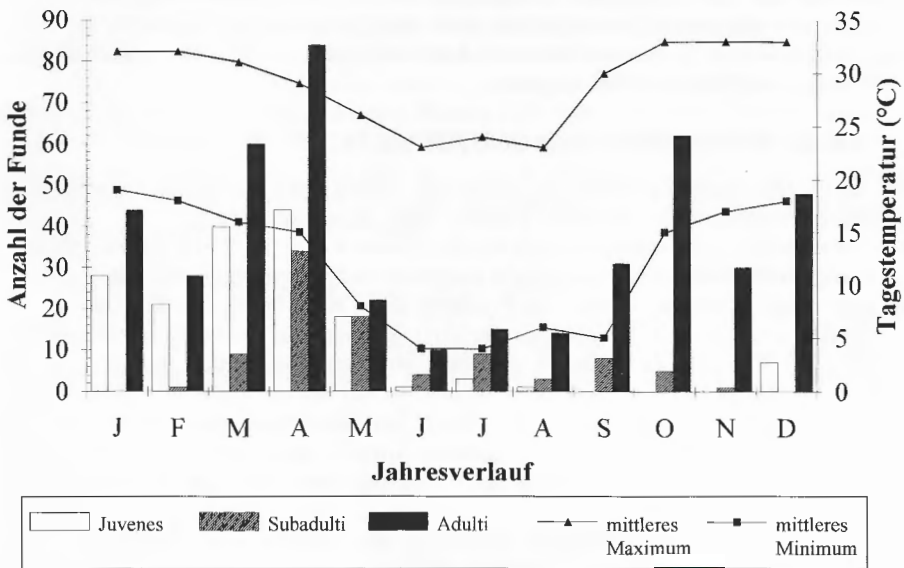


Abb. 10. Jahresdynamik von *H. lugubris* im südlichen Afrika, zusammengestellt nach Funddaten aus Sammlungsbeständen verschiedener Museen sowie eigenen Freilandbefunden (n = 704). Die Jahresdynamik korreliert mit der Temperaturkurve im Jahresverlauf, dargestellt aus Mittelwerten der Tagestemperaturen im Minimum bzw. Maximum (nach GRÜNEWALD et al. (1983).

Annual rhythms of *H. lugubris* in southern Africa, based on data from different museum collections and own field-studies (n = 704). The annual rhythm is correlated with seasonal temperatures (means of maximum and minimum temperatures, from GRÜNEWALD et al. 1983).

PIANKA (1977a, b). Deren Untersuchung ergab für juvenile *Heliobolus lugubris* eine saisonal eingeschränkte Aktivität im Zeitraum Januar bis Mai. Die Zusammenstellung aller verfügbaren Funddaten (Abb. 10) läßt demgegenüber die Schlußfolgerung zu, daß juvenile *H. lugubris* von Dezember bis Mai aktiv sind. In Ausnahmefällen erstreckt sich die Aktivität sogar bis in den Monat August (Einzelmeldung bzw. drei Angaben aus den Monaten Juni bis August). Subadulte Tiere sind von März bis Oktober nachgewiesen, wobei die meisten Daten aus den Monaten April und Mai vorliegen. Somit scheinen juvenile *H. lugubris* in ihrer Aktivität nicht in dem Maße saisonal eingeschränkt zu sein, wie dies HUEY & PIANKA (1977a) vermuten.

Die Einzeldaten für die subadulten Tiere weisen auf eine Fortsetzung der Aktivitätszeiten juveniler Tiere hin. Die Jungtiere färben sich in einer schrittweisen und über zehn bis elf Monate verlaufenden Metamorphose bis zum Adulttier um (SCHMIDT 1997b). Das subadulte Stadium wird dabei nach ca. vier bis fünf Monaten erreicht.

Die Auswertung der Funddaten läßt weiterhin auf eine ganzjährige Aktivität der Adulti schließen. Dabei besteht vermutlich eine temperaturbedingte, eingeschränkte Aktivität in den südafrikanischen Wintermonaten Juni bis August, da in diesen Monaten deutlich die wenigsten Nachweise vorliegen (Abb. 10). Die Funddatenverteilung der Altersklassen in den einzelnen Monaten zeigt eine Übereinstimmung mit der jährlichen Temperaturkurve. Somit ist vermutlich bei *H. lugubris* (juvenil-adult) grundsätzlich von einer ganzjährigen Aktivität auszugehen, unterbrochen von einer kurzen Aktivitätspause oder einer Aktivitätseinschränkung im Winter (Juni-August).

