

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien. Vorstand: Prof. O. Storch.)

Über das Geruchsvermögen der Eidechsen.

Von

Erich Abel.

Mit 1 Textabbildung.

Einleitung und Fragestellung.

Bei der Beobachtung einheimischer Eidechsen fällt außer dem allgemein bekannten Modus des Nahrungserwerbes, demzufolge das aktionsbereite Tier „auf Beute lauert“ (Brehms Tierleben), ein Appetenzverhalten ins Auge, das ich als „Beutesuche“ bezeichnen möchte. Dieses Verhalten läßt sich gut gegenüber den sonstigen Lokomotionen differenzieren. Die Eidechse kriecht solcherart langsam umher, züngelt gelegentlich, bewegt suchend den Kopf und beäugt alle ihr ins Auge fallenden Gegenstände, die eventuell als Nahrung in Frage kommen könnten; sehr häufig werden diese mit der Zunge prüfend berührt (z. B. Schmutzflecke am Glas).

Bei diesem Suchgang nun gewann ich bald den Eindruck, als ob die Tiere unter Blättern, in Winkeln, Grasbüscheln, Ritzen usw., nach Beute „schnüffelten“. Sie bewegten den Kopf nahe dem Boden (ähnlich wie Triton) und steckten die Nase in Laub, Moos, unter Steine und dgl., dabei gelegentlich langsam züngelnd.

Die Frage nach dem Geruchsvermögen unserer Tiere, von deren Beantwortung die Möglichkeit des vermuteten Beutewitterns abhängt, ist in der bisherigen Literatur meines Wissens nach recht selten aufgeworfen und noch spärlicher untersucht worden. So finden wir in Brehms Tierleben über die Lacertilier: „... wie weit der Geruchssinn ausgebildet ist, dürfte schwer zu sagen sein, eine wesentliche Rolle beim Nahrungserwerb spielt er keinesfalls und auch beim Aufsuchen der Geschlechter kommt er wohl kaum in Betracht ... Eidechsen gebrauchen wie die Schlangen ihre Zunge mehr als Tastwerkzeug und weniger als Werkzeug des Geschmacks. Der Geschmackssinn ist deshalb kaum hoch entwickelt, doch ... bei den wählerischen Halsbandeidechsen genügend ausgebildet, sodaß sie in ihrer Nahrung eine sorgfältige Auswahl treffen können.“ — Über die Lacertiden im Besonderen: „... von ihren Sinnen scheint nach dem Gesicht der Geschmack am besten ausgebildet zu sein; bei den Eidechsen ist die Zunge mehr als bei den Agamen und Le-

guanen Tast- und ebenso Geschmackswerkzeug, da . . . die Tiere süße Fruchtsäfte von anderer Nahrung unterscheiden; jedoch ist hierbei wohl auch ihr Geruchssinn mit im Spiele.“ Über den Geschmackssinn der Lacertiden sind wir durch die Arbeit von *Rensch-Eisentraut* (1927) hinreichend orientiert. In dieser Arbeit wird der Geschmack als Qualitätsmerkmal für bitter, salzig, sauer und süß behandelt. Der Geschmacksbegriff, wie er im Brehm zu finden ist, dürfte der Vergangenheit angehören und meint offensichtlich den geruchlichen Reiz.

Baumann (1929) und *Kahmann* (1932) haben in überzeugender Arbeit die überragende Rolle der Schlangenzunge in Verbindung mit dem Jacobsonschen Organ bei dem Beuteerwerb von Schlangen darzustellen gewußt, wonach eindeutig hervorgeht, daß diese Organe chemische Rezeptoren und Fernsinnesorgane darstellen. Diese Tatsache gilt auch weitgehend für die Lacertilier, deren Jacobsonsches Organ und seine Funktion von *Kahmann* (1939) beschrieben wurde.

Matthes (1934) stellt in seiner Abhandlung über das Geruchsorgan der Vertebraten lediglich fest, daß über das Geruchsvermögen der Eidechsen wenig bekannt sei, und führt einen Versuch an, wonach von ihm geblendete Eidechsen nach Futter gebissen hatten.

Noble und *Kumpf* (1936) berichten in einer Arbeit, die in Anlehnung an jene von *Kahmann* erschien, von *Ameiva exsul Cope.*, daß “. . . these lizards may, however, find hidden food by means of their olfactory organs alone.” Diese Arbeit war mir leider nicht zugänglich; sie wird aber von *Kahmann* (1939) behandelt und es dürfte ihr in dieser Fragestellung keine größere Bedeutung zukommen.

Letztgenanntem verdanken wir eine umfassende Reihenuntersuchung an Echsen über deren chemoreceptorisches Orientierungsvermögen (*Kahmann* 1939). Dieses figuriert als Komplex der Leistung der Nasenhöhle einerseits und der des Jacobsonschen Organs andererseits und *Kahmann* untersuchte diese beiden Komponenten in Fortsetzung seiner Arbeit über Schlangen an drei typischen Vertretern der Lacertilier. Er gelangte bei *Ameiva surinamensis Laur.* (Tejidae), *Ophissaurus apus Pall.* (Anguidae) und *Acanthodactylus scutellatus Aud.* (Lacertidae) zu der Annahme, daß von den Echsen mit gut funktionierender Nase und nur akzessorisch wirksamem Jacobsonschem Organ eine Reihe zu den Schlangen mit schlechter Nase und hervorragendem funktionierendem Jacobsonschem Organ hinüberleitet; parallel dazu fand er im Züngelmechanismus, sowie im Bau der Zunge und des Mundhöhlendaches selbst, diese Auffassung bekräftigt.

In seinen Versuchen wurden den Tieren die Augen ausgeschaltet (bzw. bei der Wühlechse die Beute im Sande vergraben) und festgestellt, daß sowohl Nase als auch Jacobsonsches Organ allein jedes für sich Nahrung finden kann. Eine genauere Untersuchung der Leistung und Bedeutung des Geruchsvermögens war in dem Rahmen jener Fragestellung nicht möglich.

Kitzler (1941) vermutete in ihrer Arbeit bereits einen chemischen Reiz für das Erkennen der Geschlechtspartner bei *Lacerta viridis Laur.* Diese Annahme fand in der vorliegenden Untersuchung eine Bestätigung. Auf die Arbeit von *Kitzler* wird im besonderen Abschnitt genauer eingegangen.

Vorliegende Arbeit stellt sich die Aufgabe, über die Feststellung eines Geruchsvermögens einheimischer Eidechsen hinausgehend dieses genauer zu untersuchen und Beiträge zur Klärung

seiner biologischen Bedeutung zu sammeln. Es bedarf angesichts der großen Kenntnislücke, die hier klafft, kaum besonderer Hinweise, daß die vorläufigen Untersuchungen keine erschöpfende Detailforschung darstellen, sondern nur einer beiläufigen Orientierung dienen und erste Einsicht in den großen Fragenkomplex nehmen wollen¹⁾).

Material, Arbeitsmethoden und Vorversuche.

Es gelangten anfangs zwei ausgewachsene Männchen der Art *Lacerta viridis* Laur. zur Untersuchung, die ich in der Umgebung Wiens Mitte Mai fing und die somit Gewähr boten, keinerlei Dressuren oder andere Gefangenschaftsgewohnheiten zu besitzen und daher unverfälschte Resultate (soweit diese Bezeichnung für Laborversuche in Anspruch genommen werden darf) zu geben versprachen. Ich hielt die Tiere, da mir kein Freilandterrarium zur Verfügung stand, in einem Behälter, dessen Maße $80 \times 60 \times 40$ cm betragen. Der Käfig hatte Mittagssonne, die Tiere waren lebhaft und fühlten sich sichtlich wohl. Zur rascheren Gewöhnung an den Menschen bot ich ihnen im Anfang nur wenig Versteckplätze. Der Bodenbelag bestand aus einer einige Zentimeter hohen Erdkrumenschicht, worauf Steine und trockene Moospolster gelegt waren. Nach kurzer Zeit richtete ich den Tieren einen vom Boden her heizbaren Käfig ein ($65 \times 35 \times 35$ cm), den ich mit großen Steinen, einem Stück Rasenziegel, der feuchtgehalten wurde, und trockenem Moos ausstattete.

Die Eidechsen wurden zu Beginn in den großen Käfig gesetzt und nach viertägigem Fasten mit allerlei Insekten, die einfach in den Käfig geworfen wurden, gefüttert. Nach etwa einer Woche hatten sie die größte Scheu verloren und nach ca. drei Wochen ließen sie sich anfassen, wobei das eine Männchen durchaus das angriffslustigere war. Später zeigte sich, daß dieses Tier, im Folgenden als B beschrieben, den Versuchen leichter zugänglich war als A. Dieses Tier reagierte nicht so prompt wie B, war auch weniger temperamentvoll, wenn auch größer und kräftiger wie jenes.

Beide Tiere vertrugen sich recht gut, mußten aber nach ca. acht Monaten wegen Bissigkeit getrennt werden. Auch spätere Versuche, die zum Vergleich mit 20 anderen Lacertiden durchgeführt wurden (4 *L. muralis*, 6 *L. viridis*, 10 *L. agilis*), zeigten deren individuell verschiedenes Verhalten. Die Resultate waren aber bis auf eine geringfügige Abweichung, auf die noch hingewiesen werden wird, durchaus gleich, weshalb diese bei der prinzipiellen Fragestellung mit Recht verallgemeinert werden können.

Da die Eidechsen sehr leicht Assoziationen zu bilden vermögen (Engramme haften erstaunlich lange im Gedächtnis, vgl. „Ge-

¹⁾ Besonderen Dank schulde ich meinen verehrten Lehrern, Herrn Professor Dr. *Otto Storch* und Herrn Professor Dr. *Rainer Schubert-Soldern* für ihr Interesse, ihre Anregungen und Unterstützungen. Weiters danke ich Herrn *Heinz Prechtel* für die operativen Eingriffe.

ruchsdressur“), ergab sich die Notwendigkeit, alles zu vermeiden, was zur Dressur führen konnte. Ich war daher bestrebt, keine Futterschale zu verwenden, fütterte stets unregelmäßig, zeigte mich den Tieren auch ohne zu füttern bzw. tat dies hinter Deckung, sodaß mich die Tiere nicht bemerken konnten, vermied spezifische Geräusche und Bewegungen (Käfigtür öffnen) usw. und gab so keine Gelegenheit zu irgendwelchen Assoziationen „Mensch-Futter“.

Es ist von vornherein klar, daß das Experiment mit Geruch auf Schwierigkeiten stößt. Die Quantität eines Geruchsstoffes ist kaum zu messen, seine Qualität ist nicht zu definieren; sie läßt sich bestenfalls beschreiben, d. h. vergleichen.

Bei den Versuchen, in denen die Nasenhöhlenleistung untersucht wurde, galt es, die andere Geruchskomponente auszuschalten. Dies war möglich

- a) durch Kauterisieren des Jacobsonschen Organs,
- b) durch Festhalten jener Reaktionen, bei denen nicht gezüngelt wurde, daher ein Funktionieren des Jacobsonschen Organs ausgeschlossen war (*Kahmann*); es wurde fast stets dieser zweite Weg gewählt.

Zur Feststellung der Leistung des Jacobsonschen Organs wurde den Tieren ein Nasenverschluß angelegt.

Um beide Geruchsorgane auszuschalten, wurde der Olfactorius distal des Bulbus olf. operativ durchtrennt, wodurch auch der Nervus terminalis, welcher das Jacobsonsche Organ innerviert und den Olfactorius eng begleitet, ausgeschaltet war. Um das rein chemo-receptorische Leistungsvermögen festzustellen, mußte der optische Sinn eliminiert werden. Dazu wurden die Augen mit Leukoplast überklebt.

Um festzustellen, ob ein Geruchsvermögen überhaupt vorhanden sei, wurde folgender Vorversuch unternommen:

Den Tieren, welchen bis dahin nur lebende Nahrung durch einfaches Hineinwerfen gereicht worden war, wurden nacheinander mit der Pinzette auf den Rücken gelegte, frisch getötete Heuschrecken geboten. Damit wurde praktisch das gewohnte optische Moment ausgeschaltet, denn die Beute bewegte sich nicht und zeigte auch ein gänzlich ungewohntes (?) Bild (gelber Bauch nach oben). Beide Eidechsen (*L. viridis*) reagierten in folgender Weise: Zuerst Abwehrstellung gegen Hand mit Pinzette, geöffnetes Maul, leises

fauchen, abwechselndes Fixieren der Hand und des Kopfes des Beobachters. Plötzlich, nach wenigen Sekunden, wurde das Maul geschlossen, der Kopf in Richtung Pinzette vorgeschoben (diese war etwa 6 cm entfernt) und ohne zu züngeln auf die Beute zugestoßen und diese gepackt und verzehrt.

Dieser Vorversuch mußte insoweit als doppelt bedeutungsvoll gelten, als aller Voraussicht nach der optische Reiz wenig und das Jacobsonsche Organ überhaupt nicht ins Gewicht fallen konnten. Der Schluß lautete folglich, daß die Eidechsen augenscheinlich durch die Nasenöffnungen von der Beute Witterung bekommen hatten und dadurch eine Spontanreaktion ausgelöst wurde. Dies sollte in den folgenden Versuchen genauer untersucht und bekräftigt werden. Zu diesem Zweck wurden die Tiere A und B in den großen Käfig gebracht, der nur geringe Versteckmöglichkeiten bot, und etliche Zeit darin belassen, um sich einzugewöhnen; dann erst begann die Fütterung. (Später verblieben die Tiere in ihrem etwas kleineren Wohnkäfig, um jede Dressurmöglichkeit auszuschalten.)

Die ersten Versuche dienten einer groben Orientierung. So wurden erstmalig in einer Glasschale tote Heuschrecken neben lebenden Prozessionsspinnerraupe angeboten. Die Erstgenannten wurden sorgsam herausgeholt, die Raupe jedoch nicht angerührt, auch nicht bezüngelt.

Tote Fliegen wurden im Käfig verteilt, aufgefunden und verzehrt.

Feuerwanzen, lebend und tot, wurden abgelehnt, manchmal nach Bezüngeln. Echse B nahm dreimal tote Feuerwanzen nacheinander auf und spukte sie wieder aus. Für die genaue Überprüfung durch das Jacobsonsche Organ in „Zweifelsfällen“ scheint auch die Tatsache zu sprechen, daß behaarte Raupe stets geprüft wurden.

Bei gleichzeitigem Angebot von toter und lebender Nahrung wurde fast immer die sich bewegende zuerst angenommen, auch wenn sie von „minderer Qualität“ war.

