



Een juveniele *A. erythrurus belli*.

Foto: H.A.J. in den Bosch

## De Algerijnse Roodstaartfranjeteeenhagedis (*Acanthodactylus erythrurus belli*): voortplanting en staartkleur jongen

H.A.J. in den Bosch  
Zoölogisch  
Laboratorium  
R.U. Leiden  
Postbus 9516  
2300 RA Leiden

en

E.N. Arnold  
Natural History  
Museum  
Cromwell Road  
London SW7 5BD  
Groot-Brittannië

### INLEIDING

Veel hagedissen van de familie Lacertidae bezitten een staart die anders gekleurd is dan het lichaam. Vooral jonge dieren vertonen dikwijls een fel gekleurde staart. Kleuren als fel turkoois, blauw, rood of geel zijn het meest gebruikelijk. De Europese *Acanthodactylus erythrurus erythrurus* dankt zelfs zijn naam aan de staartkleur van de jongen en (soms) de vrouwtjes: de Roodstaartfranjeteeenhagedis. Wij vermoedden dan ook rode staartjes bij de

nauw verwant geachte Algerijnse Roodstaartfranjeteeenhagedis *Acanthodactylus erythrurus belli*. Dit bleek maar ten dele waar.

### VOORTPLANTING

In 1993 kregen we een paartje *A. erythrurus belli* van Edward Wade. Ze waren afkomstig uit Al Aricha, Hauts Plateaux, Wiliya de Tlemcen, Algerije. Het eerste en in 1994 enige legsel werd gevonden op 5 april. De vier eieren be-dierven vrij snel. Aangezien er geen

embryo's in te ontdekken vielen, was het aannemelijk dat de eieren onbevruucht waren. Waarschijnlijk ten gevolge van een pas laat opgemerkte worminfectie waren de dieren bovendien niet echt levendig.

In 1995 hadden we meer geluk en konden op 5 mei vier en op 14 juni drie eieren verzameld worden. Gezien de grootte van de ouders (mannetje 76+120 mm, 21 g; vrouwtje 75+102 mm, 14 g (gewichten buiten de paartijd)), zijn de eieren met  $9,6 \pm 0,7 \times 16,9 \pm 0,8$  mm en  $0,88 \pm 0,11$  g (n=11) fors te noemen. De eindmaten van de vijf exemplaren die zich uiteindelijk goed ontwikkelden, liegen er ook niet om:  $18,3 \pm 1,3 \times 30,0 \pm 3,5$  mm en  $5,65 \pm 1,09$  g. De jongen komen bij 29°C uit na 43 dagen. De juvenielen meten dan kop-romp  $30,6 \pm 4,0$  mm met een staart van  $43,2 \pm 5,9$  mm, en ze wegen  $0,96 \pm 0,19$  g. Na driekwart jaar meten de jongen ongeveer 45+70 mm en wegen ze haast drie gram.

Jonge mannetjes zijn direct na het uitkomen al te herkennen aan de duidelijk gezwollen en verbrede staartbasis.

#### KLEURPATROON

Op een fluweelzwarte ondergrond vertonen de jonge *A. erythrurus belli* op het lijf zeven gele lengtestrepen en een rij stippeltjes op de zijden. De occipitaalstreep middenop de rug begint op het achterhoofd maar houdt ter hoogte van de voorpoten al op. Ter weerszijden lopen vanaf de pariëtaalschilden twee strepen die voor de achterpoten al enigszins versmelten en na een paar millimeter op de staart ophouden. Boven het oog begint de supraciliairstreep die zich als dorsolaterale streep doorzet op het lijf. De linker en rechter lopen nog circa 15 mm door op de staart, waarna ze versmelten en binnen ongeveer 10 mm verdwijnen. Onder deze streep vinden we op het lijf vanaf

de bovenzijde van het oor een rij enkele, zelden dubbele, fletsgele vlekjes; 12-15 op het lijf, 5-7 op de staart, verdwijnend ter hoogte van de versmelting van de dorsolaterale strepen. Achter het oog begint de wat fletser gele, haast crèmekleurige, flankstreep die zich met een slingertje via de bovenzijde van de oopening doorzet tot de lies, en op de staartbasis nog net even terugkomt. De kop is wat lichtgeel gemarmerd op een zwarte tot bruine ondergrond. De poten zijn van boven donkerbruin tot zwart met lichtgele, ronde vlekjes. De onderzijde van de kop, het lijf en de poten is paarlemoer wit.

