(Reptilia: Sauria: Lacertidae)

DIETER GLANDT

Mit 6 Abbildungen

## Einleitung

Über die Ökologie der einheimischen Reptilienarten liegen mittlerweile zahlreiche Arbeiten vor. Eine Sichtung der neueren Literatur ergibt, daß sich ganz bestimmte — verständlicherweise mehr allgemein-zoologisch interessante — Schwerpunkte gebildet haben beziehungsweise abzeichnen: so die Thermo-Ökologie (Saint-Girons & Saint-Girons 1956; Avery 1976, 1978; Avery & McArdle 1973; Tromp & Avery 1977; Spellerberg 1974, 1976; Reichling 1957; Herter 1941; Sveegaard & Hansen 1976; Knötig 1964; Liberman & Pokrovskaja 1943; Patterson & Davies 1978), die Ernährungsökologie, vor allem unter öko-physiologischem Gesichtspunkt (Koponen & Hietakangas 1972; Avery 1966, 1971, 1973, 1974, 1976, 1978; Avery, Shewry & Stobart 1974), die Ök-Ethologie (Saint Girons 1976, 1977; Spitz 1971; Verbeek 1972; Buschinger & Verbeek 1970; Boag 1973), schließlich Jahresrhythmik (Andren 1976; Prestt 1971; Nilson 1976; Viitanen 1967; Spellerberg & Phelps 1977) und Tagesperiodik (Saint-Girons & Saint-Girons 1956; Kayser & Marx 1951; Marx & Kayser 1949; Hoffmann 1955, 1959).

Auffällig an einer solchen Sichtung — die übrigens keinen Anspruch auf Vollständigkeit erhebt — ist, daß ausgesprochen habitat-ökologische Arbeiten derzeit noch weitgehend fehlen. Nur wenige Beiträge lassen sich hier benennen, so der über Coronella austriaca von Spellerberg & Phelps (1977) und der über Lacerta viridis von Peters (1970).

Habitat-ökologische Arbeiten wären von doppeltem Interesse: zum einen von rein theoretischem (Habitat-Bindung), zum anderen von praktischem Interesse (Naturschutz, Landesplanung). Zwar werden jetzt zunehmend die choro-

logischen Voraussetzungen für die "Integration faunistischer Daten in die Landesplanung der Bundesrepublik Deutschland" (Müller 1976b) geschaffen (Müller 1976a, b, 1977; Lemmel 1977; Malkmus 1974); daß indes auch die ökologischen Voraussetzungen (hierzu Müller 1976b) für jenes Anliegen geschaffen werden, muß für die in der Bundesrepublik vorkommenden Reptilien bislang noch weitgehend verneint werden.

Der folgende Beitrag behandelt die Frage der Habitat-Bindung von Waldund Zauneidechse, und zwar mittels vergleichend-deskriptiver Methodik. Er
kommt damit zunächst dem theoretischen Interesse entgegen. Durch die speziell
habitat-ökologische Ausrichtung liefert der Beitrag aber zugleich Basisinformationen für den praktischen Reptilienschutz. Zwar ist der Bestand der beiden hier
zu behandelnden Reptilienarten im Bundesgebiet im Prinzip gesichert; speziell
für Lacerta agilis muß indes festgestellt werden, daß diese Art in jüngster Zeit
auf mehreren "Roten Listen" als "bestandsbedroht" beziehungsweise "gefährdet" eingestuft wird, so von Lemmel (1977: 14) für Niedersachsen und von FeldMANN & Glandt (im Druck) für Nordrhein-Westfalen. Gleiches gilt für die
Situation in Hessen (Hessischer Minister für Landwirtschaft und Umwelt, o. J.).
Eine Forcierung habitat-ökologischer Untersuchungen erscheint somit sehr vonnöten.

Der Beitrag schließt an eine frühere Publikation an (GLANDT 1976), in der die Frage der Habitat-Bindung von Wald- und Zauneidechse auf der Basis von 15 niederrheinischen Habitaten angegangen wurde. In neuerer Zeit (seit 1975) konnte ich analoge Beobachtungen an zwölf westfälischen (münsterländischen) Habitaten durchführen. Hierdurch ergibt sich nun zum einen die Möglichkeit zu überprüfen, inwieweit die am Niederrhein erarbeiteten Vorstellungen weit räumiger um einer Präzisierung beziehungsweise Quantifizierung der habitat-ökologischen Aussage. Des weiteren werden mögliche Ursachen für das unterschiedliche ökologische Verbreitungsmuster der beiden Lacerta-Arten zusammengestellt beziehungsweise diskutiert, ein Aspekt, der bei GLANDT (1976) nahezu unberücksichtigt blieb. Schließlich wird im Anschluß an GLANDT (1977) nochmals kurz auf die Frage der interspezifischen Beziehungen einzugehen sein. Und letztendlich sollen Hinweise für den Schutz unserer Zauneidechsen-Bestände gegeben werden.

# Untersuchungsgebiete

Die geographische Lage der 27 Habitate geht aus Abb. 1 hervor. Die 15 niederrheinischen Habitate liegen im Bereich der unteren Lippe (Landkreis Wesel) und wurden bereits bei GLANDT (1976) kurz beschrieben (zwölf davon bei GLANDT 1976: 128-133, drei weitere: 133-134). Auf eine analoge Detailbeschreibung der westfälischen Habitate wird hier verzichtet, da es im folgenden nicht auf das Einzel-Habitat, sondern auf möglichst allgemeingültige Aussagen ankommt.

Die niederrheinischen Habitate liegen zum Teil auf Binnendünen (mit Podsolen, Beispiel Abb. 2), zum Teil auf der sandig-kiesigen Rhein-Hauptterrasse

(und zwar in Bereichen mit vielfach podsoligen Braunerden sowie solchen mit lokal anstehenden tertiären Tonen; Näheres zur Landschaftsökologie des Gebietes bei von Kürten 1966). Letztlich kommen noch Hochmoorbereiche als Standorte hinzu (vergleiche GLANDT 1976).

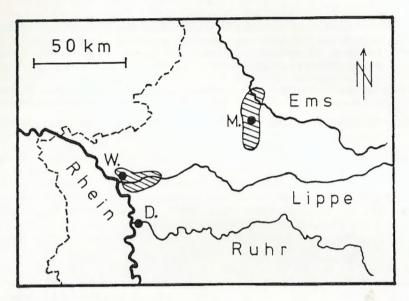


Abb. 1. Lage der beiden Untersuchungsgebiete (schraffiert) im Tiefland von Nordrhein-Westfalen. W = Wesel, M = Münster, D = Duisburg.

