

# Jahres- und Tagesrhythmen in der Aktivität und Beobachtungshäufigkeit dreier mitteleuropäischer Schlangenarten (Squamata: Serpentes: Colubridae)

Circannual and circadian rhythms in the activity and observation frequency  
of three Middle European snake species  
(Squamata: Serpentes: Colubridae)

WERNER KAMMEL

## SUMMARY

The present study compares *Zamenis l. longissimus* (LAURENTI, 1768), *Natrix n. natrix* (LINNAEUS, 1758) and *Natrix tessellata* (LAURENTI, 1768) in terms of circannual and circadian activities and their relation to the ambient air temperature. Observations were made at four sites in Austria.

*Natrix natrix* was active at lower temperatures than *N. tessellata* and *Z. longissimus*, implying earlier beginning of the circannual as well as circadian actions in the former. While the Grass Snake started reproductive activities in the second half of March and first half of April, the Aesculapian Snake was only observed basking at that time. The circannual above-ground activity of the Dice Snake set in sporadically in the first and increased in the second half of April. In a year characterized by unfavorable weather conditions, the earlier mating of *N. natrix* resulted in reproductive success, whereas *Z. longissimus* suffered total loss of offspring.

*Natrix tessellata* exhibited increased activities in the morning (before 10 a.m. CEDT) compared to both other species. In *Z. longissimus*, the circadian activity was more continuously spread across the day than in *N. natrix*.

Concerning the apparent abundance in relation to ambient air temperatures, *N. natrix* was more often observed at temperatures below 19 °C than the other species. There was no significant difference between *N. tessellata* and *Z. longissimus* in their temperature-related activity, even though *Z. longissimus* was active at a slightly lower average ambient air temperature (22.7 °C) than *N. tessellata* (23.2 °C).

## KURZFASSUNG

Die vorliegende Untersuchung vergleicht *Zamenis l. longissimus* (LAURENTI, 1768), *Natrix n. natrix* (LINNAEUS, 1758) und *Natrix tessellata* (LAURENTI, 1768) hinsichtlich ihrer zirkannualen und zirkadianen Aktivität und deren Abhängigkeit von der Lufttemperatur. Beobachtungen erfolgten an vier Standorten in Österreich.

*Natrix natrix* war bei niedrigeren Lufttemperaturen aktiv als *N. tessellata* und *Z. longissimus*, was mit einem früheren Beginn der zirkannualen und zirkadianen Aktivität bei ersterer einherging. Während bei der Ringelnatter bereits in der zweiten März- und ersten Aprilhälfte Fortpflanzungsaktivitäten stattfanden, beschränkten sich die Aktionen der Äskulapnatter in diesem Zeitraum auf ausgedehnte Sonnenbäder. Die zirkannuale Aktivität der Würfelnatter an der Erdoberfläche begann vereinzelt in der ersten, verstärkt dann in der zweiten Aprilhälfte. In einem Jahr mit ungünstigem Witterungsverlauf führte der jahreszeitlich früher gelegene Paarungstermin von *N. natrix* zum Reproduktionserfolg, während dieser bei *Z. longissimus* zur Gänze ausblieb.

*Natrix tessellata* zeigte eine höhere morgendliche (vor 10.00 Uhr CEDT) Aktivität als die beiden anderen Arten. Bei *Z. longissimus* verteilte sich die zirkadiane Aktivität gleichmäßiger über den Tag als bei *N. natrix*.

Hinsichtlich der apparenten Abundanz in Abhängigkeit von der Lufttemperatur unterschied sich *N. natrix* von beiden anderen Natternarten dadurch, daß sie häufiger bei Temperaturen unter 19 °C beobachtet wurde. Zwischen *N. tessellata* und *Z. longissimus* bestand in der temperaturabhängigen Aktivität kein signifikanter Unterschied, wenn auch die bei *Z. longissimus* gemessenen durchschnittlichen Lufttemperaturen (22,7 °C) geringfügig unter den bei *N. tessellata* gemessenen (23,2 °C) lagen.

