574.064 QH5
S937 S932
download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Serie A (Biologie), Nr. 291 Stuttgart 1976

Beobachtungen zur bipeden Fortbewegung bei der australischen Agame *Physignathus longirostris* (Boulenger)

SMITHSONIAN
MAR 29 1977
LIBRARIES

Von Martin Baehr, Tübingen

1. Einleitung

Die Fortbewegung auf zwei Beinen ist bei einer Reihe von Lacertiliern, vornehmlich aus den Familien Agamidae und Iguanidae, recht weit verbreitet. Von einer verhältnismäßig großen Artenzahl sind nur gelegentliche Beobachtungen bekannt (Snyder 1949, 1952), ziemlich regelmäßig scheint bipede Fortbewegung jedoch bei einigen nordamerikanischen Leguanen, z. B. *Crotaphytus, Callisaurus, Dipsosaurus* (Oliver 1955, Belkin 1961), bei *Basiliscus basiliscus* (Snyder 1949), sowie innerhalb der Gattung *Cnemidophorus* unter den Teiiden vorzukommen (Snyder 1962). Unter den Agamen ist sie vor allem von der australischen Kragenechse *Chlamydosaurus kingi* und den ebenfalls australischen *Amphibolurus*-Arten *A. cristatus* und *A. rufescens* bekannt geworden, deren letztere daher in Australien den Namen „Bicycle lizard" erhalten hat (Worrell 1963).

Die meisten Arten mit häufiger bipeder Fortbewegung sind Bewohner der Wüsten, Steppen und trockeneren Savannen, also von Biotopen mit verhältnismäßig geringer Vegetationsdichte, wie das für die drei australischen Agamen, für die genannten Leguane und die Rennechsen zutrifft. Von *Basiliscus*, einem Waldbewohner, ist das Laufen auf den Hinterbeinen über kurze Strecken auf der Wasseroberfläche beschrieben worden, wobei die Oberflächenspannung des Wassers die Tiere trägt. Jedoch ist die erreichte Geschwindigkeit mit etwa 8 km/h (Snyder 1949, Rand & Marx 1967) weitaus geringer als bei den oben genannten Arten, die erheblich höhere Geschwindigkeiten erreichen können. So wurden nach Filmaufnahmen für *Amphibolurus* und *Crotaphytus* Geschwindigkeiten bis etwa 24 km/h, für *Dipsosaurus* und *Callisaurus* sogar noch höhere berechnet, die allerdings nur kurze Zeit durchgehalten wurden (Belkin 1961). Die längsten, auf zwei Beinen durchlaufenen Strecken betrugen ungefähr 45 m.

In der Regel zeigen bipede Echsen recht charakteristische Körperproportionen, denn die Hinterbeine sind im Verhältnis sehr lang. Das hat den Vorteil, daß die Antriebskräfte entlang eines längeren Hebelarmes angreifen und daher einen höheren Wirkungsgrad erreichen. Jedoch entfällt der größte Längenzuwachs auf den Fuß mit

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

den enorm verlängerten Zehen. So wird eine große Auflagefläche erreicht, die Antriebskräfte können gleichwohl nah am Körper angreifen, da die Oberschenkel kaum verlängert sind. Außerdem handelt es sich meist um sehr langschwänzige Arten, deren am Grunde muskulöser Schwanz, der beim Laufen leicht aufwärts gerichtet gehalten wird, als Gegengewicht zum Vorderkörper wirkt und den Schwerpunkt im Beckenbereich erhält. Zur Mechanik der bipeden Fortbewegung siehe besonders Snyder (1952, 1954, 1962).

2. Vorkommen und Biotop von *Physignathus longirostris*

Bei einer weiteren australischen Agamenart, *Physignathus longirostris* (Boulenger), wurde im September 1972 mehrfach ebenfalls bipede Fortbewegung beobachtet. *P. longirostris* ist eine Agame zweifelhafter Verwandtschaft, die bisher in die Gattung *Physignathus* gestellt wird, zu der auch die großen Wasseragamen gehören. Die mittelgroße, bis etwa 45 cm lange, extrem langschwänzige, etwas lateral kompreß gestaltete und sehr spitzköpfige Agame ist erwachsen durch zwei hellgelbe Längsstreifen auf dem sonst rotbraunen Rücken und je einen schwarzen Fleck am Hinterkopf gekennzeichnet (Abb. 1).

