

Verbreitung und Biologie der Würfelnatter, *Natrix tessellata tessellata* (LAURENTI, 1768), in der Steiermark (Österreich) (Squamata: Serpentes: Colubridae)

Distribution and biology of the Dice Snake,
Natrix tessellata tessellata (LAURENTI, 1768), in Styria (Austria)
(Squamata: Serpentes: Colubridae)

PETRA ZIMMERMANN & GÜNTER FACHBACH

ABSTRACT

In 1992 and 1993, *Natrix tessellata tessellata* (LAURENTI, 1768) was found in 52 Styrian (Austria) localities along the Mur river, its tributaries, and the Raab river. In Styria, the northern limit of distribution is defined by the high rising Styrian mountains (climatic factors). For the area under study, the Dice Snake's biotope and diet (98% consisting of fish) are described. Moreover, body length and body weight of the snakes were measured and pholidotic characters (subcaudals, preoculars, postoculars, supralabials) as well as the coloration were recorded. The character states of the above features depended upon sex and location. Observations on thermal and seasonal activities of *N. tessellata* are reported.

KURZFASSUNG

In den Jahren 1992 und 1993 konnten 52 Vorkommen der Würfelnatter, *Natrix tessellata tessellata* (LAURENTI, 1768) in der Steiermark (Österreich) nachgewiesen werden, die an den Flüssen Mur samt Nebengewässern und Raab liegen. Die nördliche Verbreitungsgrenze der Würfelnatter wird in der Steiermark durch das Steirische Randgebirge gebildet und ist durch klimatische Faktoren bedingt. Innerhalb dieses Verbreitungsgebietes wird der Lebensraum von *N. tessellata* und ihre Nahrung (98% Fische) beschrieben. Weiters wurden die Schlangen im Hinblick auf Länge, Gewicht, Pholidose (Subcaudalia, Praeocularia, Postocularia, Supralabialia) sowie Färbung untersucht. Eine Abhängigkeit zwischen der Ausprägung dieser Merkmale und dem Geschlecht sowie dem Fundort konnte nachgewiesen werden. Beobachtungen zur Aktivität und zum Verhalten der Schlangen im Jahreslauf werden wiedergegeben.

KEYWORDS

Natrix tessellata tessellata; Styria (Austria), distribution; morphology, biology, ecology, prey composition, sexual dimorphism, reproductive cycle, activity

EINLEITUNG

Die Bestandsgefährdung der räumlich stark vom Hauptverbreitungsgebiet isolierten Reliktpopulationen von *Natrix tessellata* (LAURENTI, 1768) in Deutschland, ja das völlige Erlöschen der Vorkommen an Elbe und Rhein führten zu einem besonderen Interesse des "Standing Committee of the Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats" an dieser Art. So wurden in den letzten Jahren verstärkt Untersuchungen zur Biologie und Ökologie sowie über Schutzmaßnahmen der Würfelnatterpopulationen in Deutschland durchgeführt (GRUSCHWITZ 1978, 1985, 1986; GRUSCHWITZ

& al. 1992; LENZ & GRUSCHWITZ 1992).

Vorkommen der Würfelnatter in der Randzone ihres geschlossenen Verbreitungsgebietes sind dagegen relativ spärlich untersucht. Arbeiten zu Biologie, Ökologie und Lebensraum von *N. tessellata* liegen aus der ehemaligen Tschechoslowakei (LANKA 1975), der Schweiz (KRAMER & STEMMLER 1988) und aus Italien (LUISELLI & RUGIERO 1991) vor.

