

Zur Ökologie von *Phrynocephalus helioscopus* (Pallas, 1771) in der Dschungarischen Gobi (Reptilia; Agamidae)¹⁾

Frank Meyer & Olaf Zinke

Abstract. Ecological studies on a population of round-headed lizards, *Phrynocephalus helioscopus*, have been carried out in the Bulgan Valley in the Dshungarian Gobi of Mongolia. Its habitat and morphological and ethological adaptations are described. As to circadian activity, spatial distribution, and several behavioural patterns a close resemblance to other species of the genus *Phrynocephalus* was found. Reproduction data were collected and the state of the gonads was surveyed. The first eggs (3—5 per female) are deposited in May, a second generation follows in summer. A lot of predators cause a low survivorship among the juveniles. Analyses of digestive tracts show that this species is a myrmecophageous specialist.

Key words. Reptilia, Agamidae, *Phrynocephalus helioscopus*, habitat, behaviour, population structure, reproduction, diet composition, predation, Mongolia.

Einleitung

Der zu den Krötenkopfgagamen zählende Sonnengucker *Phrynocephalus helioscopus* ist in Eurasien weit verbreitet, vom Wolgagebiet im Westen bis in die westliche Mongolei im Osten. Als ein typisch irano-turanisches Faunenelement besitzt diese Art ihren Verbreitungsschwerpunkt in Mittelasien (Peters 1984), ist jedoch bei ihrer Ausbreitung in Richtung Osten über eine Tieflandpforte auch geringfügig in die Dschungarische Gobi vorgedrungen, wobei bisher unklar ist, ob sie auch chinesisches Territorium erreicht hat. Während *Phrynocephalus versicolor* die dominierende Art der zentralasiatischen Wüsten darstellt und dementsprechend umfangreich bearbeitet wurde (Borkin & Semenov 1986; Semenov & Shenbrot 1989; Zamdodchikov & Gilmanov 1990), ist *P. helioscopus* nur sehr lokal verbreitet und gilt nach Kusmin et al. (1989) für die Mongolei als taxonomisch und ökologisch nahezu unerforscht. Die Autoren nahmen im Frühjahr 1988 an einer gemeinsamen Expedition der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg und der Staatlichen Universität Ulan-Bator als Teil eines Langzeitprogramms zur Erforschung der Ökologie des Zentralasiatischen Bibers *Castor fiber birulai* teil. Dabei waren die nachstehenden Beobachtungen an einer Population von *Phrynocephalus helioscopus* möglich.

Lebensraum

Die Untersuchungsfläche liegt im südwestmongolischen Regierungsbezirk Aimak Chovd nahe der mongolisch-chinesischen Grenzstation Jarantai (46° 08' N/91° E;

¹⁾ Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expedition seit 1962, Nr. 220.



Abb. 1: Aue des Bulgan-gol nahe der chinesischen Grenze: die weiten Verebnungsflächen im Vordergrund sind Lebensraum von *Phrynocephalus helioscopus*.

1200 m NN). Der Charakter der Gebiete des Mongolischen Altais wird hier von einem kilometerbreiten Beckental bestimmt, welches von dem stark mäandrierenden Fluß Bulgan-gol in O-W-Richtung durchflossen wird. Von den begrenzenden Felshängen ziehen weite, flach abfallende Verebnungsflächen (Bels) bis zur Flußauflage hinab, wobei sie von kleineren Trockentälern (Sairen) durchschnitten werden (Abb. 1).

Klimatisch ist das Bulgan-Tal durch seine starken Westwinde gekennzeichnet, die stellenweise äolische Landschaftsformen wie Ausblasungen oder Dünenbildungen verursachen (Hanelt 1970). Charakteristisch sind die fast niederschlagsfreien Winter, so daß der Großteil der jährlichen 200 mm Gesamtniederschlag im Zeitraum Mai—August als Regen fällt. In der Meteorologischen Station Bulgan werden Durchschnittswerte des Jahresmittels von 1.3 °C, der Januartemperatur von —22.0 °C und im Juli von 20.4 °C gemessen (Stubbe & Dawaa 1983). Die Anzahl der Tage mit Plusstemperaturen liegt im Jahresdurchschnitt bei 155, wobei der erste Frost in der Regel Mitte September, der letzte in der ersten Maidekade zu verzeichnen ist. Unsere Beobachtungen erfolgten im Zeitraum vom 25. 4 bis 1. 6. 1988.

Der graubraune, feinerdige und stellenweise versalzte Wüstenboden mit seiner Kiesdecke weist oberflächlich eine dünne verhärtete Schicht auf. Die Vegetation ist hier nur sehr spärlich ausgebildet, die Gesamtdeckung beträgt — relativ aspektunabhängig — 7—10 %. Hilbig (1990) spricht von einem Nanophytum-*Reaumuria soongoricum*, wobei neben den namensgebenden Arten auch *Anabasis*, *Artemisia terraealbae*, *Allium mongolicum* und *Haloxylon ammodendron* wichtige Bestandsbilder sind.