The position of the two study areas (diagonal lines) in the lowland of NW Germany. W = Wesel, M = Münster, D = Duisburg.

Die westfälischen Habitate liegen im Großraum Münster (Abb. 1). Zum einen liegen sie ebenfalls auf Binnendünen und Sandbereichen des "Geest"-Landschaftstyps mit eingesprenkelten Hochmoorbildungen (vergleiche MÜLLER-WILLE 1966); hierzu zählen die Habitate im Raum Greven an der mittleren Ems, nördlich von Münster, sowie diejenigen in der Davert, südlich von Münster. Zum anderen liegen sie am Stadtrand von Münster, im "Klei-Münsterland" (MÜLLER-WILLE 1966), auf schweren, lehmigen Substraten mit zeitweiliger Staunässe.

Die 27 Habitate enthielten insgesamt 32 Einzelpopulationen, 15 Lacerta agilis- und 17 Lacerta vivipara-Populationen. Da fünf Habitate Mischpopulationen beider Arten enthielten, ergibt sich folgende Verteilung: zehn Lacerta agilis-Reinpopulationen, zwölf Lacerta vivipara-Reinpopulationen und fünf L. agilis / L. vivipara-Mischpopulationen.

#### Methodik

Für jedes Habitat wurden vor allem zwei als besonders wesentlich erscheinende Habitat-Elemente registriert: der Substrattyp und die Bedeckungssituation.

Die in den Habitaten vorgefundenen Substrate werden im folgenden in vier Kategorien eingeteilt:

- S I: Sand oder Sand/Kiesgemisch (darauf "leichte", trockene Böden: Podsole und podsolige Braunerden; in Dünengebieten nicht selten überwehte Partien, so daß das geologische Untergrundmaterial unmittelbar das Habitatsubstrat bildet); dieser Substrattyp wurde insgesamt 16mal gefunden. Ein typisches Beispiel gibt Abb. 2.
- S II: Ton oder Lehmsubstrat (falls Bodenbildung, dann "schwere" Böden, vielfach mit zeitweiliger Staunässe); dieser Typ wurde 7mal als Lacerta-Habitat registriert.
- S III: Sphagnum-Areale (feucht bis naß) in aktiven Hochmoorpartien; dieser Typ wurde 2mal gefunden.
- S IV: trockener Hochmoortorf (inaktive Hochmoorbereiche); ebenfalls 2mal gefunden.

Die Zuordnung der jeweiligen Habitate bezieht sich unmittelbar auf den jeweiligen Wohnraum der Echsenpopulationen, das heißt, auf den "kollektiven Aktionsraum" (vergleiche GLANDT 1976, 1977), obwohl natürlich die Typen S I und S II im allgemeinen größerflächig verbreitet sind. Eine solche kleinräumig konzipierte Typisierung erscheint vor allem bei der Kennzeichnung der Bedekkungssituation in den Habitaten geboten. Geschlossene Baumbestände scheiden im Prinzip als *Lacerta*-Habitate aus. Die nachfolgende Typisierung der Bedekkung bezieht sich somit nur auf niedrige Vegetation (Kraut- und Strauchschicht).

Die in den Habitaten vorgefundenen Bedeckungs-Situationen werden in drei Kategorien eingeteilt:

- BI: Habitat mit insgesamt geringer Bedeckung, das heißt, keine geschlossene Vegetationsnarbe, größere (vielfach mehrere Quadratmeter umfassende) Flächen innerhalb des Habitats ohne oder nur mit spärlicher Vegetation, Substrat deshalb stellenweise unmittelbar sichtbar. Besonders typisch ist diese Situation in den Binnendünen-Gebieten ausgeprägt (Beispiel Abb. 2): insgesamt gesehen ein ziemlich homogenes Kleinmosaik aus unbewachsenen Flächen, lückenhaften Graspartien und stellenweise dichten Sträuchern (Sarothamnus, Calluna, Rubus, junge Betula, Quercus, Pinus). Dieser Typ wurde insgesamt 11mal registriert.
- B III: Das Gegenstück zum Typ B I; hohe, vielfach fast 100% ge Bedeckung, zum Beispiel weitgehend geschlossene Gras- beziehungsweise Krautsläche (Beispiel: Abb. 3). Kleine Freislächen sind vorhanden, aber selten. Für die Echsen solcher Habitate sehr bedeutsam sind "sonnenexponierte Kleinstrukturen" (Baumstümpfe), die gern zum "Sich-Sonnen" benutzt werden. Dieser Bedeckungstyp wurde insgesamt 10mal vorgefunden.
- B II: In diese Kategorie werden solche Habitate eingeordnet, die weder zu Typ B I noch zu Typ B III gestellt werden können. Solche Habitate haben augenfällige separate Teilareale mit unterschiedlicher Vegetationssituation. Ein gutes Beispiel ist das bei GLANDT (1977) beschriebene Habitat: Zum einen fanden sich hier zwei mehr oder weniger dichte Adlerfarnbestände (Pteridium aquilinum), zum anderen

(zwischen beiden liegend) ein hiervon deutlich abgesetzter vegetationsarmer Streifen mit Calluna vulgaris und stellenweise spärlichem Grasbewuchs. Den Pteridium-Komplex würde man zum Typ B III stellen müssen, den Calluna-Grasbereich hingegen zum Typ B I.

Der Typ B II wurde insgesamt 6mal gefunden.



Abb. 2. Vegetationsstruktur in einem typischen Lacerta agilis-Habitat; Binnendünengebiet "Spellener Heide" bei Wesel (Niederrhein).

The vegetation structure in a typical habitat of Lacerta agilis; dunes in the "Heath of Spellen" near Wesel (Rhineland).

Im Gegensatz zum Substrattyp ist die Bedeckungssituation sehr kurzlebig; so kann eine junge Rodungsfläche innerhalb weniger Jahre durch raschen Jungbirken-Aufwuchs stark zuwachsen. Die Bedeckungseinstufungen beziehen sich für die niederrheinischen Habitate im wesentlichen auf die Zeit von 1971 bis 1975, für die westfälischen Habitate hingegen auf die Zeit von 1975 bis 1978.