Diese groben Orientierungsversuche zeigten:

1. daß der Augensinn zweifellos die primäre Rolle spielt,
2. Geruchsempfindungen für die Nahrungswahl mitspielen, die
 - a) aus Entfernung durch die Nase,
 - b) in unmittelbarer Nähe (Kontakt) durch das Jacobsonsche Organ vermittelt werden.

Nun ließe sich wohl einwenden, daß auch tote Beute rein optisch von den Echsen agnostiziert werden kann. Um diese Frage zu untersuchen, wurde der Gesichtssinn ausgeschaltet, indem ein toter Regenwurm an vier Stellen ca. 0,5 cm tief im Bodenbelag (lockere Erde) vergraben wurde. Darauf kamen beide Tiere in den Käfig, wobei A nicht reagierte. B antwortete an zwei Versteckplätzen durch „Schnüffeln“ am Boden und kurzes Graben. Obwohl der Wurm nicht gefunden wurde, offenbarte sich doch deutlich ein Geruchssinn und zwar wurde zu graben begonnen ohne vorheriges Züngeln; dieses folgte erst später. Ein Kontrollversuch zeigte, daß beide Tiere Regenwürmer ablehnten; daher wurden im Weiteren die von den Eidechsen bevorzugten Heuschrecken als Futtermittel verwendet.

Die Voruntersuchungen ergaben somit die große Wahrscheinlichkeit einer chemischen Wahrnehmung der Nahrung.

I. Funktionskreis der Nahrung.

1. Versuche zur Feststellung einer Geruchswahrnehmung beim Nahrungserwerb.

A. Mit ausgeschaltetem optischen Sinn.

Um jede optische Beeinflussung zu verhindern, wurden den Tieren die Augen mit Leukoplast verklebt. Nach anfänglichen Versuchen, durch seitliches Reiben des Kopfes den „Verband“ loszuwerden, gewöhnten sich die Tiere innerhalb weniger Tage an diesen und vertrugen ihn ohne Störung viele Wochen lang. Die Augenblende hatte keinerlei Unsicherheit der Bewegung zur Folge; bei Antupfen der Tiere sprangen diese blitzartig um 180° herum und drohten fauchend gegen den unsichtbaren Angreifer. Die Sicherheit der Bewegung sowie die genaue Lokalisation der „Angriffsrichtung“ war verblüffend.

Nach drei Tagen erhielten die Eidechsen mit der Pinzette Heuschrecken angeboten, welche sich in ca. 5 cm Entfernung befanden. Nach dem erstmaligen Einatmen erfolgten sofort Erhöhung der Atemfrequenz, soweit dies äußerlich zu erkennen war, und Suchbewegungen. Dieses „Pumpen“ konnte durch Geruchsreiz bis aus Entfernungen von 8 bis 10 cm ausgelöst werden, wurde bei jedem gebotenen Nahrungsobjekt beobachtet und dahingehend als Merkmal gewertet, daß das Tier von dem Geruch

Notiz genommen hatte. Allerdings konnte dies auch schon aus größerem Abstand ohne sichtbare Verhaltensäußerungen erfolgt sein. Weiters dürften veränderliche Faktoren wie Luftfeuchtigkeit, Luftströmungen, Geruchsintensität, Bereitschaft des Tieres zur Reaktion usw. ein genaues Festlegen der räumlichen Grenze der Geruchswahrnehmung sehr in Frage stellen.

In der Folge wurden zahlreiche Untersuchungen unter verschiedensten Versuchsbedingungen angestellt, die alle eindeutig bewiesen, daß die Nahrung auch mit ausgeschaltetem optischen Sinn nur mit Hilfe des Geruchsorgans aufgefunden werden kann (Kahmann 1939).

Bei Appetenz zur Nahrungsaufnahme trat beim „Suchgang“ Atemfrequenzerhöhung sowie anschließend „Suchbewegung“ in Entfernungen von ca. 5 bis 8 cm im Umkreis der Nahrung auf. Als solche wurden frisch getötete Heuschrecken im Behälter verteilt (teilweise leicht in der Erde vergraben oder unter Laubmull versteckt) angeboten; sie wurden regelmäßig gefunden und verzehrt (sehr oft ohne jedes Züngeln). Auch in vorgehaltene, mit Heuschreckengeruch behaftete Steine, Pinzetten usw. wurde hineingebissen.

Positiv wurde das Resultat gewertet, wenn Zubeissen erfolgte, d. h. der Geruch die Spontanreaktion des Nahrungserwerbes auslöste.

Tierpsychologisch war in diesen Versuchen sehr interessant zu beobachten, daß, nachdem Reizermüdung durch wochenlanges Tragen der Augenblende eingetreten und damit die „Wegwischbewegung“ ausgefallen war, diese sehr häufig wieder ausgelöst wurde, sobald das Tier Nahrung roch!

Das bedeutet, daß der geruchliche Reiz den durch die Augenblende bewirkten Störungsreiz wieder ins Bewußtsein treten ließ, aus dem er als Dauerreiz geschwunden war, analog zu den ins menschliche Bewußtsein tretenden Reizen, deren Schwellenwerte zwar erreicht, durch langsames „Einschleichen“ oder durch Ermüdung als Dauerreiz jedoch nicht bewußt werden, bis sie durch stimulierende Faktoren (Zusehen, Hören, gedankliches Erinnern, Vorstellungen usw.) schlagartig ins Bewußtsein treten und bei den einfachen Trieben geradezu unterträglich stark empfunden werden können (Hunger, Durst, Schlaf, Notdurft).

Sehr interessant war die Tatsache, daß die Echse B einen kleinen Kieselstein, mit Heuschreckengeruch versehen, aufnahm und entgegen jedem Tastempfinden als Nahrung ansprach und hinabwürgte!

Daraus mag die Bedeutung des Faktors „Beutegeruch“ ersichtlich sein.

B. Versuche über den Anteil des Jacobsonschen Organs an der chemischen Orientierung.

Versuche mit ausgeschalteter Nasenhöhle.

Gegen die Annahme, daß das Jacobsonsche Organ als Fernsinnesorgan den Kontakt zur Beute herstellt (Schlangen), spricht die Tatsache, daß die Lacertiden wenig züngeln und daß der chemische Reiz nur in ca. 50% der Fälle bei den geblendeten Tieren den Züngelreflex auslöst. Somit scheint auch bei unseren einheimischen Lacerten das Jacobsonsche Organ nur zusätzlich in Aktion zu treten, wie dies *Kahmanns* Ansicht postuliert. Dessen Untersuchungen über Funktion und Kompetenz dieses Organs bei dem Lacertiden *Acanthodactylus scut. Aud.* wurden auf die heimatischen Eidechsen ausgedehnt und dieselben Resultate erzielt.

1. Bei geblendeten Tieren. Die Tiere wurden geblendet, um das Beuteerkennen auf optischem Wege auszuschließen, und erhielten außerdem einen Nasenverschluß durch ein Gemisch von Bitumen und Paraffin, das in die äußeren Nasenöffnungen hineingedrückt wurde. Da durch reichliches Nässen ein tatsächlicher Verschluß auf die Dauer in Frage gestellt erschien, wurden die Nasenöffnungen noch zusätzlich mit Leukoplast verklebt.

Die Störung war eine ganz offensichtliche; die Tiere atmeten schwer durch das weitgeöffnete Maul, sperren dieses oft weit auf („Gähnen“) und waren tagelang sichtlich irritiert. Nach zwei Tagen konnte mit den Versuchen begonnen werden. Die Tiere hatten sich beruhigt und atmeten gleichmäßig durch das ganz schwach geöffnete Maul; „gähnt“ wurde hin und wieder. Als Futter dienten frisch getötete Heuschrecken, die den Tieren mit der Pinzette in verschiedener Entfernung vorgehalten wurden. *Gleichgültig, ob diese 8 oder nur 1 cm betrug, wurde die Nahrung nicht wahrgenommen*; es erfolgten keine Suchbewegungen, kein „Pumpen“ und das Zubeissen blieb aus. Bemerkte wurde diese nur dann, wenn sie sich *in unmittelbarer Nähe* befand, sobald *gerade gezüngelt* bzw. sie mit der Zunge direkt berührt wurde. Nach wiederholtem Züngeln erfolgte dann das Zubeißen. Genau dasselbe Resultat erzielten, wie nicht anders zu erwarten, in den Behälter gelegte, mit Heuschreckengeruch behaftete Gegenstände.

Als Kontrolle wurde nach völlig ergebnislosem Vorhalten der Nahrung aus 2 cm Entfernung *ein* Nasenloch vom Verschuß befreit und dasselbe Nahrungsobjekt in doppelter Entfernung geboten. Sofort trat Suchbewegung, oft auch spontanes Zuschnellen auf die Beute ein!

2. Bei ungeblendeten Tieren. Normale Tiere, bei denen nur die Nase ausgeschaltet war, zeigten in den Versuchen, daß sie, wie erwartet, die Beute optisch erkennen, sich zu dieser hinbewegen und diese durch Züngeln in unmittelbarer Nähe überprüfen, um sodann bei Tauglichkeit den Freßakt einzuleiten.

C. Versuche unter Ausschaltung des Geruchsvermögens.

Um sowohl das Jacobsonsche Organ als auch die Nase selbst auszuschalten, wurde den Tieren der Olfactorius auf operativem Wege durchtrennt. Da der Nervus terminalis, welcher das Jacobsonsche Organ innerviert, den Olfactorius bis über den Bulbus olf. eng begleitet, wurde durch Durchtrennung des Olfactorius distal des Bulbus olf. eine völlige Ausschaltung der Geruchskomponente erzielt.

Der Echse wurde in Betäubung (nach vorheriger Erwärmung!) das Schädeldach seitlich aufgeschnitten, oberhalb des Bulbus hochgeklappt, der Olfactorius distal desselben vorsichtig durchschnitten, das Schädeldach wieder angelegt und mit Leukoplast fixiert. Bei starkem Blutverlust erhielten die Tiere physiologische Kochsalzlösung injiziert.

Die Operationen wurden gut vertragen, obwohl *L. viridis* infolge des relativ starken Schädelbaues weniger geeignet ist als *L. agilis*, bei der wiederum an den Weibchen der Eingriff besonders leicht durchgeführt werden kann.

Zwei Tage nach der Operation gingen die Tiere wieder ans Futter. Interessant war, daß in der ersten Zeit nach dem Eingriff die Beute häufig immer wieder berochen oder bezüngelt wurde, ohne jedoch anschließend aufgenommen zu werden. Möglicherweise könnte dies als Hemmung infolge des ungewohnten Fehlens eines Beutegeruches aufgefaßt werden. Das auslösende Schema wäre demzufolge gestört und die zum Zubeissen nötige Reizsumme erst durch Aufladen der Reaktionsbereitschaft in dem Tier (Hunger) erreicht. Das rasche Gewöhnen an „geruchlose“ Nahrung kann durch die Lernfähigkeit leicht plausibel erscheinen.

Wurden den Tieren zusätzlich die Augen verklebt, so war es ihnen, wie nicht anders zu erwarten, völlig unmöglich, irgendwelche Nahrung wahrzunehmen, da optische und geruchliche

Merkzeichen eliminiert worden waren. Der optische Sinn zeigte sich somit ausreichend für den Nahrungserwerb.

D. Die Bedeutung des Geruchsvermögens für den Nahrungserwerb normaler Eidechsen.

Diese Frage ist von großer Bedeutung, da ihre Beantwortung einen Hinweis für die biologische Wichtigkeit dieses Faktors für das freilebende Tier in seiner natürlichen Umwelt gibt.

Da leider kein entsprechendes Freilandterrarium zur Verfügung stand, mußte mit den Laboratoriumsbedingungen vorlieb genommen werden und die daraus gewonnenen Ergebnisse durch Freilandbeobachtungen (siehe diese) ergänzt werden.

Die Fragestellung lautet: Spielt der Geruch bei der Nahrungssuche neben dem optischen Leitsinn eine Rolle?

Daß der optische Sinn bei weitem alle anderen überwiegt, wird jedem, der Eidechsen beobachtet hat, klar sein. Vor allem ist das „Bewegungssehen“ von entscheidendster Bedeutung. Daß geringste Bewegungen selbst in entsprechend großen Entfernungen ausgezeichnet wahrgenommen werden, ist allgemein bekannt und wiederholt beschrieben worden. Eine interessante Beobachtung gelang mir im Freiland (siehe Freilandbeobachtung), welche für das unglaubliche Auflösungsvermögen der Bewegung zeugt. Im Laboratorium zeigt sich die Bewegung als entscheidender Reiz für die Futterwahl (Bevorzugung sich rasch bewegender Insekten gegenüber langsam kriechender oder sich ruhig verhaltender Beute), weiters als auslösendes Merkmal für das Erkennen der eigenen Art (*Kitzler*) sowie des Feindes, in Verbindung mit anderen Merkzeichen. Diese sind nun meist auch wieder in Form und Farbe optisch bestimmt und hier tauchen Unzulänglichkeiten auf, wie *Wagner* (1932, Farbensinn) und *Ehrenhardt* (1936, Formsehen) feststellten. Letzterem gelangen keine Dressuren auf bestimmte Formen, lediglich Simultandressuren, d. h. Auswahl zweier gleichzeitig gebotener Merkmale, wobei eine Tendenz zur Bevorzugung gewisser Merkzeichen festgestellt wurde (wie auch beim Farbsehen), gegen die eine Positiv- wie auch eine Strafdressur unmöglich erscheint.

Das Unterscheidungsvermögen zweier gleichzeitig angebotener Formbilder erwies sich als überaus empfindlich, versagte aber völlig bei Sukzessivdressuren. *Ehrenhardt* schloß daraus, daß

Eidechsen keine absolute Formenkenntnis besitzen. Dies scheint sehr beachtenswert für die Frage, ob ein Nahrungsobjekt als solches erkannt werden kann, wenn es sich nicht bewegt.

Für *Ehrenhardt* spricht eine gewisse Unsicherheit des Erkennens von Nahrung durch Eidechsen, denn die Beobachtung zeigt, daß verschiedene Gegenstände, die, wenn irgendwie auffällig, einer Nahrung aber absolut unähnlich sind, beäugt und eventuell mit der Zunge überprüft werden.

Nun scheint es aber doch, daß eine Formerfahrung vorhanden ist und daß wahrscheinlich auch bei Eidechsen von einem angeborenen und erworbenen Nahrungskreis gesprochen werden kann. Dafür spricht, daß beispielsweise frisch gefangene *L. agilis* gar nicht so selbstverständlich an Mehlwürmer herangehen, sondern diese nur beäugen. Aus der Futterschale, in der *Tenebrio*-Imagines und -Larven enthalten sind, werden anfänglich stets die Käfer herausgesucht. Später jedoch, wenn Hunger (oder Neugier?) die Tiere veranlaßt hat, die Larven zu „probieren“, werden diese weiterhin anderer Nahrung vorgezogen; daher wurden die im Freien sicherlich ungewohnten *Tenebrio*larven durch Erfahrung in den erworbenen Nahrungskreis einbezogen und werden nun als „Lekkerbissen“ erkannt.

