12

Okologische Beobachtungen an niederrheinischen Lacerta-Populationen, Lacerta agilis und Lacerta vivipara

(Reptilia, Sauria, Lacertidae)

DIETER GLANDT

Mit 2 Abbildungen

Im Gebiet der unteren Lippe (Niederrhein) kommen zahlreiche Populationen von Lacerta agilis und Lacerta vivipara vor. In den Jahren 1968 bis 1975 wurden hier schwerpunktmäßig zwölf Populationen beobachtet, wobei es in erster Linie um ökologische Fragestellungen ging. Im folgenden sollen die wesentlichen Beobachtungen und daraus resultierenden Schlußfolgerungen und Hypothesen mitgeteilt werden.

Methodik

Die Datengrundlage für die nachfolgende Dokumentation beziehungsweise Interpretation wurde auf mehreren hundert Exkursionen zusammengetragen, schwerpunktmäßig in den Jahren 1971 bis 1975. Jede Einzelbeobachtung wurde in eine lagegetreue Biotopskizze eingetragen; die Fläche, die durch die Summe aller Einzelbeobachtungen innerhalb eines Biotops abgedeckt wird, soll hier als "Aktionsraum" einer jeweiligen Population definiert werden. Dieser Hinweis ist deshalb erforderlich, weil Buschinger & Verbeek (1970: 28) im Rahmen ihrer andersartigen Untersuchungsaspekte mit "Aktionsraum" das von einem Einzeltier durchwanderte Gebiet meinen.

Im Rahmen meiner eigenen Aspekte war es von besonderem Interesse, die Artstruktur einer jeweiligen Population festzustellen, und zwar zweifelsfrei. Dabei ergaben sich drei Populationstypen, die sich wie folgt auf die zwölf untersuchten Populationen verteilen:

Drei Lacerta agilis-Reinpopulationen, fünf Lacerta vivipara-Reinpopulationen, vier L. agilis/L. vivipara-Mischpopulationen.

Durch das häufige beziehungsweise wiederholte Aufsuchen jeder Einzelpopulation war die Gewähr für eine richtige Einordnung in einer dieser Typen gegeben. So wurde beispielsweise die bei GLANDT (1975) exemplarisch vorgestellte Population Nr. 5 (vgl. den nächsten Abschnitt) ca. 50mal aufgesucht, jeweils für 1-2 Stunden Dauer. Da der Aktionsraum dieser Population recht übersichtlich war, konnte diese Population in den ca. 70-80 Beobachtungsstunden zweifelsohne hinreichend erfaßt werden, sowohl was die Größe des Aktionsraumes beider Arten (Nr. 5 ist eine Mischpopulation) betrifft, als auch was die ungefähre relative Häufigkeit (Dominanz) beider Arten betrifft.

Exakte Angaben zur relativen Häufigkeit beider Arten innerhalb der vier untersuchten Mischpopulationen lassen sich nicht machen, da keine Markierung der Tiere

vorgenommen wurde. Da aber zu verschiedenen Jahreszeiten (März bis Oktober) als auch bei verschiedenen Witterungsbedingungen beobachtet wurde, kann auf jeden Fall eine Aussage darüber gemacht werden, welche der beiden Arten häufiger ist. Dies gilt für die Populationen Nr. 5 und 10; für die Populationen Nr. 4 und 8 hingegen war es wegen der Unübersichtlichkeit des Geländes nicht einwandfrei möglich, die ungefähre Dominanzsituation zu klären.

Untersuchungsgebiet

Die Biotope der zwölf Populationen liegen unmittelbar im Bereich der unteren Lippe (Landkreis Wesel/Niederrhein). Topographisch gesehen handelt es sich um den Raum Wesel/Dinslaken/Gartrop, also um den zentralen Teil des Kreises Wesel. Landschaftlich gesehen liegen die Biotope der Populationen Nr. 1, 11 und 12 auf der Rhein-Niederterrasse, die der Populationen 2 bis 10 hingegen auf der Rhein-Hauptterrasse (zur Geomorphologie der niederrheinischen Flußterrassenlandschaft vgl. HEMPEL 1972). Okologisch bedeutsam sind die Binnendünengebiete auf der Niederterrasse und die großen Waldgebiete auf der Hauptterrasse. Die Weidelandschaft der Flußauen (Rhein/Lippe) hingegen hat für Lacerten mangels geeigneter Biotope keine Bedeutung.

Die Biotope und ihre Populationen

Im folgenden soll eine kurze Charakterisierung der zwölf Eidechsenbiotope gegeben werden. Desgleichen wird der jeweils vorkommende Populationstyp angegeben, wobei die Numerierung mit derjenigen der Abb. 1 übereinstimmt. Die in dieser Abbildung berücksichtigten Biotope (Populationen 1 bis 10) liegen auf einer West-Ost-Profillinie durch die niederrheinische Flußterrassenlandschaft, etwa senkrecht zum Rhein, parallel zur Lippe verlaufend. Dabei stimmt die Reihenfolge der Biotope (1-10) mit der topographischen Reihenfolge (von Westen nach Osten) überein. Die weiter nördlich liegenden Biotope der Populationen 11 und 12 wurden, da nicht auf dieser Profillinie liegend, hier nicht graphisch skizziert. Nr. 11 würde dem Biotop von Nr. 6 entsprechen, Nr. 12 dem von Nr. 1. Eigene Skizzen erübrigen sich somit.