4.4 NAHRUNGSERWERB UND BEUTESPEKTRUM

Bei der Futtersuche können für carnivore Arten zwei deutlich verschiedene Strategien unterschieden werden (PIANKA 1966, SCHOENER 1969):

- 1) „sit-and-wait“-Strategie, bei welcher der Prädator abwartend auf zufällig vorbeikommende Beute lauert und dann überraschend aus dem Hinterhalt zustößt.
- 2) aktive Jagdstrategie, wobei der Prädator aktiv nach Beutetieren sucht.

Adulte und juvenile *Heliobolus lugubris* können als aktive Jäger bezeichnet werden: 50-70% der Zeit, die *H. lugubris* im Freien außerhalb der Wohnhöhle verbringt, werden bewegungsaktiv verbracht, wobei bis zu 0,31 km in einer Stunde zurückgelegt werden (HUEY et al. 1984). Im Vergleich dazu zeigt sich die sympatrisch vorkommende Art *Pedioplanis lineocellata* nur in 10-15% der im Freien verbrachten Zeit bewegungsaktiv und legt nur 0,07 km in einer Stunde zurück (HUEY et al. 1984).

Die aktive Jagd scheint Vorteile gegenüber der „sit-and-wait“-Jagd zu bringen, da *H. lugubris* bei aktiver Jagd einen täglichen relativen Profit von 46% im Vergleich zu *P. lineocellata* (36%) macht (NAGY et al. 1984). Sie besitzt aber auch Nachteile, da aktive Jäger verstärkt möglichen Prädatoren ausgesetzt sind. Deshalb erhöht sich das Prädatorenrisiko deutlich gegenüber „sit-and-wait“-Jägern. *H. lugubris* versucht dieses Risiko durch periodische Veränderung der Laufgeschwindigkeit und zwischenzeitliche Nutzung von Deckungsmöglichkeiten zu minimieren.

Untersuchungen von HUEY et al. (1984) zeigten, daß aktive Jäger eine zwar hohe Ausdauer, aber eine geringere oder langsamere Sprintfähigkeit im Vergleich zu „sit-and-wait“-Jägern besitzen. Diese zeigen eine geringe Ausdauer, aber eine

hohe Sprintfähigkeit. Die geringe Sprintfähigkeit erhöht zusätzlich das Prädatorenrisiko bei aktiven Jägern. Da *H. lugubris* aber durchschnittlich nur 2,75 Stunden am Tag aktiv ist, reduziert sich das erhöhte Prädatorenrisiko auf eine weitaus geringere Zeitspanne als bei *P. lineocellata*, welche täglich 10,25 Stunden aktiv ist.

Nach HUEY & PIANKA (1981) bevorzugen aktive Jäger mehr „seßhafte“ und ungleichmäßig verteilte, nur in Gruppen vorkommende oder unzugängliche Beute (z.B. inaktive Skorpione). Mageninhaltsanalyse von *H. lugubris* bestätigen dies (NAGY et al. 1984). Es wurden zu 79% Termiten gefunden, weiterhin in relativ gleichen Anteilen Schmetterlingsraupen, Wanzen, Ameisen, Skorpione und Heuschrecken.

Termiten treten konzentriert im Sozialverband auf und sind eine bevorzugte Beute von aktiven Jägern. Sie besitzen einen hohen Wasseranteil und sind deshalb auch für die Wasserbilanz der Eidechsen sehr wichtig. Vermutlich wird von *H. lugubris* der gesamte Wasserbedarf über die Nahrung gedeckt und anscheinend kein Regenwasser aufgenommen (NAGY et al. 1984).