Ferner scheint die Ablehnung gewisser Nahrungsobjekte für eine Formerfahrung zu sprechen, denn es wird zum Beispiel *Pyrhocoris* gar nicht angegangen, sondern nur beäugt (auch aus einer Entfernung von 50 cm), während andere sich bewegende Insekten sofort verfolgt werden. Erst großer Hunger vermag die Tiere entgegen ihrer Erfahrung zu einem Versuch zu veranlassen, wobei dann der wahrscheinlich doch vorhandene üble Geruch die alte Erfahrung bestätigt und die Feuerwanze sofort ausgespuckt wird¹⁾. Ähnlich dürfte es bei Asseln, Tausendfüßlern, Marienkäfern usw. sein.

Diese Erfahrung scheint in der Kombination: Form (Farbe) + Geruch („Geschmack“) gewonnen und eingepägt zu werden und daraus ergibt sich eine wesentliche Bedeutung des Geruchsorgans für die Bestimmung des Nahrungskreises. Auch das „Lieb-

¹⁾ Dies scheint gegen die Ansicht *Heikertingers* zu sprechen, wonach *Pyrhocoris*-Imagines keinen Geruch hätten und von einer „Schreckfärbung“ daher nicht gesprochen werden könne, sondern nur vom „Prinzip der Ungeohntfärbung“.

lingsfutter“ wie „die großen grünen Heuschrecken“ (Brehms Tierleben) scheint geruchlich bestimmt zu sein. (Siehe Unterscheidungsvermögen des Olfactorius.)

Daß das geruchliche Merkmal mit dem Nahrungsobjekt innig verknüpft ist, zeigen die folgenden Versuche, und daß es möglich ist, neue Gerüche mit der Nahrung zu assoziieren (im Sinne des erworbenen Nahrungskreises), beweisen eindeutige Dressurversuche (siehe Geruchsdressur).

Daß eine entscheidende Verbindung Beute — Geruch vorhanden sein muß, zeigten schon die Vorversuche. Unbewegte Nahrung (Heuschrecken) wurde umgedreht angeboten, sodaß der gewohnte Anblick verändert war. Trotzdem wurde zugebissen. Nun könnte man den Einwand erheben, daß in der natürlichen Umgebung Insekten in allen Lagen und Stellungen gesehen werden, sobald diese nicht auf gerader Ebene, wie dies wohl nur selten sein dürfte, sich fortbewegen. Man denke nur an Insekten auf Grashalmen. Allerdings ist hier vom Bewegungssehen Abstand genommen worden, die Nahrung ist unbeweglich und solcherart können die Echsen, die nach *Ehrhardt* kein absolutes Formgedächtnis haben, diese nicht erkennen, sondern nur aus mehreren angebotenen Formen die ihnen zugänglichere auswählen!

Nun zeigten aber die Versuche, daß die unbewegte Nahrung als solche erkannt wurde, die Beziehung scheint durch den Geruch gegeben.

Versuche: In den Käfig wurden frisch getötete Heuschrecken auf den Boden gelegt und dann die Eidechsen zugesetzt (umgekehrt hätte das Hineinbringen des Futters die Tiere eventuell aufmerksam gemacht); nach wenigen Minuten waren alle Heuschrecken gefunden und verzehrt!

Trotz *Ehrenhardts* Annahme einer mangelnden Formerfahrung bei Eidechsen könnte man vielleicht auf dessen Methode verweisen und auf die nicht wegzuleugnende Tatsache der Formenkenntnis in Bezug auf den erworbenen Nahrungskreis und daß vielleicht auch die unbewegte Nahrung rein optisch erkannt wurde. Dies scheint ziemlich ausgeschlossen bei den folgenden Versuchen:

1. Frisch getötete Heuschrecken, Spinnen u. dgl. wurden in hohem dichten Gras versteckt angeboten. Ein optisches Erfassen dürfte unmöglich gewesen sein; trotzdem wurden alle Tiere gefunden und verzehrt.

2. Das optische Moment wurde *völlig* ausgeschaltet, indem die Beute in Ritzen und Erdlöchern, unter Blättern, Rinde usw. versteckt wurde. In der Nähe der Versteckplätze treten die typischen Suchbewegungen auf und schließlich wurde die Nahrung, zu der der Kontakt oft nur durch Eingraben der Schnauze und Schließen der Augen (!) führte, gefunden und aufgenommen!

3. Ein biologisch nettes Experiment: Stabheuschrecken in Lichtstarre wurden in Gras und Stengel angeboten. Eine ungewohnte Nahrung, die noch nie gesehen worden war und sich auch nicht im geringsten optisch differenziert aus der Umgebung abhob. Auch diese wurden geruchlich lokalisiert und oft durch überraschendes Zupacken erfaßt!

4. Es gelangten biologisch abwegige Mittel zur Anwendung: Beute wurde, in feinen Drahtnetzchen eingehüllt oder in Organtinsäckchen eingewickelt, angeboten. Trotzdem erfolgte Zubeissen (Kontrollsäckchen wurden nicht beachtet).

5. Einzelne kleine Kieselsteine aus dem Bodenbelag wurden mit dem Saft zerquetschter Heuschrecken abgerieben. Trotz des optisch ungewöhnlichen „Nahrungsbildes“ wurden die Steinchen aus den übrigen genau herausgefunden, gepackt und in einem Falle verzehrt! (Ansonsten abgeleckt.)

Selbst in den Felsen wurde hineingebissen, dessen eine kleine Ecke mit Heuschreckensaft beschmiert worden war.

Die Versuche zeigen eindeutig, daß der Geruch für sich allein imstande ist, die Eidechsen die Beute wahrnehmen zu lassen, diese selbst aufzufinden und zuletzt nach Lokalisation der Geruchsquelle (ungeachtet eines „unpassenden“ optischen Reizes) nach dieser zu beißen. Der Geruch dokumentiert sich somit als mitentscheidendes Merkzeichen für die Auslösung der Verhaltenskette, die wir als Nahrungserwerb bezeichnen.

Daß die Echsen nicht nur im Laboratoriumsversuch auf Beutesuche gehen und sich durch Lauern ausschließlich auf das Bewegungssehen beim Beuteerwerb beschränken, wird in „Freilandbeobachtungen“ besprochen.

2. Versuche einer Geruchsdressur.

Wenn wir annehmen, daß Eidechsen geruchlich Kontakt mit der Beute finden und daß ihr Nahrungskreis im großen Ausmaß von den geruchlichen Qualitäten der Beute bestimmt wird, liegt

der Versuch nahe, durch das Experiment zu prüfen, ob neue Assoziationen „Nahrung — Geruch“ geschaffen werden können.

Zu diesem Zweck wurden *L. agilis*, *L. viridis* und *L. muralis* auf einen bestimmten Geruch dressiert. Verwendet wurde ein süßlich riechendes Paraffinöl, das auf lebende Heuschrecken getupft, mit diesen aufgenommen und als neue Geruchsempfindung eingepägt wurde.

Simultandressuren sind infolge schwieriger Versuchsanordnung kaum möglich, außerdem würden sie nur ein Bevorzugen eines Geruches zeigen.

Nach etwa sieben bis zehn Tagen (dies scheint allgemein die Lernzeit der Eidechsen zu sein, vergleiche Gehördressur von Berger, 1924) zeigte es sich, daß die Tiere, denen die Augen verklebt worden waren, um die Möglichkeit eines optischen Beuteerkennens auszuschließen, nach den mit Dressurstoff betupften Nahrungsobjekten bissen! *Nun wurde reiner Dressurstoff auf Holz, Stein, Pinsel usw. angeboten und jedesmal wurde zugebissen*; die Assoziation war geruchlich gelungen, deren Bildung sich beim Formsehen als unmöglich erwiesen hatte (Ehrenhardt).

Protokoll: 9. 10. 48. *L. vir.* A und B erhalten lebende, mit stark süßlich riechendem Öl betupfte Heuschrecken. Beide Tiere fressen. (A 7, B 8 St.). 10. 10. detto. 11., 12., 13. detto. 14. 10. Kein Futter. 15. 10. A und B fressen parfümierte Heuschrecken (A 4, B 8 St.). 16. 10., 17. 10. gleiche Fütterung. 18. 10. Ruhepause, den Tieren werden die Augen verklebt. 19. 10. B geblendet, erhält Heuschrecke mit Geruchsstoff vorgehalten (ca. 4 cm entfernt); „Pumpen“, kurzes Züngeln, Zustoßen, Freßakt. B frißt 4 Stück. A lehnt nach „Pumpen“ ab. B frißt noch 2 Heuschrecken plus Dressurstoff, ohne zu züngeln. A lehnt weiter ab. 20. 10. B frißt 5 Heuschrecken mit Duftstoff, A pumpt, frißt ebenfalls; verzehrt im weiteren 6 Stück plus Dressurstoff (2 mal vorher gezüngelt). 21. 10. B beißt in Pinsel, der in das Öl getaucht wurde! 3 mal hintereinander, heftiges Pumpen. Der Pinsel wird dem Tier nicht mehr geboten. Es erhält 2 Heuschrecken plus Duftstoff. A bekommt Pinsel vorgesetzt; pumpt lange und züngelt (ohne Pinsel zu berühren). Kein Zubeißen. Frißt jedoch 5 parfümierte Heuschrecken. Dazwischen gebotener Pinsel wird jedoch jedesmal abgelehnt! 22. 10. B beißt nach Pumpen und Suchbewegungen in den Dressurstoffpinsel, der anfänglich 7 cm entfernt war. Beißt anschließend in 4 cm vorgehaltenen Stein plus Dressurstoff. Stein wird weggenommen und dem noch immer suchenden Tier werden 3 „Dressurheuschrecken“ geboten. A lehnt wiederum Pinsel plus Duftstoff ab. Kontrollversuch mit Heuschrecke plus Riechöl. Sofortiges Zubeissen! Stein plus Duftstoff — negativ, nur Pumpen. Heuschrecke mit Riechöl — Zubeissen nach vorhergegangenem Züngeln und Pumpen... Pinsel plus Geruch — negativ. Stein plus Geruchsstoff — negativ. Heuschrecke plus Öl (dick aufgetragen) — Zubeissen nach Pumpen! Versuch abgebrochen. 23. 10. B beißt 3 mal nach Pinsel, der in ca. 5 cm Entfernung angeboten wurde, nach Züngeln, Pumpen

und Suchbewegung. Zwischen jedem Angebot ca. 10 Sekunden Pause. Erhält anschließend 8 Heuschrecken mit Duft. A beißt wiederum nach Futter plus Dressurstoff; verweigert Pinsel, Holz und Stein plus Riechöl. 3 mal Kontrollversuche.

24. 10. Duftmarke wird an Stein angebracht, B wird von Augenblende befreit. (9 Uhr 30). 9 Uhr 38, B kommt in ca. 6 cm Entfernung an Stein heran. Suchbewegungen, Pumpen; bezüngelt kurz Felsen, beißt zu! Leckt das Maul, schnüffelt, beißt zu — geht weg. Felsen wird entfernt, kleiner Kiesel aus Bodenbelag wird mit Dressurstoff versehen und in Käfig gelegt (zwischen gleichartige Kieselsteine). Nach etwa 25 Minuten kommt B an diesen Platz. Pumpen, Suchbewegungen mit der Nase ganz dicht am Boden, rückt über die Duftstelle. Sucht unter Pumpen mit steil gesenktem Kopf. Beißt nach Duftkiesel — dieser entgleitet; nochmaliges Zufassen, der Kiesel wird aufgenommen. (Da dasselbe Tier in früheren Versuchen einen kleinen Kiesel mit Heuschreckenduft verschlungen hatte, wird ihm der Stein sofort weggenommen. Erhält 3 Heuschrecken ohne Duftöl.) A verhält sich wie an den Vortagen, nimmt 4 Heuschrecken plus Duftstoff, verweigert reines Öl.

Interessanterweise biß eine *L. viridis* (A) zum Unterschied von allen anderen (3 *L. viridis*, 4 *L. muralis*, 8 *L. agilis*) nie nach Gegenständen mit Dressurstoff, obwohl sie geblendet war. Nur Heuschrecken + Dressurstoff wurden, wenn auch zögernd, angenommen. Dressurstoff allein quittierte das Tier nur mit Pumpen, bestenfalls mit Suchbewegung.

Dies spricht dafür, daß der Heuschreckengeruch trotz der Dressurstoffe wahrgenommen wird. Ob nun durch das Fehlen des ersteren die Verhinderung einer starken Assoziation als „Intelligenz“ oder als Schwerfälligkeit aufzufassen ist, läßt sich nicht eindeutig entscheiden, obwohl das letztere eher anzunehmen ist. Bemerkenswert war, daß dieses Exemplar in allen Versuchen langsamer reagierte als die anderen.

Anschließend wurden die Versuche mit ungeblendeten Tieren fortgesetzt, analog zu den Versuchsreihen mit Heuschreckengeruch an irgend welchen Gegenständen. Auch hier zeigten durchwegs positive Resultate (Zubeissen), daß der Geruch allein durchaus imstande ist, neue Assoziationen zu bilden, und daher ein wesentlicher Faktor für den Aufbau des Nahrungskreises zu sein scheint. Inwieweit wöglicherweise auch hier eine Tendenz zu spontaner Wahl vorliegt (vergleiche *Ehrenhardt* und *Wagner*), wurde nicht überprüft.

Daß solche neue Engramme lange haften bleiben, zeigten zweiwöchentliche Kontrollversuche an *L. viridis* B, die etwa 14 Tage mit Heuschrecken und Mehlwürmern + Dressurstoff gefüttert worden war und anschließend nur normales Futter erhielt.

Das Tier biß ungeblendet noch nach vier Wochen normaler Fütterung in den Pinsel + Dressurstoff! Nach sechs Wochen erfolgte kein Zubeissen mehr.

3. Versuche zur Feststellung des qualitativen Unterscheidungsvermögens des Olfactorius.

Nach der Feststellung, daß der Geruch eine wesentliche Rolle für den Nahrungserwerb zu spielen vermag, interessiert selbstverständlich die Frage, wieweit geruchliche Unterschiede wahrgenommen werden können. Versuche zeigten, daß alle zur Verfügung stehenden Beuteobjekte (unzerquetscht) geruchlich von den geblendeten Eidechsen agnostiziert werden konnten, auch wenn diese für die menschliche Nase geruchlos waren; außerdem sprach für ein geruchliches Feinvermögen das Bevorzugen eines „Lieblingsfutters“.

