

Einige Bemerkungen zur Fortpflanzungsbiologie der Smaragdeidechse (*Lacerta viridis*)

(Reptilia: Sauria: Lacertidae)

CLEMENS BECKER

Mit 9 Abbildungen

Einführung

Im Gegensatz zur Taxonomie und Morphologie sowie zur Verbreitung und Ökologie sind Berichte zum Verhalten der Lacertiden noch immer spärlich. Obwohl sich eine Vielzahl von Autoren mit der Haltung, Zucht, ja sogar mit Kreuzungen von Lacertiden (zu letzterem RYKENA & HENKE 1978) beschäftigt haben, ist Material über die verschiedensten Verhaltensweisen eben dieser Arten selten.

Die ersten größeren Abhandlungen, die vergleichende Analysen zulassen, liegen von KRAMER (1937) über die Paarungsbiologie und das soziale Verhalten von Mauereidechsen (*Podarcis melisellensis* und *P. sicula*) und von KITZLER (1941) über die Paarungsbiologie von *Lacerta agilis*, *L. viridis* und *L. strigata* vor. Ältere Angaben verschiedener Autoren (NOBLE & BRADLEY 1933, GLÜCKSELIG 1863, KLINGELHÖFFER 1900, 1931) widersprechen sich in vielen Aussagen.

Eingehende Untersuchungen und Ergebnisse über das reiche Verhaltensrepertoire der Lacertiden liefert WEBER (1957) nach zweijähriger Beobachtung von *Lacerta viridis* und einjähriger Beobachtung von *Podarcis muralis* und *Lacerta lepida* in Freigehegen im Tessin. Ethologische Studien an europäischen Eidechsen sowie Haltungs- und Zuchtbedingungen der *Podarcis hispanica* von VERBEEK (1972a, b) schließen sich an.

Um auf die Vielfalt der sozialen Verhaltensweisen bei Lacertiden hinzuweisen und dem interessierten Terrarianer weitere Einblicke in die Fortpflanzungsbiologie der Smaragdeidechse (*Lacerta viridis*) unter Gefangenschaftsbedingungen zu geben, schildert der Verfasser im folgenden seine eigenen Beobachtungen an einem Smaragdeidechsenpaar von Januar bis Juni 1980 zum Verhalten der Geschlechter untereinander in den Bereichen „Imponiergehabe“, „Treteln“, „Sprödigkeits- und Ablehnungsverhalten“, „Paarung“ (es wurden insgesamt 20 beobachtet) und „Eiablage“. (Es wurden drei Eiablagen mit Gelegen von acht und zweimal elf Eiern beobachtet.)

Tiere und Haltungstechnik

Tiere

Bei dem beobachteten Smaragdeidechsenpaar handelt es sich um ein ca. vier Jahre altes Männchen aus dem Tessin, das der Verfasser im Mai 1979 vom Zoologischen Institut der Universität Heidelberg zur Pflege übernahm (Gewicht ca. 45 g, Gesamtlänge 22 cm, Schwanzlänge 12 cm mit einem nachgewachsenen Schwanzstummel von 7 cm) und um ein ca. drei Jahre altes Weibchen (beide Altersangaben geschätzt) unbekannter Herkunft (Gewicht ca. 32 g, Gesamtlänge 27 cm, Schwanzlänge 18 cm), das im September 1979 dem Männchen zugesellt wurde.

Das Männchen ist wechselnd schwarz und grünlich/goldgelb gefärbt, wobei sich die etwas hellere Gelbfärbung der Kehle auch zur Paarungszeit nicht wesentlich ändert, wogegen das Weibchen eine fast einheitlich grüne Körperfärbung mit deutlich ausgeprägter Blaufärbung der Kehle besitzt.

Terrarium und Haltung

Die Bodenfläche des Terrariums beträgt 90×40 cm, seine Höhe 40 cm. Die Einrichtung besteht aus einem ca. 5 cm dicken Erdbelag im Mittelteil (Feuchtbereich), der mit Gräsern, Farn und ca. 30 cm hohen Laubholzschößlingen bepflanzt und mit einem alten Baumstumpf im Zentrum und einem 40 cm langen bemoosten Ast im hinteren Teil als Unterschlupf versehen ist.

Im linken Behälterteil sorgen eine Steinplatte (ca. 15 bis 20 cm Durchmesser), im rechten Teil eine Steinplatte vergleichbarer Größe mit darüber befindlichem Felsaufbau mit zahlreichen Spalten (zum Unterschlupf für ein Paar *Podarcis lilfordi*), die durch 10-W-Aquarienheizstäbe aufgeheizt werden, für die nötige Wärme. Diese Behälterteile haben einen ca. 5 cm hohen Sandbelag (Trockenbereiche), bepflanzt mit einer kleinen Agave und Aloe.

Die Terrarienrückwand ist als Kletterwand aus Eichen- und Fichtenrinde mit Efeuberankung gestaltet, die nicht nur eine weitere Unterschlupfmöglichkeit darstellt und den Tieren das Klettern in der Vertikalen ermöglicht, sondern zudem das Beklettern der Terrarienabdeckung aus engmaschigem Draht zulässt.

Die Beleuchtung erfolgt durch eine 10-W-Neonröhre im Mittelteil und durch zwei Strahler mit verspiegelten 40-W-Lampen von links und rechts, die als weitere Beheizungsmöglichkeit auf die beiden Liegesteine gerichtet sind. Etwa wöchentlich erfolgt eine 10 bis 15 Minuten dauernde Bestrahlung mit einer Höhen Sonne (UV-Strahlung), was für die Bildung des Vitamin D zur enteralen Resorption, Fixation und Mobilisation von Calcium und Phosphat unentbehrlich ist, damit normale Knochenstrukturen gebildet und erhalten, sowie das Wachstum stimuliert werden.