## KEY WORDS

Reptilia: Squamata: Serpentes: Colubridae; *Natrix n. natrix*, *Natrix tessellata*, *Zamenis l. longissimus*, ecology, behavior, physiology, circannual and circadian, temperature-related activity, apparent abundance; Austria

## EINLEITUNG

Im Rahmen einer Dissertation zur Biologie der Äskulapnatter, *Zamenis longissimus longissimus* (LAURENTI, 1768) in Öster-

reich (KAMMEL 1999) wurde neben der Aktivität dieser Schlange auch jene von anderen Reptilienarten an den Untersuchungsstand-

orten erhoben. Ausreichendes Datenmaterial für einen Aktivitätsvergleich gegenüber *Z. l. longissimus* liegt für *Natrix natrix natrix* (LINNAEUS, 1758) und *Natrix tessellata* (LAURENTI, 1768) vor.

Angaben zur Aktivität der genannten Natternarten finden sich insbesondere bei ECKSTEIN (1993) und KABISCH (1999) für *N. n. natrix*, LENZ & GRUSCHWITZ (1993) und ZIMMERMANN (1994) für *N. t. tessellata* und HEIMES (1989), WAITZMANN (1989), DROBNY (1989) und KAMMEL (2007) für *Z. l. longissimus*. Erwartungsgemäß variieren die dort gemachten Angaben je nach Klimazone, geographischer Lage, Höhenlage und Exposition der Untersuchungsgebiete. Eine zusam-

menfassende Darstellung der Aktivität der jeweiligen Natternarten findet sich bei BÖHME (1993), GRUSCHWITZ et al. (1999) und KABISCH (1999). Ein Vergleich der zirkannalen Aktivität dieser Arten für das Gesamtgebiet von Österreich läßt sich auch mit den Daten aus GRILLITSCH & CABELA (2001) anstellen. Dabei ist jedoch nur der jahreszeitlich spätere Aktivitätsbeginn von *N. t. tessellata* gegenüber den anderen beiden Arten erkennbar. Artliche Unterschiede lassen sich am eindeutigsten feststellen, wenn - wie in der nachfolgenden Arbeit - Daten derselben Fundorte miteinander verglichen werden, um geographische, orographische und klimatische Einflüsse auszuschließen.

MATERIAL UND METHODEN

Aktivität als Summe aller motorischen Aktionen wurde in der vorliegenden Arbeit dann als solche registriert, wenn sich eine Schlange außerhalb ihres Schlupfwinkels erkennbar bewegte. Die angegebenen absoluten Häufigkeiten (*n*) repräsentieren Anzahlen von Beobachtungen, nicht von Individuen.

Mehr oder weniger Aktivität bezeichnet nicht primär einen physiologischen Zustand sondern eine größere oder geringere Beobachtungshäufigkeit von aktiv angetroffenen Individuen, bzw. die apparente Abundanz.

Die nachfolgenden Ergebnisse beruhen auf der Auswertung von Beobachtungen

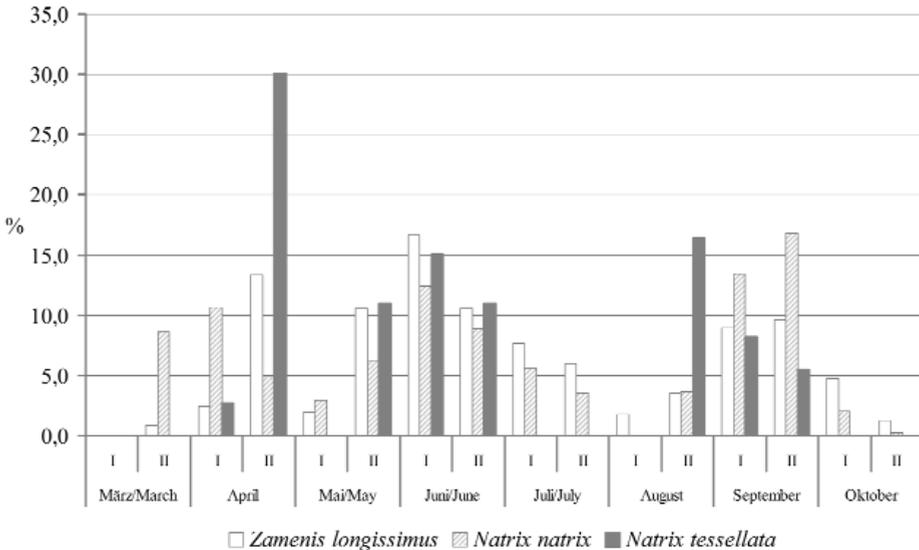


Abb. 1: Zirkannuale Aktivität von *Zamenis l. longissimus* (*n* = 614), *Natrix n. natrix* (*n* = 684) und *Natrix tessellata* (*n* = 73).