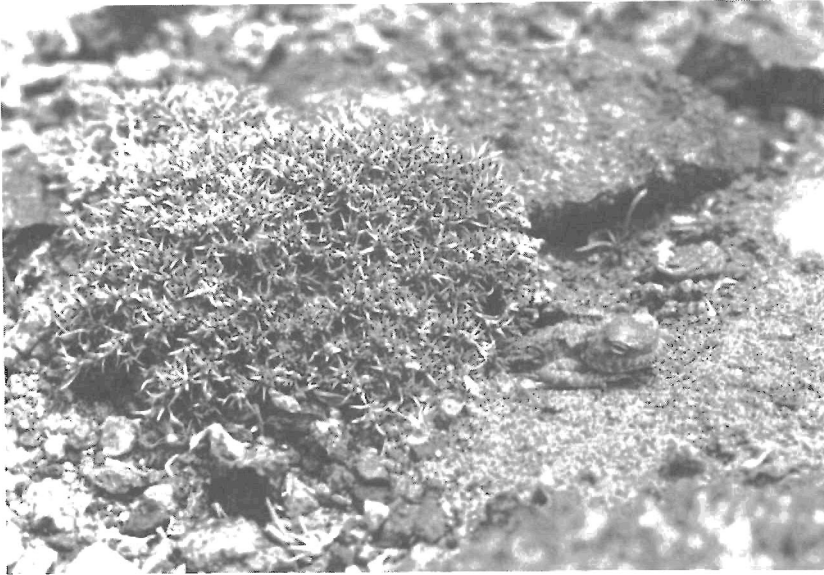


Abb. 2: *Nanophyton erinaceum*-Polster als Unterschlupf für *P. helioscopus* (hier ein immatures Exemplar).

Für *Phrynocephalus helioscopus* ist *Nanophyton erinaceum* (mongolisch: Tar) mit seinen stacheligen, halbkugelförmigen Polstern als Unterschlupf von großer Bedeutung. Während die Westseite eines solchen Polsters oft übersandet ist, bilden ansonsten Unterhöhlungen desselben ideale Versteckmöglichkeiten (Abb. 2). Die Oberseite wird gerne als Sonnenplatz und Sitzwarte angenommen. Einem Feuchtegradienten folgend ist im Bulgantal eine sehr deutliche Zonierung der Vegetationsgesellschaften zu erkennen. Die Tar-Wüste geht in Richtung des Flusses sehr abrupt in einen Kamelgras- (*Lasiagrostis splendens*) Steppengürtel über. Weder hier noch in den bereits erwähnten Sairen mit einer besseren Grundwasserversorgung und einem Bewuchs mit *Caragana leucophloea* konnte *P. helioscopus* jemals beobachtet werden, wobei selbst die nur wenige Meter breiten Übergangsbereiche gemieden wurden. Dies läßt auf eine sehr starke Habitatbindung schließen, andererseits werden durchaus nicht alle ähnlich erscheinenden Gebiete in gleicher Weise besiedelt. Auf der anderen, südlichen Flußseite konnten bei nahezu identischen mikroklimatischen, edaphischen und floristischen Verhältnissen keine *P. helioscopus*, dafür aber *P. versicolor* in sehr hohen Individuendichten nachgewiesen werden. Ob dieses Phänomen auf die Bedeutung des Flusses als Ausbreitungsbarriere und Isolationsfaktor oder aber auf interspezifische Konkurrenz und allotopie Verbreitung zurückgeht, bedarf einer genaueren Prüfung.

Aktivität und Verhalten

Phrynocephalus helioscopus ist hinsichtlich seiner Färbung und Zeichnung hervorragend dem Untergrund angepaßt. Andrushko (1955) beschreibt eine substratab-

hängige und regionale Variabilität der Extremitäten- und Schwanzfärbung. Die Körperoberseite weist auf blaugrauem Grund unregelmäßige Flecken auf, während Schwanz und Extremitäten oberseits mehr oder weniger scharf abgegrenzte, dunkle Querbänderungen zeigen. Die Adulti besitzen im Nackenbereich zwei karmin- bis ziegelrote Flecken und 5 bis 8 hellblaue Fleckenpaare auf dem Rücken, die sich nur schwach von der grauen Grundfarbe abheben. Somit ist eine kryptische Tracht gegeben, die das Tier in Ruhelage optisch mit dem Wüstenboden verschmelzen läßt. Diese spezielle Anpassung dürfte die bereits oben erwähnte, sehr strenge Habitatbindung bedingen — auf dem Sandboden des sich unmittelbar anschließenden Kamelgrasgürtels wären diese Tarneffekte nicht mehr gegeben.