Die Beobachtungen an *P. longirostris* wurden hauptsächlich in der Ormiston Gorge gemacht, einer Schlucht in den Mac Donnell Ranges, etwa 130 km westlich von Alice Springs, Zentralaustralien. Der Boden der am Grunde durchschnittlich 100 bis 200 m breiten und etwa 3 km langen Schlucht wird vom Bett eines Nebenflusses des Finke River gebildet, zur Beobachtungszeit (September 1972) existierten nur einige kleine Tümpel. Der Untergrund ist daher größtenteils sandig. Die Schluchtwände selbst bestehen aus regelmäßig gebanktem und geklüftetem quarzitischen Sand-

Abb. 1. *Physignathus longirostris*, erwachsenes Tier Zu beachten sind der extrem lange Schwanz und die Hinterfüße mit den sehr langen Zehen.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

stein, der auf der Sohle der Schlucht zum Teil größere, flach geneigte Flächen bildet (Abb. 2). Am Fuß des Steilabfalls haben sich an einigen Stellen schräge Geröllhalden gebildet, die locker mit Spinifex (*Triodia* sp.), einem in großen Polstern wachsenden, stachligen Gras bewachsen sind. Zwischen den einzelnen, z. T. über meterhohen Polstern befinden sich große, völlig vegetationslose Flächen. Die sanfteren Hänge am Schluchteingang und Ausgang sind ebenfalls locker mit Spinifex bestanden. Am Grund der Schlucht wachsen wegen des vorhandenen Grundwassers auch einzelne Eukalypten.

In der Schlucht bewohnen die Agamen die flachen Felsplatten sowie die Geröllhalden, kommen außerhalb der Schlucht auch im Spinifexgelände vor, jedoch nur dort, wo der Boden steinig ist. Sie meiden anscheinend den reinen Sand. Dieses Verhalten findet möglicherweise seine Erklärung in der recht guten farblichen Übereinstimmung der bräunlichen bis rostroten Grundfärbung der Agamen mit dem gleichfalls braunroten Untergrund. Ihren Unterschlupf finden die Agamen in Spalten, unter Blöcken und auch unter Spinifexpolstern. Beim Nahrungserwerb beobachtete Tiere erbeuteten ausschließlich Heuschrecken.

Die Populationsdichte in der Ormiston Gorge kann als relativ hoch angesehen werden: auf einer Strecke von ca. 1,5 km wurden während eines Kontrollganges 18 Exemplare gesehen, darunter einige Jungtiere. Einige Exemplare wurden zu ver-

Abb. 2. Ormiston Gorge westlich von Alice Springs, Zentralaustralien, Biotop von *Physignathus longirostris*.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

schiedenen Tageszeiten regelmäßig an bestimmten Stellen wiedergefunden, was darauf hindeutet, daß diese Art, wie wohl die meisten Agamen, territorial ist.

An sonstigen Reptilien wurden in der Ormiston Gorge festgestellt: *Gehyra variegata* (arborikol) und (vermutlich) *Heteronota binoei* (Geckonidae), *Ctenotus lesueurii* und *Ablepharus* sp. (Scincidae), jedoch keine sonstigen Agamen.

P. longirostris wurde außerdem in der 50 km westlich von Alice Springs gelegenen Schlucht Standley's Chasm, in der Trephina Gorge, einer Schlucht 80 km östlich von Alice Springs, und im Hügelland westlich von Cloncurry, Nordwestqueensland, nachgewiesen, jedoch überall nur in felsigem Gelände. Die Verbreitung wird als zentralaustralisch angegeben (Worrell 1963).