Abb. 1: Circannual activity of *Zamenis l. longissimus* (*n* = 614), *Natrix n. natrix* (*n* = 684), and *Natrix tessellata* (*n* = 73).

der Untersuchungsjahre 1990 bis 1996. Die Auswahl der Untersuchungsstandorte erfolgte aus dem Fundortdatenbestand der Herpetofaunistischen Datenbank Österreichs an der Herpetologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien. Uhrzeiten sind in mitteleuropäischer Sommerzeit (MESZ) angegeben. Temperaturmessungen erfolgten mit dem Sekunden-Thermometer Testoterm 1100® (Genauigkeit:  $\pm 0,2$  °C, Auflösung: 0,1 °C), unter Verwendung eines Meßwertaufnehmers mit 100  $\Omega$  Platinwiderstand. Die Lufttemperatur wurde in ca. 1,5 m Höhe über der Erdoberfläche im Wind- und Sonnenschatten gemessen. Die statistische Auswertung orientierte sich an den Arbeiten von KELLER (1982) sowie KÖHLER et al. (1996) und wird bei KAMMEL (2007) näher erläutert.

Bei den folgenden Vergleichen zwischen zirkadianer, zirkannualer und temperaturabhängiger Aktivität von Äskulap-, Ringel- und Würfelnatter wurden Daten von vier Fundorten berücksichtigt, an denen diese Arten in repräsentativer Anzahl (siehe Abb 1-3) angetroffen werden konnten:

Niederösterreich: Marchegg-Bahnhof (*Z. longissimus*, *N. natrix*, *N. tessellata*), Oberösterreich: Obermühl-Donauufer (*Z. longissimus*, *N. natrix*), Steiermark: Frohnleiten-Alpinum (*Z. longissimus*, *N. natrix*), Steiermark: Rein-Mühlbachgraben (*Z. longissimus*, *N. natrix*). An allen genannten Fundorten war auch *Coronella austriaca* (LAURENTI, 1768) nachweisbar. Die geringe Anzahl an Beobachtungen ließ jedoch ihre Einbeziehung in die Auswertung als nicht sinnvoll erscheinen.

## ERGEBNISSE

### Zirkannuale Aktivität: apparente Abundanz (Beobachtungshäufigkeit) im Jahreslauf

Die Schlangen des Untersuchungsgebietes überwintern in frostsicheren Schlupfwinkeln. Die an der Erdoberfläche aktiv zubringende Zeitspanne umfaßt bei *N. natrix* gewöhnlich die Monate März bis Oktober, bei *N. tessellata* und *Z. longissimus* April bis Oktober (GRILLITSCH & CABELA 2001).

*Natrix tessellata* wurde nur in ihrem Landlebensraum beobachtet, wodurch sich ein Mangel an Beobachtungen in den Sommermonaten ergab, in denen sich die Würfelnatter offensichtlich ausschließlich im und unmittelbar am Gewässer aufhielten. Aus diesem Grund wurde *N. tessellata* im nachfolgenden statistischen Vergleich nicht berücksichtigt. Deutlich feststellbar war jedenfalls ihr spätes Erscheinen im Frühjahr (nicht vor April, Abb. 1) im Vergleich zu den beiden anderen Natterarten.

Die zirkannuale Aktivität von *N. natrix* unterschied sich signifikant von der bei *Z. longissimus* beobachteten ( $\chi^2$ -Test,  $p < 0,001$ ). Deutliche Unterschiede ergaben sich im Vergleich der zirkannualen Aktivität der beiden Natterarten im Frühjahr. In der zweiten März- und ersten Aprilhälfte erfolgten 19,3% aller ( $n = 684$ ) Ringelnatter- je-

doch nur 3,3% aller ( $n = 614$ ) Äskulapnatterbeobachtungen. In der zweiten Aprilhälfte fanden nur 4,8% der Ringelnatter-, jedoch 13,4% der Äskulapnatterbeobachtungen statt (Abb. 1).

In den Monaten März und April konnten Äskulapnattern ausschließlich bei der Aktivität des Sonnenbadens beobachtet werden, Fortpflanzung und Nahrungsaufnahme fanden bei dieser Art erst im Mai statt (KAMMEL 2007).