Die von anderen Autoren (Schleich 1976; Bischoff 1978) beschriebene insulare oder kolonieartige Dispersion der Individuen konnte in unserem Falle nicht für die Gesamtpopulation bestätigt werden. Die Juvenes kamen oft in Aggregationen von 4–5 Individuen auf einer Fläche von ca. 10 m² vor, wobei vermutet wird, daß es sich hierbei um Tiere eines Wurfes (der 2. Generation des Vorjahres) handelt, die den Übergang zur solitären Lebensweise noch nicht vollzogen haben. In einigen Fällen konnte auch eine sehr enge Nachbarschaft einzelner Jungtiere mit alten Weibchen beobachtet werden, die sich zum Beispiel gemeinsam auf einem *Nanophyton-erinaceum*-Polster sonnten. Die räumliche Verteilung geschlechtsreifer Individuen korreliert stark mit dem Vorhandensein typischer Requiriten. So interpretieren wir die recht geringe Individuendichte von maximal 5 Exemplaren pro Hektar (\bar{X} 2–3 Tiere) als Folge eines sehr schütterten Bewuchses mit *Nanophyton erinaceum* und der ansonsten charakteristischen Strukturarmut des Gebietes. Die Abundanz scheint auch in anderen Teilen des Areals 10 Individuen/ha nicht zu übersteigen (Shenbrot 1987). Neben kleinen Löchern unter den Tar-Pflanzen, die von der Tätigkeit unterschiedlichster bodenbewohnender Insekten und Spinnen herrühren, konnte in mehreren Fällen gezeigt werden, daß auch Baue der Springmaus *Allactaga sibirica* und anderer Dipodidae als Unterschlupf angenommen werden. Bei Mark-Recapture-Ver suchen an jeweils 5 markierten ♂ und ♀ über einen Zeitraum von 2 Wochen wurde deutlich, daß insbesondere die ♂ sehr standorttreu sind und sich oft nur wenige Meter von ihrem meist leicht erhöhten Sonnenplatz entfernen. Ein Territorialverhalten konnte in derart ausgeprägter Form für die ♀ nicht nachgewiesen werden: hier ist der Aktionsradius größer und die Bindung an den Unterschlupf, zu dem sie immer wieder zurückkehren, anscheinend deutlich geringer. Bei Home range-Untersuchungen an *P. versicolor* in der Transaltai-Gobi konnten Semenov & Borkin (1985) Reviergrößen von durchschnittlich 620 bis 750 m² ermitteln, die aber Maximalwerte von weit über 2000 m² erreichen konnten. Dabei waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Geschlechtern erkennbar, Revierüberlappungen waren die Regel.

Im engen Zusammenhang mit dem nahezu perfekten Tarnvermögen steht die für Reptilien auffällig geringe Fluchtdistanz, die zudem noch stark temperaturabhängig ist und von 0.5 m bei kalter bis zu 2.5 m bei heißer Witterung reichen kann. Die Flucht läuft nach einem recht einheitlichen Schema ab: das Tier legt zunächst pfeilschnell eine Strecke von 0.3–1.0 m zurück und verharrt dann in gedeckter, an den Erdboden gepreßter Haltung. Bei fortgesetzter Verfolgung wiederholt sich dieser Vorgang (insgesamt einem Zick-Zack-Muster entsprechend) weitere 3 bis 4 Male. Die



Abb. 3: Charakteristische Drohhaltung eines Männchens.

offenbar nicht vorhandene Ausdauer und recht große Trägheit bewirkt, daß die Agamen dann mit ansonsten angepreßtem Oberkörper den eingerollten Schwanz mit den geschlechtsspezifischen Signalfarben auf dessen Unterseite präsentieren (Abb. 3). Diese Färbung, die sich auf die Schwanzspitze beschränkt, unterliegt nach Ananyeva (1981) einer starken geographischen Variabilität innerhalb des Areals und ist im untersuchten Gebiet bei den ♂ ziegelrot, bei den ♀ stahl- bis türkisblau. Bei Berührung verfielen die Tiere oft in akinesartige Zustände, wobei ein hohlkreuzartiges Durchbiegen des Oberkörpers am häufigsten beobachtet wurden. Eine andere Verhaltensweise, die ebenfalls durch Berührung provoziert wurde, besteht in einem seitlich durchgebogenen Hohlkreuz derart, daß nur ein Vorder- und ein Hinterbein auf dem Boden standen, während die collateralen Extremitäten und der Kopf (mit geschlossenen Augen) in die Luft gerichtet waren. Viele Verhaltenselemente, bei denen dem Einsatz des Schwanzes eine besondere Bedeutung zukommt, laufen auch bei anderen Vertretern der Gattung *Phrynocephalus* sowie anderen Agamiden sehr ähnlich ab. Vergleichende ethologische Studien von Rogovin (1989) und Dunayev (1989) belegen die hohe Uniformität verschiedener ritualisierter Handlungsweisen und -muster des Territorial-, Imponier-, Abwehr-, Flucht- und Paarungsverhaltens.

Die circadiane Aktivität ist in gewissen Grenzen witterungsabhängig, wobei die Temperatur von entscheidender Bedeutung zu sein scheint. Als Mindesttemperatur für das Verlassen der Verstecke konnte 12°C an der Bodenoberfläche ermittelt werden. Zuerst erschienen die Juvenes, die auch abends am längsten zu sehen waren. Die Adulti tauchten manchmal erst Stunden später auf, waren aber auch bei starkem Wind, fast orkanartigen Stürmen, unmittelbar nach Hagelschauern und selbst bei leichtem Nieselregen zu beobachten, wenn auch die lokomotorische Aktivität in sol-

chen Fällen auf sehr langsame Bewegungen reduziert und das Fluchtverhalten praktisch eingestellt war. Bei sonnigem, windstillem Wetter zeigte die Aktivität einen typisch bimodalen Verlauf mit einem Vor- und Nachmittagspeak sowie einer deutlichen Mittagsdepression, während der die Tiere ihre Schlupflöcher aufsuchten. In einem Fall wurde jedoch ein adultes Weibchen bei 41 °C Bodentemperatur bei einem Sonnenbad beobachtet. Den wesentlich ungünstigeren Temperaturverhältnissen im Frühjahr und Herbst wird mit einem eingipfligen Aktivitätsverlauf entsprochen (Rustamov & Shammakov 1967).