Mit der Verbreitung von *N. tessellata* in Österreich beschäftigten sich SOCHUREK (1955, 1978), HAUPL (1982), CABELA & TIEDEMANN (1985), GRIL-

LITSCH & CABELA (1992b). Angaben zur Biologie und Ökologie finden sich bei SOCHUREK (1956), GRILLITSCH & al. (1971), GRILLITSCH (1990), ESTERBAUER (1991), CABELA & al. (1992) und GRILLITSCH & CABELA (1992a, 1992b) und basieren mehrheitlich auf Untersuchungen in den Bundesländern Burgenland, Kärnten, Niederösterreich, Oberösterreich und Wien. Für die Steiermark finden sich Daten zu Verbreitung, Biologie und Schutz bei KINCEL (1929), HABLE & al. (1965), HOLZINGER (1991), PAILL (1992) und ZIMMERMANN & KAMMEL (1994). REISINGER (1972) berichtet über den Bestandsrückgang und die Verbreitung von *N. tessellata* im Grazer Raum.

Insgesamt waren vor der Untersuchung 37 Fundstellen (1888 bis 1991, Tab. 1) der Würfelnatter in der Steiermark bekannt. In letzter Zeit waren Fundmeldungen jedoch so spärlich, daß die Würfelnatter als "vom Aussterben bedroht" in der Roten Liste gefährdeter Reptilien der Steiermark (FACHBACH 1981) geführt wird.

Bisher liegen nur wenige Untersu-

chungen zur Aktivität, Reproduktionsbiologie sowie zum Nahrungsspektrum von *N. tessellata* vor (HECHT 1930; LANKA 1975; KRAMER & STEMMLER 1988; GRUSCHWITZ & al. 1992), Angaben zur Reproduktionsbiologie beruhen vor allem auf Terrarienbeobachtungen (DÜR-LINDT 1969; MERTENS 1969; DUMMERMUTH 1977; WOLK 1984; PERRY & DMREL 1988).

Die Variabilität morphologischer Merkmale wurde von GEISENHEYNER (1888), WERNER (1890), DÜRIGEN (1897), MERTENS (1969), LANKA (1975), GYÖRGY (1978), KIMNIAK & KALUZ (1983) und MEBERT (1993) behandelt.

Für die Steiermark sind Verbreitung, Morphologie und Biologie der Würfelnatter bisher nicht systematisch untersucht. Ihre Bearbeitung erschien vor allem im Hinblick auf die Gefährdung von *N. tessellata* notwendig. Die vorliegende Arbeit, die sich mit diesen Themenbereichen beschäftigt, entstand in den Jahren 1992 und 1993 im Rahmen einer Diplomarbeit an der Karl-Franzens-Universität Graz.

MATERIAL UND METHODEN

Das potentielle Verbreitungsgebiet von *N. tessellata* umfaßt fast die gesamten Täler der Ost-, West- und Südsteiermark (GRILLITSCH & CABELA 1982b). Die meisten Funde zwischen 1888 und 1991 liegen an der Mur sowie in und südlich von Graz. Als Untersuchungsgebiet wurde diese Kernzone der Verbreitung ausgewählt. Regelmäßige Untersuchungen von jahreszeitlicher Aktivität, Vagilität, Nahrungsspektrum sowie Geschlechter- und Größenverteilung innerhalb einer großen Population wurden im Raum Leibnitz-Altenmarkt an der Sulm vorgenommen, einem Gebiet mit hoher Individuendichte.

Die Beschreibung des aquatischen und terrestrischen Lebensraumes erfolgte bereits an anderer Stelle ZIMMERMANN & KAMMEL (1994).

Zur Individualerkennung wurden alle gefangenen Tiere durch mit einem Nummerncode korrespondierende

Kerben in den hinteren Ventralschildern markiert (BROWN & PARKER 1976).

Die Ermittlung des Nahrungsspektrums erfolgte durch Magenspülungen an 138 gefangenen Individuen. Dazu wurde über einen dünnen, oral in den Magen der Schlange geführten Plastikschlauch zur Füllung von Magen und Speiseröhre Wasser aus einer 100 ml Spritze in den Verdauungstrakt eingebracht, worauf das Tier das Wasser gemeinsam mit den im Magen befindlichen Nahrungsresten erbrach.