Das Smaragdeidechsenpaar wurde in diesem Terrarium bis zum 10. III. 1980 allein, danach zusammen mit einem jungen Paar *Podarcis lilfordi* gehalten.

Nahrung

Die Hauptnahrung besteht aus amerikanischen Wanderheuschrecken (alle Larvenstadien und Imagines), Mehlkäferlarven und -puppen sowie großen Schmeißfliegen.

Soft wie möglich werden zudem Spinnen, Nachtfalter, diverse Fliegen, Regenwürmer, Hundertfüßer und gelegentlich neugeborene Mäuse gereicht. Zur Deckung eines breiteren Vitamin- und Mineralstoffhaushaltes werden die Mehlkäferlarven in Abständen mit „Vitakalk“ bepudert. Eine weitere Kalkgabe erfolgt durch Einstreuen von Vogelsand mit größeren Kalkstückchen, die von allen Tieren zusammen mit anderen Steinchen aufgenommen werden, die wohl „eine wesentliche Hilfe bei der Zerkleinerung der Insektennahrung sind“ (VERBEEK 1972b, MOLLE 1956).

Fortpflanzungsbiologie

Überblick über Einleitung und Verlauf der gesamten Fortpflanzungsaktivität

Normalerweise halten Smaragdeidechsen im Freiland vier bis sechs Monate eine völlige Winterruhe (WEBER 1957, ANGEL 1946). Die Bedingungen dieser Winterruhe sind bei der Terrarienhaltung schlecht zu imitieren, jedoch machte der Verfasser gute Erfahrungen mit einer „künstlichen Winterruhe“, indem zu Beginn der kalten Jahreszeit (etwa Oktober) sowohl Beleuchtung als auch Heizung ganz ausgeschaltet wurden und zudem die Zimmertemperatur gesenkt wurde. Sämtliche Tiere, die besonders im Spätsommer und Herbst reichlich mit Heuschrecken gemästet wurden, reagierten auf diese Änderungen in ihrer Umgebung schon nach wenigen Tagen mit Verkriechen unter Steine und Baumwurzeln oder Eingraben in die Erde.

Kurze ungewollte Unterbrechungen dieser „künstlichen Winterruhe“, die beim Verfasser durch gelegentliche Beheizung des bewohnten Raumes auftraten, schaden den Tieren offensichtlich nicht, obwohl sie dann „interessiert“ aus ihren Löchern kamen, dargereichtes Futter aber nicht annahmen.

Die Zeittafel am Ende des Kapitels gibt den genauen zeitlichen Verlauf der gesamten Fortpflanzungsperiode wieder.

Die Beendigung der Winterruhe erfolgte im Januar 1980 durch Einschalten der Heizung und Beleuchtung, worauf das Männchen prompt durch Beginn seiner Aktivität reagierte. Das Weibchen wurde dagegen erst ca. zwei Wochen später (Mitte Februar) aktiv, so daß ab diesem Zeitpunkt die Verhaltensweisen „Imponieren“ und „Treteln“ sowie etwas später vollständiges Paarungsverhalten zu beobachten waren. Um diese Zeit begann sich das Männchen zu häuten (Frühjahrshäutung), so daß das Prachtkleid nur unmerklich in Erscheinung trat (20. bis 29. II.), unmittelbar darauf häutete sich auch das Weibchen (6. bis 8. III.).

Die erste Paarung erfolgte mit Sicherheit erst am 10. III., obwohl das Weibchen als letztes schon drei Wochen zuvor (Mitte II.) sein Winterquartier verlassen hatte, nach einer Zeitdifferenz also, die auch WEBER (1957) im Freiland feststellte (dort natürlich zeitlich verschoben).

16 Tage nach der letzten Paarung der ersten Paarungsperiode (10. bis 19. II.) legte das Weibchen, dessen Bauch prall mit Eiern gefüllt war, nach vorhergegangener, tagelanger starker Wühlaktivität im ganzen Terrarium, die erste Ei-Serie (acht Eier) in eine Erdhöhle unter der Baumwurzel ab (4. IV.). WEBER (1957) nennt eine Zeitdifferenz von vier Wochen nach der Paarungszeit. Schon nach wenigen Tagen (9. IV.) war das Weibchen wieder paarungsbereit und legte nach einer zweiten Paarungsperiode (9. bis 13. IV.) am 25. IV. sein zweites Gelege mit elf Eiern ab (also genau 21 Tage nach der ersten Eiablage; WEBER [1957] nennt vier Wochen). Überraschenderweise — wohl als Folge der Gefangenschaftshaltung und der sehr früh begonnenen Paarungsaktivität — kam es nach einer weiteren Paarungsperiode (30. IV. bis 3. V.), die ebenfalls nach einigen Tagen der „Enthaltbarkeit“ einsetzte, nach weiteren 27 Tagen zu einer dritten Eiablage in der Nacht vom 22. auf 23. V. mit ebenfalls elf Eiern. (Alle drei Gelege erwiesen sich als unbefruchtet.)