Bei Ringelnattern setzten die Fortpflanzungsaktivitäten bereits unmittelbar nach dem Ende der Winterruhe ein. Am Fundort Frohnleiten-Alpinum konnten im Zeitraum von 31. März bis 8. April 1994 zehnmal Paarungsknäuel von *N. natrix* (jeweils ein Weibchen mit 2 bis 5 Männchen) beobachtet werden. Zu dieser Zeit verließ *Z. longissimus* eben erst die Überwinterungsquartiere. Im Jahr 1995 wurden am selben Fundort zwischen dem 9. und 15. April fünf Paarungsknäuel von *N. natrix* beobachtet, die erste Äskulapnatter war aber nicht vor dem 21. April und eine vermehrte Aktivität dieser Schlange erst am 24. April beobachtbar.

Die Hauptaktivität von *Z. longissimus* und *N. natrix* lag im Zeitraum zweite Mai- bis zweite Julihälfte (*Z. longissimus*: 51,5%; *N. natrix*: 36,7 % der Beobachtungen). Die

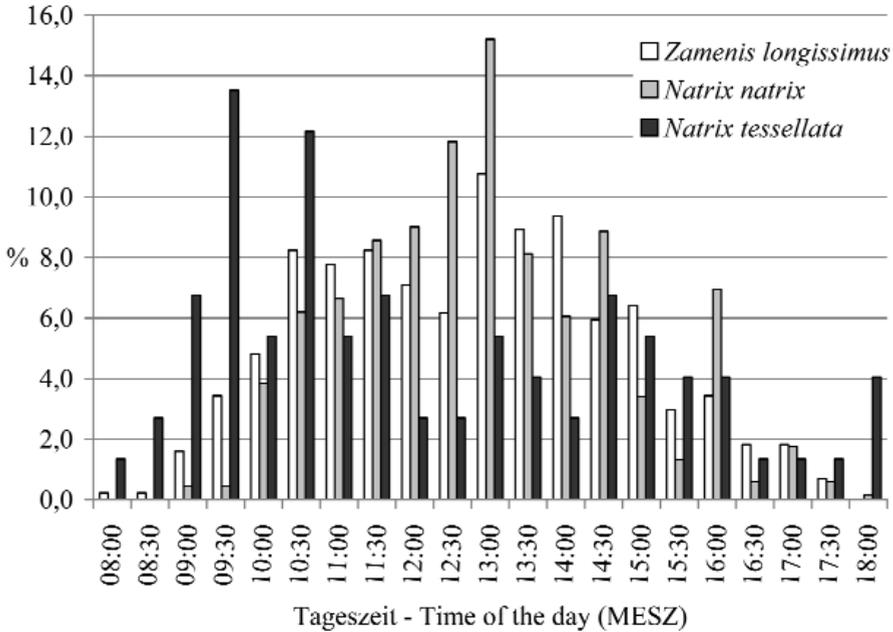


Abb. 2: Zirkadiane Aktivität von *Zamenis l. longissimus* (n = 437), *Natrix n. natrix* (n = 677) und *Natrix tessellata* (n = 74). MESZ - Mitteleuropäische Standardzeit.

Fig. 2: Circadian activity of *Zamenis l. longissimus* (n = 437), *Natrix n. natrix* (n = 677), and *Natrix tessellata* (n = 74). MESZ - Middle European Standard Time.

im Vergleich zu *Z. longissimus* größere Beobachtungshäufigkeit von *N. natrix* im September läßt sich aus deren höherer Reproduktionsrate erklären, da es sich vornehmlich um juvenile Individuen handelte, die beobachtet wurden.

Im Jahr 1995 entwickelten sich an den beobachteten steirischen Fundorten offenbar durch einen Kaltwettereinbruch Mitte August und einen verregneten September die Gelege von *Z. longissimus* nicht bis zur Schlupfreife. Es konnten jedenfalls keine juvenilen Äskulapnattern an den bekannten Eiablageplätzen gefunden werden, junge Ringelnattern jedoch in großer Zahl. (Anzahl von Beobachtungen juveniler Ringelnattern am Fundort Frohnleiten (Alpinum) im Zeitraum vom 26. August bis 15. Oktober 1995: 26.08.: 9; 03.09.: 16; 09.09.: 43; 17.09.: 36; 23.09.: 27; 27.09.: 25; 04.10.: 5; 15.10.: 6; 26.10.: 2 Beobachtungen.