Die Mageninhalte wurden in 70 prozentigem Alkohol konserviert und sowohl makroskopisch, als auch mit Hilfe eines Stereomikroskops untersucht. Die Bestimmung einiger Cypriniden erforderte die Präparation ihrer Schlundzahnknochen. Zur Bestimmung der Fische dienten die Arbeiten von VOGT & HOFER (1909), WUNDSCH (1962), MÜLLER (1983), BRUNKEN & FRICKE (1985), SPIND-

Tab. 1: Fundorte von *Natrix tessellata* in der Steiermark aus den Jahren 1888 bis 1991. Funddaten nach HOLZINGER (1991), GRILLITSCH & CABELA (1992b), PAILL (1992 und mündl. Mitt.), Steirisches Landesmuseum Joanneum, PICHLER (mündl. Mitt.). * - Im Rahmen der Untersuchung nicht bestätigte Vorkommen, ? - fraglich, e - östlich, s - südlich, se - südöstlich.

Table 1: Locality records of *Natrix tessellata* in Styria from the years 1888 until 1991. Data taken from HOLZINGER (1991), GRILLITSCH & CABELA (1992b), PAILL (1992 and pers. commun.), Steirisches Landesmuseum Joanneum, PICHLER (pers. commun.). * - presence not testified by this paper, ? - doubtful, e - east, s - south, se - south-east.

Nr. No.	Fundort Locality	Gewässer Name of the water	Koordinaten Coordinates	Höhe (m) Elevation (m)	Letztmeldung last record
1*	?Tauplitz bei Klachau	Enns	1400/4733	810	1906
2	Leoben	Mur	1505/4722	540	1891
3*	Übelbach (Glein)	(Ziegeleitümpel)	1514/4713	580	1914
4	(?Almhof) / Stübinggraben	Mur	1517/4711	450	1972
5	"Mur-Auen"	Mur	-	-	1934
6	"an den sieben Bründeln"/Judendorf	(Weiher)	1521/4707	380	1972
7	zwischen Gösting und Judendorf	Mur	1522/4706	350	1963
8	Gösting	Mur	1523/4706	360	1888
9	Weinzödl	Mur	1523/4706	360	1972
10	aufwärts der Keplerbrücke, Graz	Mur	1525/4705	355	1957
11	Marburger Kai, Graz	Mur	1526/4704	350	1955
12	Murauen bei Graz (?Thondorf)	Mur	1527/4700	325	1897
13	Hilmteich in Graz	-	1527/4705	400	1956
14	Abtissendorf	?	1527/4659	2340	1905
15	Murauen bei Kalsdorf	Mur	1529/4657	325	1929
16	Weißenegg/Mur	Mur	1529/4654	300	1946
17	Murauen bei Fernitz	Mur	1529/4658	320	1925
18	Murufer bei Wildon	Mur	1530/4653	300	1929
19	Murauen bei Gralla	Mur	1534/4649	280	1991
20	Misselsdorf (Augebiet)	Mur	1548/4643	230	1972
21	Murufer s Gosdorf	Mur	1548/4643	230	1982
22*	am Gnasbach	Gnasbach	1549/4651	270	1991
23*	Schwabau	Poppendorferbach	1550/4648	260	1991
24	Sulmufer bei Seggauberg	Sulm	1530/4646	278	1952
25	Affahrtrmühle	Sulm	1523/4645	296	1990
26	Maierhof	Sulm	1523/4645	290	1990
27	Ottersbach	Sulm	1523/4645	280	1990
28	se Deutenbach	Sulm	1527/4645	270	1990
29	ne Großheimschuh	Sulm	1530/4646	275	1990
30	Leibnitz-Altenmarkt	Sulm	1532/4646	270	1990
31	s Wagna	Kühauen	1533/4645	260	1990
32	Aflenz	Sulm	1532/4645	260	1992
33*	Pitschgau	Saggaubach	1517/4642	339	1989
34	Gamlitzbach bei Gamlitz	Gamlitzbach	1534/4643	250	1990
35	zwei Auweiher e Schloß Hainfeld	Raab	1555/4657	270	1981
36	Auwald bei St. Ruprecht	Raab	1539/4709	388	1984
37*	Lichtenwald (Mühlbach zwischen Hartberg und Fürstenfeld)	Feistritz	1557/4707	230	1902 u. 1904

LER (1988) und STERBA (1990). Fische, die noch nicht zu stark angedaut waren, wurden gewogen und vermessen.