Charakteristisch und direkt auf die bevorstehenden Eiablagen hinweisend war in allen drei Fällen die drei bis fünf Tage dauernde, intensive, ungerichtete Wühlarbeit des Weibchens im ganzen Behälter und das nur einige Stunden dauernde, systematische, gerichtete Graben direkt vor der Eiablage an einer ganz bestimmten Stelle des Terrariums, dem Ort der Eiablage.

Dieser Drang zur Wühlaktivität war oft so stark, daß das Weibchen öfters — nur auf den Schwanz aufgestützt und -gestellt — mit allen vier Extremitäten an der Terrarienbeglasung „wühlte“. Abweichend von der Meinung WEBERS (1957), die zweite Paarungszeit verlaufe weit ruhiger als die erste und der Paarungsmarsch fehle oder sei sehr kurz, stellte ich eine unverändert heftige Paarungsaktivität mit ausgiebigen Paarungsläufen fest, lediglich die Paarungsperioden nahmen von zehn Tagen auf fünf und vier Tage Dauer ab. Möglicherweise ist dies wieder eine Folge der Terrarienhaltung, da sich hier natürlich das Weibchen im Gegensatz zur freien Natur den stimulierenden Paarungsaktivitäten des Männchens nicht durch einfaches Davonlaufen und dadurch Unterbrechung des optischen Kontaktes entziehen kann.

Einzelverhaltensweisen der Fortpflanzungsaktivität

Im folgenden gebe ich einen Überblick über die Einzelverhaltensweisen, das heißt, über die diversen Elemente der gesamten paarungsauslösenden Faktoren, der eigentlichen Paarung, sowie über die Elemente der eine Paarung verhindernden beziehungsweise abbrechenden Faktoren bei meinem Smaragdeidechsenpaar.

▶

Tab. 1. Saisonaler Ablauf der Fortpflanzungsbiologie von *Lacerta viridis*. Die Pfeile verdeutlichen die nach allen drei Paarungsperioden wiederkehrenden Verhaltensweisen „Paarungsversuche des ♂“ (Pv), „Wühlaktivität des ♀“ (W) und „Eiablage“ (wP = wahrscheinliche Paarungen, die nicht beobachtet werden konnten).

Seasonal development of the mating biology of *Lacerta viridis*.

Datum	Beobachtete Paarungen: Tageszeit	Paarungsversuche des ♂	Wühlaktivität des ♀	Eiablage: Anzahl der Eier	Häutungen
Ende I	Männchen beendet seine Winterruhe				
Mitte II	Weibchen beendet seine Winterruhe, gleichzeitiger Beginn der Paarungsaktivität				
20.-29.II					♂
06.-08.III					♀
10.III	13.00				
15.III	wP wP				
16.III	wP wP				
17.III	13.46 20.15				
18.III	10.58 21.10				
19.III	11.19 17.50				
20.III		Pv			
26.-27.III					♂
28.-29.III					♀
30.III-					
03.IV			W		
03./04.IV				8	
09.IV	13.30 21.00				
10.IV	12.02 22.00				
11.IV	wP 18.00				
12.IV	wP 17.00				
13.IV	wP 17.00				
14.IV		Pv			
17.IV		Pv			
19.-20.IV			W		♀
22.-24.IV				11	
24./25.IV					
30.IV	wP 19.45				
01.V	12.55 20.00				
02.V	11.45	Pv			
03.V	10.30 15.05				♀
04.V		Pv			
05.V			W		♂
19.-22.V				11	
22./23.V					
25.-26.V					♀

Um die einzelnen Schritte — auch zeitlich — besser nachvollziehen zu können, gebe ich erst in dem Abschnitt „Auszüge aus dem Protokoll“ einige vollständige Handlungsketten aus meiner Protokollmitschrift wieder und beschränke mich deshalb in den folgenden Abschnitten auf die Darlegung der einzelnen Glieder dieser Kette, die sich ja größtenteils gegenseitig bedingen und daher als Ganzes betrachtet werden müssen.

Imponieren

Das „Imponieren“, das ich besonders schön am Männchen vor der ersten Paarungsperiode beobachten konnte — eine wohl aus der Intentionsbewegung des Beutepackens stammende ritualisierte Verhaltensweise (KITZLER 1941) zur Bedrohung und Einschüchterung eines männlichen Rivalen vor einem möglichen Kommentkampf — ist im Verhalten der Geschlechter untereinander als echte „Balz“ des Männchens um das Weibchen zu sehen. Während also einem anderen Männchen gedroht wird, soll dem Weibchen mit der gleichen Verhaltensweise imponiert werden, sollen schließlich Abwehrbewegungen und Sprödigkeitsverhalten des Weibchens zu Beginn einer Paarungsperiode langsam bis hin zur Paarungsbereitschaft abgebaut werden.

So war besonders am frühen Morgen bei jeder ersten Begegnung und während der Zeit, die in den Paarungsperioden den Kopulationen vorausging, das imponierende Männchen mit ruckartigen Bewegungen und steifbeinigem Vorgehen gegen die Partnerin zu beobachten. Dabei war der Vorderkörper hauptsächlich in der Nackengegend angehoben, die Kopfspitze dagegen gesenkt. Die gleichzeitige Vorwölbung des Zungenbeins ließ die bei meinem Männchen wenig intensive Kehlfärbung noch stärker als sonst hervortreten, ein sicheres Anzeichen, daß gerade das Prachtkleid mit seiner normalerweise blauen Kehlfäche auf das Weibchen auslösende Funktion (zum „Treteln“) besitzt, was seinerseits das Männchen zu weiteren Paarungshandlungen veranlaßte. Attrappenversuche von KITZLER (1941) bestätigen diese Signalfunktion der blauen Kehle des Männchens.