Um festzustellen, ob und inwieweit dabei Qualitätsnuancen des gebotenen Duftstoffes wahrgenommen werden, war ursprünglich eine Abnahme der Gehirnströme durch einen Oscillographen vorgesehen, wobei eine eventuelle augenfällige Änderung der Schwingungsphase bei verschiedener Nahrung für ein differenziertes Wahrnehmen gesprochen hätte. Diese Absicht wurde aber wieder fallen gelassen im Hinblick darauf, daß

1. Eigenerregungen und Eigenströme ein genaues Arbeiten wesentlich stören dürften,

2. Daß der Olfactorius ein gemischter Nerv und daher ein Abnehmen des spezifischen Reizes praktisch unmöglich wäre.

3. Daß schließlich auch ein einwandfreies Kurvenbild noch lange kein Beweis ist, daß dieses physikalische Kurvenbild dem „Bewußtseinsbild“ — der Registrierung der Reize im Zentralnervensystem kongruent sein muß.

Aus diesen Überlegungen heraus wurde ein anderer Weg gewählt, der das biologische Moment weitgehend berücksichtigt: Strafdressuren.

Rensch und *Eisentraut* haben festgestellt, daß Eidechsen für die Geschmacksqualitäten süß, sauer, salzig, bitter etwa menschenähnliche Schwellenwerte aufweisen. (Nur für „bitter“ liegt der Schwellenwert der Wahrnehmung höher als beim Menschen.) Salzig wird nach der Darstellung der beiden Forscher von den Tieren, nach deren Verhalten zu schließen, als besonders unangenehm empfunden.

Zur Strafdressur wählte ich daher Kochsalz, weil die Tiere stark darauf reagieren und es außerdem Gewähr für Geruchlosigkeit bietet.

Zwei Exemplaren von *L. viridis* wurden die Augen verklebt, um einem Einwand in Bezug auf Farbe oder Form aus dem Wege zu gehen, und nun wurde versucht, die Tiere auf drei nahverwandte Beuteobjekte, nämlich *Liogryllus campestris*, *Locusta viridissima* und *Decticus verrucivorus* zu beschränken, wobei die Feldgrille mit Kochsalz vergällt wurde. Konnte das geblendete Tier zeigen, daß es in der Folge die versalzene Nahrung mied, war der Nachweis erbracht, daß es diese von der anderen geruchlich zu unterscheiden vermag.

Die Grillen und Locustiden wurden frisch getötet in Behälter verteilt, den Grillen das Abdomenende abgeschnitten und Kochsalz eingeführt. Dadurch wurde verhindert, daß durch eventuelles Züngeln schon vorher mit dem Salz Kontakt genommen wurde, obgleich auch dies weiter nicht gestört hätte.

Nach erfolgtem Zupacken in die vergällte Beute wurde diese rasch ausgespuckt, der Kopf nach der Seite gekrümmt (Abwehrbewegung) und in eigenartigerweise gezüngelt, wobei die Zungenspitzen nur ganz wenig und in kurzer Aufeinanderfolge aus dem Maul geschoben wurden; die Zunge war dabei sichtlich schmaler gestellt als etwa bei dem langsamen, breiten und ausladenden Züngeln, welches bei der gesuchten Kontaktaufnahme mit der Beute zu beobachten ist. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß dies ein „Ausspucken“ darstellt, das infolge des Fehlens von Lippen und Wangen wie bei den Säugetieren sich auf ein einfaches Hinausbringen des unerwünschten Stoffes durch die Zunge beschränkt. Es wäre möglich, daß die gefältelte Zunge eine Rinne bildet, in der durch Sekretion das Unerwünschte gesammelt, nach außen gebracht und durch Einziehen der Zunge unter Druck gegen den Kieferrand abgestreift wird.

Daß in ganz kurzen Zeitabständen wieder nach der vergällten Nahrung gebissen wurde, ist erklärlich, da das Salz selbst keinen Geruch hat und somit keine Warnung erfolgt.

In der Folge wurden nun die Heuschrecken aufgenommen und verzehrt, wohingegen die Grillen nach dem bekannten Muster von „Versuch und Irrtum“ übrig gelassen wurden. Jeden Tag erfolgte

Nahrungswechsel, um den frischen Lebendgeruch im Auge (besser „in der Nase“) zu behalten.

Nach acht Tagen hatten beide Tiere soweit „Grille-Salz“ assoziiert, daß sie die Locustiden sofort angingen, während die Grillen gemieden wurden. Die Sicherheit, mit der die Auswahl getroffen wurde (sofortige Kontrollversuche waren Selbstverständlichkeit), zeigte eindeutig, daß die Grille geruchlich von den Heuschrecken unterschieden und daher abgelehnt wurde! Da dies auch für frische lebende Exemplare, die *ohne* Salz vorgehalten wurden, zutraf, erübrigt sich ein eventuell vorgebrachter Einwurf, daß die Echsen vielleicht doch das Salz gerochen hätten.

Resultat: *Die Eidechsen sind imstande, selbst so nahverwandte Formen wie Grillen und Laubheuschrecken voneinander geruchlich zu unterscheiden.*

Protokoll: 20. 6. 49. L. vir. C, E und D werden die Augen verklebt. 21. 6. Fütterung mit Stabheuschrecken. 22., 23., 24., 25. Fütterung mit frisch getöteten Kückenschaben. 26. 6. 10 Uhr 2: *Locusta virid.* u. 1 *Decticus* werden getötet, halbiert im Käfig verteilt. 3 *Liogryllus camp.*, mit Salz ausgestopft, werden zugegeben. 10 Uhr: C frißt *Decticus*. 10 Uhr 3: E beißt in Grille, Ausspucken, — leckt mit der Zunge, beißt wieder zu. Abwehrbewegung, geht weg. 10 Uhr 5: E frißt *Locusta*. 10 Uhr 12: E beißt wieder in Grille. Ausspucken, Abwehrbewegung, geht weg. 10 Uhr 9: D beißt in Grille, spuckt diese aus, geht weg. 10 Uhr 15: D beißt in noch nicht gequetschte Grille. Läßt diese wieder fahren, nimmt sie nochmals auf, quetscht sie einigemal kräftig, Ausspucken, Abwehrbewegung, Züngeln. Pumpt über Grille, züngelt, Abwehrbewegung, geht weg. 10 Uhr 22: C frißt *Locusta*. 10 Uhr 33: C bezüngelt zerquetschte Grille, geht weg. 10 Uhr 37: E beißt nach Grille, 2 mal, Abwehrbewegung — geht weg. 10 Uhr 39: D beißt nach Grille, kaut und quetscht länger, heftige Abwehrbewegung und Ausspucken, geht weg. 10 Uhr 45: Beobachtung abgeschlossen, Versuchsanordnung unverändert gelassen. 27. 6. 8 Uhr 30. Die Grillen sind noch vorhanden und werden gegen frisch getötete und vergällte ausgetauscht. 3 *Decticus* und 2 *Locusta* getötet und zerteilt zugegeben. 10 Uhr Kontrolle. Heuschrecken bis auf 2 Teile gefressen, alle drei Grillen angequetscht. 15 Uhr 30: alle Heuschreckenteile sind verzehrt, die Grillen stark gequetscht; werden zur Vorsorge frisch vergällt. 28. 6. Wie vorher. 29. 6. Die Grillen werden einfach mit Salz gepudert, da C ein Stück vom Grillenabdomen fraß, das anscheinend nicht genügend vergällt war. 30. 6. Keine Fütterung. Frischer Bodenbelag wird eingestreut. 1. 7. Da Grillen und Heuschrecken zu nahe aneinanderliegen, werden diese, um Verwechslungen durch die Eidechsen zu vermeiden, weiter auseinander gelegt (mindestens 8 cm). 2., 3. Fütterung wie vorher. 4. 7. C zeigt erste deutliche Abwehrreaktion auf genäherte Grille! Unmittelbar darauf wird vorgehaltener *Decticus* gefressen! Nach 10 Min. wird wieder Grille vorgehalten. Starkes Pumpen, Züngeln, kein Zubeissen. Kontrolle mit *Locusta* — Pumpen; Zubeissen! E reagiert auf Grille mit Beissen. D reagiert überhaupt nicht, außer langes Pumpen. 5. 7. E, C, D positiv! Frische, vergällte Grillen werden mit Pinzette angeboten. Werden von allen Tieren abgelehnt. Pumpen sehr deutlich, auch

Züngeln, C zeigt „Ausspuckzüngeln“. Sofort vorgehaltene Locustiden werden von allen Tieren angegangen. Beute wird den Echsen wieder fortgenommen, sobald Zubeissen erfolgt. Trotz verstärktem Suchtrieb werden die angebotenen Grillen nicht akzeptiert! D züngelt ruhig, nur verstärktes Pumpen; angebotener *Decticus* wird blitzartig gepackt und verschlungen. E reagiert auf Grille mit Pumpen und aufgeregtem Suchen, beißt jedoch nicht zu! Vorgehaltener *Decticus* wird sofort verzehrt. 7. 7. C, D, E zeigen wieder positive Reaktionen. Auch unvergällte lebende Grillen, die mit Pinzette vorgehalten werden, werden abgelehnt! Frischer, lebender *Decticus* wird dagegen sofort angenommen. 3 mal Kontrollversuche. Immer positiv im Sinne des Unterscheidungsvermögens.

Im Weiteren hat es nun interessiert festzustellen, ob sogar bei ganz ähnlichen Formen wie *Decticus verr.* und *Locusta virid.* das Unterscheidungsvermögen des Olfactorius ausreicht.

In dieser Absicht wurde die Dressur wiederholt, nur dienten diese zwei Beuteobjekte zur Auswahl, wobei *Decticus* durch Salz vergällt war. Außerdem wurde nicht mehr das Abdomenende abgeschnitten und das Tier mit Salz „ausgestopft“ (denn nach dem ersten kräftigen Zupacken trat das Salz sowieso an die Oberfläche), sondern die frisch getöteten (nicht gequetschten!) Exemplare von *Decticus* wurden einfach mit Salz gepudert. Wenn durch vorheriges Züngeln das Salz und damit Ungenießbarkeit der Nahrung festgestellt wurde, störte dies den Versuch nicht; die Wirkung war höchstens nicht so eindringlich wie beim direkten Hineinbeißen. Deshalb wurde im weiteren Verlauf dieser Dressurversuche die Nahrung nicht mehr einfach in den Behälter gelegt, sondern immer fallweise angeboten, wobei darauf geachtet wurde, daß bei Bezüngeln eines *Decticus* dieser entweder außer Reichweite der Zunge oder daß eine unvergällte Stelle sich dieser gegenüber befand. So wurde bei erfolgtem Zubeißen ein voller Erfolg erzielt.

Nach 14 tägiger Versuchsdauer, innerhalb der eine dreitägige Unterbrechung wegen Futtermangel eintrat, zeigte sich das Unwahrscheinliche, daß die Eidechsen imstande sind, selbst *Locustidenarten* wie *Locusta viridiss.* und *Decticus verr.* geruchlich auseinander zu halten, eine beachtenswerte Leistung; auch wenn diese beiden Arten lebend ohne Salz den geblendeten Tieren vorgehalten wurden, konnten diese durch Ablehnung von *Decticus* und Annahme der *Locusta* ihr Unterscheidungsvermögen gegenüber diesen Beutetieren unter Beweis stellen.

In manchen Fällen zeigten die Tiere bei der geruchlichen Wahrnehmung von *Decticus* (sowie auch bei den Grillen der vor-

angegangenen Versuchsserie) das beschriebene kurze Züngeln. Es ist anzunehmen, daß dies und die begleitende Abwehrbewegung einen bedingten Reflex als Folge der Decticus-Salzvorstellung darstellt.

Nach diesem Resultat sei nochmals darauf hingewiesen, daß das Bewegungssehen der wesentlichste Faktor des Nahrungserwerbes sein dürfte. Dafür spricht folgender Versuch:

Da die Tiere durch die Strafdressuren bewiesen hatten, wie gut ihr Assoziationsvermögen in Bezug auf Geruch - Geschmack ist, und sie weiters nicht zu bewegen waren, nach der vergällten (oder vermeintlich vergällten) Beute zu beißen, interessierte brennend die Frage, wie sich die Eidechsen nunmehr unter normalen Umständen zu dieser verhalten würden. War mit der Geschmack-Geruch-Assoziation die dazugehörige Gestaltvorstellung so eng verbunden, daß die Beute auch optisch abgelehnt wurde?

Vier Tage nach den ersten positiven Dressurresultaten mit der vergällten Grille wurde den Eidechsen der Augenverband abgenommen und wenige Minuten später einige lebende Grillen dazugeworfen. Die Eidechsen stürzten augenblicklich auf die Tiere los, packten diese und würgten sie hinab. Es war in keiner Phase dieser Aktion ein merkbares Zögern oder eine Hemmung zu bemerken, die man wohl hätte erwarten können.

Sobald jedoch die Tiere wieder geblendet waren, wurden die Grillen abgelehnt! Der Bewegungsreiz fehlte und die negative Assoziation trat wieder in den Vordergrund.

Wie lange eine solche Dressur fortgesetzt werden müßte, um auch den optischen Reiz zu überlagern und damit eine endgültige Adressur eines Nahrungsobjektes zu erreichen, wurde nicht überprüft. Es wäre möglich, daß solcherart der natürliche Nahrungskreis gesprengt werden könnte. Allerdings bliebe es fraglich, ob eine derartige Abgewöhnung eine bleibende wäre; dafür spricht, daß auch die Adressur mit Geruchsstoff nur für einige Wochen Wirksamkeit hatte. Weiters weisen derzeit noch laufende Versuche in die Richtung, daß ein Geruchsschema angeboren zu sein scheint. Frisch geschlüpfte Eidechsen werden durch den bloßen Geruch von Mehlwurm oder *Drosophila* zur ersten Nahrungsaufnahme veranlaßt und können anscheinend diese beiden geruchlich bereits auseinanderhalten, denn sie fraßen nur *Drosophilabrei*, während Mehlwurmbrei nur Pumpen und Züngeln auslöste. In diesem Zu-

sammenhang scheint es umso beachtenswerter, daß eine An-, bzw. Adressur entgegen diesem angeborenem Geruchsschema möglich ist.

II. Die Bedeutung des Geruches in der Beziehung der Geschlechter.

Verhaltensmäßig ist die Beziehung der Geschlechter einheimischer Eidechsen in erschöpfender Weise bereits von *Kitzler*, auf deren Arbeit bereits hingewiesen wurde, untersucht und geklärt worden.