Maar het opmerkelijkst is toch wel de staartkleur: daar waar de versmolten dorsolaterale strepen op de staart verdwijnen, verandert het nog net herkenbare crèmige streepje in fel turkoois. Dit zet zich op de bovenkant door tot het staartpuntje. Dorsolateraal ontstaat het turkoois op de staart al 10-15 mm eerder. Op de zijkant en de onderzijde ontstaat, ongeveer daar waar de lichte flankstreep op de staart ophoudt, een rossige kleur die snel feller wordt en doorloopt tot het staartpuntje. Er bestaat geen duidelijke scheidslijn in de lengte tussen het turkoois en het rood, zodat afhankelijk van de lichtinval en de richting waaronder men kijkt, de staart een onwezenlijke lila tint kan vertonen. (Deze richtingsafhankelijke component is er vermoedelijk de oorzaak van dat de staartkleur zo lastig waarheidsgetrouw op film weer te geven is.)

Na zo'n half jaar lijkt van het turkoois nauwelijks iets over, maar is het rood (inmiddels al minder fel, meer rozig; bij het begin van de staartonderzijde geheel verdwenen) wel nog te zien en misschien zelfs wat boven op de staart 'gekropen'. Dit is echter sterk afhankelijk van de hoek waaronder men waarneemt: schuin van opzij bezien is de

bovenzijde van het staartje nog duidelijk blauwig. Na zo'n driekwart jaar is alleen met goede wil nog wat van de voorheen spectaculaire kleuren te herkennen, voornamelijk op de achterste staarthelft: op een afstand doet het samenspel van heel licht turkoois en heel licht rose nu zelfs wat groenig aan; een tint die we van veel jonge *Lacerta*'s en *Podarcis*soorten kennen. De basiskleur van het lijf is inmiddels donkerbruin. De onderzijde is helderwit.

*A. boskianus*, *A. felicis*, *A. gongrorhynchatus*, *A. haasi*, *A. longipes*, *A. masirae*, *A. micropholis*, *A. savignyi*, *A. schmidti* en *A. s. scutellatus* (ARNOLD, 1984; SALVADOR, 1982 en eigen waarnemingen).

Wij krijgen de indruk dat een blauwe staart bij jonge *Acanthodactylus* de oorspronkelijke, 'primitieve' toestand vertegenwoordigt. Overigens kleuren van de genoemde soorten niet alle staartjes even blauw: ze zijn blauw met zwarte



Een detail van de staart van een juveniele *A. erythrurus belli*.

Foto: H.A.J. in den Bosch

#### VERGELIJKING

Voorzover ons bekend is dit de eerste maal dat een dergelijke tweekleurige staart bij jonge *Acanthodactylus* (Franjeteenhagedissen) gemeld wordt. We kennen rode staarten bij jonge *A. boueti*, *A. e. erythrurus*, Afrikaanse *A. boskianus* en bij *A. ophiodurus*; blauwe staarten bij jonge *A. aureus*, *A. blanci*,

dwarsbanden bij *A. schmidti*; wit-blauwig bij *A. gongrorhynchatus*; neigen naar gelig bij *A. haasi*, Egyptische *A. longipes*, en bij *A. micropholis* (Arnold, ongepubl. waarn.). Daarnaast is de mate waarin de staartkleur zich voortzet zeker niet gelijk binnen het genus *Acanthodactylus*. Bij sommige soorten is de kleur het meest intensief bovenop

