

Ann. Naturhist. Mus. Wien	87	B	69–81	Wien, Mai 1986
---------------------------	----	---	-------	----------------

## **Die Bedeutung des Paarungsmarsches von *Podarcis muralis muralis* (LAURENTI, 1768)**

VON RAINER KOLLAR

(Mit 8 Abbildungen)

Manuskript eingelangt am 4. September 1984

### Zusammenfassung

Der Autor zeigt die Funktionen des Paarungsmarsches von *Podarcis m. muralis* auf:

- in der Koordination der Bewegungen des Männchens und des Weibchens
- als Orientierungshilfe für das Männchen am Körper des Weibchens
- als wesentliches Element des Paarungsverhaltens des paarungsbereiten Weibchens.

Die Interpretation von ähnlichen Verhaltensweisen bei anderen Reptilienarten wird diskutiert.

### Abstract

The author explains the function of the "Paarungsmarsch" of *Podarcis m. muralis*:

- the coordination of the movements of the male and the female
- a guidance for the male at the body of the female
- an important element of courtship behavior of the receptive female

The interpretation of similar behavior patterns in other genera is discussed.

### 1. Einleitung

Der Paarungsmarsch als wesentliches Element des Paarungsverhaltens von Eidechsen fand bisher wenig Beachtung, obwohl bereits GACHET (1833) beschrieb, daß das Männchen von *P. muralis* das Weibchen vor der Kopulation beißt und eine zeitlang mitgeschleift wird. GLÜCKSELIG (1863), COLLIN DE PLANCY (1877) und ROLLINAT (1897) machten etwas detailliertere Angaben: Normalerweise wird das Weibchen zunächst in den Schwanz und erst nachdem es stehengeblieben ist in die Flanke knapp vor den Hinterbeinen gebissen, worauf die Kopulation erfolgt. MORTENSEN (1887) berichtete von der Paarung der Bergeidechse (*Lacerta vivipara*), bei der das Männchen den Kopf des Weibchens zwischen seine Kiefer faßt und erst dann, während sich das Weibchen vorwärts bewegt, zum Flankenbiß übergeht. KRAMERS (1937) Beschreibung der Paarungseinleitung von *Podarcis melisellensis* und *Podarcis sicula* stimmt mit den Angaben von GLÜCKSELIG, COLLIN DE PLANCY und ROLLINAT überein. Erst KITZLER (1941) prägte den Begriff des Paarungsmarsches und stellte fest, daß dieser bei *Lacerta agilis*, *L. viridis* und *L. strigata major* ein obligates Paarungsvorspiel ist und immer, wenigstens kurz, auftritt. Während das Weibchen dabei vorerst das Männchen zieht, schiebt später das Männchen das

Weibchen. Fast nach jedem Paarungsmarsch kommt es auch zu einer Paarung. KRITZLER wies auch darauf hin, daß die „muralis-Gruppe“ hinsichtlich ihres Verhaltens ursprünglicher sei als die von ihr untersuchten Arten. WEBER (1957) gab für *Lacerta lepida* an, sie habe keinen Paarungsmarsch bzw. das Weibchen mache nur dann ein paar Schritte vorwärts, wenn das Männchen nicht sofort die Flanke des Weibchens gefaßt habe. VERBEEK (1972) schließlich berichtete, daß der Paarungsbiß bei *L. vivipara* an beliebiger Körperstelle des Weibchens beginnen könne, während *L. hispanica* die Schwanzwurzel bevorzuge. Er regte vergleichende Untersuchungen über das Paarungsverhalten von *P. m. muralis* als Beitrag zur Klärung ihrer systematischen Stellung an. VERBEEK leitete den Paarungsmarsch von der Fluchtreaktion des Weibchens ab.

## 2. Material und Methode

### Fang und Herkunft der Untersuchungstiere:

Sämtliche Mauereidechsen stammen aus der Gegend von Baden bei Wien. Auch die Zauneidechsen wurden in der Umgebung von Wien gefangen.

### Haltung:

Die Tiere wurde in einem etwa 32 m<sup>2</sup> großen Freilandgehege im Institut für Vergleichende Verhaltensforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften auf dem Wilhelminenberg gehalten. Das Gehege war nach vorne (SSO) ca. 4 m hoch gegen Freißfeinde vergittert, die anderen 3 Wände bestanden aus Stein und Holz, das schräg nach hinten abfallende Dach aus durchsichtigem Wellplastik. Ein Entkommen der Eidechsen wurde mittels einer ringsum an der Wand befestigten Metallfolie verhindert. Das Betonbecken wurde mit Schotter und Erde (stellenweise 80 cm tief) gefüllt und mit Holz, Steinen und Pflanzen strukturiert. Die Nahrung setzte sich aus dem im Gehege vorhandenen Bestand, aus Wiesenplankton und Mehlwürmern zusammen. Wasser wurde in im Gehege verteilten flachen Schalen angeboten. Durch seine Lage bedingt erhielt das Gehege von ca. 6.30 Uhr bis etwa 16.30 Uhr Sonne, die ab ungefähr 13.00 Uhr durch das Dach abgeschwächt wurde. Das Aktivitätsmaximum fiel daher in die Vormittagsstunden.