Die August-Mittel der Niederschläge und Lufttemperaturen unterschieden sich nur unwesentlich von den langjährigen Mit-

telwerten (1961–1990; Meßstation Graz-Andritz). Die erste Monathälfte wies im langjährigen Vergleich zu warme und zu trockene Witterung auf. Das Monatsmittel der Lufttemperatur entsprach mit 17,7 °C den Durchschnittswerten von 1961–1990, die Niederschlagswerte lagen mit 127 mm nur 6,7% über dem langjährigen Durchschnitt. In der zweiten Augushälfte lagen die Tageshöchsttemperaturen jedoch nur zwischen 14 und 27 °C (kurzes Zwischenhoch vom 23. bis 26. August). Der kälteste Tag war der 29. August bei einem Tagesmittel von 10,0 °C und einem Minimum von 4,3 °C. Im September zeigte sich der ungünstige Witterungsverlauf auch in den Mittelwerten: Das Monatsmittel der Lufttemperaturen lag mit 13,2 °C um 1,0 °C unter dem Durchschnitt von 1961–1990, die Niederschläge übertrafen mit 151 mm den langjährigen Durchschnitt um 81,9 % (HYDROGRAPHISCHES ZENTRALBÜRO IM BUNDESMINISTERIUM FÜR LAND- UND FORSTWIRTSCHAFT 1998).

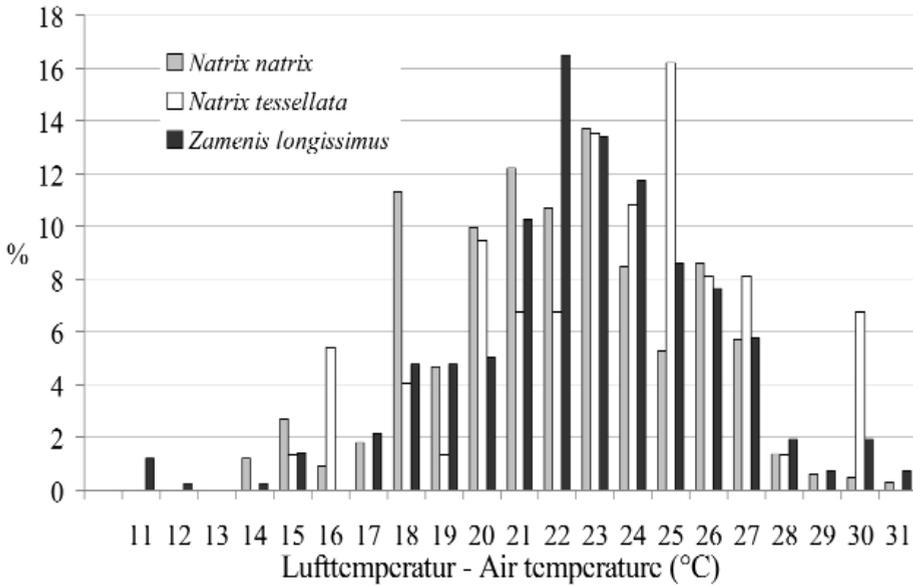


Abb. 3: Vergleich der temperaturabhängigen Aktivität von *Zamenis l. longissimus* ( $n = 418$ ), *Natrix n. natrix* ( $n = 663$ ) und *Natrix tessellata* ( $n = 74$ ).

Fig. 3: Comparison of the temperature-related activity of *Zamenis l. longissimus* ( $n = 418$ ), *Natrix n. natrix* ( $n = 663$ ), and *Natrix tessellata* ( $n = 74$ ).

#### Zirkadiane Aktivität: apparente Abundanz (Beobachtungshäufigkeit) im Tageslauf

Im Vergleich der Tagesaktivität zwischen *Z. longissimus*, *N. natrix* und *N. tessellata* zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen den drei Arten ( $\chi^2$ -Tests, jeweils  $p < 0,001$ ; Abb. 2).

In den Morgenstunden vor 10.00 Uhr MESZ fanden 5,5% aller Äskulapnatter ( $n = 437$ ), 0,9% der Ringelnatter- ( $n = 677$ ), jedoch 24,3% der Würfelnatterbeobachtungen ( $n = 74$ ) statt. In den Mittagsstunden (12:00 – 13:59 Uhr MESZ) erfolgten 33,0% der Äskulapnatter-, 44,2% der Ringelnatter- und 14,9% der Würfelnatter-Nachweise. Nach 15:30 Uhr MESZ wurden 10,8% der Äskulapnattern, 11,4% der Ringelnattern und 16,2% der Würfelnattern gesichtet. Die Daten von *N. tessellata* stammen ausschließlich vom Fundort Marchegg-Bahnhof.