Eigene Beobachtungen in Südafrika im Februar/März 1995 und in Zimbabwe, Oktober 1995, bestätigen die überwiegende Nahrungspräferenz für Termiten. Im Terrarium gehaltene *H. lugubris* lassen sich aber problemlos auf „Ersatznahrung“ in Form von *Drosophila*, kleinen Grillen, Schmetterlingsraupen und kleinen Heuschrecken sowie Blattläusen umstellen. Sie zeigen aber einen deutlich gesteigerten Wasserbedarf und können öfter beim Trinken beobachtet werden. Die von MAYER & RICHTER (1990) beschriebenen Beobachtungen, wonach die Tiere stundenlang im Wasser liegen, kann aber nicht bestätigt werden. Vielleicht hängt dies mit zu hohen Temperaturen zusammen, denen die Tiere ausgesetzt waren und die sie nach den ermittelten, für afrikanische Savannenbewohner relativ niedrigen Vorzugstemperaturen (s.o.) nicht unbedingt tolerieren konnten.

Danksagung

Den Herren W. HAACKE, Transvaal Museum, Pretoria, Dr. F. TIEDEMANN & Dr. W. MAYER, Naturhistorisches Museum, Wien, Dr. K. KLEMMER, Senckenberg-Museum, Frankfurt, Dr. R. GÜNTHER, Museum für Naturkunde, Berlin, F.J. OBST, Staatl. Museum für Tierkunde, Dresden, danke ich für die Möglichkeit der Einsichtnahme des in den jeweiligen Museen hinterlegten Materials. Herrn K. RICHTER, Leipzig danke ich für das Überlassen von Untersuchungsmaterial. Dr. M. GRUSCHWITZ, Königswinter, danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und Prof. Dr. W. BÖHME, Bonn, für seine Unterstützung.

Schriften

- AUERBACH, R.D. (1987): The Amphibians and Reptiles of Botswana. – Gaborone (Mokwepa Consultants), 295 S.
- BALLETTO, E. (1968): Contributo alla biogeografia della Somalia. – Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova **26**(248): 191-280.
- BARBOZA DU BOGAGE J.V. (1895): Herpétologie d'Angola et du Congo. – Lisbonne (Imperimerie Nationale), 197 S.
- BARLOW, C.A. (1957): A factorial analysis of distribution in three species of diplopods. – T. Entom. **100**: 349-426.
- BISCHOFF, W. (1991): Übersicht der Arten und Unterarten der Fam. Lacertidae. 2. Die Gattungen *Eremias*, *Gallotia*, *Gastropholis*, *Heliobolus*, *Holaspis* und *Ichnotropis*. – Die Eidechse, Bonn, Bremen **2**: 14-21.