### Beobachtung:

Die Untersuchung des Paarungsverhaltens erstreckte sich über zwei Saisonen (Frühjahr 1983 und 1984). Insgesamt wurden mehr als 250 Paarungen beobachtet und einige gefilmt. Die einzelnen Mauereidechsen konnten an ihrer unterschiedlichen Rückenzeichnung, an ihrer Schwanzlänge und später auch an ihrem Verhalten individuell erkannt werden. Die Tiere hatten sich binnen weniger Tage an den Beobachter gewöhnt, sodaß seine Anwesenheit in oder vor dem Gehege ohne erkennbare Auswirkungen auf ihr Verhalten blieb. Anhand von Filmanalysen und der Auswertung der Protokolle wurde der gesamte Bewegungsablauf bei der Paarung studiert.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Vollständiger Ablauf des Paarungsmarsches

Das paarungswillige Männchen nähert sich in Imponierhaltung (Körper s-förmig gekrümmt und lateral abgeflacht, Kopf erhoben, Schnauzenspitze gesenkt, Kehle gebläht) dem Weibchen und packt es am Schwanzende, an der Schwanzwurzel oder an der Flanke. Das Weibchen bleibt dabei entweder ruhig liegen oder tretelt, zum nun stillstehenden Männchen hingewandt. Dabei kann auch Schwanzzittern und Kopfnicken auftreten; heftiges Schwanzzittern hat besonders in Verbindung mit Wegbeißen Abwehrbedeutung und veranlaßt das Männchen häufig, den Schwanzbiß zu lösen. Ist das Weibchen paarungsbereit, so beginnt es mit dem Paarungsmarsch, d. h. es geht langsam und möglichst geradlinig vorwärts und zieht das Männchen hinterher. Dieses greift in Fortbewegungsrichtung am Weibchen nach vorne, läßt die Schwanzwurzel des Weibchens los, um sofort darauf (mit oder ohne Seitenwechsel rechts – links) das Weibchen in die Flanke zu beißen. Das Weibchen setzt nun den Paarungsmarsch fort und bleibt erst knapp vor der Kopulation stehen. Manchmal beginnt die Paarung auch gleich mit dem Flankenbiß, wodurch der Paarungsmarsch wesentlich verkürzt wird. Die Länge eines Paarungsmarsches beträgt im Mittel 35,7 cm (Maximum = 200 cm, Minimum = 5 cm, Standardabweichung  $S_x = 24,4$ ,  $n = 171$ ), die durchschnittliche Dauer 50 sec (mindestens 15 sec höchstens 2 min), in Abhängigkeit von der Dauer und Anzahl der Pausen, die das Weibchen dabei macht (selten mehr als drei, meist nicht länger als 5 sec). Beim Flankenbiß angelangt beginnt das Männchen mit Kopulationsversuchen, d. h. es legt das zum Weibchen gelegene Hinterbein über die Schwanzwurzel des Weibchens, das jetzt normalerweise stehenbleibt, und krümmt seinen Körper soweit unter das Weibchen, daß die ventrolaterale Fläche seiner Schwanzwurzel unter die des Weibchens zu liegen kommt. Dadurch kann, sofern das Weibchen stillhält, der zum Weibchen gelegene Hemipenis in die Kloake des Weibchens eingeführt und die Kopulation vollzogen werden.

#### 3.2. Unterbrochener Paarungsmarsch

Das Weibchen kann einen sonst normal ablaufenden Paarungsmarsch unterbrechen und eine zeitlang (ca. 15–45 sec) stehenbleiben. Ausschließlich in diesen Momenten versuchte das Männchen die Paarung von der falschen Seite (eigener Hinterleib neben dem Vorderkörper des Weibchens) zu vollziehen (neben zahlreichen richtigen Kopulationsversuchen). Dabei kam es auch vor, daß das Männchen den Paarungsbiß von der Flanke auf die Schwanzwurzel verlegte bzw. das Weibchen abwechselnd in die Flanke und in den Schwanz biß.

#### 3.3. Gestörter Paarungsmarsch

##### 3.3.1. Durch Angriffe des Revierbesitzers gestörter Paarungsmarsch

Ein Männchen, in die Flanke eines paarungsbereiten Weibchens verbissen, versuchte nach 10 cm Paarungsmarsch (richtig) zu kopulieren. Nachdem aber der

Revierbesitzer herangekommen war und das Männchen biß und schüttelte, blieb das Weibchen ruhig liegen, während das noch immer in seine Flanke verbissene Männchen in der falschen Richtung Kopulationsversuche begann.