Nr. 1) Lacerta agilis-Reinpopulation in der Spellener Heide bei Bucholtwelmen. Biotop: Binnendünengebiet, das größtenteils von dichtem Kiefernforst (Pinus) bestanden ist. Der nordöstliche Quadrant jedoch weist eine umfangreiche Fläche auf, die nur locker bewaldet ist (Quercus, Pinus, Betula) und größere Freiflächen mit Calluna vulgaris und Genista sp. aufweist. Die agilis-Reinpopulation hat ihren Aktionsraum auf einer Teilfläche dieser Freifläche, die kaum mehr als 100 m² umfassen mag. Obwohl die Freifläche zahlreichen Populationen Aktionsräume liefern könnte, konnte auf mehreren Stichexkursionen in die Umgebung des einen keine weitere Population ausfindig gemacht werden. Die Stabilität einer Population ist offensichtlich daran geknüpft, daß die Tiere einer Population eine Mindestsiedlungs- beziehungsweise Aufenthaltsdichte einhalten. Die Freifläche (punktierte Fläche in Abb. 1:1) ist ca. 1 km² groß, scheidet somit in ihrer gesamten Ausdehnung als Aktionsraum einer Population aus.

Der Aktionsraum zeigt eine Bedeckungssituation, wie sie für die Binnendünengebiete an der unteren Lippe typisch ist: die Strauchschicht wird durch Genista und Calluna (allenfalls niedrige Quercus-Exemplare) gebildet, wobei durchaus hohe Bedeckungsgrade erreicht werden können. Die zum Teil umfangreichen Flächen, die ausschließlich durch die Krautschicht bedeckt werden (Gräser), sind über weitere Strecken sehr spärlich bedeckt, oft gänzlich unbedeckt, so daß der Podsolboden unmittelbar zum Vorschein kommt. Solche Freiflächen sind beliebte Sonnenareale der Zauneidechsen, während die Strauchschicht, von der sie sich meist nur einige Meter weit entfernen, als Unterschlupf dient (Fluchtziel, wohl auch Schlafplatz, Schutz vor Überhitzung).

Nr. 2) Lacerta agilis-Reinpopulation in den Testerbergen südwestlich von Hünxe. Biotop: Rand eines ausgedehnten Kiefern- beziehungsweise Mischwaldgebietes. Nordwestlich exponierte Waldrandlage mit lockerem Betula/Quercus-Bewuchs, waldwärts übergehend zu einem dichten Calluna/Genista-Streifen (begrenzt durch dichten Betula-Waldstreifen), in dem die adulten Tiere beobachtet werden konnten. Bemerkenswert war jedoch, daß die Juvenilen sich ca. 30 bis 40 m davon entfernt an einem Wegrand (im Schutze eines dichten Ginsterbusches) aufhielten. Dies war so deutlich, daß man geradezu von einem "Juvenil-Aktionsraum" und einem "Adult-Aktionsraum" sprechen könnte. Dabei kann der Adult-Aktionsraum als solcher mit geringer, der Juvenil-Aktionsraum als solcher mit relativ hoher Abundanz beschrieben werden. Die Geselligkeit junger Lacerten wird im übrigen oft in der Literatur betont (vgl. zum Beispiel Verbeek 1972: 134 für Lacerta vivipara, Simms 1970: 72 für Lacerta agilis). Ein solches "Gruppenverhalten" ist wohl kaum als positive Bezugnahme, vorwiegend wohl als passives Dulden ("juvenile Friedlichkeit") zu interpretieren.

Nr. 3) Lacerta agilis-Reinpopulation bei Bruckhausen. Biotop: Nordwestlich exponierter Waldrand, nach Süden zu von dem Biotop der Population Nr. 4 (Mischpopulation) durch einen dichten ca. 150 m breiten Kiefernstreifen abgetrennt. Der Aktionsraum der Population 3 unterscheidet sich von dem der Nr. 2 nicht so sehr im (mittleren) Bedeckungsgrad, vielmehr dadurch, daß die Vegetation stärker aufgelockert ist, bei Nr. 2 wurde die Bedeckung weitgehend durch die Strauchschicht geliefert, im Falle von Nr. 3 sind es in erster Linie die Gräser (Krautschicht). Dadurch ist die Sonneneinstrahlung hier ohne Zweifel höher (gemeint ist die Strahlungssumme eines Tages) als im Biotop der Population 2.

An dem hier beschriebenen Waldrand konnten nur Adulti beobachtet werden, daß hier auch Juvenile leben, kann freilich nicht ausgeschlossen werden. In der Abb. 1 (3/4) wird dieser Bereich mit ag¹ gekennzeichnet, ca. 100 m östlich davon (durch den umknickenden Weg getrennt) findet sich ein nord-süd-verlaufender Freistreifen (Brandschneise an der Bundesautobahn Oberhausen—Emmerich) mit dichtem Calluna-Bewuchs (dieser Bereich wird als ag² bezeichnet): hier konnten Jungtiere beziehungsweise Subadulte beobachtet werden, allerdings auch einige abgestreifte "Hemden" von Adulten. Möglicherweise handelt es sich um zwei getrennte Populationen, mangels Markierung kann diese Frage nicht beantwortet werden. Immerhin zeigen diese beiden — unterschiedlich bewachsenen Aktionsräume —, daß die Qualität der Vegetation (das heißt die Frage, welche Pflanzenart die Bedeckung liefert, von Bäumen natürlich abgesehen, gemeint ist die niedrige Vegetation!) keine unmittelbare autökologische Bedeutung hat. Das wird auch durch die im folgenden zu beschreibenden Biotope hinreichend deutlich gemacht.