- (1984): *Lacerta agilis* L. 1758 – Zauneidechse. – S. 23-68 in BÖHME, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 2/1 Echsen II (*Lacerta*). – Wiesbaden (Aula-Verlag).
- BÖHME, W. (1981): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 1 Echsen (*Sauria*) I. – Wiesbaden (Aula-Verlag), 520 S.
- BOULENGER, G.A. (1921): Monograph of the Lacertidae, Volume II. – London (Brit. Mus. Nat. Hist. Publ.), 451 S.
- BRANCH, B. (1988): Field Guide to the Snakes and other Reptiles of Southern Africa. – London (New Holland Ltd.), 328 S.
- BULL, C.M. & R. SATRAWAHA (1981): Dispersal and social organisation in *Trachydosaurus rugosus*. – S. 24 in BANKS, C.B. & A.A. MARTIN: Proceedings of the Melbourne Herpetological Symposium. – Melbourne (Zoological Board Victoria).
- BUXTON, P.A. (1923): Animals Life in Deserts. – London (Arnold), 176 S.
- CLERX, P.M.J. & J.L.V. BROERS (1983): Oecologisch onderzoek aan *Lacerta vivipara*, de levendbarende hagedis, in het Oostenrijks hooggebergte. – *Lacerta*, s'Gravenhage, **41**(5): 78-84.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. (1979): Adaptive functions of the colours of desert animals. – *J. Arid Environ.*, London **2**: 95-104.
- FITZSIMONS, V.F. (1943): The Lizards of South Africa. – Johannesburg, (Voortrekkerpes, Beperk) 528 S.
- FRANZ, H. (1932): Über die Bedeutung des Mikroklimas für die Faunenzusammensetzung auf kleinem Raum. – *Z. Morph. Ökol. Tiere*, Berlin **22**: 587-626.
- GEIGER, R. (1942): Das Klima der bodennahen Luftschicht. – *Die Wissenschaft*, Braunschweig **78**: 1-436.
- GRILLITSCH, B., H. GRILLITSCH, M. HÄUPL & F. TIEDEMANN (1983): Lurche und Kriechtiere Niederösterreichs. – Wien (Facultas-Verlag) 176 S.
- GRÜNEWALD, G., E. HÖLLER & D. STRENZ (1983): Länder und Klima Afrika. – Wiesbaden (Brockhaus) 154 S.
- GUNN, D.L. (1934): The temperature and humidity relations of the cockroach (*Blatta orientalis*). II. Temperature preference. – *Z. vergl. Physiol.*, Berlin **20**: 617-625.
- HAMILTON, W.J. (1973): Life's Color Code. – USA (McGraw-Hill Book Company), 237 S.
- HERTER, K. (1940): Über Vorzugstemperaturen von Reptilien. – *Z. vergl. Physiol.*, Berlin **28**(2): 105-141.
- HENLE, K. (1988): Dynamics and ecology of three Yugoslavian populations of the Italian wall lizards (*Podarcis sicula campestris* DE BETTA). – *Zool. Anz.*, Jena, **220**(1/2): 33-48.
- 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.
- HUEY, R.B. & E.R. PIANKA (1977a): Natural selection for juvenile lizards mimicking noxious beetles. – *Science*, Washington **195**: 201-202.
- (1977b): Seasonal variation in thermoregulatory behavior 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.
- JACOBSEN, N.H.G. (1989): A Herpetological Survey of the Transvaal 1. – Dissertation, Uni. Pretoria.
- KITZLER, G. (1949): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. – *Z. Tierpsychol.*, Hamburg, **4**: 353-402.

- KOLLAR, R. (1990): Zauneidechse. – S. 135-140 in TIEDEMANN, F., A. CABELA, H. GRILLITSCH & R. KOLLAR: Lurche und Kriechtiere Wiens. – Wien (J & V Edition).
- KRÜGER, F. (1952): Zwei neue Temperaturorgeln. – Verh. Dtsch. Zool. Ges., Wilhelmshaven, **1951**: 262-267.
- LAUTERBACH, A.W. (1964): Verbreitungs- u. aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster **26**: 1-103.
- LOVEGROVE, B. (1993): The Living Deserts of Southern Africa. – Vlaeberg, RSA (Fernwood Press), 224 S.
- LUFTI, M. (1936): Das thermotaktische Verhalten einiger Reptilien. – Unveröff. Dissertation, Berlin.
- MAYER, W. & G. BENYR (1994): Albumin-Evolution und Phylogenese in der Familie Lacertidae. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **96B**: 621-648.
- MAYER, W. & K. RICHTER (1990): Die Wüstenrenner-Eidechsen Namibias – Vorkommen, Pflege und Zucht. – Herpetofauna, Weinstadt **12(66)**: 21-30.
- MEINERTZHAGEN, R. (1954): Birds of Arabia. – Edingburgh (Oliver & Boyd) 624 S.
- MERTENS, R. (1946): Die Warn- und Droh-Reaktionen der Reptilien. – Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., Frankfurt **471**: 1-85.
- (1971): Die Herpetofauna Südwest-Afrikas. – Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., Frankfurt **529**: 1-110.
- NAGY, K.A., R.B. HUEY & A.F. BENNETT (1984): Field energetics and foraging mode of Kalahari lacertid lizards. – Ecology, Lancaster **65**: 588-596.
- NETTMANN, H.K. & S. RYKENA (1984): *Lacerta viridis* – Smaragdeidechse. – S. 129-180 in BÖHME, W.: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. B.2/1 Echsen II (*Lacerta*). – Wiesbaden, (Aula-Verlag).
- NEUDECKER, C. (1974): Das Präferenzverhalten von *Agonum assimile* PAYK. (Col., Carabidae) in Temperatur-, Feuchtigkeits- und Helligkeitsgradienten. – Zool. Jb. Syst., Jena, **101**: 609-627.
- NOBLE, G.K. & H.T. BRADLEY (1933): The mating behavior of lizards; its bearing on the theory of sexual selection. – Ann. New York Acad. Sci. **35**: 25-100.
- PETERS, G. (1970): Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechse. IV. Zur Ökologie und Geschichte der Populationen von *Lacerta v. viridis* (LAURENTI) im mitteleuropäischen Flachland. Beiträge Tierwelt Mark. VII. – Veröff. Bez. Mus. Potsdam **21**: 49-119.
- PIANKA, E.R. (1966): Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. – Ecology, Lancaster **47**: 1055-1059.
- (1986): Ecology and Natural History of Desert Lizards. Analyses of the Ecological Niche and Community Structure. – Princeton (Princeton University Press), 207 S.
- PIENAAR, U. DE V., W.D. HAACKE & N.H.G. JACOBSEN (1982): The Reptiles of the Krüger N.P. – South Africa (National Parks Board), 148 S.
- PORTER, W.P. (1967): Solar radiation through the living body wall of vertebrates with emphasis on desert reptiles. – Ecol. Monogr., Lancaster, **37**: 273-296.
- PORTER, W.P. & K.S. NORRIS (1969): Lizard reflectivity change and its effect on light transmission through body wall. – Science, Washington **163**: 482-484.
- REMMERT, H. (1960): Über tagesperiodische Änderungen des Licht- und Temperaturpräferendums bei Insekten. – Biol. Zentralbl., Leipzig **79(5)**: 576-584.
- SAUER, K.P. (1972): Zur Analyse der ökologischen Umwelt. – Biologie in unserer Zeit, Weinheim **2**: 60-63.
- SCHMIDT, A.D. (1997a): Phänotypische, ethologische und ökologische Unterschiede zwischen juvenilen und adulten *Heliobolus lugubris* A. SMITH 1838 (Sauria; Lacertidae)

