

Paare, Paschas, Partisanen – Variabilität von Sozialverhalten und Fortpflanzungssystem in heimischen Smaragdeidechsenpopulationen ¹

KERSTIN ELBING

Zusammenfassung

Es werden Beobachtungen zu Sozialverhalten und Fortpflanzungssystemen in drei brandenburgischen Populationen der Smaragdeidechse *Lacerta viridis* dargestellt. Die sozialen Verhaltensweisen unterscheiden sich je nach Individuendichten und räumlicher Konstellation paarungsbereiter Weibchen. Bei insgesamt hohen Dichten können zwischen den männlichen Smaragdeidechsen Dominanzhierarchien auftreten, die dazu beitragen, verlustreiche Kämpfe zu vermeiden. Letztere treten in weniger dicht besiedelten Habitaten, wo die aktuellen Kräfteverhältnisse stets neu bestimmt werden müssen, häufiger auf. Unter diesen Bedingungen ist auch die **Paarbindung** zwischen männlichen und weiblichen Tieren eng und langdauernd. Bei hohen Weibchen- und gleichzeitig geringen Männchendichten wird eine deutlich weniger intensive Paarbindung beobachtet. Bei einem stark unausgewogenen Geschlechterverhältnis wechseln die wenigen Männchen („**Paschas**“) zwischen einzelnen paarungsbereiten Weibchen hin und her, mit denen sie jeweils nur einige Stunden verbringen. Bei mittleren Populationsdichten und leicht unausgeglichener Geschlechterverhältnis konnten junge Männchen beobachtet werden, die im Zuge einer „**Partisanenstrategie**“ gezielt die vorübergehend unbewachten Weibchen aufsuchten, wodurch sie ihre ansonsten sehr geringen Chancen auf eine Teilnahme an der Reproduktion verbessern können.

Abstract

For three populations of the green lizard *Lacerta viridis* from north-eastern Germany observations on social behaviour and mating system are given and discussed. According to abundance of lizards and the location of females, social behaviour (described by parameters like dominance hierarchy, kind and frequency of fights, pair binding) is differing between the populations. As of this, mating systems are differing, too. To maximise individual reproductive success, „Pascha“ behaviour of males was observed as well as „pair binding“ and „partisan“ strategy.

¹ Dieser Bericht wurde während der Tagung der AG Lacertiden am 17. März 2001 in Gersfeld als Vortrag gehalten.

Einleitung

Die Gesamtheit der innerhalb einer Population ausgeprägten sozialen Verhaltensmuster (hier definiert als: „Alle Verhaltensweisen, bei denen Individuen in irgendeiner Art und Weise auf Artgenossen reagieren“) führt zur Ausprägung einer Sozialstruktur, die die Fortpflanzungschancen des einzelnen Individuums beeinflusst. Dabei sind aus dem Tierreich verschiedenste Strategien bekannt, mit denen Einzelindividuen bei möglichst geringem Aufwand einen möglichst maximalen Fortpflanzungserfolg erzielen können. Erkenntnisse über das Sozialverhalten mitteleuropäischer Eidechsen entstammen weitgehend Terrarienstudien (KITZLER 1941, WEBER 1957). Erst in jüngerer Zeit wurden für die Zauneidechse *Lacerta agilis* detaillierte Freilandbeobachtungen zum Sozialverhalten (BLANKE 1995, ELBING 1997) sowie zu Einzelaspekten aktueller Fortpflanzungssysteme (OLSSON et al. 1995, ELBING 1997) publiziert, die darauf hindeuten, dass zumindest am Rande des Verbreitungsgebietes Variationen des Sozialverhaltens und damit auch des Fortpflanzungssystems auftreten können.

Für die Smaragdeidechse *Lacerta viridis* gibt es jedoch bisher kaum vergleichbar intensive Freilandbeobachtungen, obschon bereits KITZLER (1941) die Verifizierung der Terrarienbeobachtungen fordert, da „es aber erst durch sorgfältige Freilandbeobachtungen festzustellen (ist), ob das Männchen nicht etwa abwechselnd mit einem von mehreren paarungswilligen Weibchen, die in seiner Nähe sind, geht, und ob in seiner Abwesenheit auch schwächere Männchen an die Weibchen herankommen“. Im Rahmen einer populationsökologischen Untersuchung an drei brandenburgischen Freilandpopulationen von *Lacerta viridis* gelang es, die geforderten „sorgfältigen Freilandbeobachtungen“ zu erheben (ELBING 2000). Sie dienen als Grundlage für die folgende Beschreibung und Diskussion von Sozialverhalten und Fortpflanzungssystemen dieser Art.