de staart en aan het staartuiteinde en vervaagt naar voren toe, terwijl het andere uiterste vertoond wordt door soorten waarbij de kleur vooral op de staart-onderzijde en achterop de dijen te vinden is. De eerste kleurvorm leidt de aandacht weg van de veel kwetsbaardere kop en romp van de jonge hagedissen (ARNOLD, 1984), zeker voor vijanden die van bovenaf aanvallen zoals (roof-)vogels. Het tweede geval, met krachtige kleur op de dijen en de onderzijde van de staart, vooral zichtbaar in het blikveld van een hagedis, kan doen vermoeden dat het een signaalfunctie binnen een soort vervult. Zo hebben we waargenomen dat halfwas *A. e. erythrurus* in het voorjaar in Spanje soms hun staart wat opheffen en er langzaam mee heen-en-weer bewegen waarbij de kleur goed uit komt. PETERS (1964) heeft al eens gesuggereerd dat een felle staart- en dijkleur bij jonge en halfwas dieren van *Eremias* (Steppen-hagedissen) - die duidelijk zichtbaar is als ze met opgeheven staart vluchten - de agressie van volwassen mannetjes afschakelt. Een dergelijke intraspecifieke functie lijkt aannemelijk ook bij *Acanthodactylus*, temeer daar soorten die tezamen in één gebied voorkomen vaak jongen met een verschillende staartkleur hebben. Zo is die in Dhofar bij *A. boskianus* blauw (elders rood), terwijl de sympatrische *A. opheodurus* rode staartjes vertonen (Arnold, ongepubl. waarn.). In sommige Noordegypische populaties zouden jonge *A. boskianus* een blauwe staart hebben en een rode bij meer volgroeide dieren (pers. med. Sherif Baba el Din). Verschillende kleuren kunnen voorkomen dat roofdieren een universeel zoekbeeld voor jonge Franjeteenhagedissen ontwikkelen. Bovendien geeft het de volwassen *Acanthodactylus* de mogelijkheid hun eigen jonge soortgenoten te herkennen. Ze kunnen dan eventueel

wel de juvenielen van andere soorten consumeren, maar niet hun eigen nageslacht.

#### TWEEKLEURIG

Het kleurpatroon blauw en rood zoals hier gemeld voor *A. erythrurus belli* is waarschijnlijk ook binnen de Lacertidae uniek. Uiteraard kennen we dwarsbandering, dikwijls veroorzaakt door meer of minder zwart pigment per ring staartschubben. Bij sommige Europese hagedissen blijft dit bij de volwassen dieren bestaan: *Lacerta oxycephala* (de Spitskophagedis) is een mooi voorbeeld. (Bij agaamachtigen (bv. *Phrynocephalus*) of gekko's is bandering natuurlijk veel gebruikelijker.) Verder is de kleur aan de onderzijde van de staart vrij vaak lichter, soms haast wit. Een laatste variatie waarbij echt twee kleuren te zien zijn, betreft lengtestreping van het lijf die zich een klein stukje op de staart doorzet. We denken aan juveniele *Gallotia atlantica* (Atlantische Hagedis) of jonge *Podarcis gageae* (Skyroshagedis). Die strepen zijn wat lichter bruin (of zelfs geliger) dan de omringende kleur. Maar niets haalt het toch bij de turkooise bovenzijde en rode zij- en onderkant van de staartjes van jonge *A. erythrurus belli*.

#### VERMOEDENS

De hierboven geuite speculaties moeten natuurlijk wel ondersteund worden door gedragsobservaties. Het lijkt ons echter zeer aannemelijk dat staartkleur twee aparte functies kan vervullen waarbij zich het probleem voordoet dat de optimumkleur voor het intraspecifieke signaal (communicatie tussen soortgenoten) en het interspecifieke (ter misleiding van roofdieren) duidelijk verschillend kan zijn. Bedenk bijvoorbeeld dat blauwe tinten van verderaf minder opvallen dan rood of geel. Een keuze

voor meerdere kleuren ligt dan voor de hand. Hoe logisch dit ook lijkt, het is tegelijkertijd verbazingwekkend dat er maar weinig tweekleurige staarten beschreven zijn. Misschien hangt er toch een vervelend prijskaartje aan een dergelijke uitmonstering: je kan ook teveel aandacht op jezelf vestigen.