Die Häufigkeitsverteilung der Beobachtungen im Tagesverlauf war für *N. tessellata* zweigipfelig mit Maxima am Vormittag und Nachmittag, bei *N. natrix* deut-

lich, bei *Z. longissimus* weniger deutlich eingipfelig, jeweils mit einem Maximum um die Mittagszeit. Der Gipfel war bei *N. natrix* ausgeprägter als bei *Z. longissimus*, dessen Aktivität sich gleichmäßiger über den Tag verteilte.

#### Temperaturabhängige Aktivität: apparente Abundanz in Abhängigkeit von der Lufttemperatur

Da im Fall der Wassernattern die Temperaturen des Körpers und des Substrates am Aufenthaltsort nicht gemessen wurden, kann die Aktivität lediglich in Abhängigkeit von der Lufttemperatur dargestellt und verglichen werden. Die zum jeweiligen Beobachtungszeitpunkt gemessenen Lufttemperaturen zeigten deutlich signifikante Unterschiede im Vergleich von *N. natrix* zu *Z. longissimus* und *N. tessellata* (Abb. 3). Ringelnattern wurden bei Lufttemperaturen von durchschnittlich  $21,9 \pm 3,2$  °C ( $n = 663$ ), Äskulapnattern von  $22,7 \pm 3,4$  °C ( $n = 418$ ) und Würfelnattern von  $23,2 \pm 3,5$  °C ( $n = 74$ ) beobachtet.

*Natrix natrix* war bei niedrigen Lufttemperaturen aktiver als die beiden anderen Arten (im Vergleich zu *Z. longissimus*: Scheffé-Test,  $p < 0,01$ ; im Vergleich zu *N. tessellata*: Scheffé-Test,  $p < 0,001$ ). 17,9% der Ringelnattern wurden bei Lufttemperaturen unter 19 °C (Werte auf ganze Zahlen gerundet) gefunden, gegenüber 10,0% der aktiven Askulapnattern und 10,8% der akti-

ven Würfelnattern. Lediglich 2,7% der Ringelnattern waren bei Lufttemperaturen über 28°C beobachtet worden, jedoch 6,2% der Äskulapnattern und 8,1% der Würfelnattern. Die bei Beobachtung von *Z. longissimus* und *N. tessellata* gemessenen Lufttemperaturen zeigten keinen signifikanten Unterschied (Scheffé-Test,  $p > 0,05$ ).

## DISKUSSION

Ein Vergleich der zirkannualen, zirkadianen und temperaturabhängigen Aktivität dreier Natternarten ergab ein signifikantes Abweichen der Werte von *N. natrix* gegenüber jenen der beiden anderen Arten. Zwischen *Z. longissimus* und *N. tessellata* zeigte sich im Vergleich der zum Zeitpunkt der Beobachtung gemessenen Lufttemperaturen kein signifikanter Unterschied. HEIMES & WAITZMANN (1993) verglichen die witterungsabhängige Aktivität zwischen *Z. longissimus*, *N. natrix* und *C. austriaca*, konnten jedoch keine Unterschiede bei den bevorzugten Lufttemperaturen feststellen.

Im Jahreslauf unterschied sich *Natrix natrix* deutlich von den beiden anderen Arten durch ihre stärkere Frühjahrsaktivität in der 2. März- und 1. Aprilhälfte. In diesen Zeitraum fielen auch die beobachteten Paarungsaktivitäten. Von GRILLITSCH & CABELA (2001) beschriebene Paarungen von *N. natrix* im Mai und Juni konnten nicht beobachtet werden. Die im Vergleich zu *Z. longissimus* frühe Paarungszeit stellt insbesondere in Jahren mit ungünstigem Witterungsverlauf einen Vorteil dar: So konnte im kühlen Jahr 1995 *N. natrix* im Gegensatz zu *Z. longissimus* erfolgreich reproduzieren. Für *Z. longissimus* wurde ein Ausfall des Reproduktionserfolges durch einen ungünstigen Witterungsverlauf bislang nur für nördlicher gelegene isolierte Populationen beschrieben (DROBNY 1993; NAJBAR 1999). Und auch bei *N. tessellata* wurde in isolierten deutschen Vorkommen witterungsbedingt gerin-

gerer Fortpflanzungserfolg beobachtet (GRUSCHWITZ 1978).