Untersuchungsmethoden

Die Beobachtungen erfolgten im Rahmen einer vergleichenden populationsökologischen Studie an drei Populationen der Smaragdeidechse *Lacerta viridis* in der Niederlausitz (Brandenburg, Nordost-Deutschland). Die Freilandarbeiten fanden je nach Wetterbedingungen beinahe täglich zwischen April und September der Jahre 1994, 1995 und 1996 statt. Zusätzlich wurden ergänzende Beobachtungen aus den Jahren 1997 und 1998 einbezogen. Insgesamt liegt eine Datenbasis von $n = 2447$ Fangereignissen, $n = 7672$ Einzelbeobachtungen und $n = 198$ Beobachtungen von Interaktionen zwischen einzelnen Smaragdeidechsen vor.

Untersuchungsgebiete

Das Untersuchungsgebiet 1 (UG 1) befindet sich in einem jungen, schütterten Kiefernforst. Das flächige Gebiet weist bei einer Gesamtgröße von 20 ha einen für Forstflächen hohen Anteil an Saumstrukturen auf.

Das Untersuchungsgebiet 2 (UG 2) liegt im Randbereich einer Kiefernheide und hat eine lineare Ausdehnung. Bei einer Größe von circa 4 ha weist es eine gute Ausstattung mit für Smaragdeidechsen relevanten Sonderstrukturen, wie Geäststapel, Sandhügel und Ähnliches, auf.

Das Untersuchungsgebiet 3 (UG 3) erstreckt sich linear entlang eines Bahndammes. Es ist etwa 2 ha groß und weist eine Vegetation mit stellenweise ruderalem Charakter auf. Allerdings treten auch offene Stellen und kiefernbestandene Abschnitte auf.

	UG 1	UG 2	UG 3
Populationsgröße:	27/35/53 = 115	8/13/12 = 33	4/13/21 = 38
Populationsdichte:	1,4/1,8/3,7 = 6,8	2,0/3,3/3,0 = 8,3	2,0/6,5/10,5 = 19,0
Sex-Ratio (Mai / Juni):	1 : 1,3	1 : 1,7	1 : 3,3

Tab. 1. Die wichtigsten populationsbiologischen Parameter der drei untersuchten Smaragdeidechsenpopulationen. Alle Angaben beziehen sich dabei auf die Mittelwerte (1994-1996) der konkreten Fangzahlen (angeführt als männlich/weiblich/subadult).

Main characteristics of population biology in the three study areas. Data are given as means (1994-1996) of the catching numbers differentiated by males/females/subadults.

Die Untersuchungsgebiete werden von Smaragdeidechsenpopulationen bewohnt, die durch die in Tabelle 1 aufgelisteten Parameter beschrieben werden können.

Die Populationen unterscheiden sich sowohl in ihrer Größe (Faktor 3), als auch in ihren Abundanzen (Faktor 4) und ihren Geschlechterverhältnissen (Faktor 3). Die größte Population (Population 1) weist dabei die geringsten Abundanzen und ein annähernd ausgeglichenes Geschlechterverhältnis auf. Die höchsten Abundanzen bei erheblich unausgeglichenem Geschlechterverhältnis zeigt die Population 3.

Verhalten der Männchen untereinander

Die Frage, um wen oder was männliche Smaragdeidechsen eigentlich konkurrieren, lässt sich eindeutig beantworten: Konkurrenz besteht im Hinblick auf die individuellen Fortpflanzungschancen. Da sich diese in Zeit und Raum wandeln, konnte im Rahmen der vorgestellten Untersuchungen keine Territorialität im engeren Sinne (incl. Verteidigungsverhalten) festgestellt werden. Die Smaragdeidechsenmännchen verteidigen vielmehr jeweils „aktuelle Fortpflanzungschancen“ – das heißt fortpflanzungsbereite Weibchen ihres Umfeldes. Dabei kommt es (nur in Anwesenheit eines Weibchens!) im UG 1 zu harten, verletzungsreichen Kämpfen (Abb. 1). Eine Möglichkeit, solche Kämpfe zu vermeiden und trotzdem klarzustellen „wer der Stärkere ist“, stellen ritualisierte Kommentkämpfe dar, wie sie besonders im UG 3 beobachtet wurden. Treffen zwei Männchen aufeinander, zeigen sie Droh- und Imponierverhalten, woraufhin sich das unterlegene Tier kampfflos zurückzieht. Je ungleicher die aufeinander treffenden Männchen sind, umso kürzer ist die Auseinandersetzung und umso weiter zieht sich das unterlegene Männchen zurück. Dies hat zur Folge, dass junge Männchen häufig erst in die Peripherie und dann ganz aus dem Untersuchungsgebiet abgedrängt werden. Da junge Weibchen diesem Verdrängungsdruck nicht unterliegen, hat dies ein erheblich unausgeglichenes Geschlechterverhältnis zur Folge (Tab. 1).