Treteln

Das „Treteln“ der weiblichen Smaragdeidechse, das immer als Reaktion auf die Annäherung des imponierenden Männchens gezeigt wurde, ist als echte Demutsgebärde zu werten, die aber einerseits nicht nur die Unterlegenheit zum Ausdruck bringen, sondern andererseits ganz spezifisch das Männchen zu weiteren Paarungshandlungen führen soll. Das Weibchen ist also in der Lage, mit einer ritualisierten Verhaltensweise, die aus einer tatsächlichen Flucht durch Aufgabe der „Laufbewegung“ entstanden sein dürfte, das Männchen zur gegenseitigen Bezugnahme zu veranlassen. Somit ist diese Intentionsbewegung eine nur begonnene Instinktbewegung (nämlich der Flucht), die das Männchen über die Stimmung des Weibchens informiert beziehungsweise die Bereitschaft zu bestimmten Handlungen anzeigt. Bezeichnend für diese Bereitschaft des Weibchens zu weiteren Handlungen ist die Tatsache, daß mein Weibchen das Treteln bei der Annäherung des Männchens oft schon zeigte, bevor dieses überhaupt imponieren konnte. Folglich lösen sich Treteln und Imponieren gegenseitig aus.



Abb. 1. Heftiges „Treteln“ des Weibchens von *Lacerta viridis* vor dem imponierenden Männchen (rechts).

Female of *Lacerta viridis* „runs on the spot“ in front of the displaying male (right).

Die Haltung des Körpers beim Treteln ist derjenigen des Imponierens konträr, das heißt, der Vorderkörper wird angehoben, wobei die Kopfspitze nach oben weist. Auf einer Stelle liegenbleibend — der Körper ist vom sich nähernden Männchen leicht abgewandt, nur der Kopf zeigt in dessen Richtung — bewegen sich die Vorderbeine asynchron auf und ab (treteln). Je nach Erregungsgrad ist dieses Treteln langsam oder schnell und bei noch zunehmender Erregung von heftigem Kopfnicken begleitet (Abb. 1). Ein von WEBER (1957) beschriebenes Schwanzzucken des Weibchens in hochgradiger Erregung stellte ich bei meinem Weibchen nicht fest, selbst dann nicht, wenn das Männchen den Schwanz der Partnerin packen wollte.

Umkreisen und Betasten

Das „Umkreisen“ und „Betasten“ des Weibchens durch das Männchen konnte hauptsächlich dann beobachtet werden, wenn das Paar schon längere Zeit auf dem Wärmestein zusammen gelegen hatte und sich — oft mit geschlossenen Augen und in gegenseitiger Wärmeanlehnung — „gesonnt“ hatte (Abb. 2). Es zeigte in allen beobachteten Fällen an, daß das Männchen in Erregung kam und eine Kopulation bevorstand. Aus der Stellung der Wärmeanlehnung heraus, dem engen Beieinanderliegen beider Partner, begann das Männchen langsam, das Weibchen zu umgehen. Sein Körper, der dann regelmäßig einen Bogen bildete, schloß so das Weibchen regelrecht in diese „Art Halbkreis“ ein (Abb. 3).

Gleichzeitig wurde so das Weibchen zu einer ähnlichen Bewegung im Kreisinneren animiert, so daß sich die Partner parallel zueinander Kopf an Kopf, und Flanke an Flanke in einem Kreis bewegten.

Weitere Möglichkeiten im Verhalten der Geschlechter, die eine bevorstehende Paarung anzeigten, war eine Annäherung des Männchens bei gleichzeitigem Betasten oder Berühren des Weibchens mit der Schnauzenspitze ohne jegliche Abwehrreaktion (Treteln, Weglaufen) der Partnerin.

Oft näherte sich dabei das Männchen von hinten dem Weibchen und schob sich mit seinem ganzen Körper über den Schwanz oder von lateral über die Flanken des Weibchens, um dort regungslos zu verharren, oder es näherte sich dem Weibchen mit anschließendem Kopfauflegen auf dessen Rücken, nachdem das Männchen zuvor — meist mit Züngeln — dessen Kloakenregion, Flanke oder Kopf mit der Schnauzenspitze „sanft“ angestoßen und berochen hatte.

Im fortgeschrittenen Stadium, angezeigt durch immer größere Unruhe und zunehmende Agilität des Männchens bei bleibender Passivität des Weibchens, konnte das Männchen beobachtet werden, wie es sich von einer Seite schließlich ganz über den Körper des Weibchens schob, um dessen andere Flanke und Kopfseite anzustoßen, oder wie es mit seiner Schnauzenspitze das Weibchen einige Zentimeter weit wegschob.

Zubeißen und Paarungsmarsch

Das „Zubeißen“ in den Schwanz oder in die Hinterextremitäten des Weibchens mit folgendem „Paarungsmarsch“ bei gleichzeitiger hochgradiger Erregung beider Geschlechter sind obligate Paarungsvorspiele.