Nr. 4) L. agilis/L. vivipara-Mischpopulation in Bruckhausen, ca. 150 m südlich von Population Nr. 3. Biotop: eine ca. 1000 m² große Pinus-Schonung (locker stehende, etwa mannshohe Jungbäume). Bedeckung teilweise stark (unter anderem auch Brombeergebüsch), oft sehr spärlich, so daß der Moränenboden (Sand/Kies-Struktur) zum Vorschein kommt. Die Tiere konnten in erster Linie am gut besonnten Westrand der Schonung beobachtet werden. Wie weit sie aber in die Schonung eindringen (auf ihren Streifzügen), konnte wegen der Unübersichtlichkeit des Geländes nicht ermittelt werden.

Bemerkenswert sind die Populationen 3 und 4 vor allem deshalb, weil sie sehr schön demonstrieren, daß bereits auf kurzen Strecken die Artzusammensetzung der *Lacerta*-Populationen wechseln kann.

Nr. 5) Diese Population (eine L. agilis/L. vivipara-Mischpopulation) sowie der Biotop sind bereits eingehend bei GLANDT (1975: 55-56) vorgestellt worden.

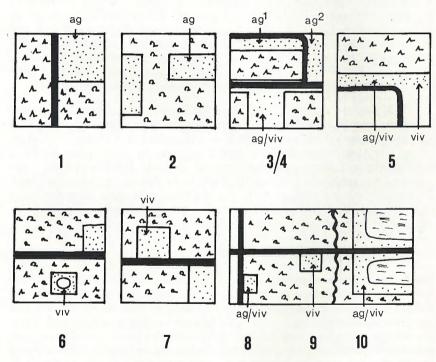


Abb. 1. Stark generalisierte Biotopskizzen der Lacerta-Populationen Nr. 1-10. Punktiert: Freiflächen; Baumsymbole: Waldflächen; Schwarz: Straßen und Wege; Geschlängelt: Gartroper Mühlenbach. Näheres siehe Text.

Generalized drawings of habitats of the *Lacerta* populations 1-10. Dotted: free areas, edges of woods, glades etc. With symbols for trees: forests. Black lines: roads and paths. Wavy line: brook. For details see text.

Es handelt sich um eine Mischpopulation mit deutlichem Überwiegen von Lacerta vivipara. Der sehr übersichtliche Biotop (wenige Meter breiter Waldrand, ca. 100 m lang) gestattete es zu zeigen, daß der Aktionsraum von vivipara den gesamten Waldrandstreifen umfaßt, während agilis auf das Stück westlich der Wegbiegung (ag/viv in der Abb. 1:5) beschränkt bleibt. Das heißt nun nicht, daß in Mischpopulationen grundsätzlich der Aktionsraum von vivipara größer ist als derjenige von agilis (vgl. Population 10, bei der es gerade umgekehrt ist), im Einzelfalle ist stets die spezifische ökologische Konstruktion eines Biotops ausschlaggebend. Die Bedeckung im Biotop Nr. 5 ist wesentlich größer als die im Biotop Nr. 10, wo im übrigen agilis auch die häufigere der beiden Arten ist.