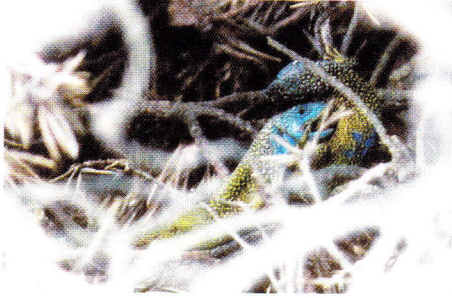


Abb. 1. Kampf im Unterholz. In Populationen mit geringen Dichten, in denen keine Dominanzhierarchien aufrecht erhalten werden können, kommt es in Anwesenheit eines Weibchens häufig zu Verletzungskämpfen.

Fight in underwood. Injury fights often occur in low density populations where no dominance hierarchies can be kept upright. They are only observed at the presence of a female.

Harte Verletzungskämpfe auf der einen und Kommentkämpfe beziehungsweise Dominanzhierarchien auf der anderen Seite sind zwei extreme Pole, zwischen denen es auch Übergänge geben kann. Dies belegen die Verhaltensbeobachtungen, die im UG 2 gemacht werden konnten: Hier treten in peripheren Bereichen bei geringen Männchen- und Weibchendichten eher Verletzungskämpfe, in zentralen Bereichen mit hohen Weibchen- und reduzierten Männchendichten eher Kommentkämpfe und Dominanzhierarchien auf. Letztere sind allerdings weniger stabil als im UG 3. Die skizzierten Unterschiede spiegeln sich auch in der relativen Häufigkeit und der Saisonalität von charakteristischen Pileusverletzungen bei Männchen verschiedener Untersuchungsgebiete wider (Abb. 2).

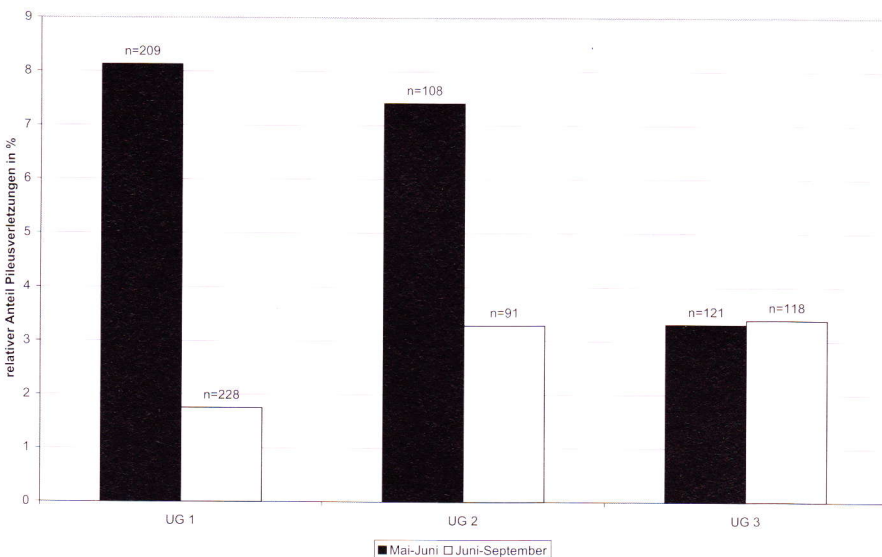


Abb. 2. Relative Häufigkeiten und Saisonalität charakteristischer Pileusverletzungen bei den Männchen der verschiedenen Untersuchungsgebiete (UG 1, IUG 2, UG 3). Bezugsgröße bildet jeweils die Gesamtzahl der Kontroll- das heißt der Fangereignisse.