Im Vergleich der zirkadianen Aktivitäten waren nur geringfügige Unterschiede zwischen den Arten zu beobachten. Die relativ niedrige Beobachtungshäufigkeit von *N. tessellata* in den Mittagsstunden wird darauf zurückgeführt, daß ausschließlich Aktivitäten im Landlebensraum untersucht und verglichen wurden. Die Vermutung liegt nahe, daß die Mittagszeit von *N. tessellata* für Aktivitäten in und an Gewässern genutzt wurde.

*Natrix natrix* war bei signifikant geringeren Lufttemperaturen aktiv als die beiden anderen Natternarten. Insbesondere ergab sich dies aus der höheren Aktivität von *N. natrix* bei Lufttemperaturen unter 19°C.

Auch nach WAITZMANN (1989) war *N. natrix* im Vergleich zu *Z. longissimus* und *C. austriaca* im Rheingau-Taunus-Isolat bei vergleichsweise niedrigeren Lufttemperaturen aktiv.

Aus diesen Beobachtungen – der früher im Jahr einsetzenden Reproduktion und der stärkeren Aktivität auch bei niedrigeren Temperaturen – läßt sich die weite Verbreitung von *N. natrix* nach Norden hin (GASC 1997) wie auch in höheren Mittelgebirgslagen (GRILLITSCH & CABELA et al. 2001) erklären. *Zamenis longissimus* und *N. tessellata* weisen zwar ähnliche, aber deutlich weiter im Süden gelegene Nordgrenzen ihrer Verbreitungsareale auf, *Z. longissimus* steigt allerdings in wesentlich höhere Lagen auf.

## DANKSAGUNGEN

Mein besonders herzlicher Dank gilt Günter FACHBACH (Universität Graz) für die Betreuung dieser im Rahmen einer Dissertation durchgeführten Arbeit,

für dessen langjährige Unterstützung sowie für das hervorragende Arbeitsklima. Zu besonderem Dank fühle ich mich auch Antonia CABELA und Franz TIEDEMANN

(beide: Naturhistorisches Museum Wien) für ihre Gastfreundschaft, laufende Unterstützung der Arbeit sowie für viele wertvolle Anregungen verpflichtet. Bei Walter HÖDL (Universität Wien) möchte ich mich für

die Ermöglichung bedanken, die Zoologische Station in Marchegg-Bahnhof zu benutzen. Zu größtem Dank bin ich meiner Frau Susanne für ihre Geduld und die Unterstützung bei der Schlangensuche verpflichtet.