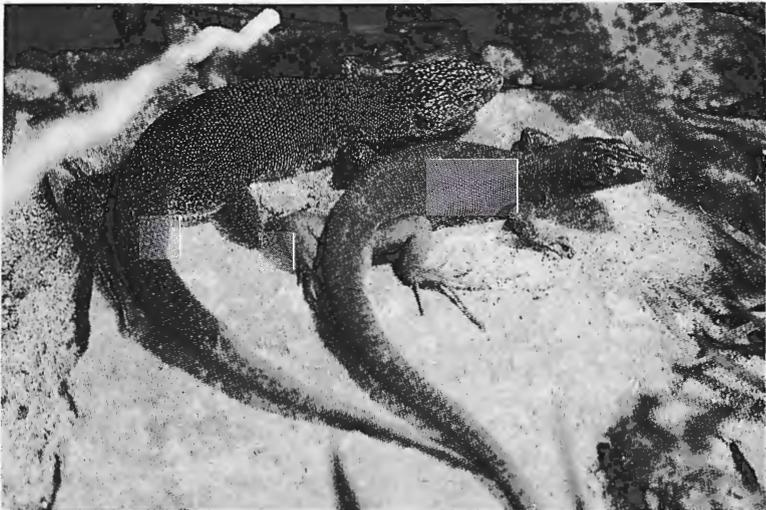


Abb. 2. Das Smaragdeidechsenpaar ruht in Wärmeanlehnung auf dem Wärmestein.
Pair of *Lacerta viridis*, resting together on a heat-stone.



Abb. 3. „Umkreisen“ des ruhenden Weibchens durch das Männchen von *Lacerta viridis*.
“Turning round” the resting female by male of *Lacerta viridis*.



Abb. 4. „Schwanzbiß“ durch das Männchen von *Lacerta viridis* als unmittelbare Paarungseinleitung.
“Tail-biting” by the male of *Lacerta viridis* is starting the copulation.

Während die vorher beschriebenen Verhaltensweisen des Imponierens, Tretelns, Umkreisens und Betastens entfallen konnten, wurde ein zumindest kurzer Paarungsmarsch mit „Schwanz- oder Fußbiß“ vor jeder Paarung beobachtet.

In den meisten Fällen erfaßte das erregte Männchen das paarungswillige Weibchen in der hinteren Schwanzhälfte, was das Weibchen sofort mit dem Paarungsmarsch beantwortete (Abb. 4-5). Hierbei bewegte es sich mit großer Anstrengung entweder nur einige Zentimeter oder durch das ganze Terrarium vorwärts, dabei das mit aller Kraft sich dagegen sträubende Männchen hinter sich herziehend, selbst wenn dieses kurzzeitig an Boden oder Bepflanzung mit den Füßen Halt gefunden hatte. Führte der Paarungsmarsch über einen hochliegenden Ast, den das Weibchen mühsam erklimmen hatte, ließ sich das Männchen auch dahin und darüber hinweg ohne eigenes Zutun schleppen.

Ganz selten blieb das Weibchen aber auch — nur einige Schritte laufend — nahezu an der gleichen Stelle liegen, wobei dann der Zubiß des Männchens minutenlang dauern konnte. Hatte das Weibchen schließlich seinen Widerstand ganz aufgegeben und war es nach dem Paarungsmarsch stehengeblieben, wechselte das Männchen, kurz loslassend, seinen Biß auf die vordere Schwanzregion oder auf einen Hinterfuß, nachdem es zuvor mit der Schwanzspitze im Maul einige Schritte auf das verharrende Weibchen zu gemacht hatte.

Paarung

Die „eigentliche Paarung“ (Kopulation) erfolgte durch ein kräftiges Zubeißen nach dem Umgreifen von Schwanz oder Hinterfuß in die Flanke des Weibchens



Abb. 5. „Schwanzbiß“ und „Paarungsmarsch“ bei *Lacerta viridis*.
“Tail-biting” and “march of mating” in *Lacerta viridis*.

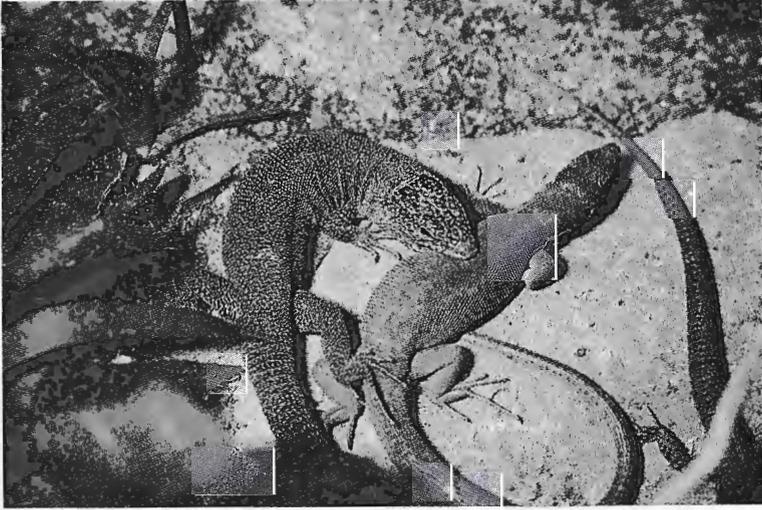


Abb. 6. Zubeißen in die Flanke des Weibchens von *Lacerta viridis*.
 Biting in the flank of the female of *Lacerta viridis*.

direkt vor den Hinterfüßen und eine blitzschnelle 180°-Abknickung (Schleifenbildung) des ganzen Körpers des Männchens, wobei ein Hemipenis in die Kloake des Weibchens eingeführt wurde (Abb. 6-7). Erfolgte der Zubeiß in die rechte Flanke, hielt das Männchen den Körper beziehungsweise die Schwanzbasis des Weibchens mit der übergreifenden rechten Vorder- und linken Hinterextremität; erfolgte der Zubeiß von links, hielten linker Vorder- und rechter Hinterfuß den Körper der Partnerin fest.