Reproduktion und Populationsaufbau

Dem Untersuchungsgebiet wurden 43 Individuen entnommen und nach der Bestimmung von Körpergewicht und äußeren Maßen mit Essigsäureethylester getötet, in 70%igem Alkohol konserviert und im Bestand der Vertebratensammlung des Institutes für Zoologie Halle (IZH) archiviert. Einige Belegstücke befinden sich im Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK). Der Entwicklungszustand der Gonaden wurde nach Abschluß der Expedition bestimmt, so daß sich die im folgenden angegebenen Maße auf bereits fixierte Testes und Ovarien beziehen. Das Material wurde im Zeitraum 4. bis 28. V. 1988 gesammelt, wobei nicht-selektiv gefangen wurde.

In Übereinstimmung mit Andrushko (1955) sind anhand der Körpermaße und Gonadengrößen zwei Altersklassen unterscheidbar. Die Gruppe I ($n = 11$) ist durch eine Kopf-Rumpf-Länge (KRL) = 43 mm und sich entwickelnde Gonaden gekennzeichnet, die Gruppe II ($n = 32$) hingegen weist eine KRL = 46 mm und aktive Gonaden auf. Der Geschlechtsdimorphismus, der sich erst hier manifestiert, ist sowohl an Färbungsunterschieden als auch geschlechtsspezifischen Körperproportionen nachweisbar.

Ohne Berücksichtigung der verschiedenen Altersgruppen stehen 19 untersuchten Männchen 24 Weibchen gegenüber, was ein Geschlechterverhältnis von 1:1.26 zugunsten der ♀ ergibt. Rustamov & Shammakov (1967) ermittelten in Turkmenien ein Verhältnis von 1:1 (149 ♂ : 145 ♀), nach Ausschluß der nichtgeschlechtsreifen Individuen 1.1:1 (84 ♂ : 74 ♀). Unter den 32 adulten Tieren vom Bulgan-gol fanden wir jedoch nur 10 Männchen und somit ein Geschlechterverhältnis von 1:2.2. Die Testes der 10 geschlechtsreifen ♂ sind 6.5–8.0 mm lang ($\bar{x} = 7.55$ mm). Das frei in die Bauchhöhle hereinragende Fettgewebe ist bereits vollständig aufgebraucht und makroskopisch nicht mehr nachweisbar. Daryevski (1960a) registriert dessen vollständiges Verschwinden bei armenischen Populationen gegen Ende April und den Beginn der Hodenreduktion Mitte Mai, welche Ende Juli, Anfang August beendet ist. Betrachtet man die Hodenlänge der adulten ♂ in der Zeitabfolge ihres Fanges, so wird auch in unserem Falle diese Tendenz in der zweiten Hälfte des Monats Mai deutlich.

Im Gegensatz zu den Männchen, die bereits mit aktiven Hoden in die Winterruhe gehen, finden sich während dieser Zeit bei der Mehrzahl der geschlechtsreifen Weibchen in jedem Ovar 2–3 gelbe Oozyten mit einem Durchmesser von 2.5 bis 3.5 mm, aus denen im folgenden Jahr die erste Frühjahrgeneration hervorgeht (Daryevski 1960a). Der Reifeprozess der Eier nach der Winterruhe wird vom gleichen Autor als sehr kurz beschrieben, so daß bereits Ende April die nunmehr durchschnittlich 8–9



Abb. 4: Bißabdrücke an Bauch und Flanken bleiben bei beiden Geschlechtern nach der Paarung zurück.

mm langen Oozyten von Ovidukt aufgenommen werden und im Ovar die nächste Generation von 4–5 Eiern zu reifen beginnt. Gleiche Verhältnisse lassen die 22 von uns untersuchten, an der Frühjahrsreproduktion beteiligten Weibchen erkennen: 16 davon (72.2 %) zeigen äußerlich gut sichtbare, legereife Eier. Bereits erfolgte Verpaarungen werden bei 7 ♀ durch Abdrücke von Kopulationsbissen dokumentiert (Abb. 4). Bißverletzungen als Anzeiger zurückliegender Fortpflanzungsaktivitäten zeigten ebenfalls 4 ♂ — eine Beobachtung, die bei anderen Autoren keine Erwähnung findet.