De jonge *A. erythrurus belli* verliezen, zoals hierboven beschreven, de blauwe component in de staartkleur na zo'n half tot driekwart jaar. Klaarblijkelijk is die kleur vanaf dat moment minder noodzakelijk dan het rood dat ook bij jongen van de verwante *A. e. erythrurus* lang zichtbaar blijft. De suggestie van een signaal-functie binnen de soort in dit stadium dringt zich op, maar kan zonder aanvullende waarnemingen voorlopig slechts als een hypothese worden beschouwd.

#### WAARNEMEN

Er zijn opmerkelijk weinig gedachten in de literatuur beschreven die de eventuele functies van kleuren op toch vaak verrassende plaatsen tot onderwerp hebben. Hier ligt nog een heel terrein braak voor de natuur- en terrariumliefhebber. Zo vertonen mannetjes van de in Europa algemene *Lacerta vivipara*, de Levendbarende Hagedis, zelfs binnen één populatie buikkleuren als crème, grijs, rood, geel en oranje. Waarom, als ze nooit hun buik tonen? De enige Europese hagedissen die weleens langdurig hun onderzijde laten zien - mannetjes van *Podarcis gaigeae* en *Podarcis milensis* (de Miloshagedis) tijdens de paring (In den Bosch, ongepubl. waarn.) - zijn daar nu juist onopvallend gekleurd. Bij de toch regelmatig gekweekte *Gallotia atlantica* kan de onderzijde van de achterpoten en de omgeving van de cloaca bij de jongen helder dooiergeel zijn (In den Bosch, ongepubl. waarn.). Niemand

heeft dit ooit gemeld, laat staan dat er een functie aan is toegekend. Even merkwaardig is de situatie bij *Lacerta brandtii*, de Perzische Hagedis (IN DEN BOSCH, 1996), waarvan de mannetjes helder oranje dij-onderzijden en cloaca-omgeving vertonen. Ondanks een jaar intensief observeren, bleken ze nog nooit met die regio te pronken of anderen af te schrikken. Kleuren blijven raadselachtig.

#### OPGROEIEN

Bij de volwassen *A. erythrurus belli* is van de hierboven beschreven fraaie jeugdtekening weinig meer te herkennen en zijn de staarten, zowel als het merendeel van de romp, saai grijsbruin geworden. Zeker bij het mannetje zijn hooguit met moeite de gele strepen van de jongen nog als vage grijze lijnen te herkennen. Slechts de zijstippels, de lichte flankband en de vuilwitte onderzijde komen nog wat overeen met de jeugdtekening. Het zwart is opgebroken in onregelmatige blokjes. Bij het vrouwtje veranderen de gele jeugdstrepen in grijs of wit. Toen de ouders pas binnen kwamen, waren ze trouwens beduidend rossiger dan nu, zodat het vergrijzen mogelijk een ouderdomsver-schijnsel betreft.