In dieser Arbeit ist auch die Meinung vertreten, daß bei *L. viridis* neben dem optischen Moment ein chemisches vorhanden sein dürfte, denn *L. viridis*-Männchen bissen im Spiegelversuch nicht nach dem vermeintlichen Gegner, wie es z. B. *L. agilis* regelmäßig tat

Da mir kein Freilandterrarium zur Verfügung stand, mußte ich zu einem Notbehelf greifen: Ich besaß ein *L. viridis*-Männchen, welches isoliert gehalten durch Stauung der Kampfreaktion alle zugesetzten *L. viridis*-Männchen wütend anfiel und wegbiß. Diesen Umstand machte ich mir zu Nutze, da Kontrollversuche ergaben, daß nur Männchen gebissen werden, während Weibchen stets geschont, wenn auch drohend animponiert werden (vgl. *Kitzler*).

Das Beißen war somit ein Prüfstein für das Erkennen des Geschlechtes. In einer Reihe von Versuchen wurde die von *Kitzler* geäußerte Ansicht über das Vorhandensein eines chemischen Reizes überprüft und erhärtet.

1. Versuche mit sukzessiver Ausschaltung und Änderung der optischen Merkzeichen.

Durch Blendung wurde das Versuchstier soweit irritiert, daß keine Reaktion auf zugesetzte Artgenossen erfolgte; diese Methode konnte nicht angewendet werden. Es galt daher die optischen Merkmale auszuschalten, die möglicherweise zu einem Erkennen führen könnten.

An erster Stelle stand die blaue Kehlfärbung der *L. viridis* ♂♂, die laut *Kitzler* einem Fernalarm-Merkzeichen gleichkommt. Es wurde daher in den Versuchen dem ♂ die Kehle mit Leuko-

plast verklebt, dem ♀ hingegen mit entsprechender Farbe die Kehle blau gefärbt. Dessenungeachtet wurde das ♂ sofort gebissen, während das ♀ geschont wurde.

Ganz allgemein konnte beobachtet werden, daß das kampf-lustige ♂ die zugesetzten ♀♀ und ♂♂ in gleicher Weise animponierte, sich diesen ruckartig oder rasch hinzulaufend näherte, die Partner mit der Nase anstieß, um sich dann beim ♀ meist in „Wärme-stellung“ zu begeben, oder sich beim ♂ zum Biß zu entschließen, der meist in die Kreuzgegend oder in den Nacken erfolgte.

Lief beim Annähern das ♂ weg, wurde es wild verfolgt und gebissen. Das ♀ ergriff nur in sehr seltenen Fällen (bei sehr rascher Annäherung) die Flucht, wurde aber dann ebenfalls verfolgt und gebissen, war also als ♂ angesprochen worden. Dies beweist, daß auch dem Verhalten des Partners eine wesentliche Bedeutung zukommt, ob er als solcher aufgefaßt wird oder nicht.

Um einer Beeinflussung in dieser Richtung aus dem Wege zu gehen, wurden den zugesetzten ♀♀ und ♂♂ die Augen verklebt, sodaß sie das herbeieilende ♂ nicht sehen und sich daher durch ihr Benehmen nicht als entsprechender Partner, bzw. Gegner legitimieren konnten.

Es zeigte sich, daß trotzdem eine genaue Auswahl getroffen wurde. Auch hier war zu sehen, daß die zugesetzten Tiere „berochen“ wurden, indem das angreifende ♂ nach dem Animponieren die Tiere mit der Nase anstieß; vor allem an den Insertionsstellen der Hinterextremitäten und an den Flanken (s. Abb. 1). Das führte oft soweit, daß die Schnauze richtiggehend hineingebohrt und dadurch der untersuchte Artgenosse ein paar Zentimeter weit weggeschoben wurde. Daraufhin war das Erkennen abgeschlossen und es erfolgte entweder Biß oder duldsames Verhalten.

Es galt nun j e d e n optisch wirksamen Faktor zu eliminieren und so setzte ich den Versuchstieren Papiertüten über den Kopf, sodaß die schmale Form desselben bei ♀♀ gegenüber dem breiter abgesetzten Kopf der ♂♂ nicht mehr in Erscheinung treten konnte; außerdem waren beide Tiere, ♂ und ♀, gleich groß und, zur Sicherheit, um auch die unterschiedliche Körperfärbung auszuschalten — die ♀♀ sind gleichmäßig grün, gegen den Schwanz und die Flanken ins Braun verlaufend, die ♂♂ gleichmäßig hell und dunkel gesprenkelt —, waren beide Tiere mit geruchloser Wasserfarbe gleichmäßig grün angestrichen worden. Somit war ein optisch vollkommen gleichwertiges Bild gewährleistet.

Trotzdem erkannte das *L. viridis*-♂ mit untrüglicher Sicherheit, welches der Tiere es vor sich hatte und reagierte in der entsprechenden Weise! *). Es war somit erwiesen, daß *L. viridis* den Geschlechtspartner, bzw. Gegner geruchlich erkennt.

Es ist in dem Zusammenhang nicht uninteressant, darauf hinzuweisen, daß bei *L. agilis* nach den Angaben *Kitzlers* dieses ausschlaggebende Merkmal für die Spontanreaktion (Beißen) fehlt (denn *L. agilis* beißt auch nach dem Spiegel) und daß die Geschlechter von *L. agilis* deutlich optisch differenziert

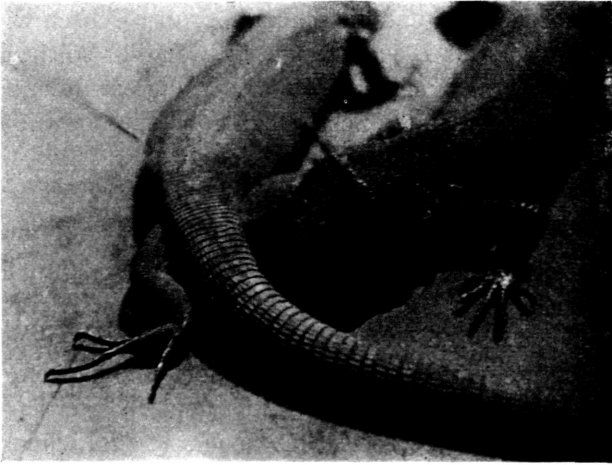


Abb. 1. Typisches Beriechen eines Artgenossen (Weibchen) durch ein *Lacerta viridis*-Männchen. (Beachte die Schnüffelstellung!).

sind, somit ein zusätzliches Geruchsmerkmal sich erübrigt; ebenso ist es wahrscheinlich, daß dem Animponieren von *L. viridis* gegenüber gleichartigen ♂♂ und ♀♀ ohne Unterschied eine, durch ein optisch weitgehend gleichartiges Bild hervorgerufene allgemeine Angriffsstimmung zugrunde liegt, die erst beim geruchlichen Kontakt, verbunden mit Verhalten, Form, Farbe usw., in eine bestimmte Richtung gelenkt wird. Möglicherweise ist diese ursprüngliche Angriffsgeste bei *L. agilis*-♂♂ gegenüber dem ♀ in reine Zeremonie übergegangen, da durch deutliche Färbungsunterschiede ein Erkennen aus der Entfernung wahrscheinlich ist, wofür auch der Wegfall der Bedeutung des geruchlichen Merkmales spricht. Allerdings sei in diesem Zusammenhang an die Arbeit von *Ehrenhardt* erinnert, wonach ein absolutes Formgedächtnis bei den Eidechsen nicht vorhanden ist. Auch *Wagner* stellte in seinen Versuchen ein geringes Unterscheidungsvermögen vor allem in den Farbtönen „grün“ fest.

*) (Selbstverständlich wurde nach jeder Reaktion durch Zusetzen des anderen Partners geprüft, ob das gezeigte Verhalten nicht einfach Zufall wäre.)

Weiters sprechen die Beobachtungen *Kitzlers* bei *L. agilis*-♂♂ stark dafür, daß auch bei dieser Art letzten Endes geruchliche Merkmale für das Verhalten der Tiere entscheidend sind. So konnte sie feststellen, daß *L. agilis* ♂♂ zwar an einem toten ♂ den „Kreuzbiß“ (Paarungseinleitung) durchführten, aber sogleich wieder losließen. Ebenso biß *L. agilis*-♂ ein *L. viridis*-♀ in den Kopf, schlug jedoch unmittelbar darauf in weibchenspezifisches Verhalten um. Mit Recht nimmt die Beobachterin die Wirksamkeit eines chemischen Merkmals als wahrscheinlich an. Im „Reizsummenphänomen“ scheint die Geruchs Komponente bei *L. agilis* gegenüber *L. viridis* zugunsten der Färbung stärker zurückgedrängt, aber doch in letzter „Instanz“ entscheidend.

Daß die Kopfform allein ein wesentliches Merkmal darstellt, zeigte die Beobachtung, daß die schmalköpfigen Echsen wie *L. vivipara* von *L. viridis* als *B e u t e* angesehen und als solche behandelt werden. Dasselbe gilt auch für *L. muralis*, die ebenfalls einen sehr schmalen, wenig abgesetzten Schädelbau aufweist, und für *Psammotromus algirus*, eine schmalköpfige Kielegse.

2. Versuche mit ausgeschalteten Schenkelporen.

Da die vorangegangenen Untersuchungen eindeutig bewiesen, daß ein geruchliches Merkmal beim Erkennen der Geschlechter zumindest bei *L. viridis* von ausschlaggebender Bedeutung ist, interessierte die Frage, ob die oft diskutierten Schenkeldrüsen der Halsbandeidechsen dafür verantwortlich gemacht werden könnten. Deshalb wurden dem zugesetzten *L. viridis* ♂ die Schenkeldrüsen operativ auf beiden Seiten sorgfältigst entfernt. Dieser Eingriff ist sehr leicht durchzuführen, da die Körperhaut locker aufsitzt und ihr die in Frage stehenden Drüsen fest anliegen.

Die herausgeschnittenen dünnen Hautstreifen mit den Drüsen wurden nun sofort dem *L. viridis* ♀ mit Bindfaden auf die Hinterschenkel placiert und dieses sodann, geblendet und getarnt (Tüte, Farbe), dem *L. viridis* ♂ zugegeben.

Trotzdem wurde es sofort als ♀ erkannt und dementsprechend behandelt. Einen Tag nach Entfernung der Schenkelporen wurde nun das operierte ♂, dessen Wundstellen mit dünnen Leukoplaststreifen bedeckt worden waren, sorgfältig mit Alkohol und Wasser gewaschen, um jeden eventuell noch anhaftenden Duftstoff zu beseitigen und sodann geblendet und getarnt dem *L. viridis* ♂ zugesellt.

Trotz des Fehlens der Schenkeldrüsen wurde es sogleich als Männchen gewertet und gebissen! Dieses Ergebnis

blieb auch bei allen Kontrollversuchen durch wiederholten Austausch der Versuchstiere gleich, womit als ziemlich gesichert angenommen werden darf, daß die Schenkeldrüsen nicht als Duftstoffproduzenten für den Geschlechtsgeruch verantwortlich sind und daß die Meinung, wonach diese vielleicht als Halteorgan bei der Begattung dienen dürften, verstärkt wird.

Als Duftquelle würde somit am plausibelsten die Kloake funktionieren, da die Reptilienhaut bekannt drüsenarm ist und Spezialdrüsen, wie sie etwa die Krokodile besitzen, bei Lacertiden nicht vorkommen.

Nun wurde vollständigkeithalber das Experiment ausgedehnt, um zu sehen, wieweit bei Vorhandensein des geruchlichen Merkmales das optische Bild verzerrt werden darf, um das Gesamtbild soweit zu stören, daß die Spontanreaktion des Beißens nicht mehr ausgelöst werden kann.

Zu ähnlichem Zweck hatte *Kitzler* rohe rote Plastilinattrappen angefertigt, mit dem Erfolg, daß die ♂♂ von *L. viridis* nur einmal herbeieilten, um in der Nähe ihre Enttäuschung zu erleben, worauf sie niemals mehr auf diese Attrappen reagierten. Sie reagierten auch negativ auf gelb und braun; nur in der Verbindung gelb + blauer Kehle war ein positives Resultat (Imponieren) zu erkennen.

Das bedeutet, daß eine Attrappe von weitgehender Formunähnlichkeit, außerdem mit Fremdfärbung, gepaart mit Plastilingeruch und noch dazu ohne jedes Verhalten, einer Eidechse zu wenig ist, um anzusprechen. Wenn *Kitzler* dabei vom „Reizsummenphänomen“ spricht, so zeigten anschließende Versuche, wie sehr diese Ansicht zu Recht besteht, denn es gelang meinem Versuchstier ohne weiteres, gelb angestrichene *L. viridis* ♂♂ mit abgedeckter Blaukehle und Kopftüte als solche zu erkennen. Reaktion: Beißen.

Diese Reaktion ist weiter nicht so verwunderlich, da, wie schon *Kitzler* aufmerksam machte, stark gelbliche Exemplare auch im natürlichen Milieu vorkommen und somit der Farbfaktor nicht stark geändert war. Außerdem war Form, Geruch und Bewegung vollkommen erhalten. Ausgeschaltet war Kopfform, die blaue Kehle und männchenspezifisches Verhalten, und somit gelang, was die gelbe Plastilinattrappe von *Kitzler* nicht mehr vermochte.

Eine weitere Steigerung des Versuches bedeutete die Wiederholung des Vorangegangenen, aber diesmal mit roter Farbe. Damit war also nur mehr noch die Körperform und der Geruch erhalten, während Kopfform, blaue Kehle, Körperfarbe und spezifisches Verhalten als wirksames Merkmal eliminiert waren.

Tatsächlich störte die rote Farbe soweit, daß zwar Drohimponieren und Verfolgen, aber kein Beißen ausgelöst wurde. Kontrollversuche mit normal gefärbten Tieren (mit Tüten) bezeugten, daß dies nicht etwa durch Ermüdung hervorgerufen wurde. Die Körperform allein mit dem Geruch genügt offenbar nur zum Imponieren (Gespensterreaktionen wurden nicht beobachtet), das heißt, zur Erkennung des Artgenossen, aber nicht mehr zum tätlichen Angriff.

Dieser wurde jedoch wieder ausgelöst, sobald das rotgefärbte, geblendete Tier, dessen blaue Kehle verklebt war, zufällig eine Bewegung ausführte, die dem Normalverhalten eines Gegners ähnlich war, daher Kopfhoben oder Weglaufen. In diesen Fällen war die Reizsumme (Körperform, Geruch und „Verhalten“) ausreichend, um gegen die Divergenz „Körperfarbe“, „blaue Kehle“ und „typisches Verhalten“ den Biß auszulösen, ein Zeichen, daß auch dem Verhalten des Partners, dem *Kitzler* nur sehr wenig Bedeutung zusprach, eine wesentliche Rolle zukommt (s. Tab. 1).