3. Beobachtungen zur Fortbewegung von *Physignathus longirostris*

Mehrfach bestand die Gelegenheit, die Fortbewegung auf zwei Beinen zu beobachten. Meist führte die Flucht nur wenige Meter weit zu einem Schlupfwinkel, in drei Fällen jedoch über längere Strecken. Im ersten Fall betrug der in einem Zug durchlaufende Weg mehr als 30 m, wofür das recht große Exemplar fast 5 sek benötigte. Das entspricht einer Geschwindigkeit von etwas mehr als 22 km/h. Das Tier erhob sich sofort auf die Hinterbeine und überwand halbmeterbreite Klüfte in der ausgedehnten Gesteinsplatte und Höhenunterschiede von 30 cm mühelos durch Springen. Beim Rennen wurde der Rumpf sehr hoch gehalten (geschätzter Winkel: über 60°), während der lange Schwanz größtenteils waagerecht getragen wurde und sich nur an der Spitze nach oben krümmte. Zwei weitere Beobachtungen wurden an kleineren Exemplaren gemacht, hier betrugen die zurückgelegten Strecken fast 16 bzw. 12 m, die Geschwindigkeiten etwa 20 bzw. knapp 24 km/h. Im letzten Fall wurde die Strecke nachgemessen, in den beiden ersten Fällen durch Abschreiten ermittelt. Die Geschwindigkeitsangaben sind lediglich Näherungswerte, da die zugrundeliegenden Messungen nur mit Hilfe des Sekundenzeigers einer normalen Uhr ausgeführt werden konnten.

Im allgemeinen ergriffen die Tiere die Flucht, wenn man bis auf ungefähr 2 m herangekommen war, bei großen Exemplaren war diese „kritische Entfernung" etwas größer, jedoch fand die Flucht durchaus nicht immer in bipeder Weise statt. Mehrfach bewegten sich die Agamen zunächst eine kurze Strecke normal quadruped fort und erhoben sich erst nach 1 bis 2 m auf die Hinterbeine, um ihre Flucht in bipeder Weise fortzusetzen. Daß sie nicht grundsätzlich einen „quadrupeden Anlauf" brauchen, zeigt das oben beschriebene Beispiel.

Diese Fortbewegungsweise wird selbstverständlich niemals beim Beuteerwerb angewandt und auf der Flucht nur dann, wenn das Tier sehr erregt oder der Schlupfwinkel weit entfernt ist. Das oben beschriebene große Exemplar war bereits zweimal aus seinem Versteck unter einem großen Felsblock vertrieben worden, es versuchte daher bei meinem neuerlichen Näherkommen nach etwa 20 min gar nicht mehr, dieses Versteck zu erreichen. Auch im zuletzt beschriebenen Fall war die Agame bereits vom Beobachter gestört worden. Es ist daher möglich, daß bipede Fortbewegung normalerweise, d. h. ohne Störung durch den Menschen, viel seltener stattfindet, als die recht häufigen Beobachtungen zu beweisen scheinen.

Die wichtigsten natürlichen Feinde von *P. longirostris* dürften in der beschriebenen Gegend größere Greif- und Rabenvögel sein, z. B. *Hamirostra melanosterna* (Schwarzbrustbussard), *Milvus migrans* (Schwarzer Milan), vielleicht auch größere Falken; außerdem große Warane wie *Varanus gouldii* (Goulds- oder Sandwaran) und *V. gi-*

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

ganteus (Großwaran). Unter den Schlangen kommen besonders die großen Elapiden *Pseudechis australis* und *Demansia textilis* bzw. *nuchalis** in Betracht. *Milvus migrans*, *Falco* sp. (wahrscheinlich *F. peregrinus*), *Corvus coronoides* und *Demansia nuchalis* wurden in oder in der Nähe der Schlucht festgestellt. Zu den möglichen Feinden der Jungtiere dürften auch kleinere Raubbeutler, sowie Flötenvögel (*Cracticus*), Eisvögel u. a. gerechnet werden.

Es kann wohl angenommen werden, daß die bipede Fortbewegung als Feindschutz vor allem eine Anpassung an das Leben in den offenen, deckungsarmen Biotopen der Wüsten und Steppen und damit eine relativ neue Erwerbung ist, die wahrscheinlich konvergent bei Leguanen und Agamen entstanden ist, wie das auch die Unterschiede im Bau der Hinterextremität und des Schwanzes dieser beiden Familien zeigen (SNYDER 1954, 1962). Sie ist sicher kein Beibehalten der bipeden Bewegungsweise, die bei den paläozoischen und mesozoischen Vorfahren der Squamaten ebenfalls verbreitet war, wie das die langen Hinterbeine dieser Formen und auch der meisten modernen Lacertilier bezeugen.