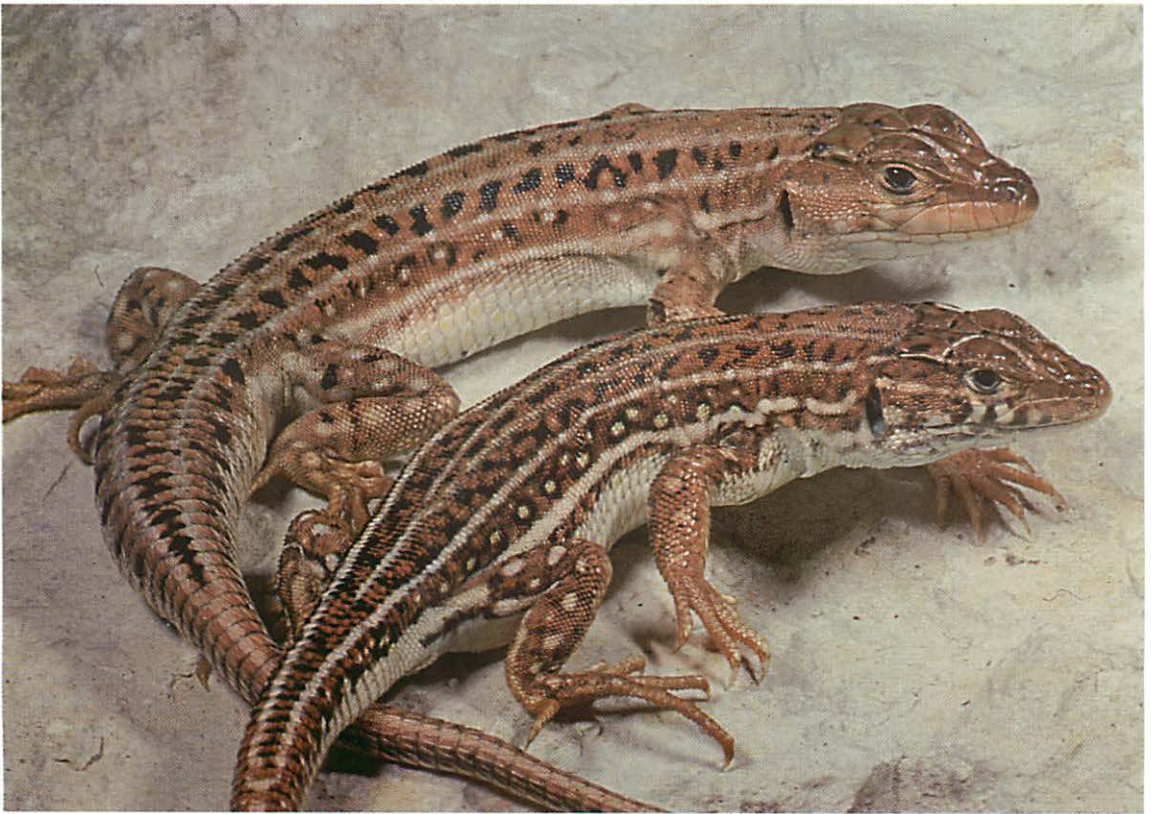
#### GEDRAG

Zoals veel franjeteenhagedissen, zijn *A. erythrurus belli* fanatieke gravers. Vooral het vrouwtje is absurd volhardend. Na twee jaar zou het haar toch wel duidelijk moeten zijn dat je in een bepaalde hoek van het glazen terrarium toch echt niet verder komt. Maar nee, van vroeg tot laat blijft zij in de weer. Als eiafzetbakje was een plastic doos van 1 liter met vochtige potaarde gevuld, maar die kon men wel blijven vullen, want binnen een half uur werkte zij met gemak het grootste gedeelte er weer uit.