Zur rechnerischen Auswertung ist folgendes zu sagen: Um zu einer sinnvollen Aussage zu kommen, wird die Verteilung der Populationen auf die oben definierten Substrat- und Bedeckungstypen relativ angegeben (siehe Abb. 4-6), das heißt, als (prozentuale) Stetigkeit der jeweiligen Art gegenüber dem jeweiligen Substrat- oder Bedeckungstyp. Dies ist erforderlich, da die Anzahl der jeweils erfolgten Einstufungen in die Typen (Zahlenangaben siehe oben) sehr unterschiedlich ist. Absolutzahlen würden deshalb zu einem völlig verzerrten Bild führen.

Berechnungsbeispiel: Der Typ S I wurde insgesamt 16mal vorgefunden (siehe oben), aber nur 6mal kam auf diesem Typ *L. vivipara* vor; das bedeutet eine Stetigkeit dieser Art gegenüber dem Typ S I von rund 38% (vergleiche auch Abb. 4).

Etwas anders wurde das Ausmaß der ökologischen "Überlappung" der beiden Arten je Substrat- oder Bedeckungstyp berechnet. Als 100%-Wert je Substrat- oder Bedeckungskategorie diente hier die jeweils höchste Anzahl an Populationen (der einen oder der anderen *Lacerta*-Art).

Berechnungsbeispiel: Auf den Typ B II entfallen fünf Lacerta agilis-Populationen und vier L. vivipara-Populationen (vergleiche Abb. 6). Die fünf agilis-Populationen werden nun als 100% gesetzt; da vivipara auf diesem Typ mit vier Populationen vertreten ist, beträgt die Überlappung für Typ B II 80%.

Die so erhaltenen Überlappungswerte sind rein theoretisch, das heißt, sie geben nicht den Anteil konkret gefundener Mischpopulationen an, sondern das Ausmaß "formaler" Überlappung.

#### Ergebnisse

Substrat

Die Abb. 4 gibt die jeweiligen Stetigkeiten an, mit der die beiden Arten auf den vier unterschiedenen Substrattypen vorkommen. Für die Zauneidechse (Lacerta agilis) sind die Typen S I und S IV äußerst relevant; eine überragende Stellung nehmen sandige Substrate (S I) ein. Die Waldeidechse (L. vivipara) hingegen zeigt gegenüber sandigen Substraten (S I) eine deutlich geringere Stetigkeit, kommt aber in allen Habitaten der drei übrigen Substrattypen vor.

Legt man die Typen S I und S IV zusammen (die beiden "trockenen" Typen somit), desgleichen die beiden "feuchten" Typen (S II und S III), und berechnet in analoger Weise die Stetigkeiten für "trocken" (zusammen 18mal gefunden) und für "feucht" (zusammen 9mal gefunden), so zeigt sich eine noch klarere interspezifische Differenz. Die Zauneidechse bevorzugt eindeutig die "trockenen" Substrate; die Waldeidechse findet sich hingegen vorwiegend auf "feuchten" Substraten, doch ist sie auf dem "trockenen" Substrat wesentlich stärker verbreitet als die Zauneidechse auf dem "feuchten" (Abb. 5). Sowohl Abb. 4 als auch Abb. 5 belegen somit, daß *L. agilis* gegenüber der Substratbeschaffenheit ökologisch etwas "eingeengter" ist als *L. vivipara*.



Abb. 3. Vegetationsstruktur in einem typischen Lacerta vivipara-Habitat; "Boltenmoor" bei Greven nördlich Münster (Westfalen).

The vegetation structure in a typical habitat of Lacerta vivipara; "Boltenmoor", a now dried up (inactive) peat bog north of Münster (Westphalia).

# Bedeckung

Die berechneten Stetigkeiten der beiden Arten gegenüber den drei unterschiedenen Bedeckungstypen sind aus Abb. 6 ersichtlich. Danach zeigt die Zauneidechse eine klare Präferenz gegenüber solchen Habitaten mit geringer Bedekung (Typ B I) beziehungsweise solchen, in denen neben dichter Bedeckung auch größere Flächen mit spärlicher Vegetation (inklusive Freiflächen) vorkommen (Typ B II).

Die Waldeidechse hingegen nimmt quasi kontinuierlich mit zunehmender Vegetationsdichte an Stetigkeit zu (Abb. 6). Am stärksten ist sie bei stark geschlossener Vegetationsdecke (Grasflächen / niedrige Strauch-Krautschicht) anzutreffen.

## Interspezifische Überlappung

Gegenüber der "feuchten" Substratkategorie (vergleiche Abb. 5) beträgt die ökologische "Überlappung" der beiden Arten (zur Berechnung siehe Methoden-Abschnitt) 11%, gegenüber der "trockenen" Kategorie hingegen 57%. Für die drei Bedeckungskategorien (vergleiche Abb. 6) resultieren folgende Überlappungswerte: für B I 50%, für B II 80% und für B III 22%.

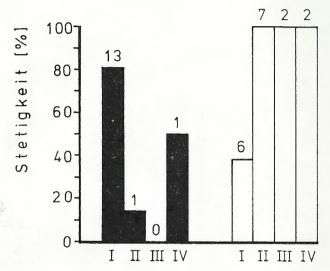


Abb. 4. Stetigkeit von Zauneidechse (schwarze Säulen) und Waldeidechse (weiße Säulen) gegenüber den vier im Text definierten Substrattypen (I bis IV). Jeweilige Anzahl an Populationen über den Säulen angegeben.

The distribution of Sand lizard (black columns) and Common lizard (white columns) on four defined types of substratum: I = sandy and stony (well drained) soils, II = loamy and clayey soils (moist), III = wet Sphagnum areas in active peat bogs, IV = now dried up (inactive) peat bogs. Distribution is expressed as frequency in per cent. Calculation method see text. Numbers on the columns: population number per type of substratum.

#### Diskussion

# a) Habitatansprüche

Eine Kombination der Ergebnisse von Substrat- und Bedeckungspräferenzen, wie sie sich auf Grund der Stetigkeitsberechnungen ablesen lassen (Abb. 4-6), ergibt ein ziemlich klares Bild der wesentlichen Habitatansprüche beider *Lacerta*-Arten. Die Zauneidechse benötigt ganz offensichtlich lockeres, relativ trokkenes (gut drainiertes) Substrat, das kombiniert ist mit einer Bedeckungs-

situation, die insgesamt als spärlich bis mittelstark zu bezeichnen wäre. Habitate mit ziemlich geschlossener Vegetationsdecke der Kraut-Strauchformation werden weitestgehend gemieden.