In einem anderen Fall griff der Revierinhaber nicht das in die Schwanzwurzel des Weibchens verbissene Männchen an, sondern biß nun seinerseits das Weibchen in die Flanke. Das Männchen löste daraufhin seinen Schwanzwurzelbiß und packte das hinzugekommene Männchen an der Flanke. Während das Weibchen immer noch ruhig liegen blieb, versuchte das Männchen mit dem Revierbesitzer in der falschen Richtung zu kopulieren (3 mal). Nun begann das Weibchen mit dem Paarungsmarsch, worauf das Männchen noch 4 mal am Körper des Revierinhabers zu kopulieren versuchte, bevor es aufgab und seinen „Paarungsbiß“ löste. Der Revierbesitzer kopulierte nach 40 cm Paarungsmarsch mit dem Weibchen.

### 3.3.2. Durch Herabfallen gestörter Paarungsmarsch

Ein normaler Paarungsablauf wurde im letzten Moment (Flankenbiß, das Männchen versuchte Kopulation von der richtigen Seite) dadurch gestört, daß die Tiere von dem Stück Holz, auf dem sie sich befanden, herunterfielen. Dabei kam das Männchen in eine ungewöhnliche Position. Es bog, in die rechte Flanke des Weibchens verbissen, seinen Hinterleib nach vorne, über den Rücken des Weibchens, um von dessen linker Seite her die Kloake des Weibchens mit seinem Hemipenis zu erreichen, was in dieser Stellung jedoch nicht gelang. Die „Kopulation“ dauerte trotzdem 45 sec (annähernd normale Kopulationsdauer).

### 3.3.3. Durch Beunruhigung des Weibchens gestörter Paarungsmarsch

Wenn sich der Beobachter den Eidechsen während des Paarungsmarsches näherte, zeigte das Weibchen Anzeichen von erhöhter Aufmerksamkeit (Kopf erhoben, einäugiges Fixieren). Das Weibchen machte dann etwas raschere Schritte, während das Männchen, scheinbar ungestört, seine Kopulationsversuche fortsetzte, dabei aber mitgeschleift wurde. Dem Männchen gelang es in solchen Fällen, bedingt durch die gegenüber dem Paarungsmarsch erhöhte Geschwindigkeit, mit der sich nun das Weibchen vorwärts bewegte, nie, seine Schwanzwurzel unter die des Weibchens zu schieben. Derartige Situationen wurden immer durch das Weibchen beendet, indem es das Männchen wegbiß und flüchtete. Sobald die Ursache der Beunruhigung verschwand, wurde der Paarungsmarsch fortgesetzt und die Kopulation vollzogen.

### 3.4. Fehlender Paarungsmarsch

In allen Fällen von fehlendem Paarungsmarsch war das bewegungslose Verharren des Männchens unmittelbar nach dem Zubiß gegenüber dem normalen Ablauf wesentlich verlängert.

### 3.4.1. Bei paarungsunwilligem Weibchen

Paarungsunwillige Weibchen, die heftiges Treteln, Wegbeißen und Schwanzzittern zeigten, begannen nicht mit dem Paarungsmarsch, sondern blieben am Ort liegen. Das Männchen war daraufhin deutlich desorientiert und ließ den Schwanz des Weibchens wieder los. Wenn das Männchen aber bereits in die Flanke des Weibchens verbissen war, versuchte es sowohl in der richtigen, als auch in der falschen Richtung (im Zahlenverhältnis 1 : 1) zu kopulieren, oder es rückte seinen Paarungsbiß immer weiter zurück bis auf die Schwanzwurzel des Weibchens (Abb. 1).

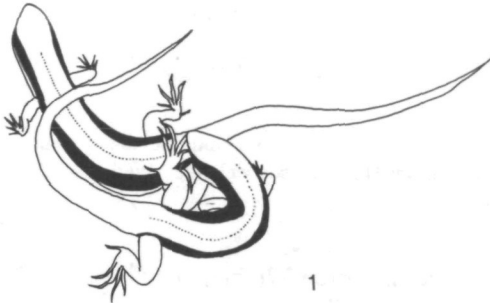


Abb. 1. Das Weibchen hat nicht mit dem Paarungsmarsch begonnen, worauf das Männchen wieder auf die Schwanzwurzel zurückgreift und versucht, in falscher Richtung seine Schwanzwurzel unter den Körper des Weibchens zu schieben.

### 3.4.2. Bei Vergewaltigungen

Als Vergewaltigung wird jene Situation bezeichnet, bei der das Weibchen heftig versucht, das Männchen wegzubeißen, dieses jedoch die Angriffe des Weibchens weitgehend ignoriert und die Kopulationshaltung einnimmt. Während der gesamten Paarung und oft auch noch danach ist das Weibchen in den Hals des Männchens verbissen.

Einen Sonderfall stellt eine Einzelbeobachtung dar, bei der das vom Männchen in die Flanke gebissene Weibchen (ohne vorherigen Paarungsmarsch) das Männchen zunächst wegbiß, dann aber losließ, während das Männchen neben dem Kopf des Weibchens, also in der falschen Richtung liegend, ejakulierte.