## PARING

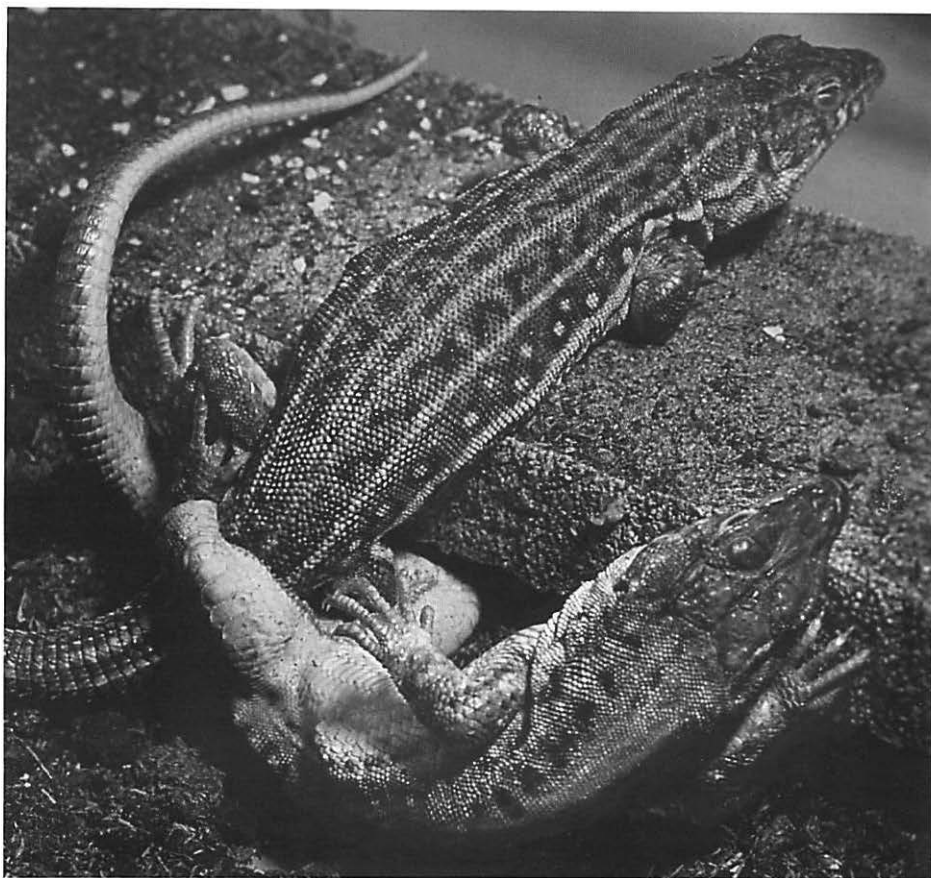
Het paargedrag doet vooral komisch aan. De partners draaien minutenlang razendsnel rond in concentrische cirkels met het vrouwtje aan de binnenzijde. De koppen bevinden zich op ongeveer gelijke hoogte. Tijdens het ronddraaien lijkt het mannetje haar in de wang te willen happen. Daar hun koppen evenwel parallel blijven, schampen hooguit de zijkanten van zijn kaken langs haar wang. Af en toe zijn er korte flank- of staartbeten. Net voor de paring lijkt het alsof het mannetje haar in de nek zal bijten, maar dat komt er niet echt van. Vervolgens ziet men gedurende een seconde of twee een wirwar van poten en staarten en plots is er een copulatie waarbij het mannetje min

of meer rechtop zit in een positie die doet denken aan 'kijk eens, zonder handjes' terwijl het vrouwtje gewoon op de bodem ligt. Alleen de achterlijven en de cloaca's maken contact. Ze zitten nu stil en na verloop van vijf tot tien minuten komen de lichamen horizontaal naast elkaar te liggen. Onderwijl is er weleens een aanduiding van een beet door het mannetje in het lijf, nek of een voorpoot van het vrouwtje, voornamelijk - zo lijkt het - als zij zich beweegt. Na zo'n 45 minuten gaan ze uiteen. Vergeten we even het begin, dan doet de paring nog het meeste denken aan die van de slangooghagedissen (*Ophisops*); er bestaat nauwelijks een overeenkomst met andere Europese genera.



De rossige tint die de volwassen *A. erythrurus belli* op deze opname na vangst vertoonden, heeft inmiddels plaats gemaakt voor grijziger tonen (boven mannetje, onder vrouwtje).

Foto: H.A.J. in den Bosch



Tijdens de copulatie heeft het mannetje zich niet vastgebeten in het vrouwtje.

Foto: H.A.J. in den Bosch

#### DANKWOORD

We thank Edward Wade for donating the lizards.

#### *ACANTHODACTYLUS ERYTHRURUS BELLI*: REPRODUCTION AND JUVENILE TAIL COLOUR

Courtship begins with the animals circling each other quickly for a few minutes in concentric circles (the female on the inside), the male apparently trying to bite the temporal region of the female, but without succeeding since the heads are always parallel. Occasionally the male does bite the flank or tail of the female, though without maintaining his grip. Quite suddenly copulation occurs, preceded by a second or two in which tails and legs seem to become a twirling jumble. In the first 10-20 seconds of the copulation the male, mainly, shows quick frontleg- and tail-move-

ments. There is no bite-hold on the female; the male may even sit in an 'upright' position with neither his head, frontlegs nor front part of his body touching the female. However, after a maximum of approximately ten minutes, the male returns to the usual horizontal position. Copulation lasts about 45 minutes, after which the pair separates.