- Nr. 6) Lacerta vivipara-Reinpopulation am Naturschutzgebiet "Hünxer Bachtal" bei Hünxe. Biotop: eine kleine Waldlichtung (ca. 1000 m²) mit Moortümpel. Der ca. 10 m breite Saum zwischen Ufer und Waldrand ist der Aktionsraum der Population. Er weist eine lockere Besiedlung durch krüppelige Zwergkiefern auf, ansonsten ist er durchweg dicht mit Torfmoosen (Sphagnum sp.) bewachsen. Die Tiere dieser Population gingen gelegentlich in die dritte Dimension des Biotops, das heißt, sie kletterten gelegentlich an den Zwergkiefern (maximal bis zu 50 cm über dem Erdboden). Auch ein trächtiges Weibchen konnte einmal auf einem Kiefernast (ca. 30 cm über dem Erdboden) beobachtet werden. Wie schon bei Glandt (1975: 55) vermutet, kommen derartige Sphagnum-Flächen, wie sie auch im Falle des Biotops der Population 11 bedeckungsbestimmend sind, wohl nur für vivipara als Aktionsraum in Frage; der hohe Wassergehalt dürfte hier in erster Linie auf die eierlegende agilis limitierend wirken, sei es nun unmittelbar oder mittelbar (niedriger O2-Gehalt des Substrates?).
- Nr. 7) Lacerta vivipara-Reinpopulation am "Ochsenberg", Westrand des Gartroper Busches. Biotop: locker bestandene Kiefernschonung, ca. 2000 m² groß. Die Tiere bewohnen ein kleines Areal der NW-Ecke dieser Schonung. Der Aktionsraum ist eine Freifläche, deren Bedeckung zum Teil durch Adlerfarn (Pteridium aquilinum) gestellt wird, zum Teil spärlicher Grasbewuchs.
- Nr. 8) L. agilis/L. vivipara-Mischpopulation an einem Wald- beziehungs-weise Wegrand im Gartroper Busch. In diesem Bereich ist das genannte Waldgebiet etwas aufgelockert, nicht so geschlossen wie im Bereich der Biotope 7 und 9. Biotop: breiter, stark aufgelockerter Waldrandstreifen, ca. 80-100 m breit. Der Aktionsraum umfaßt einen deutlich schmaleren Streifen entlang der in Abb. 1:8 dargestellten Straße. Hohe Bedeckung, vornehmlich Gräser. Mehrere liegende Baumstämme geben Gelegenheit zum Sonnen. Über die ungefähre Dominanz wird hier keine Aussage gemacht, da Geländestreifen recht unübersichtlich (vgl. Methodik).
- Nr. 9) Lacerta vivipara-Reinpopulation im Zentralteil des Gartroper Busches; zusammenhängendes Waldgebiet. Biotop: kleine (ca. 50 m² umfassende) Lichtung am Gartroper Mühlenbach (geschlängelte Linie in Abb. 1:9). Nahezu 100% ge Bedeckung durch Pteridium aquilinum, lediglich kleine Freiflächen. Der Biotop repräsentiert geradezu das noch eben von vivipara besiedelbare Extrem

einer bedeckungsreichen Kleinstlichtung. Aktionsraum und Biotop etwa dekkungsgleich.

Nr. 10) L. agilis/L. vivipara-Mischpopulation am Ostrand des Gartroper Busches. Biotop: ca. 20-25 m breiter Uferbereich einer wassergefüllten Tongrube (letztere in Abb. 1:10 gestrichelt symbolisiert). Da Gelände gut überschaubar, konnten hier detaillierte Beobachtungen gemacht werden. Lacerta agilis überwiegt deutlich gegenüber L. vivipara. Der Aktionsraum von agilis ist wesentlich größer als der von vivipara. Sein Zentrum ist ein ca. 600 m² großer Bereich mit größtenteils spärlicher Bedeckung (Tussilago farfara, Equisetum sp., Juncus sp.); der Boden ist teilweise bedeckt mit Trümmern zerschlagener Dachpfannen. Alte Schienenstränge des Ton-Abbaubaggers sind beliebte Sonnenplätze; vor allem L. vivipara sonnte sich im zeitigen Frühjahr (März) gern an diesen senkrechten Flächen (Erhöhung der aufgenommenen Strahlungssumme bei noch niedrig stehender Märzsonne).

L. vivipara fand sich lediglich im Zentrum des agilis-Aktionsraumes, agilis hingegen konnte auch weit entfernt vom Zentrum (in einzelnen, zum Teil unmittelbar auf Wanderung befindlichen Exemplaren) gefunden werden, am weitesten in einer Entfernung von ca. 150 m vom Zentrum; da jedoch diese Entfernung als Luftlinienangabe zu verstehen ist und die Tiere der Begrenzung der Tongrube folgen mußten, kommt man etwa auf ca. 200 m Entfernung. Zu einer anderen Population können diese Tiere auf keinen Fall gehört haben, da das Gelände sehr gründlich untersucht und eine solche nicht gefunden wurde.

Nr. 11) Lacerta vivipara-Reinpopulation am Ufer des "Schwarzen Wassers" nördlich von Wesel. Biotop: schmaler Streifen zwischen der Uferlinie des Gewässers (eines ca. 500 m langen und 100 m breiten Heideweihers, näheres über das Gewässer und seine Lebewelt bei Schneider 1938) und dem angrenzenden dichten Kiefernwald, und zwar ausschließlich am NO-Ufer. Der Aktionsraum umfaßt hier einen ca. 2 m breiten und maximal etwa 30 m langen Streifen, der dicht mit Sphagnum sp. bedeckt ist, daneben finden sich Erica tetralix (in stellenweise dichten Polstern, die als Unterschlupf dienen) und stellenweise Drosera rotundifolia; schon in geringer Entfernung vom Ufer (ca. 2 m) folgt dichter Grasbewuchs.

Bemerkenswert ist, daß die übrigen Uferpartien auch bei gründlichem Absuchen (in den Jahren 1968 und 1969, zumeist auf ganztägigen Exkursionen) keine Eidechsen aufwiesen. Verständlich wird dies wohl vor allem für den unmittelbaren Nordufer-Bereich(hier fehlt die Bodenbedeckung stellenweise völlig, so daß der podsolige Sandboden das Bild beherrscht), weniger jedoch für das nicht ungeeignet erscheinende Südufer. Allerdings existiert ca. 50 m südlich des Südufers ein kleiner Tümpel, an dessen Ufer einige Exemplare beobachtet wurden. Möglicherweise handelt es sich hierbei um Tiere einer eigenen kleinen Population.