Percentage and seasonal occurrence of characteristic pileus injuries in males. Data is given for three study areas (UG 1, UG 2, UG 3). Reference (100 %): Number of total catchings per population and intervall.

Abb. 3. Junges Smaragdeidechsenmännchen nach einem Verletzungskampf.

Young male of the Green lizard after an injury fight.

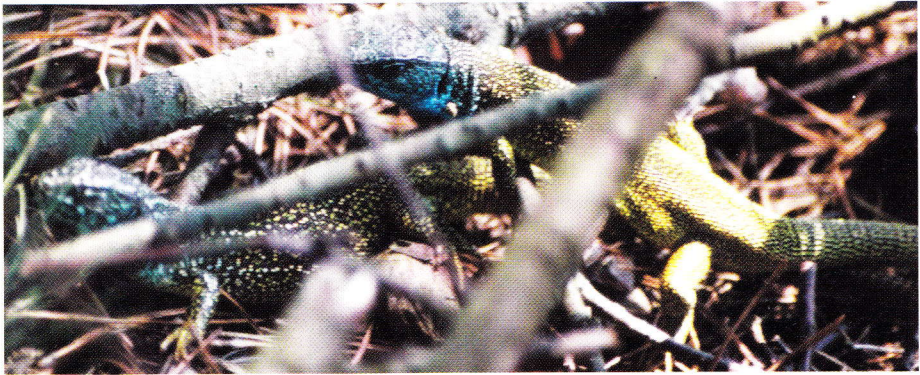


Abb. 4a u. b. Paare der Smaragdeidechse *Lacerta viridis* in einer südbrandenburgischen Population. In der – je nach Population unterschiedlich lang andauernden – Phase strenger Paarbindung finden nicht nur die eigentlichen Paarungen statt, es werden vielmehr alle Aktivitäten gemeinsam ausgeführt.

Couples of the Green lizards *Lacerta viridis* in a South Brandenburgian population. During the phase of strong pair affinity – differently long depending on the population – not only mating takes place but moreover all activities are done together.

Im UG 1 treten zur Fortpflanzungszeit sehr hohe, außerhalb der Fortpflanzungszeit niedrige relative Häufigkeiten von Pileusverletzungen auf. Im UG 3 wurden hingegen über das ganze Jahr hinweg niedrige Raten von Pileusverletzungen festgestellt, was auf die Dominanzhierarchie zurückzuführen ist, durch die Verletzungskämpfe vermieden werden. Die Smaragdeidechsen des UG 2 zeichnen sich hingegen durch relativ hohe Raten von Pileus- und anderen Verletzungen während der Fortpflanzungszeit aus. Dabei fällt auf, dass davon insbesondere jüngere Männchen betroffen sind (Abb. 3). Hierzu passt auch die Beobachtung von PETERS (1970), der die intensivsten Kämpfe zwischen adulten Smaragdeidechsenmännchen in dünn besiedelten Habitaten beobachtete.

Paarbindung

Häufig werden männliche und weibliche Smaragdeidechsen gemeinsam angetroffen, was zu der Annahme geführt hat, die Art lebe paarweise (MERTENS & SCHNURRE 1949). Die gemeinsamen Aktivitäten der Paare sind nicht selten mit Körperkontakt verbunden, was im Zuge der Wärmeanlehnung (KITZLER 1941) thermoregulatorische Vorteile mit sich bringt und den Männchen die Kontrolle der Weibchen erleichtert. Auffällig ist, dass im UG 1 (geringe Gesamtdichte und ausgeglichenes Geschlechterverhältnis) eine sehr enge Paarbindung besteht, die über einen Zeitraum von circa zwei Wochen andauert. Das Männchen weicht dem Weibchen dabei solange nicht von der Seite, wie dieses Paarungen zulässt (Abb. 4). Dauerhafte, über mehr als eine Fortpflanzungsperiode hinaus kontinuierlich fortbestehende Paarbindungen, wie bei der Zauneidechse (BLANKE 1995), konnten allerdings nicht festgestellt werden. Im UG 3 (hohe Weibchendichten, jüngere Männchen weitgehend vertrieben, unter den anwesenden Tieren herrscht Dominanzhierarchie) ist die Paarbindung hingegen locker und dauert nie länger als mehrere Stunden hintereinander. Während die Weibchen vergleichsweise ortsgebunden sind, machen die Männchen häufiger „Ausflüge“, die sie zu weiteren Weibchen führen. Für wenige Stunden zeigt sich dann wieder eine Paarbindung mit gemeinsamen Aktivitäten, bei denen es auch zu Paarungen kommen kann. Zu einem späteren Zeitpunkt verlässt das Männchen dann auch dieses Weibchen auf der Suche nach weiteren Partnerinnen.