Auch bei Vergewaltigungen konnte beobachtet werden, daß das Männchen seine Schwanzwurzel unter den Kopf oder unter den Hals des Weibchens zu schieben trachtete (Abb. 2).

### 3.4.3. Paarungsmarsch fehlt ohne ersichtlichen Grund

Bei Weibchen, deren Verhalten keine Form der Sprödigkeit (Scheinabwehr) oder Abwehr aufwies, die aber ohne erkennbaren Grund nicht mit dem Paarungsmarsch begannen, versuchte das Männchen, neben normalen Kopulationsversuchen, seinen Hinterleib unter den Vorderkörper des Weibchens zu schieben.



Abb. 2. Das Männchen, in die Flanke knapp vor den Hinterbeinen des paarungsunwilligen Weibchens verbissen, versucht am Hals des wegbeißenen Weibchens zu kopulieren.

#### 3.4.4. Kopulationsversuche am toten Weibchen

Ein totes Weibchen wurde mehrmals von verschiedenen Männchen in die Flanke (oder auch in irgendeinen anderen Körperteil) gebissen. Dabei wechselten Kopulationsversuche in der richtigen mit solchen in der falschen Richtung im Zahlenverhältnis 1 : 1 ab. Die Zubißstelle war weitgehend variabel (Kopf, Hals, Flanke oder Schwanzwurzel; Abb. 3 bis 5). Zweimal wurden dabei Ejakulationen auf den Rücken des Weibchens (in annähernd richtiger Paarungsstellung) beobachtet.

### 3.5. Umkehr der Richtung des Paarungsmarsches im Experiment

#### 3.5.1. Mit totem Weibchen

Ein totes Weibchen wurde, als ein paarungswilliges Männchen in seinen Schwanz biß, im selben Augenblick mittels einer Schnur, die am Schwanzende des Tieres befestigt war, langsam (mit der Geschwindigkeit eines Paarungsmarsches) rückwärts weggezogen. Daraufhin griff das Männchen immer weiter in Zugrichtung am Schwanz des Weibchens nach hinten, bis es zuletzt kurz in die Leine biß und aufgab.

Bei weiteren derartigen Experimenten mit insgesamt drei toten Weibchen und mehreren Männchen traten, neben dem eben beschriebenen Verhalten, ausschließlich Kopulationsversuche in der falschen Richtung auf. Außerdem war die erste Zubißstelle zumeist der Kopf oder die Flanke des Weibchens, oft wurde zwischen Kopf und Flanke gewechselt; in jedem Fall aber war eine ausgeprägte Bevorzugung der bezogen auf die Zugrichtung hinteren Körperhälfte des Weibchens zu erkennen.

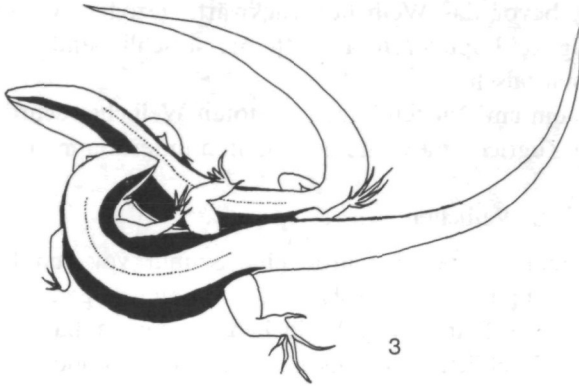


Abb. 3. Die Zubißstelle des Männchens liegt zu weit vorne an der Flanke des toten Weibchens. Dennoch versucht das Männchen, seine Schwanzwurzel unter den Körper (also nicht unter die Schwanzwurzel) des Weibchens zu schieben.

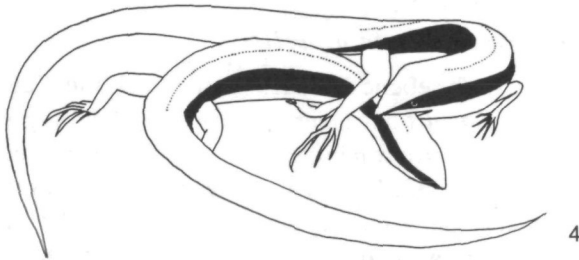


Abb. 4. Das Männchen ist in den Hals des Weibchens verbissen und versucht knapp hinter den Vorderbeinen des toten Weibchens zu kopulieren.