Hierbei scheint das Festhalten mit dem Hinterbein und die dabei vollkommen auf der Haut des Weibchens aufliegende Schenkelporenreihe von besonderer Wichtigkeit für eine erfolgreiche Kopulation zu sein. So konnte WEBER (1957) zeigen, daß eine Paarung von rechts durch ein steifes, linkes Hinterbein verhindert wurde, dann aber von links mit Festhaltgriff der gesunden rechten Hinterextremität erfolgreich durchgeführt werden konnte. Insgesamt konnten 20 Paarungen beobachtet werden, jedoch kann man aus der wiederkehrenden Paarungsrhythmik in bezug auf Tageszeit und Anzahl auf insgesamt 25 bis 30 erfolgte Paarungen in allen drei Paarungsperioden schließen.

In den einzelnen Paarungsperioden erfolgten am Tag normalerweise zwei Paarungen, die zwischen 11.00 und 14.00 Uhr, sowie 17.00 und 22.00 Uhr (mit in der Regel 6- bis 8stündigem Zwischenraum) lagen und im Schnitt 62 bis 68 Sekunden dauerten. Ausnahmen waren eine Paarung von nur drei bis vier Sekunden Dauer und die letzte beobachtete Paarung von 14 Minuten Dauer, die weit aus dem Rahmen der üblichen Werte fielen und deshalb nicht zur Errechnung der Durchschnittsdauer herangezogen wurden.

Auffällig bei jeder Kopulation war ein schnelles, heftiges und deutlich zu hörendes Keuchen („Pusten“) des Männchens in gleichmäßiger, rhythmischer Folge mit einer Atemfrequenz von 108 bis 122 pro Minute (Durchschnittswert 116 Atemstöße/min). Bei der letzten beobachteten Paarung von 14 Minuten Dauer nahm diese schnelle Atemfrequenz von durchschnittlich 116 Atemstößen/min hörbar ab, betrug nach sechs Minuten nur noch 39 Atemstöße/min und war nach 14 Minuten auf 29 Atemstöße/min abgesunken.

Die Atemfrequenz der auf den Wärmesteinen ruhenden Tiere beträgt ca. 16 bis 19 pro Minute und erhöht sich bei den erregten Tieren während des Schwanzhaltens auf ca. 30 bis 40 pro Minute.



Abb. 7. Paarung von *Lacerta viridis*. Deutlich ist das Festhalten des Weibchens mit rechtem Hinter- und linkem Vorderbein sowie Flankenbiß durch das Männchen zu sehen.

Copulation of *Lacerta viridis*. Clinging of the female with the right hindleg and left foreleg and flank-biting by the male.

Paarung verhindernde und beendende Verhaltensweisen

Diese Verhaltensweisen gingen immer vom Weibchen aus, wenn es noch nicht paarungsbereit war, während einer Paarung diese durch gesteigerte Unruhe abbrach, oder wenn die Paarungsbereitschaft abnahm beziehungsweise beendet war.

Beim nicht paarungsbereiten Weibchen waren zwei Formen der Ablehnung oder Abwehr des Männchens zu unterscheiden. Zum einen beobachtete ich ein

aktives „Abbeißen“ durch das Weibchen, wenn das Männchen in hochgradiger Erregung den Schwanz der Partnerin erfaßt hatte. Heftig tretelnd und stark mit dem Kopf nickend, drehte sich dabei das Weibchen zum Männchen während dessen Zubisses nach hinten um und öffnete entweder weit das Maul oder stieß das Männchen hinter den Kopf (Abb. 8) oder in die Flanke. Ein sofortiger Abbruch des Paarungsvorspiels war in allen Fällen die obligatorische Folge; eine Vergewaltigung des Weibchens war also durch dieses Verhaltensrepertoire ausgeschlossen.



Abb. 8. Das nicht mehr paarungsbereite Weibchen von *Lacerta viridis* wehrt das erregte Männchen durch Schnauzenstöße hinter dessen Kopf ab.

Female of *Lacerta viridis* prevents a copulation. She pokes with her muzzle behind the male's head.

Zum anderen wurde eine Paarung dadurch verhindert, daß sich das Weibchen während des Paarungsvorspiels passiv verhielt, aber gerade dann die Flucht durch Weglaufen ergriff, wenn das Männchen seinen Zubiß am Schwanz lockerte, um weiter vorn oder an der Flanke zuzufassen.

Die Folgen waren entweder bei wohl geringer Paarungsintensität des Männchens ein sofortiger Abbruch des Paarungsvorspiels oder aber eine lange andauernde „Hetzjagd“ durch das ganze Terrarium, während der das Weibchen immer wieder vor dem hochgradig erregten Männchen flüchtete.

Ein Loslassen nach einem Zubiß erfolgte auch dann, wenn sich das Weibchen während des Paarungsmarsches unter die Baumwurzel oder einen Ast schob und der Durchschlupf für das nachfolgende Männchen während des Schwanzbisses zu eng war.