Es ist jedoch darauf hinzuweisen, daß *P. longirostris* insofern unter den bipeden Agamen und Leguanen eine Sonderstellung einnimmt, als sie felsiges Gelände bewohnt, das für bipede Fortbewegung ungünstiger als Steppe oder Halbwüste ist, andererseits jedoch mehr Deckung bietet.

4. Vergleich der Körperproportionen bipeder und nicht bipeder australischer Agamen

Zur Verdeutlichung der oben angeführten anatomischen Voraussetzungen für die bipede Fortbewegung sollen in der folgenden Tabelle anhand einiger Proportionsverhältnisse verschiedener australischer Agamen, deren Verhalten eingehender beobachtet werden konnte, die Unterschiede zwischen der bipeden *P. longirostris* und nicht bipeden Arten verdeutlicht werden:

	1	2	3	4	5
Amphibolurus barbatus (CUVIER) (4)	1,21	0,52	1,31	1,20	1,45
A. caudicinctus (GÜNTHER) (4)	2,09	0,93	2,02	1,33	2,10
A. diemensis (GRAY) (3)	1,23	0,61	1,54	1,10	1,57
A. fionni PROCTOR (3)	1,70	0,79	2,00	1,35	1,94
A. imbricatus PETERS (2)	2,34	0,96	1,92	1,27	2,10
A. inermis (DE VIS) (3)	1,19	0,56	1,55	1,41	1,58
Diporiphora australis (STEINDACHNER) (3)	2,23	0,78	1,61	1,14	2,24
D. bilineata GRAY (4)	2,32	0,78	1,69	1,13	2,21
Physignathus gilberti (GRAY) (1)	2,72	0,83	2,02	1,38	1,96
P. longirostris (BOULENGER) (3)	2,92	1,01	2,26	1,07	2,48

Erläuterungen:

1 = S : KR (Schwanzlänge : Kopfrumpflänge); 2 = HB : KR (Hinterbeinlänge : Kopfrumpflänge); 3 = HB : VB (Hinterbeinlänge : Vorderbeinlänge); 4 = SCH : F (Länge von Ober- und Unterschenkel : Fußlänge); 5 = F : H (Fußlänge : Handlänge).

Die den gemittelten Indices zugrundeliegenden Längen wurden mit Hilfe des Stechzirkels gemessen, wobei KR von der Schnauzenspitze bis zum Kloakenspalt, also über den Ansatz der Hinterbeine hinaus reicht. Die Beinlängen wurden über die Außenseiten der Gelenke gemessen. Der dem Artnamen folgende, in Klammern gesetzte Index bezeichnet die Anzahl der gemessenen Exemplare.

* Ob es sich bei diesen sehr nah verwandten Formen um Arten oder nur um Rassen handelt, ist noch unsicher.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Geschlechtsunterschiede lassen sich angesichts der geringen Zahl der gemessenen Exemplare mit einiger Wahrscheinlichkeit nur bei *Amphibolurus barbatus* und *A. caudicinctus* erkennen, bei denen die relative Schwanzlänge der ♀♀ etwas geringer ist als die der ♂♂. Für die übrigen Proportionsverhältnisse konnte Ähnliches nicht festgestellt werden.

Aus der Tabelle wird ersichtlich, wie sehr sich die bipede *P. longirostris* von den übrigen gemessenen, durchgängig nicht bipeden australischen Agamen unterscheidet. So ist große Schwanzlänge (bei *P. longirostris* fast dreifache Kopfrumpflänge) mit sehr hohen Werten für HB : KR, HB : VB und Fuß : Hand gekoppelt, während aus den oben angegebenen Gründen die kombinierten Ober- und Unterschenkel den Fuß an Länge kaum übertreffen.