Das UG 2 nimmt bezüglich des Paarbindungsverhaltens eine Mittelstellung ein. Während in zentralen Habitatbereichen eher die Strategie „Pascha im Harem“ verwirklicht wird, verhalten sich die Paare in peripheren Habitatbereichen mehr als „festes Paar“. Dabei ist die Paarbindung, im Gegensatz zu den Tieren im UG 3, auf circa 2 – 4 Tage beschränkt. Alle Tätigkeiten werden in diesem Zeitraum gemeinsam ausgeführt. Anschließend verlassen die Männchen die Weibchen, mit denen sie sich gepaart haben, um weitere Weibchen zu suchen.

Die Unterschiede von Intensität und Dauer der Paarbindungen führen zu Differenzen in der Anzahl der Partner mit denen einzelne Individuen vorübergehend anzutreffen sind („Aktivitätspartner“). Diese Anzahl ist nicht zwangsläufig mit der Anzahl der Paarungspartner identisch, aber ein deutlicher Hinweis auf diese. In Abbildung 5 sind die jeweiligen relativen Anteile von Individuen mit unterschiedlichen Anzahlen von Aktivitätspartnern für männliche und weibliche Tiere in den untersuchten Populationen dargestellt. In Population 1 konnten sowohl Männchen als auch Weibchen nur in Ausnahmefällen mit mehr als einem Aktivitätspartner angetroffen werden. Die Anzahl der Aktivitätspartner liegt bei den Männchen höher als bei den Weibchen und

in Population 2 höher als in Population 3. Den Maximalwert erreicht dabei das alte Männchen „C“ der Population 3, welches im Laufe einer Fortpflanzungssaison mit 6 verschiedenen Weibchen angetroffen werden konnte.

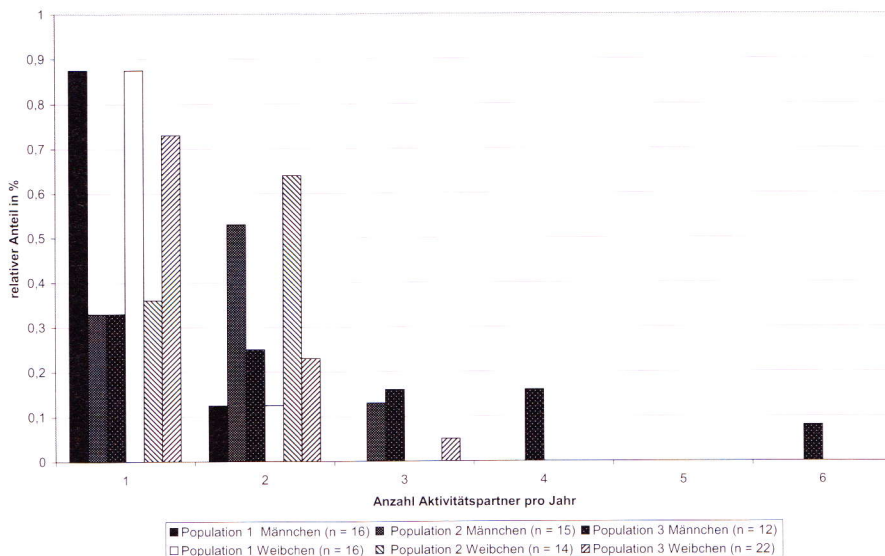


Abb. 5. Relative Häufigkeiten von Individuen, die innerhalb einer Saison mit unterschiedlichen Anzahlen von Aktivitätspartnern (1-6) angetroffen werden konnten.
Percentage of individual green lizards which have been observed with different numbers of activity partners (1-6).