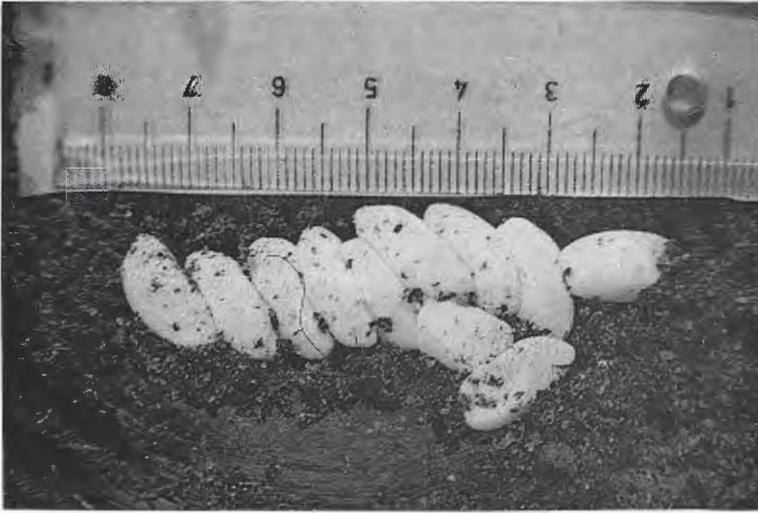


Abb. 9. Das dritte, unbefruchtete Eigelege mit elf Eiern.
The third clutch with eleven eggs, non-fertilized.

Auszüge aus dem Protokoll

17. III. 1980

13.46 h: ♂ hochgradig erregt (Kloake weit geöffnet) und imponierend; nähert sich dem heftig tretelnden ♀, betastet ♀ an Flanke und Kloake mit Schnautzenspitze. Beide drehen sich, dabei vorwärts gehend, mit gebogenen, parallelen Körpern im Kreis. ♂ öffnet Maul und versucht mehrmals, das ♀ an der Flanke zu packen (ohne Flucht des ♀).

13.47 h: Zubiß, Herumwerfen des Körpers des ♂ und Paarung, die nur einige Sekunden dauert. Beendigung durch Davonlaufen des ♀ (dessen Kloake sich dabei langsam schließt).

13.49 h: ♀ kommt auf den Wärmestein zum ♂ zurück (ohne weitere Reaktion); beide liegen ruhig nebeneinander, ♂ legt seinen Kopf auf den Rücken des ♀.

18. III. 1980

10.55 h: ♂ und ♀ liegen auf Wärmestein; ♂ beschnuppert ♀, stößt mit seiner Schnauze immer wieder an dessen Kehle, an Flanke hinter den Vorderfüßen und bezüngelt hintere Flanke und Kloake.

10.56 h: ♂ dreht sich um und erfaßt den Schwanz des ♀ mit dem Maul, beißt mehrmals leicht zu und hält dann den Schwanz ohne Abwehrreaktion des ♀ 2 Minuten fest.

10.58 h: ♂ läßt Schwanzspitze los, rennt nach vorn zur linken Flanke des ♀, reißt Maul weit auf und versucht, dreimal einen Biß anzubringen (♀ wehrt nicht ab). ♂ hat Biß an der Flanke angebracht, wirft sich herum, biegt Hinterkörper nach hinten, biegt Kloake nach unten und bringt einen Hemipenis in die Kloake des ♀ (Dauer der Kopulation 58 sec). Beendigung durch Wegrennen des ♀.

11.00 h: ♀ kommt auf Stein zurück, wo ♂ immer noch liegt; ♂ legt nach einigen Minuten seinen Kopf auf den Rücken des ♀.

19. III. 1980

17.47 h: ♂ packt das ♀ mehrmals in Schwanzmitte; ♀ strebt mit aller Kraft trotz Gegenstemmen des ♂ in den linken Behälterteil; ♂ macht dann einige Schritte vorwärts und verankert sich erneut mit einem Hinterfuß an einer Pflanze. ♀ setzt Weg fort und zieht ♂ auf den Wärmestein.

17.48 h: Beide drehen sich auf dem Stein, weitergehend, im Kreis, während ♂ immer noch Schwanzmitte mit dem Maul festhält.

17.49 h: ♀ dreht sich blitzschnell herum, ♂ läßt den Schwanz los, packt erneut zu und ergreift so dessen rechten Hinterfuß. ♀ reißt sich los, schnell durch das ganze Terrarium; ♂ setzt ihm nach und packt es erneut an der Schwanzwurzel.

17.50 h: Nachdem das ♂ das ♀ so eine Minute festgehalten hat, setzt das ♀ Paarungsmarsch auf Wärmestein fort, wo das ♂ es losläßt, blitzschnell sich in seiner Flanke verbeißt und Paarung vollzieht (Dauer 60 sec).

17.52 h: ♀ unterbricht Paarung durch Weglaufen auf den zweiten Wärmestein, wohin ♂ ihr nach zwei Minuten folgt; ♀ tretelt dabei heftig.

17. IV. 1980

11.30 h, 13.15 h und 14.44 h: Paarungsversuche des ♂. ♀ tretelt jedes Mal heftig, während ♂ es an der Schwanzmitte erfaßt hat. ♀ wehrt ♂ dann ab, indem es sich zu ihm umdreht — immer noch heftig tretelnd — und mit dem Maul an Flanke und Kopf stößt. ♂ läßt sofort den Schwanzbiß los; ♀ flüchtet dann nicht, sondern tretelt heftig weiter.