Die an 15 ♀ ermittelten Eimaße ($n = 59$) ergeben eine Länge von 11–16 mm ($\bar{x} = 13.50$ mm, $S = 1.08$) und eine Breite von 7–9 mm ($\bar{x} = 8.14$, $S = 0.39$). Die Gelegegröße schwankt zwischen 3 und 5 bei einer relativen Gleichverteilung auf den rechten und linken Ovidukt. Betrachtet man zusätzlich die im Ovar heranreifenden Oozyten der Folgegeneration, zeigen sich im Bezug auf die ermittelte Gelegegröße analoge Verhältnisse (Tab. 1).

Chernov (1954, zit. in Ananyeva 1981) gibt die Größe der Eier von *P. helioscopus* zwischen Wolga und Ural mit 7 x 11 bis 8.2 x 12.5 mm bei einer von Alter und Größe des Weibchens abhängigen Gelegegröße von 2–7 Eiern an. In Turkmenien (Rustamov & Shammakov 1967) schwankt die Eizahl zwischen 2 und 10, liegt aber hauptsächlich bei 4–5 (bei 23 von 29 ♀).

Sechs, am 19. und 20. 5. gefangene, adulte Weibchen hatten das erste Gelege bereits gezeitigt. Die in den Ovarien reifenden Oozyten der zweiten Generation sind mit 5 x 5 bis 8 x 6 mm deutlich größer als die derer mit legereifen Eiern, die nur in einem Fall 6 x 5 mm erreichen, in der Regel jedoch unter 4 x 4 mm messen. Da bei allen vor dem 15. 5. gefangenen, adulten Weibchen legereife Eier nachgewiesen wur-

Tabelle 1: Anzahl und Rechts-Links-Verteilung der legereifen Eier bei 15 graviden Weibchen sowie der heranreifenden Oozyten der 2. Generation.

	legereife Eier (n = 15)				Oozyten 2. Gen. (n = 17)			
	\bar{x}	S	Min	Max	\bar{x}	S	Min	Max
rechts	1.93	0.46	1	3	2.06	0.43	1	3
links	2.00	0.38	1	3	1.94	0.43	1	3
gesamt	3.93	0.59	3	5	4.00	0.61	3	5

den, kann der früheste Zeitpunkt der Eiablage am Bulgan-gol in der Mitte des Monats Mai angenommen werden. Legt man die von Chernov angegebene Zeitigungsdauer von ca. 40 Tagen zugrunde, beginnt der Schlupf der ersten Jungtiere in der letzten Junidekade.

Bestimmt durch die klimatischen Bedingungen können bei *Phrynocephalus helioscopus* 2 oder 3 Gelege pro Jahr beobachtet werden (Daryevski 1960b, Rustamov & Shammakov 1967, Ananyeva 19981). Daryevski untersuchte an zwei armenischen Populationen die Abhängigkeit der Gelegezahl vom vornehmlich durch die Höhenlage geprägten Lokalklima. Es wurden bei 700–900 m über NN zwei, in einem 35 km entfernten Gebiet bei 170 m über NN hingegen drei Gelege gefunden.

Die klimatischen Gegebenheiten im Untersuchungsgebiet an der östlichen Verbreitungsgrenze der Art machen die jährliche Zeitigung von 3 Gelegegenerationen sehr unwahrscheinlich. Die immaturren Individuen im Mai entstammen der 2. Vorjahresgeneration und beteiligen sich im Sommer, spätestens im nächsten Frühjahr, d. h. nach zwei Überwinterungen, am reproduktiven Geschehen. Die bereits fortgeschrittene Differenzierung der Gonaden (Länge der Testes 2–5 mm, 1–3 Oozyten von 2 mm Durchmesser) deutet auf eine Beteiligung an der Sommerreproduktion hin.

Die Populationsdynamik von *P. helioscopus* wird sehr konträr diskutiert. Rustamov & Shammakov (1967) legen einem Populations-Turnover von etwa einem Jahr eine hohe Sterblichkeit der Adulti zugrunde. Dagegen ergaben Markierungsexperimente von Daryevski (1960b) eine maximale Lebenserwartung von 3–4 Jahren (bestätigt von Shenbrot 1987) und extrem hohe Mortalitätsraten unter den Juvenen: 50 % sterben in den ersten 2 Wochen nach dem Schlupf, nach einem Monat sind noch 30 % und nach dem ersten Winter nur noch 15 % am Leben. Die Altersstruktur der von uns untersuchten Population nach der ersten Winterruhe (deutliches Überwiegen adulter Individuen) deutet ebenfalls auf hohe Verluste unter den Jungtieren hin. Die vollständige Erneuerung der Population dauert sicher länger als ein Jahr.

Stellung im tropischen Gefüge

Bei 43 gesammelten Tieren wurden die Magen-Darm-Trakte entnommen, der Inhalt fixiert und freundlicherweise durch Herrn Christian Kutzscher (Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde) auf ihre Zusammensetzung untersucht. Trotz starker Deformierung infolge fortgeschrittener Verdauungsprozesse war eine quantitative Auswertung möglich, wobei insbesondere die chitinisierten Kopfkapseln, Flügel und Flügeldecken sehr gut erhalten waren. Mit Ausnahme weniger Gastropoden handelte es sich bei den Beutetieren vor allem um Klein- und Kleinstarthropoden, wobei die maximalen Abmessungen in einem Bereich von 10 x 5 mm (Tenebrionidae) liegen.