Resultat: Das Erkennen des Geschlechtes erfolgt bei *L. viridis* durch eine entsprechende Reizsumme, deren einzelne Summanden Körperfarbe (Kehlfarbe), Körperform (Kopfform), Geruch und Verhalten sind. Diese Reizsumme allein ist entscheidend für das Ansprechen und für die entsprechenden Reaktionen gegenüber einem Artgenossen als Gegner ($\sigma\sigma$) oder Partner ($\text{♀}\text{♀}$), gleichgültig, welcher der Faktoren fehlt oder geändert auftritt, mit Ausnahme des Geruchs. Dieser allein bewirkt ein Beißen des Männchens, bzw. unterdrückt dieses bei Abwesenheit. Aus den Beobachtungen von *Kitzler* darf auf ein geruchliches Merkzeichen der Geschlechter auch bei *L. agilis* ziemlich sicher geschlossen werden.

Als Beweis dienen die Spiegelversuche *Kitzlers* sowie eigene, bei denen normale Männchen, mit stark riechendem Öl abgerieben, trotz aller sonst völlig erhaltenen Körpermerkmale, nicht gebissen wurden.

Zu beachten ist, daß bei sämtlichen Versuchen nur der Biß, nicht das Imponieren, positiv bewertet wurde, wodurch das Dominieren des geruchlichen Faktors ersichtlich wird.

Tabelle 1. Versuche zum Reizsummenphänomen eines *Lacerta viridis*-Männchens gegenüber einem Männchen der gleichen Art. Die Versuche 5, 6, 7 veranschaulichen die Bedeutung des Geruches. Dessen alleinige Abwesenheit führte bereits zu negativer Reaktion (Versuch 6). Umgekehrt genügte der Geruch allein, um bei völliger Änderung aller übrigen Merkmale den Biß auszulösen (Versuch 5). Erst zusätzliche Rotfärbung des Körpers bewirkte einen negativen Ausgang des selben Versuches (Versuch 7).

		Reizsumme				Reaktion:	
		optisch		Verhalten		Geruch	
Farbe		Form					
Körper	Kopf	Körper	Kopf				
1. normal	normal	normal	normal	normal	normal	normal	Beißen
2. normal	normal	normal	grün gefärbt	normal	normal	normal	Beißen
3. normal	abgedeckt	normal	abgedeckt	unterdrückt (Blende)	normal	normal	Beißen
4. normal	abgedeckt	rot gefärbt	abgedeckt	annähernd normal	normal	normal	Beißen
5. normal	abgedeckt	♀ Färbung	abgedeckt	(Blende) unterdrückt	normal	normal	Beißen
6. normal	normal	normal	normal	normal	ausgeschaltet (Spiegel)	normal	Drohen
7. normal	abgedeckt	rot gefärbt	abgedeckt	unterdrückt (Blende)	normal	normal	Drohen

III. Funktionskreis des Milieus.

Nachdem die Bedeutung des Geruchsorgans für den Nahrungserwerb, bzw. für die Bildung des Nahrungskreises sowie für das Erkennen des eigenen Geschlechtes bewiesen wurde, blieb noch eine eventuelle Frage nach der Rolle dieses Sinnes für den Funktionskreis des Feindes und des Milieus offen.

In Bezug auf die Bedeutung des Geruchsinnes gegenüber dem Feinde läßt sich mit Sicherheit voraussagen, daß er praktisch kaum in Frage kommen dürfte, denn um die flinken Echsen zu überraschen, bedarf es eines raschen Feindes und bei der Schnelligkeit der erforderlichen Annäherung erscheint die Annahme einer geruchlichen „Warnung“ ziemlich aussichtslos, zumal da Duftstoffe, wie die vorangegangenen Versuche zeigten, wahrscheinlich nur in geringer Entfernung wahrgenommen werden und damit ein Fernsinnesalarm, wie ihn manche vorzüglich riechende Säuger besitzen, ausgeschlossen sein dürfte. Wir können annehmen, daß optische, eventuell Erschütterungs- und akustische Reize die hauptsächlichsten Beziehungen zum Feind herstellen.

So blieb die geruchliche Korrelation gegenüber dem Milieu offen und hier erschien mir die Frage der Orientierung zum Wasser hin die wichtigste, denn sonst wäre wohl nur das Auffinden, bzw. Aufsuchen eines Schlupfwinkels, eines Platzes für die Eiablage usw. in Erwägung zu ziehen.

1. Bemerkungen zur Brutpflege.

Es ist bedauerlich, daß Beobachter der Eiablage dieser nicht jene Aufmerksamkeit zuteil werden ließen, die sie verdienen würde, besonders da merkwürdige Orientierungserscheinungen zutage treten, die leider nur zur Kenntnis genommen, aber nicht weiter untersucht wurden.

So schreibt *Kitzler* im Kapitel über „Brutpflege“, daß ein Eidechsenweibchen (*L. viridis*) ein Gelege in einem Loch ca. 10 cm tief vergrub und am nächsten Tag genau dasselbe Loch wieder aufsuchte, obgleich sich ganz nahe dabei ein gleiches Loch befand. Die Verfasserin war darüber sehr erstaunt, nahm aber eine Geruchsorientierung als äußerst unwahrscheinlich an, erklärte das Phänomen durch den optischen Sinn und legte versuchsweise ein Ei vor die Öffnung, welches gefressen wurde. Ich weiß nicht,

welcher Gedanke diesem Versuch zugrunde gelegt war, glaube aber, daß es für die Orientierungsfrage aussichtsreicher gewesen wäre, das Ei eventuell in das Nebenloch zu bringen. Außerdem führt *Kitzler* eine aus dem Brehm entnommene Beobachtung *Böttgers* kurz an, wonach ein *L. viridis* ♀ Eier im Sande neben einer Wasserschüssel vergrub und darauf den Sandhügel errichtete.

Böttger nahm das Gelege heraus, stellte dabei unabsichtlich den Wasserbehälter an eine andere Stelle und ebnete den aufgeworfenen Hügel wieder ein.

Merkwürdigerweise übergeht *Kitzler* den nun folgenden wesentlichsten Teil der Beobachtung *Böttgers*; er berichtet nämlich mit Erstaunen über einen „unbegreiflichen“ Orientierungssinn des Tieres, da dieses am nächsten Tag an genau derselben Stelle wieder den Sandhügel errichtete (vgl. *Kitzler*!), obwohl als einziges Orientierungsmittel die Wasserschale hätte in Frage kommen können; sie stand aber nun an einer anderen Stelle. Sonst war kein Anhaltspunkt in dem nur mit Sand gefüllten Behälter gegeben. *Böttger* hat unbewußt einen Versuch über das Auffinden des Geleges unter Ausschaltung des optischen Sinnes durchgeführt und war daher, ohne es zu wollen, einen Schritt weiter wie *Kitzler* gegangen!

Auch wenn Letztere meint, daß Eier in einer Bodentiefe von etwa 10 cm kaum gerochen werden dürften, so scheint doch der Hinweis angebracht, daß es nicht unbedingt die Eier selbst, sondern eventuell der, durch Berührung mit dem Gelege (eventuell durch Ausscheidung beim Legeakt selbst) mit Duftmarken versehene Boden ausreichend für eine chemische Orientierung sein könnte. Anders ist der unfreiwillige Versuch *Böttgers* nicht zu deuten.

2. Die Orientierung zum Wasser.

Die Fragestellung lautet: Wie findet die Eidechse das Wasser und welche Rolle fällt dabei dem Geruchsvermögen zu?

Zur Untersuchung gelangten neun Exemplare von *L. viridis*, zehn *L. agilis* und drei Exemplare einer großen französischen *L. muralis*. Alle Versuche ergaben dasselbe, woraus auf die Einheitlichkeit des Vorgangs des Wasserfindens bei allen einheimischen Eidechsen geschlossen werden darf.

Die Aufmerksamkeit auf diese Verhältnisse wurde durch den Umstand geweckt, daß nicht wie üblich ein Wassernapf in den Behälter gestellt worden war, den die Tiere bald kennen und aufsuchen lernen, sondern daß Wasser einfach in den Behälter gesprengt und dann von den Tieren aufgeleckt wurde. Das sofortige Reagieren auf die benetzten Stellen reizte zur Fragestellung.

A. Versuche mit geblendeten Tieren.

Da die Bedeutung der Geruchsorgane vor allem interessierte, wurden den Tieren nach bewährter Methode die Augen zugeklebt, wodurch optische Orientierung ausgeschaltet war. Auch wurde der Behälter 1 bis 2 Tage lang stärker geheizt, um die Tiere zu rascherem und prompterem Reagieren zu veranlassen.

Nun wurde den vollkommen reglosen, geblendeten Tieren ein mit Wasser getränkter Wattebausch in etwa 5 cm Entfernung vorgehalten, wobei mit besonderer Sorgfalt jedes Geräusch vermieden wurde, das die Tiere vielleicht hätte aufmerksam machen können.

Es zeigte sich, daß nach dem ersten Atemholen sofort rasches Pumpen einsetzte, der Kopf wurde gehoben und unter Suchbewegungen desselben rückten die Tiere züngelnd näher, bis das Wasser gefunden war und aufgeleckt wurde.

Die Versuche wurden in ähnlicher Weise wiederholt, nur wurden kleine Wassertropfen auf Glasstreifen im Behälter verteilt angeboten. Weiters gelangten dünne Pipetten, an deren Spitze ein Wassertropfen hing, zur Anwendung (ca. 10 cm Entfernung).

Auch hier zeigte sich nach dem ersten Atemzug in der wasserdampfhältigen Luft sofortiges, tiefes und rasches Pumpen, Suchbewegungen des Kopfes und Näherung zur Feuchtigkeitsquelle. Die Bewegungen wurden in der Nähe immer aufgeregter und die einzelnen Tropfen wurden mit untrüglicher Sicherheit gefunden und gierig aufgeleckt, bzw. aus der hochgehaltenen Pipette mit erhobenem Oberkörper abgezapft. Da auch sonst beim Suchen sehr oft eine Orientierung mit steil erhobenem Kopf erfolgte, vermutete ich, daß dies natürlicherweise kein außergewöhnliches Verhalten sei, und fand dies später bestätigt (siehe Freilandbeobachtungen).

Gleiches Verhalten wurde mit Wasserschalen, die in eine Behälterecke gebracht worden waren, beobachtet.

Resultat: Die Eidechsen sind befähigt, nur mit Hilfe der Nasenhöhle Wasser wahrzunehmen und zu finden.

B. Versuche mit normalen Tieren.

Das Experiment erfuhr eine Weiterführung, indem normale Tiere (d. h. ungeblendet) in einen großen Behälter (100 × 60 × 70 Zentimeter) gebracht wurden. Auch hier fanden die Tiere die Feuchtigkeitsquelle und bei diesen Versuchen zeigte sich eine weitere, sehr interessierende Tatsache: Auch ohne Heizung, aber bei sehr starker Trockenheit, verkrochen sich sämtliche Tiere im Erd- und Steinhaufen, der an einer Seite des Behälters errichtet war, und kamen nicht mehr zum Vorschein, gleichgültig, wie die Temperatur oder Lichtverhältnisse bestellt waren, hielten also einen regelrechten „Trockenschlaf“!

Nun wurde mit einer sogenannten Nebelspritze an der entgegengesetzten Wand Wasser ganz fein zerstäubt — mit dem Erfolg, daß nach ca. 10 Minuten sämtliche Tiere hervorgekrochen kamen und an der befeuchteten Seite nach Wasser suchten! Dieser Versuch wurde verschiedentlich wiederholt und zeitigte stets den gleichen Erfolg.

Dieser wurde auch dann erzielt, wenn den Tieren die Augen verklebt waren, und es gewährte einen eigenartigen Anblick, wie die geblendeten Echsen, die vor dem Zerstäuben von Wasser sich vor der Trockenheit in ihre Verstecke retiriert hatten, nun eiligst aus diesen herauskrochen und oft mit erhobenem Kopf, hastig über ungesehene Hindernisse stolpernd, der Feuchtigkeit zueilten, um, dort angelangt, gierig mit der Zunge nach Wasser zu suchen. Die Bewegung kann als „gerichtet“ bezeichnet werden, wir dürfen daher von einer positiven Hydrotaxis sprechen.

Resultat: Allein die Nasenhöhle ist befähigt, die Eidechsen Luftfeuchtigkeit erkennen zu lassen und sie zu Stellen hoher Feuchtigkeitskonzentration zu leiten. Sie darf als Fernsinnesorgan für die Wasseraufnahme gelten.

C. Bemerkungen zum „Wasserreflex“.

Bei den vorangegangenen Experimenten zeigte es sich oft, daß mit Brause begossene Eidechsen „an dem Wasserstrahl hinaufkletterten“, ein Reflex, der schon *Kammerer* und *Kitzler* auffiel und dessen Erscheinung diese nicht zu deuten vermochten.

Von dem Gedanken ausgehend, daß vielleicht großes Durstgefühl die Tiere dem Wasser „entgegenreibt“, versuchte ich diese

Bewegung auch durch Bestäuben mit der Nebelspritze auszulösen. Aus Entfernung wirkte dies überhaupt nicht, während aus der Nähe eine Abwehrbewegung erzielt wurde, d. h. die Augen wurden geschlossen und der Kopf aus der Strahlrichtung gedreht, so wie es zu erwarten war. Ein Hinbewegen zum Wasser konnte es demnach nicht sein (als Appetenzverhalten aus Durst), denn da dieses auch in feinsten Form „geruchlich“ wahrgenommen wird, hätte der Reflex auch durch Betätigung der Nebelspritze aus der Entfernung ausgelöst werden müssen.

So wurde der Vermutung einer Abwehrbewegung, hervorgerufen durch das „körperliche“ Empfinden von „Wasser“ (dieses mußte daher relativ grob dosiert sein) nachgegangen; folgender Versuch bestärkte mich in meiner Meinung:

Geblendete *L. agilis* und *L. viridis* wurden auf ein Brettchen gebracht und der Sonnenbestrahlung ausgesetzt, um durch erhöhte Aktivität günstige Resultate zu erhalten. Sodann wurde das ruhig sitzende Tier vorsichtig mit dem Brettchen auf Wasser aufgesetzt und langsam eingetaucht.

Kaum war der Kontakt mit dem Wasser hergestellt, erhob sich das Tier mit der zur Frage stehenden Bewegung, um bei tieferem Eintauchen wegzuschwimmen. Es ist wahrscheinlich, daß das Hinaufklettern am Wassertrahl einen Abwehrreflex darstellen dürfte, der auf der Vorstellung vom „ins-Wasser-gefallen-sein“ basiert.