30. IV. 1980

Ab 19.45 h: Beginn des Paarungsverhaltens durch Umkreisen des ♀ durch das ♂, indem es sich — einen Halbkreis bildend — um das ♀ herumbewegt. ♀ bleibt Kopf an Kopf mit dem ♂ und dreht sich mit dem ♂ im Kreis auf dem Wärmestein. ♂ erfaßt das ♀ am Schwanz und zieht daran, indem es sich mit allen vier Extremitäten gegenstemmt. ♀ beginnt Paarungsmarsch um eine Pflanze herum; ♂ läßt los und wechselt den Biß weiter nach vorn auf die Schwanzwurzel. Nach blitzschnellem Wechsel auf die Flanke und Herumwerfen des Körpers erfolgt die Paarung (Dauer 65 sec). ♀ macht sich dann los, ♂ bleibt gekrümmt mit geöffneter Kloake liegen.

1. V. 1980

10.00 h bis 12.15 h: Paarungsvorspiele, dann 12.15 h: Paarung. ♂ und ♀ sitzen eng beieinander in Wärmeanlehnung auf dem Wärmestein (Augen dabei oft geschlossen). ♂ betastet oft Flanke und Kopf des ♀ mit seiner Schnauze und bleibt dann, den Kopf über den Rücken des ♀ gelegt, liegen. ♀ dabei passiv, kein Treteln und Augen dabei geschlossen. ♂ schiebt sich von der Seite ganz über das ♀ hinweg, betastet dessen andere Flanke, bleibt mit ganzem Körper auf dem ♀ liegen. Im fortgeschrittenen Erregungsstadium schiebt ♂ oft das ♀ einige Zentimeter mit der Schnauze weg, indem es an beiden Flankenseiten ansetzt. Erst als das ♂ den linken Hinterfuß des ♀ packt, zeigt das ♀ sichtliche Reaktion und beginnt mit dem Paarungslauf. ♂ läßt ♀ los, packt sofort die Flanke des ♀ und vollzieht die Paarung (Dauer 55 sec.). Beendigung wiederum durch gesteigerte Unruhe des ♀.

Zusammenfassung

Der Verfasser beschreibt bei einem während einer gesamten Fortpflanzungsperiode beobachteten Smaragdeidechsenpaar (*Lacerta viridis*) die Vielfalt sozialer Verhaltensweisen der Geschlechter untereinander unter Gefangenschaftsbedingungen. Die einzelnen Glieder dieser oft durch Ritualisierung entstandenen Verhaltensketten „Imponieren“, „Treteln“, „Umkreisen und Betasten des Weibchens“, „Schwanzbiß und Paarungsmarsch“ sowie die „eine Paarung verhindernden und beendenden Verhaltensweisen“ werden ebenso in ihren Einzelementen verdeutlicht wie auch der eigentliche Paarungsvorgang.

Hierbei wird einsichtig, wie viele unterschiedliche Verhaltensweisen vom Geschlechtspartner in ihren Informationsgehalten erkannt, ganz spezifisch beantwortet werden und damit also innerartliche Verständigungsmittel darstellen.

Auszüge aus der Protokoll-Mitschrift geben den tageszeitlichen Verlauf, eine Zeittafel den saisonalen Ablauf der Fortpflanzungsbiologie der Smaragdeidechse wieder.

Summary

The author describes the variety of social behavioural patterns between both sexes of the Green Lizard (*Lacerta viridis*) in captivity, observed during a complete mating season. The single elements of these behavioural sequences — often developed from ritualization — “display”, “running on the spot”, “turning round and handling of the female” and “tail-biting and march of mating” are discussed. In addition an account of behavioural patterns which prevent or terminate a copulation are provided as well as those of the actual copulation.

In this connection it is shown how each partner comprehends a variety of different behaviour patterns and responds to them specifically (= intraspecific communicative elements). The daily development of the mating biology of the Green Lizard is depicted by some extracts of protocol, the seasonal development by a chronological table.

Schriften

- ANGEL, F. (1946): Faune de France. 45. Reptiles et amphibiens. — 204 S. Paris.
GLÜCKSELIG, CH. (1863): Einige Beobachtungen über das Leben der Eidechsen. — Verh. kaiserl.-kgl. zool.-bot. Ges. Wien, 13: 1133-1136. Wien.
KITZLER, G. (1941): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. — Z. Tierpsychol., 4: 353-402. Berlin und Hamburg.
KLINGELHÖFFER, W. (1900): Beitrag zur Kenntnis der Paarung von *Lacerta agilis*. — Bl. Aquar.-Terrar.-Kde., 11: 205-208. Magdeburg.
— — — (1931): Terrarienkunde. — Braunschweig (G. Wenzel).
KRAMER, G. (1937): Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. — Z. Morphol. Ökol. Tiere., 32: 752-783. Berlin und Heidelberg.

- MOLLE, F. (1956): Anolis fressen Kieselsteinchen. — Aquar.-Terrar.-Z., 9: 138-139. Stuttgart.
- NOBLE, G. K. & BRADLEY, H. T. (1933): The mating behaviour of lizards, its bearing on the theory of sexual selection. — Ann. New York Acad. Sci., 35: 25-100. New York.
- RYKENA, S. & HENKE, L. (1978): Bastardierung von *Lacerta viridis* und *Lacerta agilis* im Terrarium. — Salamandra, 14: 147-152. Frankfurt am Main.
- VERBEEK, B. (1972a): Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen. — Bonn. zool. Beitr., 23: 122-151. Bonn.
- — — (1972b): Über Haltung und Zucht von *Lacerta hispanica*. — Salamandra, 8: 183-185. Frankfurt am Main.
- WEBER, H. (1957): Vergleichende Untersuchungen des Verhaltens von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis*), Mauereidechsen (*L. muralis*) und Perleidechsen (*L. lepida*). — Z. Tierpsychol., 14: 448-472. Berlin und Hamburg.