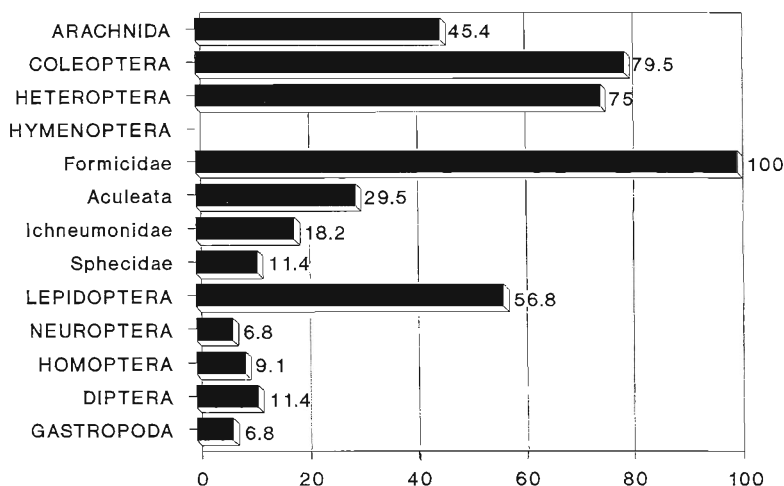


Abb. 5: Nachweishäufigkeit der Beutetierrtaxa in % (n = 43).

Abb. 5 gibt die in der Nahrung nachgewiesenen Organismengruppen und die Frequenz ihres Auftretens wieder.

Der hohe Anteil von Hymenopteren und dabei besonders von Formiciden stimmt mit den Befunden einer Vielzahl von Autoren überein, die nahrungsökologische Studien in anderen Teilen des Areals anstellten (Clark et al. 1966; Daryevski 1960; Kartashov 1955; Rustamov & Shammakov 1967). Chugunova (1987) weist auch für andere *Phrynocephalus* morphologische Anpassungen an die myrmecophage Ernährungsweise anhand des Zahnbaus nach, wobei die Form der acrodonten Zähne und ihre sehr dichte Anordnung von besonderem adaptiven Wert sind. Andrushko (1955) konnte bei Langzeitstudien an kasachischen Populationen signifikante Unterschiede zwischen Jung- und Alttieren feststellen: während bei erstgenannten die Formiciden nur 39 % der Beutetiere ausmachten, wächst der Anteil auf 85 % bei den Adulti. Ob diese Tatsache mit der ontogenetischen Herausbildung des Zahnsystems korreliert, die nach Ananyeva (1981) ziemlich spät abgeschlossen ist, wäre zu prüfen.

Auch Coleopteren nehmen einen festen Platz im Beutespektrum ein, wobei im vorliegenden Falle Coccinelliden auffällig vertreten sind, obwohl sie sonst auf Grund ihres toxischen Hämolympglykosids Canthadarin selten Beute von Freßfeinden werden. Besonders bemerkenswert ist auch das zahlreiche Vorhandensein von Heteropteren, zumal diese wegen ihrer Stinkdrüsen in der Regel gemieden werden.

In den 43 Proben konnten insgesamt 1626 Beutetiere gezählt und determiniert werden (Abb. 6).

Terbish (1986) untersuchte 46 Exemplare des nahe verwandten *Phrynocephalus versicolor* aus der Dschungarischen Gobi und gelangte dabei zu sehr ähnlichen Ergebnissen: 86.1 % der Beutetiere haben eine Länge von 4–10 mm; auch hier ist der dominierende Anteil von Hymenopteren mit 71.5 % (Formiciden 64.7 %) auffällig,

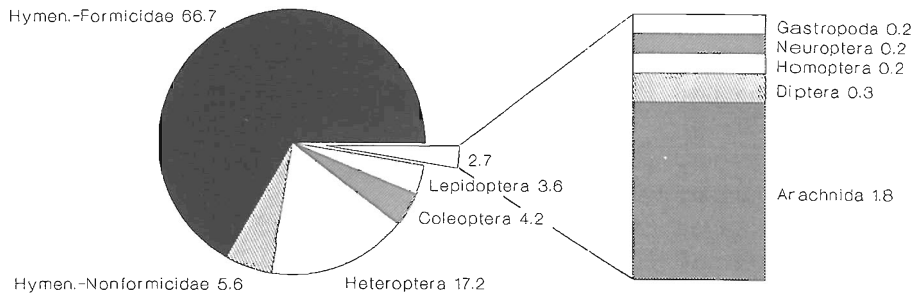


Abb. 6: Prozentuale Zusammensetzung der Nahrung (n = 1626 Beutetiere).

welche von Coleopteren (vor allem Curculionidae, Tenebrionidae, Melyridae) mit 22.5 und Lepidopteren mit 2.7 % gefolgt werden. Erwähnenswert ist jedoch der deutlich geringere Stellenwert von Arachniden und das völlige Fehlen von Heteropteren.