In 1995 a clutch of four eggs was laid in the first week of May, a second with three eggs in the third week of June. Eggs measured 9.6x16.9 mm and weighed 0.88 g. Just before hatching these reached 18.3x30.0 mm and 5.65 g. Incubation at 29°C takes 43 days. Young measured 30.6+43.2 mm (head-body + tail) and weighed 0.96 g.

The juvenile skin pattern consists of seven longitudinal, yellowish lines on a velvet, black body. On the flanks a longitudinal series of dull, yellow dots is found. Ventrally the head

and body are off-white. In contrast to what is known of all other *Acanthodactylus* species, juveniles of *Acanthodactylus erythrurus belli* show a bi-coloured instead of a uni-coloured tail. Dorsally and dorsolaterally it is turquoise, laterally and ventrally it is a saturated red. Since there is no clear demarcation line between the two, and because the final colour impression is somewhat dependent on the angle of observation, hues between blue via lilac to brown and red result. Except for some striping and banding in other lacertids, mostly concerning shades of the same colour, this bi-coloured tail is also unique within the family Lacertidae. Even in the closely related *Acanthodactylus e. erythrurus* juveniles show only uni-coloured red tails.

The impression is that a blue juvenile tail may be 'primitive' in *Acanthodactylus*; in the majority of species it still is that colour. It changes to blue with black transverse bands in *A. schmidti*, whitish blue in *A. gongrorhynchatus* and yellowish in *A. haasi*, *A. micropholis* and Egyptian *A. longipes*. Red tails occur in African *A. boskianus*, in *A. e. erythrurus* and *A. ophiodurus*. In some species the colour is most intense distally and dorsally, but fades anteriorly. At the other extreme of the spectrum it is strong on the tail underside and also occurs on the back of the thighs. Presumably the former, which concentrates attention towards the tail tip and away from the more vulnerable body, distracts predators. The latter case, being striking from a lizard's eyeview, especially if the tail is lifted, could be an intraspecific signal which in analogy to literature on *Eremias* may reduce aggression in mature males.

Sympatric *Acanthodactylus* species often differ in immature tail colour; this may help prevent predators developing a universal *Acanthodactylus* search image. It may also serve an interspecific function allowing adults to recognise and eat other species' young.

It may thus be that tail colour has two distinct purposes, in which case there may be situations where the optimum colours for signalling to conspecifics and to predators are different. However, if so, it is surprising that bi-coloured tails are extremely rare. Maybe too much conspicuousness is detrimental?

At an age of six months the remaining blue tail colour in *A. e. belli* is only just visible on an oblique angle, although the red - albeit less intense - still shows. In the present case with young *A. e. belli* one might hypothesize that blue, possibly performing an interspecific function is less necessary (in the grown juvenile), but that, the presumably intraspecifically active red, apparently still is useful (like in the closely related *A. e. erythrurus* where in females it may persist into young adulthood). An additional three months later most of the tail colour has disappeared, the tail being only vaguely greenish from a distance (the combined effect of light blue and light red).

In adult *A. e. belli* most of the black and all of the tail colour changes into brown or brownish-grey. Some of the black persists as rows of black markings on the body. The yellow lines disappear for the greater part (in males) or change into grey or white (in females).

#### LITERATUUR

- ARNOLD, E.N., 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *J. nat. Hist.* 18: 127-169.
- BOSCH, H.A.J. IN DEN, 1996. Op zoek naar de Perzische Hagedis (*Lacerta brandtii*). *Lacerta* 54: 121-128.
- PETERS, G., 1964. Sekundäre Geschlechtsmerkmale, Wachstum und Fortpflanzung bei einigen transkaukasischen *Eremias*-Formen (Reptilia, Lacertidae). *Senck. biol.* 45: 445-467.
- SALVADOR, A., 1982. A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). *Bonn. zool. Monogr.* 16: 1-167.