Nr. 12) Lacerta vivipara-Reinpopulation an den "Kanonenbergen", ca. 1 km östlich des "Schwarzen Wassers". Biotop: Binnendünengebiet von gleicher ökologischer Ausstattung wie die Spellener Heide (Nr. 1). Wenn in diesem Falle auch nicht ausgeschlossen werden kann, daß neben vivipara auch agilis vor-

kommt, so ist diese Population dennoch die einzige Dünenpopulation, die der Verfasser im Gebiet der unteren Lippe kennt. Über das starke Auftreten von vivipara in bestimmten englischen Dünengebieten berichtet SIMMS (1970: 91); in einem späteren Abschnitt soll hierauf noch eingegangen werden.

Landschaftsökologisches Verteilungsmuster der Biotope

Ein Versuch, die zwölf vorgestellten Biotope landschaftsökologisch einzuordnen, ergibt folgende Typisierung:

a) Biotope in der offenen Landschaft (unbewaldet bis locker bewaldet): die der Populationen Nr. 1, 10, 12;

b) Biotope in der betont geschlossenen Landschaft (zusammenhängende, weitgehend dichte Bewaldung): die der Populationen Nr. 6, 7, 9, 11;

c) Biotope im unmittelbaren Übergangsbereich zwischen beiden Landschaftsgrundtypen: die der Populationen Nr. 2, 3, 4, 5, 8 (im Falle von 2, 3 und 5 sogar der nur wenige Meter breite Waldrandsaum).

Die Biotope in der geschlossenen Landschaft (b-Lage) enthalten ausnahmslos vivipara-Reinpopulationen; die drei Biotope der a-Lage enthalten je eine agilis-Reinpopulation, eine vivipara-Reinpopulation und eine Mischpopulation; diejenigen in c-Lage zwei agilis-Reinpopulationen und drei Mischpopulationen.

So gesehen, zeichnet sich eine deutliche Tendenz eines landschaftsökologischen (wenn auch unvollständigen!) Vikariierens ab: L. vivipara findet sich in Biotopen aller drei Lagetypen, L. agilis hingegen bleibt auf die a- und c-Lagen beschränkt. Die c-Lage erscheint als besonders geeignet für die Bildung von Mischpopulationen.

Das Fehlen von L. agilis in Biotopen der b-Lage muß nicht heißen, daß solche Biotope generell ungeeignet wären; doch scheint vivipara derartige Biotope auf Grund einer offensichtlich größeren "ausbreitungsökologischen Potenz" (Schwerdtfeger 1963: 421) besser erreichen zu können.

Im einzelnen werden freilich auch landschaftsgeschichtliche Aspekte Berücksichtigung finden müssen. In unserem Zusammenhang soll das heißen, daß zu klären ist, ob ein Biotop primär offen ist (das heißt innerhalb eines zusammenhängenden Waldareals wird eine Lichtung angelegt, Kahlschlag oder dergleichen) oder ob er sekundär geschlossen wurde (das heißt eine einstmals offene Heidelandschaft ist zentripetal verwaldet, im Zentrum mag zur Zeit noch eine größere Freifläche sein).

Im ersten Falle ("primär offen") ist die Wahrscheinlichkeit für das Eindringen von vivipara größer als für agilis; oft dürfte agilis keine Möglichkeit der Besiedlung finden, da geeignete Wanderstrecken zu den neu entstandenen Lichtungen fehlen (vgl. Nr. 7 und 9 im Gartroper Busch).

Im zweiten Falle ("sekundär geschlossen") werden sich einmal ansässige agilis-Populationen noch lange Zeit halten können. Realisiert ist dieser Fall bei einer Population, die der Verfasser erst im Oktober 1975 kennenlernte (für die Demonstration danke ich Herrn W. Müller, Oberhausen): eine L. agilis-Rein-

133

Kanonenberge) östlich Drevenack (Naturschutzgebiet "Loosenberge"). L. vivipara konnte hier bislang noch nicht gefunden werden, agilis ist einwandfrei nach-

gewiesen (vgl. auch Müller 1976: 11).

Die Vorstellung der Tendenz landschaftsökologischen Vikariierens (siehe oben) wird im übrigen auch durch weitere, in dieser Arbeit nicht dokumentierte Lacerta-Biotope untermauert. W. Müller machte mich im Oktober 1975 nicht nur auf das Naturschutzgebiet "Loosenberge" aufmerksam; er demonstrierte mir auch ein weiteres Binnendünen-Heidegebiet bei Wesel-Obrighoven ("Kipp"), dessen ökologische Ausstattung derjenigen der Spellener Heide gleicht; auch die "Kipp" enthält eine L. agilis-Reinpopulation (Biotop in a-Lage). Müller (1976) konnte hier an günstigen Tagen bis zu 30 Tiere beobachten. Damit fallen von den vier bislang bekannten Dünenpopulationen des Gebietes drei auf L. agilis und eine auf L. vivipara, was bei der Herausarbeitung einer allgemeineren ökologischen Aussage (nächster Abschnitt, vgl. auch Abb. 2) entsprechend ins Gewicht fallen mußte.

Des weiteren demonstrierte mir MÜLLER eine L. vivipara-Reinpopulation im Tongrubengebiet bei Schermbeck (vgl. auch MÜLLER 1976); der Biotop (a-Lage) ist ökologisch dem der Population Nr. 10 (Tongrubengebiet im Gartroper Busch) ähnlich, doch ist die Bodenbedeckung größtenteils stärker als bei Nr. 10.