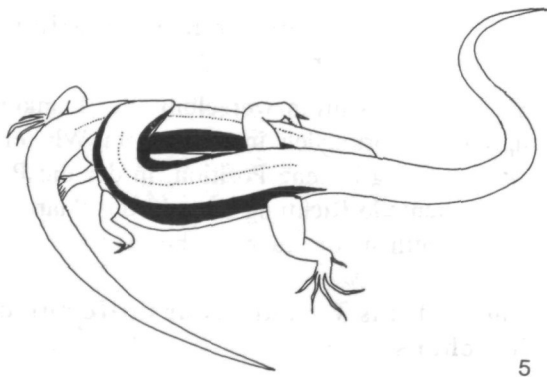


Abb. 5. Das Männchen beißt zwar in die richtige Flankenregion des toten Weibchens, biegt aber seinen Hinterleib in der falschen Richtung nach vorne und unternimmt am Vorderkörper des Weibchens Kopulationsversuche.

Nur einmal, bevor das Weibchen rückwärts gezogen wurde, versuchte ein Männchen richtig zu kopulieren, unmittelbar anschließend aber während des Experiments 22mal falsch.

Selbst an einem am Rücken liegenden toten Weibchen wurden Kopulationsversuche je nach Zugrichtung vorne bzw. hinten unternommen.

### 3.5.2. Mit lebendem Weibchen

Einem lebenden Weibchen wurde eine Schnur vor den Hinterbeinen am Körper befestigt. Damit konnte das Tier nach hinten gezogen werden, sobald sich ein Männchen in die Flanke des Weibchens verbissen hatte. Das Männchen versuchte nun ausschließlich in der falschen Richtung zu kopulieren. In einem Fall „kopulierte“ das Männchen um den Vorderkörper des Weibchens (mit Ejakulation).

Auch hier wurde vorwiegend in Kopf, Hals und Flanke gebissen, also in den im Sinne der Bewegungsrichtung hintersten Körperteil des Weibchens. Diese Versuche wurden mit verschiedenen Männchen und Weibchen bei gleichem Ergebnis mehrmals wiederholt.

### 3.6. Experimente mit *Lacerta a. agilis*

Der unter 3.5.2. beschriebene Versuch wurde auch mit Zauneidechsenweibchen durchgeführt. *L. a. agilis* hat einen viel längeren Paarungsmarsch als *L. m. muralis*, und das Männchen greift häufiger von der Flanke auf die Schwanzwurzel des Weibchens zurück und wieder nach vor. Auch hier konnten ausschließlich falsche Kopulationsversuche während der Richtungsumkehr des Paarungsmarsches beobachtet werden, wenngleich die Kopulationsversuche bei den Zauneidechsen insgesamt seltener waren. Außerdem fand häufiger ein Bißwechsel zwischen Flanke und Kopf als zwischen Schwanzwurzel und Flanke statt.

## 4. Schlußfolgerungen

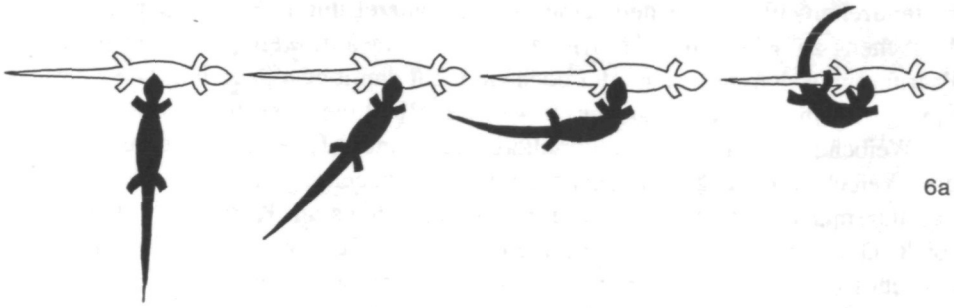
### 4.1. Der Paarungsmarsch als Mittel zur Koordination der Bewegungen der beiden Paarungspartner

Der nach dem Schwanzbiß, Schwanzwurzelbiß oder Flankenbiß beginnende Paarungsmarsch bringt das ursprünglich in beliebigem Winkel zum Weibchen stehende Männchen zwangsläufig in jene Position, in der die Paarung vollzogen werden kann. Eine experimentelle Richtungsumkehr des Paarungsmarsches führt diese Funktion besonders deutlich vor Augen (Abb. 6).

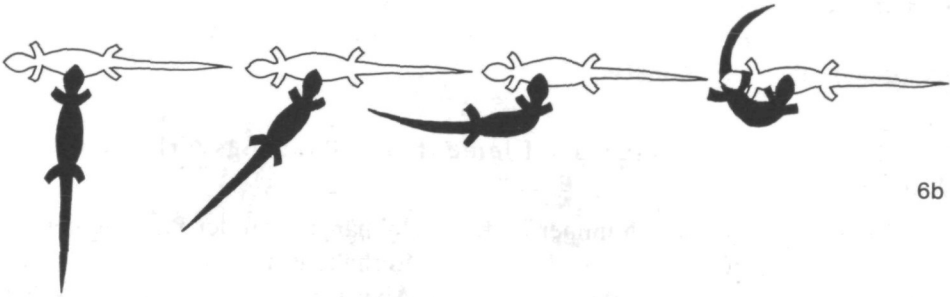
### 4.2. Der Paarungsmarsch als Orientierungshilfe für das Männchen am Körper des Weibchens