In mehreren Fällen konnten die Agamen beim Beutegreifen beobachtet werden. Die Tiere sitzen auf leicht erhöhten „Sitzwarten“, meist *Nanophyton*-Polstern oder Steinen, von denen sie den Beutetieren auflauern und warten, bis diese sich bis auf wenige Zentimeter annähern (Abb. 7). Dann wird das Objekt blitzschnell gepackt und kann auf Grund der geringen Größe sofort verschluckt werden. Auf diese Art und Weise können beträchtliche Mengen aufgenommen werden. So wurden aus einem Magen 3 Arachniden, 1 Coleoptere, 35 Heteropteren und 38 Hymenopteren



Abb. 7: Der Sonnengucker (*Phrynocephalus helioscopus*) als Lauerjäger.



Abb. 8: *Phrynocephalus* im Magen der Lachseeschwalbe (*Gelochelidon nilotica*).



Abb. 9: Beuterest von *Lanius isabellinus*.

(Formiciden) isoliert. Eine andere Probe erbrachte 2 Arachniden, 4 Coleopteren, 22 Heteropteren, 1 Lepidoptere und 124 (!) Hymenopteren (121 Formiciden, 3 Aculeaten). Ungewöhnlich erscheinen auch drei nachgewiesene Myrmeleoniden, die neben dem beschriebenen Ansitzen als Lauerjäger auch andere Strategien des Nahrungserwerbs vermuten lassen.

Obwohl die kryptische Tracht eine gute Anpassung gestattet, macht die Spezifik des Fluchtverhaltens (sehr geringe Fluchtdistanzen, geringe Schnelligkeit und Ausdauer) die Agamen zu einer wehrlosen und leicht verfügbaren Beute. Die bereits oben

erwähnte hohe Mortalität, vor allem unter den Juvenes, wird als eine Folge hohen Drucks durch Freßfeinde interpretiert. Piechocki (1968) erwähnt vor allem den Rötelfalken (*Falco naumanni*), aber auch Turmfalken (*F. tinnunculus*) und Hochlandbussard (*Buteo hemilasius*) als teilweise spezialisierte Prädatoren. Wir konnten *Phrynocephalus* im Magen der Lachseeschwalbe (*Gelochelidon nilotica*) nachweisen, welche regelmäßig vom naheliegenden Brutgebiet zu Nahrungsflügen in die Tarwüste flog (Abb. 8). Auch Rabenvögel werden oft als Beutegreifer angegeben: in Gewöllen der Rabenkrähe (*Corvus corone corone*) konnten *Phrynocephalus*-Unterkieferknochen festgestellt werden. In Sträuchern der Fabacee *Caragana leucophloea* fanden wir in mehreren Fällen an Dornen aufgespießte Agamen als Tätigkeitsmerkmale des Isabellwürgers (*Lanius isabellinus*) (Abb. 9), wobei Piechocki (1968) auch *Lanius excubitor* und *L. cristatus* angibt. Auf den Verzehr von Phrynocephalen durch Füchse weisen Stubbe & Chotolchu (1968) hin. Mit hoher Wahrscheinlichkeit zählt die ebenfalls im Gebiet vorkommende Halysotter (*Agkistrodon halys*) auch zu den potentiellen Freßfeinden, ohne daß ein Nachweis erbracht werden konnte.

Danksagung

An dieser Stelle sei dem Leiter der Expedition, Herrn Prof. Dr. M. Stubbe (Institut für Zoologie der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg) für die uns gewährte Hilfe und großzügige Unterstützung gedankt. Herrn Christian Kutzscher, Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, gilt unser besonderer Dank für die qualitative Aufarbeitung der Magen-Darm-Inhalte. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts bedanken wir uns bei Herrn Dipl.-Biol. F. J. Obst, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden.

Zusammenfassung

Eine Population der an ihrer östlichen Verbreitungsgrenze wenig untersuchten Krötenkopfigame *Phrynocephalus helioscopus* war Gegenstand ökologischer Untersuchungen. Der Lebensraum der Art sowie die morphologischen und ethologischen Anpassungen an diesen werden beschrieben. Hinsichtlich der Dispersion, Tagesaktivität und beobachteter Verhaltensweisen werden Übereinstimmungen mit anderen Vertretern der Gattung deutlich. Der Zustand der Gonaden wurde untersucht. Die ersten Eier (3–5 pro Gelege) werden Mitte Mai abgelegt, es tritt eine zweite Jahresgeneration auf. Hohe Mortalitätsraten unter den Juvenes werden vor allem durch einen starken Prädatorendruck verursacht. Nahrungsanalysen bestätigen die Art als myrmecophagen Spezialisten.

Literatur

- Ananyeva, N. B. (1981): *Phrynocephalus* Kaup, 1825 — Krötenkopfigamen. — In: Handb. Rept. Amph. Europas, Bd. 1, Echsen (Sauria) I, Aula Wiesbaden, 178–216.
- Andrushko, A. M. (1955): Presmykayushchiesya kasakhskovo nagorya i yikh khosyaistenvennoye snachenije. — Uch. zap. Leningradsk. Univ. 181: 19–43. (Russ.)
- Bischoff, W. (1978): Beitrag zur Kenntnis der Echsen des Kaukasus. — Salamandra, Frankfurt a. Main 14 (4): 178–202.
- Borkin, L. Yu. & D. V. Semenov (1986): Temperature and diurnal activity of *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia; Agamidae) in Zaaltaiian Gobi. — Zool. Zh. 65 (11): 1655–1663. (Russ., Engl. Summ.)
- Chugunova, T. Yu., E. I. Vorobyeva & D. V. Semenov (1987): Comparative analysis of the dental system and the feeding of the round-headed lizards of the genus *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae). — Zool. Zh. 66 (5): 746–758. (Russ., Engl. Summ.)
- Clark, R. J., E. D. Clark & S. A. Anderson (1966): Report on two small collections of reptiles from Iran. — Proc. Calif. Acad. Sci., San Francisco 35: 1–9.