Synthese: Fortpflanzungssysteme

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass sich in den einzelnen Untersuchungsgebieten sich je nach Populationsdichte und Geschlechterverhältnis verschiedene Fortpflanzungssysteme entwickelt haben, die sich in unterschiedlich starker Territorialität und im Paarbindungsverhalten niederschlagen. Dabei lassen sich zwei konträre Fortpflanzungssysteme beschreiben:

- Das Modell „Pascha-im-Harem“

Dieses Modell ist vor allem im Untersuchungsgebiet 3 ausgeprägt. Dabei herrscht über die ganze Saison hinweg eine harte Konkurrenz zwischen den ortsgewunden alten und nachwachsenden jüngeren Männchen, die versuchen, sich dauerhaft anzusiedeln. Dies gelingt jedoch nur einzelnen Tieren, die Übrigen werden aus dem Untersuchungsgebiet vertrieben. In der Konsequenz ist die Individuendichte männlicher Smaragdeidechsen vergleichsweise niedrig. Unter den anwesenden Männchen herrscht eine Dominanzhierarchie, die energetisch aufwendige Auseinandersetzungen minimiert. Unter diesen Bedingungen ist eine strenge Paarbindung mit ständiger Bewachung des Weibchens nicht erforderlich. Ganz im Gegenteil: Es sind kurze

Aufenthalte bei wechselnden Weibchen vorteilhaft, da dies die individuellen Fortpflanzungschancen des jeweiligen Smaragdeidechsenmännchens erhöht. Gleichzeitig ist die Wahrscheinlichkeit, dass sich während der Abwesenheit ein anderes Männchen mit dem kurzfristig unbewachten Weibchen paart, vergleichsweise gering.

Die Vorteile dieses Modells bestehen darin, dass die Häufigkeit aufwendiger Verletzungskämpfe reduziert und damit der individuelle Schaden minimiert wird. Allerdings erfordern Ausbildung und Aufrechterhaltung einer Dominanzhierarchie einen erhöhten energetischen Aufwand über die gesamte Aktivitätsperiode. Individuell besonders nachteilig wirkt sich dieses Modell natürlich für die jüngeren, unterlegenen und in der Folge dauerhaft verdrängten Männchen aus. Bei ihnen ist kaum davon auszugehen, dass sie sich – und sei es außerhalb des Untersuchungsgebietes – erfolgreich fortpflanzen.

- Das Modell „Jahresabschnittspartner“

Bei geringen Gesamtabundanz – wie etwa im UG 1 – ist es für die Männchen von Vorteil, ein einmal aufgefundenes Weibchen ständig zu bewachen und erst dann zu verlassen, wenn dessen Paarungsbereitschaft abnimmt. Ein vorzeitiges Verlassen könnte einem konkurrierenden Männchen die Paarung ermöglichen und damit den eigenen Fortpflanzungserfolg stark reduzieren (OLSSON et al. 1995 nennen für *Lacerta agilis* bis zu 60 %). Die Chancen angesichts der geringen Gesamtdichten eine weitere Partnerin zu finden, stehen vergleichsweise schlecht. Die Nachteile eines solchen Verhaltens übersteigen die denkbaren Vorteile insbesondere dann erheblich, wenn das neu aufgefundene Weibchen kleiner oder jünger ist als das Erste und eine geringere Investition in die Fortpflanzung zu erwarten ist oder wenn eine Paarung erst nach einem Kampf mit einem anderen, sie bewachenden, Männchen erfolgen kann.

Dieses Modell hat den Vorteil, dass die kräftezehrenden Auseinandersetzungen auf den Zeitraum der eigentlichen Fortpflanzung limitiert werden. Allerdings sind die Kämpfe dann auch sehr energieintensiv und führen zu erheblichen Verletzungen (über deren wohl erhebliche Folgewirkungen derzeit nur spekuliert werden kann).