Darüber hinaus fand der Verfasser Lacerta vivipara in kleinen Populationen auf Kahlschlägen and an Wegrändern im nördlichen Teil des Gartroper Busches, die Biotope liegen in b-Lage, vergleichbar den Biotopen der Populationen Nr. 7 und 9.

Versuch einer allgemeineren biotopökologischen Aussage

Im Anschluß an die grundsätzlichen Darlegungen bei GLANDT (1975: 55-56) soll hier eine gewisse Präzisierung der allgemeineren ökologischen Aussage vorgenommen werden. Um dies möglichst instruktiv zu tun, wurden die beiden Schemata (Abb. 2) entworfen. Sie sind nicht als exakt-quantitative Darstellungen aufzufassen (was durch die gewählte Achsenbeschriftung dokumentiert wird), vielmehr sollen sie autökologische Tendenzen verdeutlichen, wobei der vergleichende Aspekt (agilis — vivipara) im Mittelpunkt der Betrachtung stehen soll.

Die Schemata sollen folgende Aussagen demonstrieren:

- a) L. agilis und L. vivipara zeichnen sich durch starkes Überlappen ihrer Ansprüche an die beiden zur Rede stehenden Faktoren aus.
- b) Im Falle des Faktors "Substratfeuchtigkeit" unterscheiden sich die beiden Arten deutlich in ihrer (qualitativ konzipierten) "ökologischen Amplitude" (zur Definition siehe Schwerdtfeger 1963: 38): diejenige von agilis (a-b-Strecke, Abb. 2a) liegt gewissermaßen innerhalb derjenigen von vivipara (a-c-Strecke, Abb. 2a). Für den Bedeckungsfaktor (Abb. 2b) ließ sich eine derartige Beziehung nicht herausarbeiten.
- c) In der Lage des Maximums der (quantitativ konzipierten) "ökologischen Relevanz" (das heißt der jeweils geschätzten quantitativen Bedeutung von groben Feuchtestufen beziehungsweise Bedeckungsgraden) lassen sich beide

Arten unterscheiden: L. agilis hat ihr Maximum im Bereich niedrigerer bis mittlerer Substratfeuchtigkeit, L. vivipara hingegen im Bereich mittlerer bis höherer Feuchtigkeit.

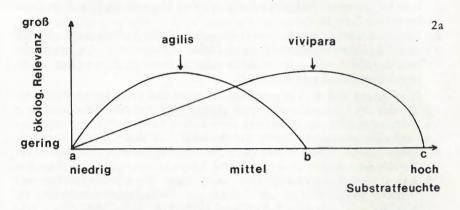
Für die Bedeckung gilt analog: agilis hat ein Maximum im Bereich mittlerer bis geringerer Bodenbedeckung, vivipara hingegen im Bereich mittlerer

bis starker Bedeckung.

d) Sowohl für den Faktor Substratfeuchte als auch für die Bedeckung gilt, daß im mittleren Intensitätsbereich die ökologische Relevanz für beide Arten recht hoch ist (Abb. 2); es sind dies die Bereiche, in denen die Bildung von Mischpopulationen stark gefördert wird.

Es sei betont, daß die hier gegebenen Schemata und deren Interpretation für den Bereich des Untersuchungsgebietes gelten. Möglichst zahlreiche detaillierte Vergleichsuntersuchungen in anderen europäischen Landschaften sind erforderlich, um eine eventuelle allgemeinere Brauchbarkeit dieser Vorstellungen zu überprüfen. Dürigen (1897: 158) macht einige ökologische Angaben, die sich für den Bereich des norddeutschen Flachlandes im großen und ganzen mit der hier gebrachten Vorstellung decken. Andererseits macht schon jener Verfasser auf regionale Besonderheiten der ökologischen Verbreitung aufmerksam, so, wenn er es "sehr auffallend" (Dürigen 1897: 178) findet, daß L. vivipara auf den Sanddünen von Ostende (Belgien) vorkommt. Auf die diesbezüglichen Darlegungen von Simms (1970) wurde bereits verwiesen: in den Dünengebieten von Lancashire ist vivipara weiter verbreitet und auch häufiger anzutreffen als agilis (SIMMS 1970: 91). An anderer Stelle seines äußerst lesenswerten Buches bringt SIMMS (S. 43) einen interessanten Interpretationsansatz: L. agilis lebt in England an ihrer Arealperipherie und ist ökologisch stärker eingeengt als auf dem europäischen Festland, so jedenfalls jener Autor. Denkbar wäre hier nun, daß ein Fall von regionaler Stenökie vorliegt. Warum freilich dann in solchen Gebieten die andere Art (vivipara) viel stärker als in Nordwestdeutschland in den Bereich der offenen Landschaft übergeht, bleibt im Ursachengefüge noch ungeklärt.