Die Waldeidechse hingegen bevorzugt deckungsreiche Habitate, die auf einem breiten Substratspektrum liegen (Abb. 4), aber doch deutlich am feuchten Ende

der Skala (Abb. 5).

Im interspezifischen Vergleich ist eine Gegenläufigkeit der Faktorenvalenz zu konstatieren, wobei die ökologische Potenz (zur Terminologie siehe Schwerdtfeger 1963) der Waldeidechse etwas größer sein dürfte als die der Zauneidechse.

In grob abgeschätzter Form konnte ein solches Bild der Habitatansprüche der beiden Arten modellhaft bereits auf der Basis der niederrheinischen Beobachtungen entworfen werden (GLANDT 1976: Abb. 2). Das äußerst bemerkenswerte an den neuen Beobachtungen ist, daß das "Niederrhein-Modell" im Prinzip auch auf den Großraum Münster Anwendung finden kann. Die auf der Basis aller 27 Habitate eruierten Habitatansprüche beziehungsweise Faktorenvalenzen (Abb. 4-6) dürften so gesehen für weite Teile des nordwestdeutschen Tieflandes ziemliche Allgemeingültigkeit haben.

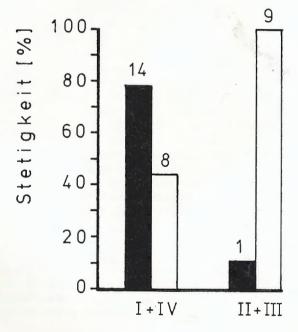
Gewisse regionale Abweichungen sind freilich nicht auszuschließen (vergleiche die Situation in der "Senne" bei Bielefeld: FELDMANN & STEINBORN

1978).

Zur Spezifität des Substrates als einem sicher sehr wesentlichen Faktor der Lacerta-Verbreitung muß eine Einschränkung gemacht werden. Lacerta agilis benötigt trockene, lockere Substrate; in der nordwestdeutschen Geest finden sich

Abb. 5. Stetigkeit von Zauneidechse (schwarze Säulen) und Waldeidechse (weiße Säulen) gegenüber trockenen (Typ I und IV) und feuchten (Typ II und III) Substraten. Berechnungsmodus siehe Text. Jeweilige Anzahl an Populationen über den Säulen angegeben.

The distribution of Sand lizard (black columns) and Common lizard (white columns) on dry substratum (type I and IV) and moist substratum (type II and III). Distribution is expressed as frequency in per cent. For calculation method see text. Numbers on the columns: population number per type (dry and moist).



solche naturgemäß auf sandigen bis sandig-kiesigen geologischen Materialien. Im Mittelgebirge dürften oft andere geologische Materialien denselben "agilisfreundlichen" Effekt haben. Ich denke an klüftige Rendzinen auf Kalk mit lockerem Oberboden sowie generell an Hanglagen mit stärkerer Verwitterungsschuttdecke. Es geht also nicht um die geologische Qualität "Sand" an sich, sondern um die Eigenschaften des Substrates ("locker, trocken").

### b) Ursachen

Die Frage nach den Ursachen der artlich unterschiedlichen Valenzen des Substrat- und Bedeckungsfaktors läßt sich derzeit erst ansatzweise beantworten. Eine tiefergehende Kausalanalyse müßte zum Beispiel detaillierte mikroklimatische Messungen in den verschiedenen Habitattypen beinhalten sowie den ernährungsökologischen Aspekt abdecken. Folgende Gesichtspunkte erscheinen für das ökologische Verbreitungsmuster der beiden Arten als besonders wesentlich:

- (1) Lacerta agilis ist eine eierlegende Art. Zum Eingraben der Eier benötigt sie lockeres, nicht zu feuchtes Substrat, wobei die begrenzende Feuchte für die Eientwicklung bei etwa 17% liegt (Liberman & Pokrovskaja 1943). Habitate mit schwerem, relativ hartem Untergrund (Tonuntergrund!) erscheinen von daher wenig geeignet (ob die Zauneidechsen in dem Ton-Habitat Nr. 10 bei Glandt 1976 ausnahmsweise epigäische Eiablage praktizierten, ließ sich nicht klären). Desgleichen sind ausgesprochen feuchte Habitate (Sphagnum-Flächen aktiver Hochmoorbereiche, Staunässeböden) ungeeignet. Hinzu kommt, daß das Substrat warm sein muß; die optimale Entwicklung der Eier findet bei 32°C (oder etwas darüber) statt (Liberman & Pokrovskaja 1943). Das optimale Milieu für Zauneidechseneier stellt somit ein lockeres, warmes, aber nur mäßig feuchtes Substrat dar. Genau dieses Substrat aber wird im Untersuchungsgebiet von der Zauneidechse bewohnt (Abb. 4 und 5). Lacerta vivipara hingegen ist ovovivipar und somit bezüglich der Embryonal-Entwicklung an kein "externes" Substrat spezifischer Eigenschaften gebunden.
- (2) Der zweite wesentliche Gesichtspunkt ist die Tatsache, daß REICHLING (1957) für Lacerta agilis einen physiologischen Regulationsmechanismus der Transpiration gefunden hat, den Lacerta vivipara nicht hat. L. agilis kann demzufolge auf trockenen Substraten besser leben als L. vivipara. Die Waldeidechse ist gezwungen, durch ausschließliche Verhaltensreaktionen ("feuchte-regulatorisches Verhalten") ihre Transpiration zu regulieren. Stark bewachsene Habitate (vergleiche Abb. 6) erscheinen so gesehen günstiger; zumindest dürfte eine dichte Vegetation ein solches Verhalten sehr erleichtern. Für die im Prinzip unverkennbare unterschiedliche Habitatwahl der beiden Echsenarten dürften somit auch wasserhaushaltliche Gründe verantwortlich sein (vergleiche auch REICHLING 1957: 46).

# c) Interspezifische Überlappung

Die unverkennbare Gegenläufigkeit der Valenzen von Substratund Bedeckungsfaktor (Abb. 4-6) führt zwangsläufig zu einem hohen Maß an popularer Allopatrie und verhindert derart von vornherein interspezifischen

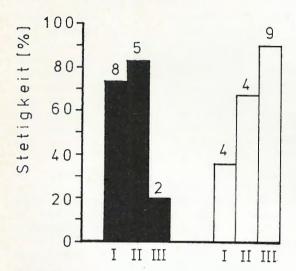


Abb. 6. Stetigkeit von Zauneidechse (schwarze Säulen) und Waldeidechse (weiße Säulen) gegenüber den drei im Text definierten Bedekkungsintensitäten. Jeweilige Anzahl an Populationen über den Säulen angegeben.