## LITERATUR

- BÖHME, W. (1993): *Elaphe longissima* (LAURENTI, 1768) - Äskulapnatter; pp. 331-372. In: BÖHME, W. (Hrsg.): Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas Bd. 3/I: Serpentes I: Typhlopidae, Boidae, Colubridae I (Colubrinae); Wiesbaden (Aula).
- DROBNY, M. (1989): Untersuchungen zur Aktivitätsdynamik und Habitatwahl der Äskulapnatter, *Elaphe longissima* (LAURENTI, 1768) in Ostbayern; Diplomarbeit Univ. München, pp. 105.
- DROBNY, M. (1993): Aspekte der Populationsökologie und der Fortpflanzungsbiologie der Äskulapnatter, *Elaphe longissima* (LAURENTI, 1768) in Ostbayern; Mertensiella, Bonn; 3: 135-156.
- ECKSTEIN, H.-P. (1993): Untersuchungen zur Ökologie der Ringelnatter (*Natrix n. natrix* LINNAEUS, 1758).- Jahrbuch für Feldherpetologie, Beiheft, Duisburg; 4: 1-145.
- GASC, J.-P. & CABELA, A. & CRNOBRNJICA-ISAIOVIC, J. & DOLMEN, D. & GROSSENBACHER, K. & HAFNER, P. & LESCURE, J. & MARTENS, H. & MARTINEZ RICA, J. P. & MAURIN, H. & OLIVEIRA, M. E. & SOFIANIDOU, T. S. & VEITH, M. & ZUIDERWIJK A. (Hrsg.) (1997): Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Societas Europaea Herpetologica & Museum National D'Histoire Naturelle, Paris, pp. 494.
- GOMILLE, A. (2002): Die Äskulapnatter (*Elaphe longissima*) Verbreitung und Lebensweise in Mitteleuropa. Frankfurt am Main (Edition Chimaira), pp. 158.
- GRILLITSCH, H. & CABELA, A. (2001): Reptilien; pp. 442-610. In: CABELA, A. & GRILLITSCH, H. & TIEDEMANN, F. (Hrsg.): Atlas zur Verbreitung und Ökologie der Amphibien und Reptilien in Österreich: Auswertung der Herpetofaunistischen Datenbank der Herpetologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien; Wien (Umweltbundesamt).
- GRUSCHWITZ, W. (1978): Untersuchungen zum Vorkommen und zur Lebensweise der Würfelnatter (*Natrix t. tessellata*) im Bereich der Flüsse Mosel und Lahn (Rheinland-Pfalz) (Reptilia: Serpentes: Colubridae).- Salamandra, Bonn; 14: 80-89.
- GRUSCHWITZ, W. & LENZ, S. & MEBERT, K. & LANKA, V. (1999): *Natrix t. tessellata* (LAURENTI, 1768) - Würfelnatter; pp. 581-644. In: BÖHME, W. (Hrsg.): Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas, Bd. 3/IIA: Schlangen (Serpentes) II: Colubridae II: Boiginae, Natricinae; Wiesbaden (Aula).
- HEIMES, P. (1989): Untersuchungen zur Ökologie der Äskulapnatter, *Elaphe longissima* (LAURENTI, 1768) im Rheingautaurus; Unpubl. Bericht, Naturschutz-Zentrum Hessen, Wetzlar, pp. 72.
- HYDROGRAPHISCHES ZENTRALBÜRO IM BUNDESMINISTERIUM FÜR LAND- UND FORSTWIRTSCHAFT (Hrsg.) (1998): Hydrographisches Jahrbuch von Österreich 1995, Wien; 103: 1-143 + Anhang.
- KABISCH, K. (1999): *Natrix n. natrix* (LINNAEUS, 1758) - Ringelnatter; pp. 513-580. In: BÖHME, W. (Hrsg.): Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas, Bd. 3/IIA: Schlangen (Serpentes) II: Colubridae II: Boiginae, Natricinae; Wiesbaden (Aula).
- KAMMEL, W. (1999): Zur Biologie der heimischen *Elaphe longissima longissima*. Dissertation an der naturwissenschaftlichen Fakultät der Karl-Franzens-Universität Graz, pp. 160.
- KAMMEL, W. (2007): Aktivität und Nahrungserwerb der Äskulapnatter, *Zamenis longissimus longissimus* (LAURENTI, 1768) in Österreich.- Herpetozoa, Wien; 20 (3/4): 117-143.
- KELLER, F. (1982): Statistik für naturwissenschaftliche Berufe (3. Auflage); Frankfurt/Main, Zürich (pmi-pharm & medical inform[ation] Verlags GmbH), pp. 250 + 21 Tab.
- KÖHLER, W. & SCHACHTEL, G. & VOLESKE, P. (1996): Biostatistik. Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler (2. Auflage); Berlin; Heidelberg (Springer), pp. 285.
- NAJBAR, B. (1999): Breeding biology of the Aesculapian Snake *Elaphe longissima longissima* in the Bieszczady Zachodnie Mountains (SE Poland).- Chrómy Przyrodo Ojczysta, Kraców; 55 (2): 5-20.
- WAITZMANN, M. (1989): Untersuchungen zur Verbreitung, Ökologie und Systematik der Äskulapnatter *Elphe l. longissima* (LAURENTI, 1768) im südlichen Odenwald und im Donautal unter Berücksichtigung aller anderen in den Untersuchungsgebieten auftretenden Reptilienarten; Unpubl. Bericht, Zoolog. Inst. Universität Heidelberg, pp. 291.
- ZIMMERMANN, P. (1994): Zur Verbreitung und Biologie der Würfelnatter (*Natrix tessellata tessellata* LAURENTI, 1768) in der Steiermark. Diplomarbeit an der naturwissenschaftlichen Fakultät der Karl-Franzens-Universität Graz, pp. 94.

EINGANGSDATUM: 08. Februar 2008

Verantwortlicher Schriftleiter: Heinz Grillitsch

AUTOR: Mag. Dr. Werner KAMMEL, Im Erlengrund 6, A – 8410 Wildon, Österreich < werner.kammel@tele2.at >

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Herpetozoa](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [22\\_1\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Kammel Werner

Artikel/Article: [Jahres- und Tagesrhythmen in der Aktivität und Beobachtungshäufigkeit dreier mitteleuropäischer Schlangenarten \(Squamata: Serpentes: Colubridae\). 3-9](#)