Ist somit im europäischen Kontext eine generelle Brauchbarkeit der oben entwickelten allgemeinen ökologischen Aussage (Abb. 2) zumindest partiell zweifelhaft, so stellt sich im Anschluß an diese Frage eine weitere Frage: Können die Schemata auch auf den Mittelgebirgsbereich Nordrhein-Westfalens angewendet werden, von den süddeutschen Hochlagen (etwa Schichtstufenlandschaft und andere) ohnehin abgesehen. Aus dem Bergischen Land liegen kaum Angaben vor (vgl. GLANDT 1975). Etwas besser sind wir über das Sauerland unterrichtet. Im Kreis Iserlohn ist L. vivipara wesentlich häufiger als L. agilis (FELDMANN 1971), für agilis kann dieser Verfasser lediglich einige wenige Vorkommen benennen. Auch einige Mischpopulationen kommen vor. Im Spessart hingegen fehlen Mischpopulationen weitgehend (MALKMUS 1968, 1975). Es hat den Anschein, daß im Mittelgebirgsbereich die Vikarianz beider Arten ausgeprägter sein mag als im Flachlandbereich, dennoch ist die jeweilige Einzelsituation im Detail zu klären (vgl. die geomorphologische Struktur von Sauerland und Spessart einerseits, die der hochebenenartigen Schichtstufenländer andererseits). Vergleichbare Untersuchungen, wie sie jetzt für den unteren Niederrhein vorliegen, existieren für den nordwestdeutschen Mittelgebirgsbereich meines Wissens noch nicht und sind somit dringend nötig. Erst im Anschluß an solche Untersuchungen ist eine Überprüfung der Brauchbarkeit der im Flachland entwickelten ökologischen Aussage möglich.



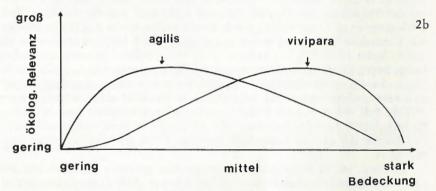


Abb. 2. Geschätzte ökologische Relevanz unterschiedlicher Intensitäten der Faktoren (a) Substratfeuchte (b) Bodenbedeckung durch niedrige Vegetation. Interpretation siehe Text.

Appraised ecological relevance of different intensities of the factors (a) ground humidity (b) covering by low vegetation. For interpretation see text.

Das Mischpopulationsproblem

Für interspezifische Exklusion hat MAYR (1967) Beispiele zusammengetragen. Dieser Autor betont und führt Beispiele für diese Vorstellung an, daß immer dann, wenn zwei (natürlich auch mehrere) Arten ein und denselben Lebensraum teilen (und es geht hier verständlicherweise um Arten derselben Gattung) "eine

feinere Analyse gewöhnlich Unterschiede" (MAYR 1967: 62) aufdeckt, nämlich (oftmals nur subtile) Unterschiede der "ökologischen Nische" der jeweiligen Arten.

Nun belegen die vorhandenen (stabilen!) Mischpopulationen der beiden hier behandelten Lacerta-Arten, daß sich die Aktionsräume beider Arten deutlich überschneiden können, ja sie können weitgehend identisch sein. So stellt sich zwangsläufig die Frage, welches Ursachengefüge ein derartiges Miteinander erlaubt.

a) Temperaturabhängige Aktivitätsvikarianz? — Die Temperatur mag einen "modulierenden" Einfluß auf die Aktivitätsmuster haben (hierzu sind detaillierte Untersuchungen notwendig); dieser Einfluß dürfte aber bestenfalls die Aktivitätsmaxima betreffen. In ihrer "Aktivitätsamplitude" (diese ist qualitativ zu verstehen, gewissermaßen als Pendant zum Terminus "ökologische Amplitude") überschneiden sich beide Arten, wie genauere Beobachtungen an Population Nr. 5 (vor allem nach Abschluß der Arbeit von GLANDT 1975) zeigten. In begrenztem Umfang muß dieses Überschneiden der Amplituden zu interspezifischen Kollisionen führen, eine nennenswerte quantitative Bedeutung (bestandsgefährdende) kommt jenen aber nicht zu. So ist die Population Nr. 5 im gesamten Beobachtungszeitraum derart stabil gewesen, daß keine offensichtliche Verschiebung der ungefähren Dominanzverhältnisse registriert werden konnte (Lacerta vivipara blieb in jedem Jahr die dominierende Art).

Etwas deutlicher zeigte die Mischpopulation Nr. 10 die Tendenz zur Aktivitätsvikarianz. Es bleibt vorerst jedoch die Frage offen, inwieweit Ergebnisse, die an ein oder zwei Mischpopulationen gewonnen wurden, auf alle Mischpopulationen deduktiv angewendet werden dürfen (Frage populationsspezifischer Indi-

vidualität).

b) Bedeutung der Abundanz. — Wenn somit auch ein gewisser Ausschluß beider Arten durch Temperatureinwirkung (von eventuellen endogenen Prozessen der Aktivitätssteuerung abgesehen) zustande kommen mag, so erscheint ein Hinweis von Mayr (1967: 71) viel bedeutsamer: "So kann die Siedlungsdichte einer Art infolge intraspezifischer Intoleranz so niedrig sein, daß ihre Individuen nicht in Wettstreit mit einem möglichen Konkurrenten geraten, dessen Populationen ebenso weiträumig verteilt sind." Auf unser Problem angewandt: bei de Lacerta-Arten zeichnen sich (in erster Linie sind hier die Adulti gemeint) durch geringe Abundanz aus, oftmals werden mehrere Meter Individualdistanz eingehalten. Dies führt zwangsläufig dazu, daß interspezifische Konkurrenz quantitativ unbedeutend wird; "unbedeutend" im Sinne von "nicht bestandsgefährdend". Simms (1970: 91) betont zu Recht, daß Konkurrenz "shortage of the required materials or space" voraussetzt, und ob diese Knappheit grundsätzlich gegeben ist, möchte ich ernsthaft bezweifeln.