The distribution of Sand lizard (black columns) and Common lizard (white columns) on three defined types of vegetation density (I, II, III = low, medium, high density; for details see text). Distribution is expressed as frequency in per cent. For calculation method see text. Numbers on the columns: population number per type of vegetation density.

Konkurrenzdruck. Der Mischpopulationsanteil innerhalb größerer Gebiete dürfte im allgemeinen gering sein. Für den konkreten eigenen Untersuchungsbereich (Abb. 1) belief er sich auf knapp 19% (fünf von 27 Habitaten). Im Raum Saarbrücken leben die beiden Arten sogar streng allopatrisch (Müller 1976a).

Es bleibt andererseits das Faktum der Existenz von Mischpopulationen, und weitere Mischpopulationen im nordwestdeutschen Tiefland sind auch sehr wahrscheinlich. Dies resultiert aus der wenn auch rein theoretisch (vergleiche Methoden-Abschnitt) berechneten interspezifischen "Überlappung". Für den Bedekkungstyp B II ergab sich eine solche von immerhin 80%, und für die beiden trockenen Substrattypen (Abb. 5) eine solche von 57%.

In Habitaten, die sowohl hinsichtlich des Substrates wie hinsichtlich des Vegetationsmusters beiden Arten gerecht werden, dürften Mischpopulationen durchaus langfristig stabil bleiben. Das bei GLANDT (1977) beschriebene Mischpopulationshabitat am Niederrhein kommt den Ansprüchen beider Arten entgegen. Auf zwei weiteren Exkursionen (im April und Mai 1977) konnten beide Arten erneut nachgewiesen werden, womit diese Mischpopulation nunmehr seit mindestens neun Jahren besteht (nachweislich von 1969 bis 1977).

Interessant in diesem Zusammenhang sind die Untersuchungen von SPITZ (1971) und SAINT-GIRONS (1976), die keine Anzeichen interspezifischer Konkurrenz in Mischpopulationen von Lacerta agilis und L. viridis ergaben. SAINT-GIRONS (1976) konnte trotz mehrjähriger intensiver Beobachtungen keine interspezifischen Kollisionen beobachten. Dies gelang auch weder SIMMS (1970) noch mir (GLANDT 1977) an dem Artenpaar L. agilis / L. vivipara.

Neuere Beobachtungen an einer anderen (westfälischen) Mischpopulation (einem kleinen, jetzt trockengelegten inaktiven Hochmoor an der Ems bei Greven nördlich von Münster) zeigten indes, daß solche interspezifischen Rivalitäten bei agilis / vivipara durchaus vorkommen können. Konkret konnte ich im Sommer 1977 dort zwei klare Vertreibungsakte eines vivipara-Männchens durch ein agilis-Männchen beobachten. Beide Male ging es um eine der in diesem Habitat nur vereinzelt vorhandenen sonnenexponierten Kleinstrukturen (Baumstumpf). Da das gesamte Habitat dicht mit hohem Pfeifengras (Molinia coerulea) bestanden ist (Abb. 3), spielen solche Kleinstrukturen in diesem Habitat (und sicher auch in ähnlich dicht bewachsenen Habitaten) vermutlich eine wesentliche thermo-ökologische Rolle ("Sich-Sonnen-Verhalten"). Das stark sonnenexponierte niederrheinische Mischpopulationshabitat (GLANDT 1977) gibt den Tieren offensichtlich viel mehr Möglichkeiten, sich zu sonnen. Vielleicht konnte ich aus diesem Grunde im letztgenannten Habitat bislang keine interspezifischen Vertreibungen beobachten (obwohl intraspezifische stattfinden).

Man wird somit bei weiterer Beschäftigung mit dem Sympatrieproblem neben anderen Gesichtspunkten (hierzu GLANDT 1977) auch die unterschiedliche Habitatstruktur (Bedeckungssituation, Höhe der Kraut-Strauchschicht, Besonnungs-

verhältnisse) zu berücksichtigen haben.

Welchen Anteil interspezifische Konkurrenz auf das ökologische Verbreitungsmuster der beiden *Lacerta*-Arten hat (Abb. 4-6) läßt sich derzeit nicht beurteilen.

### Zauneidechsenschutz

Wirksamer Artenschutz ist nur möglich durch wirksame "Biotopsicherung" (BLAB 1978). Die optimalen Zauneidechsenhabitate des Untersuchungsgebietes stellen Dünenbereiche mit lockerer Heidevegetation sowie sandige Terrassenbereiche (ebenfalls mit nur mittelstarker Bedeckung) dar. Gerade die heimischen Heidegebiete sind aber durch Wirtschaftswandel ökonomisch "nutzlos" geworden beziehungsweise sekundär in dichte Kieferforste verwandelt worden. Oder aber man überließ diese Gebiete sich selbst, was natürliche Sukzessionen zur Folge hatte (Verwaldung).

Eine langfristige Sicherstellung wenigstens der bedeutenderen nordwestdeutschen *L. agilis*-Bestände kann nur durch massive Habitatsicherung sowie durch aktives Habitatmanagement erfolgen. Über Möglichkeiten des Heidemanage-

ments berichtet ausführlich MUHLE (1974).

Welches Gefährdungsausmaß sich im konkreten, geographisch kleinräumigen Kontext ergeben kann, läßt sich an der Situation der niederrheinischen Habitate (Landkreis Wesel) ablesen. Neuerliche Exkursionen (1976 bis 1978) in die hauptsächlich Anfang der siebziger Jahre untersuchten Habitate haben ergeben, daß von den neun bei GLANDT (1976) vorgestellten Zauneidechsenpopulationen zwei akut gefährdet sind durch anthropogene Maßnahmen (bereits erfolgte teilweise Zerstörung der Habitate, in einem Falle ist komplette Zerstörung in absehbarer Zeit wahrscheinlich); drei weitere Populationen werden in absehbarer Zeit auf Grund intensiver Verwaldung keine Existenzgrundlage mehr haben. Das ergibt einen Gefährdungsgrad von über 50% der anfangs gut geeigneten agilis-Habitate.