Untersuchungen des Nahrungsangebotes von *N. tessellata* erfolgten im September 1992 durch die Bundesanstalt für Fischereiwirtschaft mit Hilfe einer Elektrofischung der Sulm bei Altenmarkt. Da Würfelnattern immer wieder in den dortigen Still- und Flachwasserzonen beobachtet wurden, fand die Untersuchung schwerpunktmäßig in diesen Bereichen statt, wobei Art und Länge der gefangenen Fische aufgenommen wurden.

Die Geschlechtsbestimmung erfolgte 90 Nattern mittels Penistaschen-

sondierung (LASZLO zitiert in HONEGER 1978). Wegen der Verletzungsgefahr war diese Methode nur bei Exemplaren ab 50 cm Gesamtlänge anwendbar. Kleinere Tiere ließen sich teilweise anhand ihrer Subcaudaliazahl geschlechtlich zuordnen.

Pholidose: Von allen gefangenen Tieren (n=140) wurde die Anzahl der Prae- und Postocularia sowie der Supralabialia und Subcaudalia ermittelt. Stießen unmittelbar hinter der Kloakalspalte gelegene Subcaudalia-Paare nicht aneinander, so wurden sie ebensowenig in die Zählung einbezogen wie das ungeteilte Schwanzspitzenschild. Weiters wurden Schuppenanomalien (z. B. geteilte Ventralschilder,