Auf Grund solcher Überlegungen halte ich eine kompetetive Verdrängung der Waldeidechse durch die Zauneidechse für höchst unwahrscheinlich (vgl. hierzu beispielsweise Sternfeld & Steiner 1952: 27: danach sei die Bergeidechse in ihrem Vorkommen im wesentlichen durch die größeren Eidechsenarten begrenzt, wo diese vorkommen, könne sich die schwächere Bergeidechse nicht halten!). Ändern sich innerhalb eines Gebietes beziehungsweise eines Biotopes die Dominanzverhältnisse beider Arten, so wird stets zu prüfen sein, ob

nicht Veränderungen des Biotopes beziehungsweise des Landschaftscharakters als Ursache in Frage kommen. Simms (1970: 91) weist darauf hin, daß in den Dünengebieten in Lancashire die Zauneidechse vor hundert Jahren die einzige Art gewesen sein soll, heute ist hier *vivipara* die dominierende Art; als Ursache vermutet Simms Änderungen der Umweltbedingungen.

So sei hier zum Schluß dieses Abschnittes folgende Hypothese formuliert: Die ökologischen Nischen beider untersuchten *Lacerta*-Arten überschneiden sich beträchtlich, die (weitgehend wohl ethologisch bedingte) geringe Abundanz beider Arten jedoch erlaubt das Miteinander in stabilen Mischpopulationen.

Zusammenfassung

Lacerta agilis und Lacerta vivipara zeichnen sich einerseits durch die Tendenz landschaftsökologischen wie biotopökologischen Vikariierens aus, andererseits ist diese Vikarianz recht unvollständig ausgeprägt. Für beide Lacerta-Arten geeignete Biotope (besonders in Waldrandlagen) stellen potentielle Mischpopulationsgebiete dar. Die Stabilität dieser Mischpopulationen scheint in erster Linie auf die geringe Abundanz beider Arten zurückzuführen zu sein; kompetetive Verdrängung (etwa L. vivipara durch L. agilis) wird bezweifelt.

Summary

The two lizards Lacerta agilis and Lacerta vivipara show on one hand the tendency of ecological exclusion (from the view of landscape ecology as well as habitat ecology) on the other hand this exclusion is rather incomplete. Habitats suitable for both species, especially those located at the edges of woods, are potential areas for mixed populations. The stability of these mixed populations seems to be given mainly by little abundance of both species; banishment by competition (L. vivipara by L. agilis) seems to be doubtful.

Schriften

- Buschinger, A. & Verbeek, B. (1970): Freilandstudien an Ta-182-markierten Bergeidechsen (*Lacerta vivipara*). Salamandra, 6: 26-31. Frankfurt am Main.
- DÜRIGEN, B. (1897): Deutschlands Amphibien und Reptilien. 676 S. Magdeburg (Creutz'sche Verlagsbuchhandl.).
- FELDMANN, R. (1971): Die Lurche und Kriechtiere des Kreises Iserlohn. Beitr. Landeskde. Hönnetal, 9: 1-57. Menden/Westfalen.
- GLANDT, D. (1975): Die Amphibien und Reptilien des nördlichen Rheinlandes. Decheniana, 128: 41-62. Bonn.
- HEMPEL, L. (1972): Morphographie und Morphogenese des Landes Nordrhein-Westfalen und angrenzender Gebiete. 179 S. Münster/Westfalen (Phototechn. Zentralstelle Univ. Münster).
- MALKMUS, R. (1968): Beitrag zur Herpetofauna des Spessarts. Nachr. naturwiss. Mus. Aschaffenburg, 76: 1-36.
- (1975): Die Verbreitung der Amphibien und Reptilien im hessischen Spessart.
 Beitr. Naturkde. Osthessen, 9/10: 113-128. Fulda.

MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. — 617 S. Hamburg und Berlin (Parey).

MÜLLER, W. (1976): Heimische Lurche und Kriechtiere. Zu ihrem Vorkommen am rechten Unteren Niederrhein. — Niederrhein, 43: 8-12. Krefeld.

Schneider, W. (1938): Das "Schwarze Wasser" bei Wesel, ein niederrheinischer Heideweiher. — Natur am Niederrhein, 14: 35-40. Krefeld.

Schwerdtfeger, F. (1963): Ökologie der Tiere, 1: Autökologie. — 461 S. Hamburg und Berlin (Parey).

SIMMS, C. (1970): Lives of British lizards. - 128 S. Norwich (Goose & Son).

STERNFELD, R. & STEINER, G. (1952): Die Reptilien und Amphibien Mitteleuropas. — 94 S. Heidelberg (Quelle & Meyer).

Verbeek, B. (1972): Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen. — Bonner zool. Beitr., 23: 122-151. Bonn.