Der Körper des Männchens wird durch den Paarungsmarsch zwar zunächst passiv in die richtige Stellung zum Weibchen gebracht, kann sich aber, wenn das Weibchen stehengeblieben ist und die Kopulationsversuche bisher mißlungen sind,

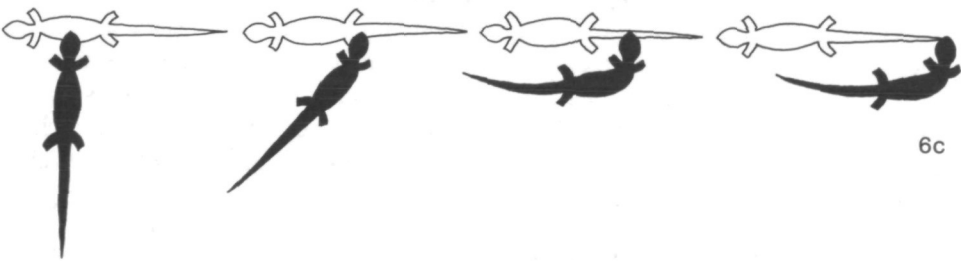




6a



6b



6c

Abb. 6. Schematische Darstellung des Paarungsmarsches und seiner experimentellen Richtungsumkehr zur Demonstration seiner Bedeutung für die Stellung der Paarungspartner zueinander (Männchen – schwarz, Weibchen – weiß). Die Fortbewegungsrichtung erfolgt von links nach rechts.

(a) Oben: Normaler Paarungsmarsch. Ganz rechts die Situation unmittelbar vor der Kopulation.  
 (b) Mitte: Richtungsumkehr des Paarungsmarsches; das Weibchen wird rückwärts weggezogen. Ganz rechts versucht das Männchen am Hals des Weibchens zu kopulieren, eine biologisch sinnvolle Kopulationshaltung ist unmöglich geworden.

(c) Unten: Das Weibchen wird ebenfalls rückwärts weggezogen, das Männchen greift aber nun auf den Schwanz des Weibchens zurück. Ganz rechts ist die Situation kurz bevor das Männchen ins Leere beißt dargestellt.

herumdrehen, und versuchen seine Schwanzwurzel unter den Vorderkörper des Weibchens zu schieben. Dies tritt aber nur dann auf, wenn das Weibchen den Paarungsmarsch unterbricht oder noch gar nicht damit begonnen hat. Die Zugrichtung gibt dem Männchen also an, in welcher Richtung es seinen Hinterleib unter das Weibchen biegen muß, um kopulieren zu können. Jene Experimente, in denen das Weibchen rückwärts weggezogen wurde, zeigen die große Rolle, die der Paarungsmarsch für die Orientierung des Männchens am Körper des Weibchens spielt. Dabei muß betont werden, daß die geringe Geschwindigkeit des Paarungsmarsches (und auch der experimentellen Umkehr desselben) es dem Männchen ermöglichen würde, seinen Körper in Fortbewegungsrichtung zu krümmen, was es jedoch stets unterläßt. Selbst wenn das an die Schnur gebundene Weibchen einige Schritte vorwärts läuft, und das Männchen daher richtig zu kopulieren versucht, dreht es sich nach Richtungsumkehr durch Zug an der Leine nach höchstens drei weiteren Kopulationsversuchen auf die falsche Seite. Auch das Zahlenverhältnis 1 : 1 = richtiger Kop. : falscher Kopulationsversuch am toten Weibchen läßt die Desorientiertheit des Männchens erkennen.

#### 4.3. Der Paarungsmarsch als Element des Paarungsverhaltens des Weibchens

Da der Paarungsmarsch immer auftritt, unabhängig von der Paarungsbereitschaft des Männchens, ist er eindeutig dem Verhaltensinventar des Weibchens zuzuordnen. Dem Paarungsmarsch kann zwar Abwehrverhalten vorausgehen, hat das Weibchen aber mit dem Paarungsmarsch begonnen, so ist seine Paarungsbereitschaft evident. Während des Paarungsmarsches zeigt das Weibchen nur ganz selten Schwanzzittern, das aber nur sehr kurz andauert und sofort wieder aufhört. Nicht zu verwechseln mit dem Paarungsmarsch ist einfaches Umherlaufen des Weibchens: es ist nicht so langsam, gleichmäßig und geradlinig wie der Paarungsmarsch. Das Männchen kann dies jedoch nicht von einem Paarungsmarsch unterscheiden und unternimmt trotzdem Kopulationsversuche, die das Weibchen mit etwas rascherer Schrittfolge oder Wegbeißen beantwortet. Oft läuft es dabei immer wieder über den Rücken des Männchens. Dies erschwert dem Männchen nicht nur die Orientierung, sondern auch das Vorgreifen am Körper des Weibchens.