Da das „Klettern am Wasserstrahl“ besonders häufig bei gut durchwärmten Tieren erzielt werden kann, ist der Gedanke naheliegend, daß die Wärme das Tier nicht nur aktiviert, sondern daß das Tier eventuell durch den solcherart deutlich hervortretenden Temperaturunterschied das Wasser stärker als solches empfindet. Es wäre nicht uninteressant, das Benehmen von *L. vivipara* in dieser Richtung zu prüfen, die ja mit dem Wasser schon in rein ökologischer Hinsicht vertrauter zu sein scheint, als die übrigen einheimischen Lacertiden.

D. Der optische Sinn als Hilfe bei der Wasseraufnahme.

Nachdem die Bedeutung der Nasenhöhle als Alarm- und Leitorgan zum Auffinden von Wasser sichergestellt war, schien eine Prüfung auf ein eventuell mitwirkendes optisches Moment lohnend.

Die Tiere wurden zu diesem Zweck durch Trockenheit und Wärme veranlaßt, unter Steine zu kriechen und einen Trockenschlaf zu halten. Sodann wurde in den sonst leeren Behälter eine Glasplatte gelegt, deren Oberfläche mit einem Gemisch von Bitumen + Paraffin übergossen und dieses nach dem Erkalten durch Aufpressen eines groben Leinentuches aufgerauht wurde, sodaß sich eine gleichmäßige matt-schwarze Fläche darbot. Auf diese wurden nun kleine Kieselsteine von verschiedener Farbe, außerdem farblose kleine Glasperlen, Öltropfen und Wassertropfen verteilt. Sobald diese Anordnung getroffen war, wurden die versteckten Tiere durch feinstes Zerstäuben von Wasser mit Hilfe der Nebelspritze hervorge lockt.

Bei der nun folgenden Wassersuche zeigte es sich, daß die Steinchen überhaupt nicht beachtet wurden, die Glaskugeln hingegen und der Rand der Spiegelglasscheibe, worin Reflexe auftraten, beäugt und wiederholt mit der Zunge betastet wurden. Dergleichen die glänzenden Öltropfen, die nach 2 bis 3 maligem vorsichtigen Probieren wieder aufgegeben wurden. Es war aber ganz offensichtlich ein zögerndes, langsames Prüfen. Im Gegensatz dazu trat vor einem Wassertropfen heftiges aufgeregtes Suchen auf, begleitet von Pumpen und gierigem Züngeln nach dem Wassertropfen, der sehr rasch gefunden und aufgeleckt wurde.

Der Schluß, der aus dem angeführten Verhalten der Tiere abzuleiten ist, lautet:

Die Nasenhöhle übermittelt den Feuchtigkeitsreiz selbst auf weite Entfernung mit relativ hoher Empfindlichkeit, funktioniert überdies als Leitsinnesorgan, das die Tiere zu Stellen hoher Feuchtigkeitskonzentration steuert, und löst in deren unmittelbarer Nähe Suchbewegungen und Züngelreflexe aus. Dabei tritt zusätzlich der optische Sinn in Funktion, wobei auf glitzernde lichtbrechende Objekte angesprochen wird.

E. Über die eventuelle Bedeutung anderer Sinne für das Auffinden von Wasser.

Daß kaum irgendwelche andere Sinnesorgane für das Auffinden des Wassers verantwortlich gemacht werden können, ergibt sich aus folgenden Überlegungen:

1. Der Hautsinn der Reptilien erscheint weitgehend durch Verhornung zurückgedrängt. Das beweisen auch Versuche, bei

denen die durstigen Tiere auf einzelne Wassertropfen, die auf sie gebracht waren, nicht reagierten, sowie die Versuche über den „Wasserreflex“.

Eine Erklärung eines eventuellen Feuchtigkeitssinnes der Haut, wie sie Czcloth (1930) bei Triton in bezug auf die Orientierung zum Wasser hin annehmen kann, wird hier auf Schwierigkeiten stoßen.

2. Das Jacobsonsche Organ darf ebenfalls außer Acht gelassen werden; verkrochene wie auch ruhig liegende Tiere züngelten nicht und krochen auch oft ohne Züngeln der Wasserstelle zu. Erst in der Nähe setzte das Züngeln verstärkt ein, um unmittelbaren Kontakt mit dem Wasser zu bekommen. Außerdem zeigte das wiederholte Kosten von Öl, daß außer der Nasenhöhle nur das Auge allein mitwirken dürfte.

Dies bestätigte ein weiterer Versuch, in dem einer *L. viridis* in einer Glasschale 3% Formol geboten wurde.

Das Tier kam zur Schale, roch das Formol (langsame Pumpbewegungen) und züngelte langsam, ohne, wie erwartet, eine Abwehrreaktion zu zeigen. Nach wiederholtem Züngeln und Beäugen wurde schließlich die Flüssigkeit gekostet, worauf heftigste Abwehrreaktion erfolgte. Dies zeigt, daß ein völlig fremder, wenn auch (möglicherweise) unangenehmer Geruch mit dessen Träger nicht identifiziert wird; er wird mit dem Objekt nicht in Beziehung gebracht; das „Gefüge“ im Üxküll'schen Sinn, die Verbindung „Merk-Wirkzeichen“ wird nicht erkannt. (Bei den Versuchen der Geruchsdressur wurde der völlig ungewöhnliche Duft mittels der optischen Merkzeichen der Beute erlernt und sodann mit diesen assoziiert.)

Außerdem wurden die Versuche mit Tieren, deren Jacobsonsches Organ mit einem Elektrokauterisator ausgebrannt worden war, wiederholt und kein anderes Verhalten beobachtet.

Überdies ist die Zunge selbst so feucht, daß ein Registrieren der Feuchtigkeitskonzentration durch diese schwerlich erfolgen könnte. Und angenommen, dies wäre möglich, so würde eine weitere Orientierung durch die Zunge, bzw. durch das Jacobsonsche Organ nicht in Betracht kommen, da das Tier bereits durch Lecken Wasser aufgenommen und somit die Zunge und das Jacobsonsche Organ (falls mit diesem geprüft würde) reichlich mit Feuchtigkeit versehen hat. Außerdem ist letzteres stets mit Tränengangflüssigkeit gefüllt.

3. Aus diesen Gründen erscheint jedwede Annahme von feuchtigkeitsregistrierenden Epithelien und Schleimhäuten der Mundhöhle, des Rachens usw. hinfällig. Es wäre auch in solchem Falle

ein genaues Auffinden der einzelnen Tropfen (siehe Versuche mit geblendeten Tieren) damit schwer zu erklären.

F. Versuche mit olfactoriusdurchtrennten Tieren.

Um jedem Zweifel gerecht zu werden, wurde bei einigen Exemplaren von *L. viridis* und *L. agilis* der Olfactorius auf operativem Wege ausgeschaltet. Der Eingriff erfolgte, wie schon anfangs beschrieben, durch Abheben des Schädeldaches, worauf der Nervus olfactorius distal vom Bulbus olfactorius durchtrennt wurde. Die Tiere waren daraufhin etwas langsamer, aber durchaus reaktionsfähig.

Die Wiederholung der vorangegangenen Versuche jedoch zeigte, daß keines der geblendeten Tiere imstande war, das Wasser aufzufinden, gleichgültig in welcher Form und Entfernung dieses zur Verfügung gestellt wurde. Auch ein Züngeln in unmittelbarer Nähe vermittelte keinen Eindruck der Wassernähe. Es wurde nur aufgenommen, wenn der Kopf eingetaucht und durch nachträgliches Züngeln der Kontakt mit der Flüssigkeit aufrecht erhalten wurde, was selten der Fall war. Es wurden nie Pumpen, Züngeln oder Suchbewegungen mit dem Kopf beobachtet, auch wenn sich das Wasser in nächster Nähe befand, ein Beweis, daß der Olfactorius den Feuchtigkeitsreiz übermittelt.

Die operierten Eidechsen wurden nunmehr ungeblendet denselben Prüfungen unterzogen. Es zeigte sich, wie vorauszusehen war, daß die durch Trockenheit in die Schlupfwinkel getriebenen Tiere die durch in den Behälter gesprengtes Wasser hervorgerufene Luftfeuchtigkeit nicht zu perzipieren vermochten und nicht hervorkamen.

Auch frei herumkriechende Tiere fanden aufgestelltes Wasser nur rein durch Zufall.

Bloß bei Lichtreflexen wurde mit der Zunge geprüft und so rein optisch in die Nähe gebrachte Wassertropfen erkannt und aufgeleckt.

Resultat: Die Versuchstiere, deren Olfactorius ausgeschaltet worden war, vermochten weder einen Feuchtigkeitsreiz aufzunehmen, noch konnten sie Wasser gerichtet auffinden und damit in Kontakt gelangen. Nur wenn es in optisch günstiger Form geboten wurde (Lichtbrechung), gelang seine Aufnahme.

IV. Freilandbeobachtungen.

Alle Laboratoriumsresultate gewinnen an Bedeutung, wenn sie sich sinnvoll dem Lebenszyklus des untersuchten Organismus einfügen, bzw. einen praktischen Zweck in seinem Lebenshaushalt offenbaren, der bis dahin verborgen geblieben war. Die Kette der lebendigen Systeme, die das Tier in seiner natürlichen Umwelt darstellt und die durch das Herauslösen von Einzelgliedern zwecks genauerer Detailuntersuchung unterbrochen worden war, wieder zu schließen, ist vornehmstes Ziel des auf Sinn und Zweck eingestellten menschlichen Geistes, um sich nun „verstehend“, wie er meint, an dem kunstvoll gefügten Ganzen noch mehr zu erfreuen. So ist das Bestreben, den Laborergebnissen eine für das Tier „praktische“ Bedeutung abzugewinnen, bzw. diesen durch Einpassen in einen natürlichen Rahmen eine solche zuzuschreiben, verständlich.

In diesem Sinne muß ein Blick auf die natürlichen Lebensgewohnheiten der Eidechsen getan werden. Vorliegende Beobachtungen wurden nicht an einem „Beobachtungstag“ nach Programm durchgeführt, sondern gelegentlich gemacht, Erfahrungen gesammelt und nicht zuletzt durch Mitteilungen erfahrener Praktiker ergänzt. Hier war es vor allem Herr *A. Stejskal* aus Wien, der auf ein wochenlanges Studium von Eidechsen in ihrer natürlichen Umgebung zurückblicken kann und der mir manch wichtigen Hinweis, bzw. gewisse Bestätigungen meiner eigenen Beobachtung geben konnte. Zusammengefaßt rundet sich folgendes Bild:

1. Die Wasseraufnahme.

Die Echsen verlassen nicht, wie vielfach angenommen, morgens ihre Schlupfwinkel, sobald die Sonne den Tau aufgetrocknet hat, sondern bereits so früh, daß ihnen dieser zur nötigen Wasseraufnahme zur Verfügung steht. Nach zuverlässigen Angaben von *Stejskal* stellt dies die erste Betätigung der Eidechsen dar (*L. viridis*). Ich selbst habe zu wiederholten Malen am frühen Morgen bei Sonnenschein *L. agilis* und *L. vivipara*, noch etwas schwerfällig sich bewegend, im taunassen Gras angetroffen.

Daß dies die weitaus häufigste Form des Wasseranbots besonders bei Schönwetter sein dürfte, wird jedem klar, der nach anderen Wasseransammlungen im Wohngebiet der Eidechsen Ausschau hält. Eine Ausnahme dürfte wohl nur *L. vivipara* bilden.

Eine willkommene Zubeiße, besonders an tauarmen Sommertagen, dürfte der Regen sein. Ich habe *L. agilis* nach längerer Haltung an einem leicht zugänglichen Ort ausgesetzt, wo sie sich seßhaft machte und, da sie sich durch vorhergegangene Käfigung nicht menschenscheu zeigte, sehr gut zu beobachten war.

Dabei ließ sich feststellen, daß z. B. bei gewittrigem Regen (August, 16 Uhr) das Tier sich nicht gleich verkroch, sondern Tropfen aufleckte, bei stärkerem Regen sich zurückzog, um nach dessen Ende sogleich hervorzukommen und Wasser von Gras und Steinen aufzunehmen.

Desgleichen kam das Tier bei großer Hitze sofort aus seinem Versteck, als ich ca. 30 cm davon entfernt Wasser auf eine Stelle in den Sand sprengte. Es kroch sogleich hin (vergleiche Versuche) und leckte am Boden. Allerdings schien ihm der Sandboden wenig zuzusagen, denn es äugte wiederholt auffallend monokulär in die oberhalb befindlichen Grasbüschel empor und leckte auch einen hängenden Tropfen ab. Die Ansicht geht wohl nicht fehl, daß nackter Sand oder Erdboden nur selten zur Verfügung steht (auch wegen der mechanischen Verunreinigung gemieden wird) und das Wasser hauptsächlich von Steinen, Laub und Gras aufgenommen werden dürfte.

Der im Laborversuch festgestellte „Trockenschlaf“ erfährt durch die Freilandbeobachtung eine wertvolle Ergänzung, da er namentlich in den Trockenperioden der Hochsommermonate auftritt. Bei absolutem Wassermangel und dem oft tagelangen Ausbleiben morgendlichen Taufalles wird es nach dem Ergebnis des Laborversuches verständlich, daß zu solchen Zeiten Eidechsen kaum im Freien angetroffen werden. (Vielleicht ist auch der Tau allein bei sehr großer Hitze nicht ausreichend. Es ist mir leider nicht gelungen, Beobachtungen zu sammeln, ob die Tiere in solchen Hitzeperioden bei Taufall morgens Wasser aufnehmen, um sich dann gleich wieder zu verkriechen.) Sie tauchen aber nach ergiebigen Regenfällen wieder auf.

Für diesen Trockenschlaf spricht auch die Beobachtung, daß *L. vivipara*, die auf Moorzweiden vorkommt, auch zu den trockensten und heißesten Zeiten dort anzutreffen war.

Schon in Brehms Tierleben findet sich ein Hinweis: „... die Alten (*L. agilis*) scheinen sich, wie Leydig glaubt, nach der Fortpflanzungszeit in Verstecke zurückzuziehen und zu vergraben, um

vielleicht in ähnlicher Weise, wie es bei Wassermolchen vorkommt, eine Art Sommerschlaf zu halten. Es ist eine Tatsache, daß im Frühjahr an bestimmten Orten Eidechsen recht häufig sein können und später geradezu selten geworden sind, namentlich wenn starke Hitze sich eingestellt hat. Dygès hat dies längst wahrgenommen und ebenfalls dahin ausgelegt, daß die Tiere entweder in eine Art Erstarrung, Sommerschlaf, verfallen oder sich in kühle, feuchte Verstecke zurückziehen.“

Wie die Versuche zeigten, handelt es sich mit größter Wahrscheinlichkeit um einen Trockenschlaf, wobei die fundamentale Bedeutung der Nase für die Wahrnehmung wieder eingetretener Außenfeuchtigkeit offensichtlich wird.