Unter den angeführten Arten können *A. barbatus*, *A. diemensis* und *A. inermis* als besonders plump, *A. caudicinctus* und *A. imbricatus* als sehr schlank bezeichnet werden. Bipede Fortbewegung wurde bei letzteren beiden trotz reichlicher Gelegenheit nicht beobachtet. Die drei ersten Arten sind bodenbewohnende Tiere, von denen *A. inermis* und zum Teil auch *A. barbatus* Wüsten- bzw. Steppenbewohner sind, während *A. diemensis* die kühlen Hochflächen Südostaustraliens und Tasmaniens bewohnt und dort sogar noch in Hochmoornähe vorkommt. Der Biotop von *A. diemensis* ist außerordentlich reich an Schlupfwinkeln, *A. inermis* benutzt und gräbt sich Erdlöcher und zumindest für die Adulttiere von *A. barbatus* dürfte infolge ihrer bedeutenden Größe der Feinddruck geringer sein als bei den kleinen Arten. *A. caudicinctus* und *A. imbricatus* sind ebenfalls Bewohner trockener Halbwüstengebiete, wurden aber nur in felsigem Gelände gefunden, wo sie sich niemals weit von ihrem Unterschlupf entfernt aufhielten und diesen bei der kleinsten Störung sofort aufsuchten.

Abweichend gestaltet sind die beiden *Diporiphora*-Arten, die, obwohl sehr langschwänzig, doch relativ kurze Hinterbeine besitzen, an denen die Zehen jedoch verhältnismäßig lang sind. Sie bewohnen die Savannen und lichten Wälder Nord- und Nordostaustraliens. Auch bei diesen Arten wurde niemals bipede Fortbewegung beobachtet. *Physignathus gilberti* ist ein größtenteils arborikoles Tier.

Nur in sehr beschränktem Maße lassen sich die hier angeführten Indices und die ihnen zugrundeliegenden Körperproportionen in Beziehung zur Gattungszugehörigkeit der betreffenden Arten setzen. Das ist vielleicht möglich für die sehr große Schwanzlänge bei den beiden Arten der Gattung *Physignathus* (trifft gleichfalls für *P. lesueurii*, die Wasseragame zu), sowie für die eigenartigen Proportionsverhältnisse der Hinterextremität innerhalb der Gattung *Diporiphora* (relativ geringe Gesamtlänge der Hinterextremität — relativ große Fußlänge). Für die Gattung *Amphibolurus* lassen sich keine derartigen gattungsspezifischen Merkmale angeben, die Variationsbreite ist in Anpassung an die unterschiedlichen Lebensweisen außerordentlich groß.

Abstract

Bipedal locomotion is common in some species of Old World Agamids and New World Iguanids and Teiids. Now it was observed also in the case of the Central Australian Agamid *Physignathus longirostris* (Boulenger), some ecological notes on this species have been added.

For comparison some body proportion indices are given for a sample of Australian Agamids of the genera *Amphibolurus*, *Diporiphora*, which are quadrupedal species

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

only, and *Physignathus*. These data reveal the great importance for bipedal locomotion of a long tail and long hind legs having in particular the toes lengthened, as is to be seen in *Physignathus longirostris*.

Literatur

BELKIN, D. A. (1961): The running speeds of the lizards *Dipsosaurus dorsalis* and *Callisaurus draconoides*. — Copeia (2), 223—224.

OLIVER, J. A. (1955): The natural history of North American amphibians and reptiles. — New York.

RAND, A. S. & MARX, H. (1967): Running speed of the lizard *Basiliscus basiliscus* on water. — Copeia 230—233.

SNYDER, R. C. (1949): Bipedal locomotion in the lizard *Basiliscus basiliscus*. — Copeia, 129—137.

— (1952): Quadrupedal and bipedal locomotion of lizards. — Copeia, 64—70.

— (1954): The anatomy and function of the pelvic girdle and hind limb in lizard locomotion. — Amer. J. Anat. 95, 1—46.

— (1962): Adaptions for bipedal locomotion of lizards. — Amer. Zool. 2, 191—203.

WORRELL, E. (1963): Reptiles of Australia. Sydney.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Martin Baehr, Institut für Biologie III der Universität Tübingen, D-7400 Tübingen, Auf der Morgenstelle 28

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A [Biologie]

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: 291_A

Autor(en)/Author(s): Baehr Martin

Artikel/Article: Beobachtungen zur bipeden Fortbewegung bei der australischen Agame Physignathus longirostris (Boulenger). 1-7