### 5. Diskussion

Zunächst scheint es erstaunlich, daß vorwiegend optisch orientierte Tiere wie Eidechsen eine Verhaltensweise wie den Paarungsmarsch brauchen, um die Paarung zu koordinieren. Doch auch hier ist ein biologisch sinnvoller Vorgang mehrfach abgesichert. Die Unterscheidung der Geschlechter erfolgt bei Eidechsen nicht nur auf optischem Weg, wie KRAMER (1937), KITZLER (1941) und NOBLE und BRADLEY (1933) bewiesen, sondern auch chemisch (ABEL, 1951). Da die Erregbarkeit der nach außen gerichteten Sinne während des Paarungsvorganges ganz allgemein herabgesetzt ist (NOBLE, 1934), müssen Verhaltensweisen die Funktion

der Koordinierung übernehmen. Dabei ist es vor allem das Männchen, das durch seine starke sexuelle Erregung bedingt auf Außenreize kaum anspricht, während das Weibchen weit aufmerksamer die Umgebung betrachtet. Dennoch lassen sich die Tiere in Kopulationshaltung vom Boden aufheben oder mit der Hand auf den Rücken drehen, ohne die Paarung sofort zu beenden. Wenn die Kopulation unterbrochen wird, geschieht das immer durch die Flucht des Weibchens.

Jene Situation, in der das Männchen ein hinzugekommenes anderes Männchen in die Flanke biß und mit ihm zu kopulieren versuchte, zeigt, daß hier auch die Wahrnehmung bzw. die Verarbeitung der olfaktorischen Reize weitgehend ausgeschaltet ist. Deshalb kommt nun dem Verhalten des Weibchens größte Bedeutung zu. Es sieht so aus, als ob das Männchen nach dem Zubiß auf den Beginn des Paarungsmarsches wartet. Bei fehlendem Paarungsmarsch deutet das Zahlenverhältnis von richtigen zu falschen Kopulationsversuchen (1 : 1) darauf hin, daß hier das Prinzip von Versuch und Irrtum zur Anwendung kommt. Mit den ersten Schritten des Weibchens ist die Richtung vorgegeben, in der Kopulationsversuche mit Erfolg durchgeführt werden können. Auffallend ist die Exklusivität, mit der am rückwärts gezogenen Weibchen in der falschen Stellung zu kopulieren versucht wird.

Wenn hier ein Verhaltenselement zur Stimulation des Weibchens in Frage kommt, so ist es der Paarungsbiß, möglicherweise neben olfaktorischen Stimulationsreizen. Es scheint aber das Weibchen entweder paarungsbereit zu sein oder nicht und dies durch die Heftigkeit seiner Abwehr anzuzeigen. Das Vorkommen von Vergewaltigungen spricht ebenfalls gegen eine starke Wirksamkeit von Stimulationsreizen während der Paarung.

Sehr interessant wäre nun ein Vergleich mit verwandten Arten. Die Länge des Paarungsmarsches scheint artspezifisch zu sein. Bemerkenswert ist die Beobachtung WEBERS (1957), daß das Weibchen der Perleidechse (*Lacerta lepida*) nur dann ein paar Schritte vorwärts mache, wenn sich das Männchen nicht gleich in seine Flanke, sondern in irgendeinen anderen Körperteil verbissen habe. Anscheinend kommt bei dieser wohl kaum mehr als primitiv zu bezeichnenden Eidechsenart ein Rest des Paarungsmarsches zur Korrektur der Paarungsbißstelle in seiner ursprünglichen Funktion zur Anwendung. Ein Paarungsmarsch kommt aber offenbar nicht nur bei Lacertiden vor. Auch bei Gekkonidae (*Hemidactylus flaviviridis*) tritt eine dem Paarungsmarsch ähnliche Verhaltensweise auf (McCANN, 1940). Das Männchen kriecht hinter dem Weibchen her und faßt dessen Schwanz, um schrittweise zum Flankenbiß überzugehen. GREER (1967) beschrieb von *Lygodactylus picturatus keniensis* (Gekkonidae), daß das Männchen, nachdem es dem Weibchen gefolgt ist, über das Weibchen kriecht, sobald dieses stehenbleibt. Auch von Anguidae (*Anguis fragilis*) ist ein Verfolgen mit anschließendem Paarungsbiß in den Kopf des Weibchens bekannt (PALMER, 1937). MOUNT (1963) beobachtete bei *Eumeces egregius* (Scincidae) ebenfalls eine Art Paarungsmarsch. Dabei kann auch das Männchen das Weibchen einen Moment lang ziehen. Dann läuft das Weibchen aber in einem Bogen zum Männchen hin, und dieses rückt den Paarungsbiß an die richtige Stelle (Flanke). Erst beim Stillstand des Weibchens gelingt die Kopulation.

GREENBERG und NOBLE (1944) berichteten von der Paarung von *Anolis carolinensis* (Iguanidae), daß sich das Weibchen während der Paarungseinleitung immer mit dem Schwanz zum Männchen dreht, wenn dieses sich nicht von vornherein von hinten nähert.