- und deren biologischer Hintergrund. – *Senckenbergiana biologica*, Frankfurt **77**(1): 1-15.
- (1997b): Zur Wachstums- und Färbungsentwicklung sowie Biometrie von *Heliobolus lugubris* A. SMITH 1838 (Sauria, Lacertidae). – *Sauria*, Berlin, **19**(2): 35-45.
- SCHMIDT, G. (1956): Der Einfluß des Wasserhaushalts und Stoffwechsels auf die Vorzugstemperatur der Insekten. – *Biol. Zentralbl.*, Leipzig **75**: 178-205.
- SCHOENER, T.W. (1969): Models of optimal size for solitary predators. – *Am. Nat.*, Chicago **103**: 277-313.
- SCHTSCHERBAK, N.N. (1974): Jaschtschurki palearktiki. – Kiew (*Naukova dumka*), 293 S.
- (1975): Katalog afrikanskich jaschtschurok. – Kiew (*Naukova dumka*), 48 S.
- SCHWERTFEGER, F. (1977): Ökologie der Tiere. Bd 1: Autökologie. – Hamburg, Berlin (Parey-Verlag) 461 S.
- TIEDEMANN, F. (1990): Smaragdeidechse. – S. 140-141 in TIEDEMANN, F., A. CABELA, H. GRILLITSCH & R. KOLLAR: Lurche und Kriechtiere Wiens. – Wien (J & V Edition).
- THIELE, H.-U. (1964): Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. – *Z. Morph. Ökol. Tiere*, Berlin **53**: 387-452.
- (1969): Zusammenhänge zwischen Tagesrhythmik, Jahresrhythmik und Habitatbindung bei Carabiden. – *Oecologia*, Heidelberg **3**: 227-229.
- (1974): Physiologisch-ökologische Studien an Laufkäfern zur Kausalanalyse ihrer Habitatbindung. – *Verh. Ges. Ökol. Saarbrücken*, **1973**: 39-53.
- VISSER, J. (1984): Sand-akkedise. – Die Sandtrappers is vlug van voet (34). – *Landbouweekblad*, Kaapstad, **11/84**: 48-53.
- WINSTON, P.W. & D.H. BATES (1960): Saturated solutions for the control of humidity in biological research. – *Ecology*, Lancaster **91**: 232-237.

Eingangsdatum: 14. November 1996

Verfasserin: Dipl. Biol. ALMUTH D. SCHMIDT, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.