2. Der Nahrungserwerb.

Nach der Wasseraufnahme begibt sich die Eidechse regelrecht auf Futterjagd! Es scheint nicht richtig zu sein, wenn vielfach behauptet wird, daß die Echse „mit großem Geschick sich eine Stelle auswählt, die mit ihrer eigenen Färbung im Einklang steht. Hier nun lauert sie auf die Beute“ (Brehms Tierleben „Lacertilier“ Allgem. Teil). Es mag dies insoweit zutreffen, als die Eidechse nach dem Pirschgang sich zu sonnen pflegt, wobei ins Gesichtsfeld kommende Nahrung von den gefräßigen Tieren selbstverständlich nicht unbeachtet bleibt.

Es ist wohl richtig, daß der optische Sinn eine überragende Rolle spielt (eine *L. agilis* vermag einen Mehlwurm aus ca. 1 m Entfernung zu bemerken, siehe *Ehrenhardt*). Eine eigene Beobachtung mag dies veranschaulichen.

Bei einer *L. agilis* ließ sich in ca. 50 cm Nähe auf einem Betonsockel eine Wespe nieder. Die Eidechse bemerkte das Tier sofort und pirschte sich ruckweise bis auf ca. 20 cm heran; sodann stürzte sie, rascher als das menschliche Auge folgen konnte, auf das Insekt los.

Als das Tier wieder zur Ruhe kam, befand es sich aber nicht an der Stelle, wo die Wespe gegessen hatte, sondern etwa 10 cm seitlich abgewendet am Rand des Betonsockels in der Richtung, in der ich die abgeflogene Wespe gerade noch entschwinden sah!

Das zeigt, daß selbst in der unerhört schnellen Bewegung während des Bruchteils einer Sekunde das Abfliegen der Beute beobachtet und die eigene Bewegung dementsprechend koordiniert worden war, eine beachtliche Leistung.

Trotzdem solcherart dem Bewegungssehen auch auf den „Jagdzügen“ größte Bedeutung zukommt, scheint das festgestellte geruchliche Vermögen doch auf gewisse Möglichkeiten schließen zu lassen. Daß Geruch allein Zupacken veranlassen kann (siehe Fressen eines Steines mit Beuteduft), gibt einen Hinweis, daß der Nahrungserwerb auch ohne optische Hilfsmittel getätigt werden kann.

Dies trifft im natürlichen Milieu zu, sobald die Beute unbeweglich ist (Totstellen von Insekten), da die Form kaum erkannt wird (*Ehrenhardt*), oder wenn die Beutetiere im Gras, Laub usw. versteckt sitzen. Hier werden sie sicherlich nicht optisch, sondern rein geruchlich erkannt und gefunden. Daß auch in solchem Milieu und nicht nur im freien übersichtlichen Gelände herumgestreift wird, zeigten Eigenbeobachtungen.

Bei Schönwetter habe ich selbst noch nach Sonnenuntergang im hohen Wiesengras *L. agilis* herumstreifend angetroffen, ebenso auch *L. viridis* am frühen Vormittag und an Spätnachmittagen in Laub, Kraut- und Buschwerk herumsuchend beobachtet.

Es ist weiter nicht ausgeschlossen, daß diese „Futtersuche“ (statt „Beutelauer“) noch wesentlich gesteigert wird, wenn schlechte Verhältnisse gegeben sind; z. B. an trüben Sommertagen, an denen die Insekten nicht in großen Mengen schwärmen, sodaß die hungrigen Eidechsen bei bloßem Lauern zu halbwegs günstigen Tageszeiten kaum eine ausreichende Nahrungsmenge erbeuten dürften.

Daß *L. agilis* vielfach in dichten Wiesen angetroffen wird, ist allgemein bekannt.

Einen weiteren wesentlichen Faktor dürfte der Geruchssinn im Nahrungskreise darstellen, denn auch Freilandbeobachtungen zeigen, daß geruchlich nicht entsprechende Objekte entweder erfahrungsgemäß (?) optisch erkannt und gemieden (*Pyrrhocoris*-) oder bei genügender Nähe nach geruchlicher Orientierung abgelehnt werden (Käfer, Raupen).

Über die Beziehung der Geschlechter wurden keine Freilandbeobachtungen gemacht (doch dürfte kaum ein wesentlicher Unterschied zu den Laborerfahrungen bestehen), ebenso nicht über die Territorialfrage oder das paarweise Zusammenleben von Eidechsen.

Resultat: Freilandbeobachtungen zeigen, daß das Geruchsorgan auch in der natürlichen Umwelt der Eidechse sowohl für die Wasseraufnahme als auch für den Nahrungserwerb von großer Bedeutung ist.

V. Allgemeine Betrachtungen.

Nach dem durch vorliegende Versuchsergebnisse erzielten Überblick läßt eine vorsichtige Beurteilung der durch die Beobachtungen gewonnenen Einblicke die Erwägung gerechtfertigt erscheinen, daß die Lacertiden über ein recht gut funktionierendes Geruchsvermögen verfügen, dessen Leistung und Bedeutung uns für den ersten Augenblick überraschen könnte. Zumindest scheint in die althergebrachte Ansicht, daß wir es mit reinen „Augentieren“ zu tun haben, eine Bresche geschlagen.

Es mag dies an der begrifflichen Tendenz des „Augentiers Mensch“ liegen, selbst alles mit seinen Augen zu sehen und daher diesen Sinn vor allen anderen in Erwägung zu ziehen, sich für ihn zu interessieren und alle Beobachtungen möglichst auf diesen zurückführen zu wollen. Da der Geruchssinn keine so auffallend spezifischen Reaktionen auszulösen scheint (diese daher ohne spezielle Versuchsanordnung nicht augenfällig werden) und der Mensch selbst als „Mikrosmat“ an diesem nur geringen Anteil hat, ist es leicht erklärlich, daß er optisch denkt und der Olfactorius ins Hintertreffen gerät.

Nun machen vorliegende Ergebnisse wahrscheinlich, daß das Geruchsvermögen der Eidechsen zwar in keiner Weise dominierend, aber doch als wesentlicher Faktor in der Beziehung des Tieres zu seiner Umwelt mitspielt. Nach allen Erfahrungen resultiert das, uns durch das tierische Verhalten offenbarte, „Reizsummenphänomen“ nicht nur (neben Außen- und Innenfaktoren wie Temperatur, Licht, Reaktionsbereitschaft usw.) allein aus optischen Eindrücken wie Bewegung (Verhalten), Form und Farbe, sondern auch zu erheblichem Teil aus geruchlichen Komponenten, die gar oft die optischen zumindestens ersetzen können (Beißen des Gegners bei *L. viridis*, Auffinden und Unterscheiden der Beute, Auffinden von Wasser).

Es fragt sich, ob wir bei dieser Einsicht weiterhin von ausgesprochenen Augentieren sprechen dürfen. Jedenfalls schließt sich der Befund eines wohl ausgebildeten Geruchssinnes bei untergeordneter Bedeutung des Jacobson'schen Organs, den von *Kahmann* durchgeführten Versuchsreihen über das Jacobson'sche Organ durchaus an.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Das Geruchsvermögen ist bei den Eidechsen (*L. viridis*, *L. agilis*, *L. muralis*) gut ausgebildet. Sämtliche Beute wird gerochen.

2. Die Nase spielt eine bei weitem größere Rolle als das Jacobsonsche Organ. Dieses tritt, übereinstimmend mit den Befunden *Kahmanns*, nur akzessorisch in Funktion zum unmittelbaren Prüfen vor oder in dem Munde.

3. Der Beutegeruch wird durch die Nase aus ca. 8 bis 10 cm Entfernung sichtbar wahrgenommen (durch die gesteigerte Brustatmung, die als „Pumpen“ bezeichnet wurde, erkenntlich) und löst Suchbewegungen aus.

4. Dieser allein ist bei Ausfall des optischen Sinnes befähigt, Zubeißen und Freßakt, selbst bei ungeeigneten Objekten, auszulösen. Es ist höchstwahrscheinlich, daß ein Geruchsschema den Tieren angeboren ist.

5. Eidechsen lassen sich entgegen diesem angeborenem Geruchsschema auf fremden Geruch positiv dressieren, wie Versuche mit stark süßlich duftendem Öl aufzeigten. Es gelang, adressierte Eidechsen nach Steinen usw., die mit Dressurduft markiert waren, beißen zu lassen, selbst als die Tiere im Besitz ihres optischen Sinnes waren.

6. Es hat den Anschein, als würden die Lacerten zirka eine Woche zur Bildung neuer Assoziationen benötigen, sobald sie täglich adressiert werden. Diese Zeitspanne wurde ungefähr bei den von mir durchgeführten Geruchs- und Geschmacksdressuren, sowie auch bei den Gehördressuren von *Berger* (1924) als Lernzeit benötigt.

7. Die Eidechsen konnten durch Vergällung einer bestimmten Beute mit Kochsalz dazu gebracht werden, bei gleichzeitiger Ausschaltung des optischen Sinnes diese Beute zu meiden, nahmen jedoch andere Nahrungsobjekte an. Durch Engerstellung der Verschiedenheit der Beutetiere konnte gezeigt werden, daß die Echsen in der Lage sind, selbst feinste Qualitätsunterschiede des Geruches zu registrieren. Sie vermochten Grillen von Locustiden, und weiters Locustiden untereinander geruchlich zu unterscheiden, auch wenn diese lebend und unvergällt angeboten wurden.

8. Auf dieses Vermögen dürfte die Bildung eines erworbenen Nahrungskreises zurückzuführen sein. Für sein Bestehen spricht die Bevorzugung von Lieblingsfutter, sowie die Ablehnung gewisser Beutetiere schon aus relativ großer Entfernung.

9. Freilandbeobachtungen zeigen, daß der Geruch bei Nahrungssuche in unübersichtlichem Gelände von großer Bedeutung sein dürfte, analog zu den Feststellungen im Laborversuch.

10. Der arteigene Geruch ist bei *Lacerta viridis* wesentlich am endgültigen Festlegen im Verhalten gegenüber dem Artgenossen als Gegner oder Geschlechtspartner beteiligt. Ein Männchen dieser Art kämpft nicht gegen ein anderes, sobald dieser Reiz in der Reizsumme fehlt. Umgekehrt wird bei Anwesenheit des typischen Geruches gekämpft, auch wenn die optischen Merkmale stark verändert erscheinen; daraus wird die Bedeutung dieses Faktors im Reizsummenphänomen beim Paarungsverhalten ersichtlich. Der geschlechtscharakteristische Geruch stammt nicht aus den Schenkelporen, da eine operative Entfernung derselben keinerlei Änderung des Verhaltens bewirkte.

11. Die Nasenhöhle registriert Luftfeuchtigkeit und ermöglicht den Eidechsen das Wasser gerichtet aufzufinden. Die Nase darf daher als Alarm- und Leitsinnesorgan bezeichnet werden. Bei der Auffindung von Wasser kann der optische Sinn zusätzlich in Aktion treten, wobei auf stark lichtbrechende Stellen angesprochen wird.

12. Bei Ausschaltung des Olfactorius sind die Tiere nicht imstande, Wasser zu finden, außer in optisch günstigen Fällen.

13. Freilandbeobachtungen zeigen, daß die Eidechsen durch Tau und Regenfall ihr Wasserbedürfnis gedeckt finden. Bei großer Trockenheit ziehen sich die Tiere zu einem Trockenschlaf zurück, den sie unterbrechen, sobald genügend Feuchtigkeit vorhanden ist. Die Luftfeuchtigkeit wird von den versteckt liegenden Tieren durch die Nase perzipiert und veranlaßt das Aufsuchen der Feuchtigkeitsquelle. Diese Annahme machen Freilandbeobachtungen auch in der natürlichen Umwelt höchst wahrscheinlich.

Literatur.

Baumann: 1929, Experimente über den Geruchssinn und den Beuteerwerb der Viper. Z. f. vgl. Physiol. 10. — Berger, K.: 1924, Experimentelle Studien über Schallperzeption bei Reptilien. Z. f. vgl. Physiol. 1. — Bolk-Goeppert-Lubosch: 1931, Kap. Schenkelporen. Handb. d. vgl. Anat. I.; Bolk-Goeppert-

- Lubosch*: 1934, Niedere Sinnesorgane, Handb. d. vgl. Anat. II. — *Buddenbrock*: 1937, Geruchssinn. Vergl. Physiol. I. — *Czeloth, H.*: 1930, Untersuchungen über die Raumorientierung von Triton. Z. f. vgl. Physiol. 13. — *Ehrenhardt, H.*: 1936, Formsehen und Sehschärfenbestimmung bei Eidechsen. Z. f. vgl. Physiol. 24. — *Henke, K.*: 1924, Die Färbung und Zeichnung der Feuerwanze und ihre experimentelle Beeinflußbarkeit. Z. f. vgl. Physiol. 1. — *Herter, K.*: 1940, Über Vorzugstemperaturen von Reptilien. Z. f. vgl. Physiol. 28; *Herter, K.*: 1943, Die Beziehungen zwischen der Ökologie und der Thermotaxis der Tiere. Biol. gen. 17. — *Holst, E. v.*: 1948, Von der Mathematik der nervösen Ordnungsleistung. Experientia 4. — *Kahmann, H.*: 1932, Sinnesphysiolog. Studien an Reptilien. Zool. Jahrbuch 51; *Kahmann, H.*: 1939, Über das Jacobsonsche Organ der Echsen. Z. f. vgl. Physiol. 26. — *Kitzler, G.*: 1941, Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. Z. f. Tierpsychol. 4. — *Locher, Ch.*: 1927, Der Nahrungserwerb von *Bufo calam.* L. Z. f. vgl. Physiol. 6. — *Matthes, E.*: 1923, Das Geruchsvermögen von Triton beim Aufenthalt unter Wasser. Z. f. vgl. Physiol. 1; *Matthes, E.*: 1924, Das Geruchsvermögen von Triton beim Aufenthalt am Land. Z. f. vgl. Physiol. 1. — *Pratt, W. C.*: 1948, The Morphology of the Ethmoidal Region of *Sphenodon* and Lizards. Proc. Zool. Soc. VI. 118, Part. I. — *Rensch-Eisentraut*: 1927, Experimentelle Untersuchungen über den Geschmackssinn bei Reptilien. Z. f. vgl. Physiol. 5. — *Schwangart, F.*: 1939, Aus der Psychologie der Reptilien. Z. f. Tierpsych. 4. — *Tinbergen*: 1948, Physiologische Instinkforschung. Experientia 4. — *Wagner, H.*: 1932, Über den Farbensinn der Eidechsen. Z. f. vgl. Physiol. 18. — *Werner, F.*: 1913, Reptilien. Brehms Tierleben 2.