Die Beurteilung der Schutzwürdigkeit von Zauneidechsenpopulationen wird im wesentlichen auf der Basis der Populationsgröße zu erfolgen haben. Zumindest in meinem Beobachtungsgebiet sind *L. agilis*-Populationen vergleichsweise individuenarm. Populationen, die zehn bis zwanzig Adulti als "aktueller" Populationsgröße enthalten, sollten nach meinem Dafürhalten bereits als schützenswert eingestuft werden, zumal dann, wenn innerhalb eines Heidegebietes mehrere Populationen dieser Bestandsgröße vorkommen, die Abgrenzung der Einzelpopulation in solchen Fällen ohnehin schwierig ist und damit der Gesamtbestand eines solchen Gebietes beachtlich sein kann.

Ein Beispiel hierfür ist eine Rest-Heidefläche in den "Bockholter Bergen" bei Greven nördlich Münster (Meßtischblatt 3912 Westbevern). In einem Gebiet von nur 500 × 500 m Ausdehnung leben hier nach Beobachtungen von 1977/78 fünf Lacerta agilis-Populationen, deren Habitate durch Kieferforstparzellen getrennt sind. Der Gesamtbestand an adulten Zauneidechsen aller fünf Populationen beträgt geschätzt etwa 50, die Einzelpopulationen sind somit wesentlich kleiner.

Der Raumanspruch einzelner Zauneidechsenpopulationen ist zwar nach meinen Beobachtungen grundsätzlich etwas größer als der der von mir beobachteten Waldeidechsenpopulationen, wirtschaftlich gesehen ist aber auch der Zauneidechsenraumanspruch als gering zu veranschlagen. Generelle Empfehlungen sind nicht leicht zu geben, da allgemein die Habitatgröße nicht allein Populationsstabilität garantieren kann. Empfehlenswert beziehungsweise geraten erscheint es mir bei derzeitiger Kenntnislage, Heide-Restflächen und ähnlich strukturierte Areale in der Größe von zumindest 100 × 100 m zu sichern und regelmäßig von jungem Baumaufwuchs freizuhalten.

Auf keinen Fall dürfen dann solche Flächen als intensiv begangene Naherholungsflächen fungieren, was gerade bei Heidegebieten nicht selten der Fall ist, da die Tiere hierdurch ständig gezwungen sind, ihr "Sich-Sonnen-Verhalten" abzubrechen und folglich in der Jahressumme starke thermische Einbußen mit den physiologischen Folgen (geringere Nahrungskonsumption und Folgewirkungen) hinnehmen müßten. Im Bedarfsfall sollte Einzäunung der engeren Aktionsräume der entsprechend belasteten Populationen erfolgen, wobei die Maschenweite für die Tiere selbst weit genug sein sollte, um das Populationssystem innerhalb des kleinlandschaftlichen Gesamtsystems "offen" zu belassen.

Ein wirksamer Zauneidechsenschutz in der hier empfohlenen Weise würde für manche Gebiete zugleich einen wirksamen Schutz der Schlingnatter (Coronella austriaca) beinhalten, da letztere nach meiner Kenntnis im nordwestdeutschen Tiefland, wenn auch nicht identische, aber doch weitgehend ähnliche Habitatansprüche hat (vergleiche auch GLANDT 1972; FELDMANN, FELLENBERG & SCHRÖDER 1968). Dann aber müßten die unmittelbar zur Sicherung bestimmten Flächen etwas größer sein, etwa 200 × 200 m (vergleiche Spellerberg & Phelps 1977).

Dauerhafter Schutz einzelner, geographisch ziemlich isolierter Populationen ist nicht immer leicht. Natürliches Aussterben kleinerer oder mittelgroßer Populationen kann natürlicherseits nur durch nachfolgende Migration aus anderen, vor allem wohl aus Großpopulationen kompensiert werden. Solche Migrationen sind indes in einer intensiv bewirtschafteten Kulturlandschaft nur begrenzt mög-

lich, oft unmöglich. Es sollte daher besonders die Sicherstellung von Habitatkomplexen mehrerer nahe beieinanderliegender Populationen (Populationsgruppen, vergleiche das obige Beispiel "Bockholter Berge") angestrebt werden, um so nicht nur "isolierten" Populationsschutz, sondern wirksameren "Arealschutz" einer Art zu betreiben.

### Danksagung

Für ihre Hilfe bei der Literaturbeschaffung danke ich den Herren Dr. W. BÖHME (Bonn), Dr. K. KLEMMER (Frankfurt am Main) und Dr. I. F. SPELLERBERG (Southampton) ganz herzlich.

### Zusammenfassung

- (1) In den Jahren 1968 bis 1978 wurden vergleichend-ökologische Beobachtungen zur Habitatökologie von Zauneidechse (*Lacerta agilis*) und Waldeidechse (*Lacerta vivipara*) im nordwestdeutschen Tiefland durchgeführt. Die insgesamt 27 Habitate enthielten zehn *Lacerta agilis*-Reinpopulationen, zwölf *L. vivipara*-Populationen und fünf Mischpopulationen beider Arten.
- (2) Die beiden Arten zeigen unterschiedliche Habitatwahl. Die Zauneidechse bevorzugt lockere, gut drainierte (trockene) Substrate, die im Untersuchungsgebiet auf Sand und sandig-kiesigen geologischen Materialien liegen. Ursache hierfür ist vermutlich die Notwendigkeit, die Eier in lockeres, mäßig feuchtes Substrat ablegen zu müssen (vergleiche Liberman & Pokrovskaja 1943). Die Waldeidechse hingegen findet sich im Untersuchungsgebiet vorzugsweise auf schweren beziehungsweise feuchten Substraten. Sie ist als ovovivipare Reptilienart an kein bestimmtes "externes" Substrat der Embryonalentwicklung gebunden. Außerdem fehlt ihr im Gegensatz zur Zauneidechse die Möglichkeit einer physiologischen Transpirationsregulation (vergleiche Reichling 1957), weshalb feuchte Substrate besonders geeignet erscheinen.
- (3) Das Vorzugshabitat der Zauneidechse zeichnet sich durch geringe Vegetationsdichte, durchsetzt von unbewachsenen Freiflächen, aus. Die Waldeidechse hingegen bevorzugt Habitate mit zumeist sehr hoher, vielfach vollständiger Bedeckung durch niedrige Vegetation (Krautschicht mit aufgelockerten Strauchbeständen). Da letztere im Gegensatz zur Zauneidechse ihren Wasserhaushalt rein verhaltensbiologisch regeln muß, erscheint dichte Vegetation geeigneter als spärliche.
- (4) Die unterschiedliche Habitatwahl der beiden Arten führt zu starker ökologischer Exklusion und mindert so interspezifische Konkurrenz. Das partielle Überlappen der Habitatansprüche führt jedoch in begrenztem Maße zur Bildung von Mischpopulationen. Ob interspezifische Konkurrenz einen nennenswerten Einfluß auf das ökologische Verbreitungsmuster der beiden Arten hat, kann zur Zeit noch nicht beantwortet werden.
- (5) Da die Zauneidechse in der Bundesrepublik Deutschland stellenweise bereits als bestandsgefährdet eingestuft wird, sollten gezielte Maßnahmen zur Habitatsicherung erfolgen. Die optimalen *Lacerta agilis*-Habitate in Nordwestdeutschland sind Dünengebiete und sandige Terrassenbereiche mit lockerer Vegetation, insbesondere Heidegebiete. In diesen Gebieten sollten schwerpunktmäßig Habitate mit größerem Populationsbestand gesichert werden, gekoppelt mit geregelten Pflegemaßnahmen (Habitatmanagement). Die Arbeit gibt basale Informationen, die es ermöglichen könnten, wenigstens den bedeutenderen Beständen (Populationsgruppen) langfristige Stabilität zu gewährleisten.