- Daryevski, I. S. (1960a): Seasonal changes of fat bodies and gonads in some lizards of the Arax river valley in Armenia. — Zool. Zh. 39 (8): 1209–1217 (Russ., Engl. Summ.)
- Daryevski, I. S. (1960b): The population dynamic, migration and growth in *Phrynocephalus helioscopus persicus* in the Arax river valley (Armenia). — Bull. Mosk. Ob-va isp. prir. 65 (6): 31–38 (Russ., Engl. Summ.)
- Dunayev, E. A. (1989): Taxonomic status and peculiarities of ecology and behavior of *Phrynocephalus melanurus* Eichwald 1831 (Reptilia: Agamidae). — Bull. Mosk. ob-va isp. prir. 94 (4): 41–52. 1989 (Russ., Engl. Summ.)
- Hanelt, P. (1979): Vorkommen und Vergesellschaftung von *Nanophyton erinaceum* (Pall.) in der Mongolischen Volksrepublik. — Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch. 10 (1): 19–40.
- Hilbig, W. (1990): Pflanzengesellschaften der Mongolei. — Erforsch. biol. Ress. MVR, Halle (Saale) (8): 5–146.
- Kartashov, N. N. (1955): Materialy po amfibiym i reptiliyam yugosapadnoi Turkmenii. — Uch. zap. Mosk. Univ., biol., 171: 173–202 (Russ.)
- Kusmin, S. L., L. Yu. Borkin & Kh. Munkhbayar u. a. (1988): Amphibians and Reptiles of Mongolian People's Republic. General Problems. Amphibians. — Nauka, Moscow (Russ.)
- Peters, G. (1984): Die Krötenkopfgamen Zentralasiens (Agamidae: *Phrynocephalus*). — Mitt. Zool. Mus. Berl. 60 (1): 23–67.
- Piechocki, R. (1968): Beiträge zur Avifauna der Mongolei I. — Mitt. Zool. Mus. Berl. 44 (2): 11–292.
- Rogovin, K. A. (1989): Communicative behavior of *Phrynocephalus interscapularis*. — Zool. Zh. 68 (7): 97–109 (Russ., Engl. Summ.)
- Rustamov, A. K. & S. Shammakov (1967): Ecology of *Phrynocephalus helioscopus helioscopus* in Turkmenia. — Zool. Zh. 46 (5): 741–748. (Russ., Engl. Summ.)
- Schleich, H.-J. (1976): Über *Phrynocephalus helioscopus* aus Persien (Reptilia, Sauria, Agamidae). — Salamandra, Frankfurt a. M. 12 (4): 189–193.
- Semenov, D. V. & L. Yu. Borkin (1985): Migrations and individual ranges in *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) in Transaltaian Gobi, Mongolia. — Zool. Zh. 64 (2): 252–263. (Russ., Engl. Summ.)
- Semenov, D. V. & G. I. Shenbrot (1989): Taxonomic position of *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) of Mongolia. — Zool. Zh. 68 (12): 79–87. (Russ., Engl. Summ.)
- Shenbrot, G. I. (1987): Dynamics of *Phrynocephalus helioscopus* and *Phrynocephalus reticulatus* populations (Reptilia: Agamidae) in the South of Bukhara District. — Zool. Zh. 66 (5): 787–789. (Russ., Engl. Summ.)
- Stubbe, M. & N. Dawaa (1983): Akklimatisation des Zentralasiatischen Bibers — *Castor fiber birulai*, Serebrennikov 1929 — in der Westmongolei. — Erforsch. biol. Ress. MVR, Halle (Saale) (2): 3–92.
- Stubbe, M. & N. Chotolchu (1968): Zur Säugetierfauna der Mongolei. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 44: 5–121.
- Terbish, Kh. (1986): Ernährungsbiologie der Buntkrötenkopfgame (*Phrynocephalus versicolor* Str.) in der Westmongolei. — in: Herpetologische Untersuchungen in der Mongolischen Volksrepublik. Akademie-Verlag, Moskau, S. 77–84 (Russ., Dt. Zus.)
- Zamdodchikov, D. G. & T. G. Gilmanov (1990): Ecology of *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) in the Ubsunur Valley. — Zool. Zh. 69 (4): 148–150. (Russ., Engl. Summ.).

Dipl.-Biol. Frank Meyer, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Zoologie, Domplatz 4, O-4020 Halle/Saale. — Olaf Zinke, Museum der Westlausitz, Pulsnitzer Str. 16, O-8290 Kamenz.