Experimente müßten die Funktion dieser Verhaltensweisen klären. Ferner ist das häufige Auftreten von gerichteten bzw. richtungsweisenden Bewegungen des Weibchens als Element der Paarungseinleitung bei Reptilien auffallend; so hat z. B. das vertikale Hochstellen des Schwanzes bei weiblichen Agamen (HARRIS, 1964), das Rucken (vorwärts-rückwärts) und Maulöffnen des Weibchens von *Chamaeleo jacksonii* (VAN MATER, 1971) oder das Rückwärtsschreiten des Weibchens von *Gopherus polyphemus* (AUFFENBERG, 1966) als Paarungseinleitung vielleicht eine Signalfunktion für die Orientierung des Männchens.

Möglicherweise haben alle diese Verhaltensweisen bei Reptilien die Aufgabe, dem sexuell bereits stark erregten Männchen bei der Paarungseinleitung das Vorder- bzw. Hinterende des Weibchens anzuzeigen und dienen so dem Männchen als Orientierungshilfe am Körper des Weibchens.

#### Danksagungen

Herrn Prof. Dr. F. SCHALLER danke ich für die Betreuung meiner Dissertation, sowie für seine Zustimmung zur vorzeitigen Veröffentlichung dieses Teiles meiner Doktorarbeit. Besonderen Dank schulde ich auch Herrn Prof. O. KOENIG für die Bereitstellung des Freilandgeheges und des Filmmaterials und Herrn Dr. F. TIEDEMANN für seine Unterstützung bei der Literatursuche und Themenabgrenzung.

#### Literatur

- ABEL, E. (1951): Über das Geruchsvermögen der Eidechsen. – Österr. Zool. Zeitschr. **3**: 83–125.
- AUFFENBERG, W. (1966): On the courtship of *Gopherus polyphemus*. – Herpetologica **22**: 113–117.
- CARPENTER, C. C. (1962): Patterns of behavior in two Oklahoma lizards. – Amer. Midl. Nat. **67**: 132–151.
- GACHET, H. (1833): Observations sur l'accouplement du Lezard des murailles (*Lac. muralis*). – Act. Linn. Bordeaux **6**: 106–113.
- GLÜCKSELIG, CH. (1863): Einige Beobachtungen über das Leben der Eidechsen. – Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **13**: 1133–1136.
- GREENBERG, B. & NOBLE, G. K. (1944): Social behavior of the American chameleon (*Anolis carolinensis* VOIGT). – Physiol. Zool. **17**: 392–439.
- GREER, A. E. (1967): Notes on the mode of reproduction in anguid lizards. – Herpetologica **23**: 94–99.
- HARRIS, V. (1964): The life of the Rainbow Lizard. – Hutchinson & Co., London.
- KITZLER, G. (1941): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. – Z. Tierpsychol. **4**: 353–402.
- KRAMER, G. (1937): Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. – Z. Morph. Ökol. Tiere **32**: 752–783.
- MCCANN, C. (1940): A reptile and amphibian miscellany. – J. Bombay. Nat. Hist. Soc. **41**: 742–764; **42**: 44–64.
- MORTENSEN, CH. C. (1887): Die Begattung der *Lacerta vivipara* JACQ. (und *L. agilis* WOLF). – Zool. Anz. **10**: 461–464.
- MOUNT, R. H. (1963): The natural history of the red-tailed skink *Eumeces egregius* BAIRD. – Amer. Midl. Nat. **70**: 356–385.

- PLANCY, V. C. de (1877): L'accouplement et la ponte chez les lézards de France.-Bull. Soc. Zool. France **2**: 325-358.
- NOBLE, G. K. (1934): Experimenting with the courtship of lizards. – Natur Hist. **34**: 3-15.
- NOBLE, G. K. & BRADLEY, H. T. (1933): The mating behavior of lizards: its bearing on the theory of sexual selection. – Ann. N. Y. Acad. Sci. **35**: 25-100.
- ROLLINAT, R. (1897): Observations sur quelques reptiles du département de l'Indre. Mœurs et reproduction du lézard des murailles. – Bull. Soc. Acclim. France **10**: 88-89.
- PALMER, M. G. (1937): Notes on the breeding habits of the slow worm (*Anguis fragilis*). – Naturalist 1937: 222.
- VAN MATER, J., Jr. (1971): The natural history of two generations of *Chamaeleo jacksonii* in captivity. – Herpetologica **5**: 1-23.
- VERBEEK, B. (1972): Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen. – Bonner Zool. Beitr. **23**: 122-151.
- WEBER, H. (1957): Vergleichende Untersuchung des Verhaltens von Smaragdeidechsen (*L. viridis*), Mauereidechsen (*L. muralis*) und Perleidechsen (*L. lepida*). – Z. Tierpsychol. **14**: 448-472.