- (1) Between 1968 and 1978 observations on the habitat ecology of Lacerta agilis (Sand lizard) and Lacerta vivipara (Common lizard) were made in the lowland of North West Germany (fig. 1). The 27 habitats investigated contained ten Lacerta agilis populations, twelve L. vivipara populations, and five mixed populations of both species.
- (2) The two species show a different habitat selection. The Sand lizard is dominantly found on loose sandy soils which are well drained (fig. 2, 4, and 5). A substratum like this seems to be a basic habitat requirement because this species has to lay eggs into a loose and only moderate moist material (see LIBERMAN & POKROVSKAJA 1943). The Common lizard on the other hand is dominantly found on loamy and clayey soils which are rather moist (fig. 4 and 5), and further on peat bogs. This species as an ovo-viviparous one does not need any specific "external" substratum for the development of embryos. Furthermore this species has no physiological mechanism for regulating transpiration as it is found in the Sand lizard (see REICHLING 1957).
- (3) The vegetation structure of the most Sand lizard habitats is a low dense cover (grass, bushes) interspersed with patches of bare ground (fig. 2 and 6), whereas the Common lizard is found dominantly in habitats with very dense low vegetation (fig. 3 and 6). A vegetation structure like this seems to be important because this species has to regulate its water economy only by behaviour.
- (4) The different habitat selection of both the species reduces interspecific competition. But as there is a partial overlap of habitat requirements (fig. 5 and 6) mixed populations exist. Whether interspecific competition influences the ecological distribution pattern of the two species is not known so far.
- (5) In some parts of the Federal Republic of Germany the Sand lizard seems now to be endangered. The optimum habitats in the study area (fig. 1) are sand dunes and sandy terraces with a patchy heath vegetation (fig. 2). In such areas an active habitat management is required to safe at least the most important colonies. A detailed proposal for colony conservation is given.

#### Schriften

- Andren, C. (1976): Social behaviour of *Vipera berus* during the reproductive period. Norw. J. Zool., 24: 234-235.
- AVERY, R. A. (1966): Food and feeding habits of the Common lizard (*Lacerta vivipara*) in the west of England. J. Zool., 149: 115-121. London.
- — (1971): Estimates of food consumption by the lizard Lacerta vivipara Jacquin. J. Anim. Ecol., 40: 351-365. Oxford.
- — (1973): Morphometric and functional studies on the stomach of the lizard Lacerta vivipara. J. Zool., 169: 157-167. London.
- (1974): Storage lipids in the lizard Lacerta vivipara: a quantitative study.
   J. Zool., 173: 419-425. London.
- (1976): Thermoregulation, metabolism and social behaviour in Lacertidae.
   In: Bellairs, A. D' A. & Cox, C. B. (eds.): Morphology and biology of reptiles.
   Linn. Soc. Symp. Ser., 3: 245-259. London.
- (1978): Activity patterns, thermoregulation and food consumption in two sympatric lizard species (*Podarcis muralis* and *P. sicula*) from central Italy.— I. Anim. Ecol., 47: 143-158. Oxford.

- AVERY, R. A. & MCARDLE, B. H. (1973): The morning emergence of the Common lizard Lacerta vivipara JACQUIN. — Brit. J. Herpetol., 5: 363-368. London.
- AVERY, R. A., SHEWRY, P. R. & STOBART, A. K. (1974): A comparison of lipids from the fat body and tail of the Common lizard, *Lacerta vivipara*. Brit. J. Herpetol., 5: 410-412. London.
- BLAB, J. (1978): Tierartenschutz durch Biotopsicherung. In: Olschowy, G. (ed.): Natur- und Umweltschutz in der Bundesrepublik Deutschland, 1978: 785-792. Hamburg und Berlin (Parey).
- Boag, D. A. (1973): Spatial relationships among members of a population of Wall lizards. Oecologia, 12: 1-13. Berlin.
- Buschinger, A. & Verbeek, B. (1970): Freilandstudien an Ta-182-markierten Bergeidechsen (*Lacerta vivipara*). Salamandra, 6: 26-31. Frankfurt am Main.
- FELDMANN, R., FELLENBERG, W. O. & SCHRÖDER, E. (1968): Verbreitung und Lebensweise der Schlingnatter, Coronella a. austriaca Laurenti, 1768, in Westfalen.

   Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westfalen, 30: 3-12. Münster/Westfalen.
- Feldmann, R. & Glandt, D. (im Druck): Rote Liste der bestandsgefährdeten Kriechtiere (Reptilia) und Lurche (Amphibia) in Nordrhein-Westfalen. Düsseldorf (Landesanstalt für Ökologie).
- FELDMANN, R. & STEINBORN, G. (1978): Die Amphibien und Reptilien der Senne. Ber. naturwiss. Ver. Bielefeld, Sonderheft, 1978: 155-168.
- GLANDT, D. (1972): Zur Verbreitung und Ökologie der Schlingnatter, Coronella austriaca LAUR. (Reptilia, Colubridae), am Niederrhein. Decheniana, 125: 131-136. Bonn.
- — (1976): Okologische Beobachtungen an niederrheinischen *Lacerta*-Populationen, *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara* (Reptilia, Sauria, Lacertidae). Salamandra, 12: 127-139. Frankfurt am Main.
- — (1977): Über eine Lacerta agilis / Lacerta vivipara-Population, nebst Bemerkungen zum Sympatrie-Problem. Salamandra, 13: 13-21. Frankfurt am
- HERTER, K. (1941): Über Vorzugstemperaturen von Reptilien. Z. vgl. Physiol., 28: 105-141. Berlin.
- Hessischer Minister für Landwirtschaft und Umwelt (o. J.): Viele unserer Lurch- und Kriechtierarten sind vom Aussterben bedroht. — Wiesbaden.
- HOFFMANN, K. (1955): Aktivitätsregistrierungen bei frisch geschlüpften Eidechsen. Z. vgl. Physiol., 37: 253-262. Berlin.
- — (1959): Die Aktivitätsperiodik von im 18- und 36-Stunden-Tag erbrüteten Eidechsen. Z. vgl. Physiol., 42: 422-432. Berlin.
- KAYSER, CH. & MARX, CH. (1951): Le rythme nycthéméral de l'activité et la mémoire du temps chez le lézard (*Lacerta agilis* et *Lacerta muralis*). Act. Congr. internat. philos. Sci., Biol., 6: 95-103. Paris.
- KNÖTIG, H. (1964): Energie-Bilanz eines Poikilothermen (*Lacerta vivipara*). Helgol. wiss. Meeresuntersuch., 9: 261-273. Hamburg.
- KOPONEN, S. & HIETAKANGAS, H. (1972): Food of the Common lizard (*Lacerta vivipara* Jacquin) on a peat bog in southwestern Finland. Ann. zool. fenn., 9: 191-192. Helsinki.
- KÜRTEN, W. von (1966): Die naturräumliche Struktur und Gliederung des Gebiets zwischen unterer Lippe und Emscher. Nat. Landsch. Ruhrgebiet, 3: 52-104. Schwelm.

- LEMMEL, G. (1977): Die Lurche und Kriechtiere Niedersachsens. Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachsen, 5: 1-75. Hannover.
- LIBERMAN, S. S. & POKROVSKAJA, N. V. (1943): On the ecology of Lacerta agilis. Zool. Žurn., 22: 247-256. Moskau. [In Russisch.]
- MALKMUS, R. (1974): Die Verbreitung der Amphibien und Reptilien im Spessart. Nachr. naturwiss. Mus. Aschaffenburg, 82: 23-38.
- MARX, CH. & KAYSER, CH. (1949): Le rythme nycthéméral de l'activité chez le lézard (Lacerta agilis, Lacerta muralis). C. R. Soc. Biol., 143: 1375-1377. Paris.
- Muhle, O. (1974): Zur Ökologie und Erhaltung von Heidegesellschaften. Allg. Forst-Jagd-Ztg., 145: 232-239. Frankfurt am Main.
- Müller, P. (1976a): Arealveränderungen von Amphibien und Reptilien in der Bundesrepublik Deutschland. Schr.-R. Vegetationskde., 10: 269-293. Bonn-Bad Godesberg.
- (1976b): Voraussetzungen für die Integration faunistischer Daten in die Landesplanung der Bundesrepublik Deutschland. Schr.-R. Vegetationskde., 10: 27-47. Bonn-Bad Godesberg.
- — (1977): Erfassung der westpalaearktischen Tiergruppen in der Bundesrepublik Deutschland. — Decheniana, 130: 229-253. Bonn.
- Müller-Wille, W. (1966): Bodenplastik und Naturräume Westfalens. Spieker, 14: 1-302. [Mit einem Kartenband.] Münster/Westfalen.
- Nilson, G. (1976): The reproductive cycle of Vipera berus in SW Sweden. Norw. J. Zool., 24: 233-234.
- Patterson, J. W. & Davies, P. M. C. (1978): Thermal acclimation in temperate lizards.

   Nature, 275: 646-647. London.
- Peters, G. (1970): Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. IV. Zur Ökologie und Geschichte der Populationen von *Lacerta v. viridis* (Laurenti) im mitteleuropäischen Flachland. Veröff. Bezirksheimatmus. Potsdam, 21: 49-119. Potsdam.
- Prestt, I. (1971): An ecological study of the viper Vipera berus in southern Britain. J. Zool., 164: 373-418. London.
- Reichling, H. (1957): Transpiration und Vorzugstemperatur mitteleuropäischer Reptilien und Amphibien. Zool. Jb. Physiol., 67: 1-64. Jena.
- SAINT GIRONS, M.-CH. (1976): Relations interspécifiques et cycle d'activité chez Lacerta viridis et Lacerta agilis (Sauria, Lacertidae). Vie et Milieu, 26: 115-132. Paris.
- — (1977): Le cycle de l'activité chez *Lacerta viridis* et ses rapports avec la structure sociale. Terre et la Vie, **31**: 101-116.
- Saint-Girons, H. & Saint-Girons, M.-Ch. (1956): Cycle d'activité et thermorégulation chez les reptiles (Lézards et serpents). Vie et Milieu, 7: 133-226. Paris.
- 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).
- Spellerberg, I. F. (1974): Influence of photoperiod and light intensity on lizard voluntary temperatures. Brit. J. Herpetol., 5: 412-420. London.
- (1976): Adaptations of reptiles to cold. In: Bellairs, A. D' A. & Cox, C. B. (eds.): Morphology and biology of reptiles. Linn. Soc. Symp. Ser., 3: 261-285. London.

- Spellerberg, I. F. & Phelps, T. E. (1977): Biology, general ecology and behaviour of the snake, Coronella austriaca Laurenti. Biol. J. Linn. Soc., 9: 133-164. London.
- Spitz, F. (1971): Quelques données sur les lézards (Lacerta viridis et L. agilis) marqués à la Pointe d'Arcay (Vendée). Terre et la vie, 118: 86-95.
- Sveegaard, B. & Hansen, I.-L. (1976): Temperature regulation in lizards (Lacerta vivipara, L. agilis, and L. pityusensis). Norw. J. Zool., 24: 232.
- TROMP, W. I. & AVERY, R. A. (1977): A temperature-dependent shift in the metabolism of the lizard *Lacerta vivipara*. J. therm. Biol., 2: 53-54.
- Verbeek, B. (1972): Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen. Bonn. zool. Beitr., 23: 122-151, Bonn.
- VIITANEN, P. (1967): Hibernation and seasonal movements of the viper, Vipera berus berus (L.), in southern Finland. Ann. zool. fenn., 4: 472-546. Helsinki.

Verfasser: DIETER GLANDT, Zoologisches Institut der Universität Münster, Hüfferstraße 1, 4400 Münster (Westfalen).