Die skizzierten Strategien bilden die beiden Pole, zwischen denen sich unterschiedliche Verhaltensweisen einordnen lassen. Dabei können auch innerhalb eines Untersuchungsgebietes unterschiedliche Verhaltensweisen und Übergänge zwischen beiden Verhaltensweisen auftreten. So konnten in zentralen Bereichen des Untersuchungsgebietes zwischen den wenigen anwesenden alten Smaragdeidechsenmännchen (wenig stabile) kampfermeidende Dominanzhierarchien beobachtet werden, während es in peripheren Habitatteilen teilweise zu heftigen Verletzungskämpfen kam. Da hier auch die Abundanz weiblicher Tiere vergleichsweise gering sind, erweist es sich als zweckmäßig, einmal aufgefundene Weibchen bis zum Nachlassen ihrer Paarungsbereitschaft auch zu bewachen. Ähnliches gilt – da jüngere Männchen in diesem Untersuchungsgebiet nicht vollständig abgedrängt wurden – selbst für die zentralen Habitatbereiche. Andererseits ist die räumliche Konstellation weiblicher Tiere (unausgeglichenes Geschlechterverhältnis!) in diesen Bereichen so günstig, dass das Auffinden eines weiteren paarungsbereiten Weibchens recht wahrscheinlich ist. Nach einigen Tagen in Paarbindung (zum Vergleich: UG 1: bis zu 14 Tage; UG 3: wenige Stunden) machen sich die Männchen denn auch auf die Suche nach weiteren Paarungspartnerinnen. Dies wiederum eröffnet die Möglichkeit einer weiteren männlichen Fortpflanzungsstrategie – der „Partisanenstrategie“: Besonders jüngere Männ-

chen versuchen, sich durch unauffälliges Verhalten auch während der Fortpflanzungszeit in zentralen Habitatbereichen zu halten und in Abwesenheit der sie bewachenden Männchen an die Weibchen heranzukommen, um sich mit diesen zu paaren. Der Erfolg dieser Strategie ist abhängig von der Habitatstruktur (Sichtbarkeit der Konkurrenten!), von der Verteilung der Weibchen im Habitat sowie von der Aufmerksamkeit des dominanten Männchens. Die in dieser Population hohe Rate der Pileusverletzungen (Abb. 2), von denen insbesondere junge, zweijährige Männchen betroffen sind, deutet darauf hin, dass diese „Partisanenstrategie“ einen hohen Preis hat. Durch diese Strategie erhalten sich die jungen Smaragdeidechsenmännchen ihre Chance auf eine erfolgreiche Teilnahme an der Fortpflanzung. Ob ihnen dies tatsächlich oft gelingt, darf bezweifelt werden.

Dass diese „Partisanenstrategie“ in den beiden anderen Untersuchungsgebieten nicht beobachtet werden konnte, lässt sich auch damit erklären, dass diese Strategie dort weniger erfolgversprechend ist, da die paarungswilligen Weibchen streng bewacht werden (UG 1) beziehungsweise die räumlich-zeitliche Verteilung der Smaragdeidechsen ungünstig ist (UG 3).

Literatur

- BLANKE, I. (1995): Untersuchungen zur Autökologie der Zauneidechse (*Lacerta agilis* L., 1758) im Raum Hannover, unter besonderer Berücksichtigung der Raum-Zeit-Einbindung. – Diplomarbeit Universität Hannover: 98 S (unveröffentlicht).
- ELBING, K. (1997): How to arrange rendezvous – distribution patterns and reproduction events in a small population of sand lizards (*Lacerta agilis*). – In: BÖHME, W., W. BISCHOFF & T. ZIEGLER (eds.): Herpetologia Bonnensis (SEH), pp. 99-104.
- (2000): Fortpflanzungsbiologie und Populationsökologie der Smaragdeidechse (*Lacerta viridis*, LAURENTI, 1768) in ihren brandenburgischen Reliktvorkommen. – Dissertation Universität Bremen, Wissenschaftsverlag Mainz, Aachen, 268 S.
- KITZLER, G. (1941): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. – Z. Tierpsychol., Hamburg, **4**: 353-402.
- MERTENS; R. U. SCHNURRE, O. (1949): Eidonomische und ökologische Studien an Smaragdeidechsen Deutschlands. – Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt/M., **481**: 1-28
- OLSSON, M., A. GULLBERG & H. TEGELSTRÖM (1995): Mate guarding in male sand lizards (*Lacerta agilis*). – Behaviour, Leiden, **133**: 367-386.
- PETERS, G. (1970): Studien zur Taxionomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen IV. Zur Ökologie und Geschichte der Populationen von *L. v. viridis* (LAUR.) im mitteleuropäischen Flachland. – Veröff. Bez. Mus. Potsdam (Beiträge Tierwelt Mark VII), **21**: 49-119.
- WEBER, H. (1957): Vergleichende Untersuchungen des Verhaltens von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis*), Mauereidechsen (*L. muralis*) und Perleidechsen (*L. lepida*). – Z. f. Tierpsychol., Hamburg, **14**: 448-472.