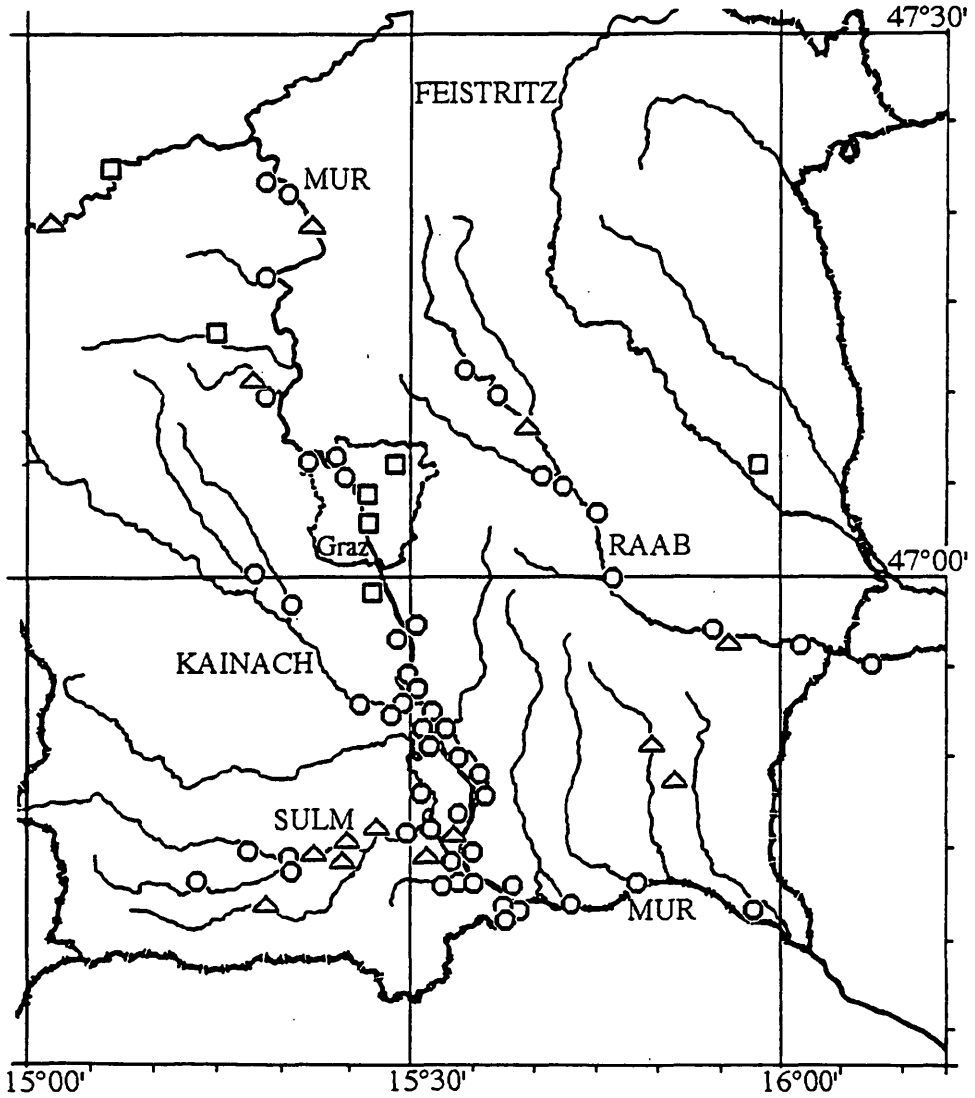


Abb. 1: Verbreitung von *Natrix tessellata* in der Steiermark.

□ - Funde vor 1970, Δ - Funde 1971 - 1991, ○ - Funde 1992 - 1993.

Fig. 1: Distribution of *Natrix tessellata* in Styria.

□ - Records prior to 1970, Δ - records 1971 - 1991, ○ - records 1992 - 1993.

Abweichungen in Zahl und Form der Kopfschilder) registriert.

Die Protokollierung der Färbung erfaßt an 119 Tieren die Grundfarbe und Zeichnung des Rückens und der Flanken, ventral die Farbe der hellen Komponente am Ort ihrer intensivsten Ausprägung, dem letzten Rumpfdrittel vor der Kloake.

Die morphologischen Meßdaten Kopf-Rumpf- und Schwanzlänge (jeweils $n=119$) sowie Gewicht ($n=140$) wurden am lebenden Tier ermittelt. Längenmessungen erfolgten auf 0,5 cm genau, Wägungen in einem Leinenbeutel mit Hilfe einer Federwaage vom Typ Pesola^R (Kapazität 500 g, Skalierung 5 g, Genauigkeit $\pm 0,3\%$).

Die Körpertemperatur wurde bei Würfelnattern über 30 cm Gesamtlänge als Rektaltemperatur gemessen, bei kleineren Tieren erfolgte die Messung der Körpertemperatur durch Auflegen des Meßfühlers auf die Ventralseite, da bei dem zur Verfügung stehenden Temperaturfühler die Verletzungsgefahr zu groß erschien. Alle Messungen ($n=109$) wurden innerhalb einer Minute nach dem Fang

durchgeführt.

Zum Aufenthaltsort der Schlangen wurden Bodentemperatur (und Temperatur der bodennahen Luftschicht (2 cm über dem Boden, $n=200$) sowie Sonnenexposition und Art des Substrates erfaßt. Hielten sich die Tiere zum Zeitpunkt des Fanges im Wasser auf, oder war ihr Magen gefüllt, erfolgte eine Temperaturmessung des Wassers bzw. des nächstgelegenen Gewässers. Die stündlichen Messungen der Lufttemperatur wurden einen Meter über dem Boden durchgeführt.

Messungen der Temperatur erfolgten grundsätzlich im Körper- und Windschatten des Messenden mit dem Meßgerät Testoterm 1103^R und zwar überwiegend mit einem Tauchfühler (NTC-Fühler, 3 mm Durchmesser, 120 mm Länge), bei glatten Oberflächen mit einem ebensogroßen Oberflächenfühler.

Zusätzlich wurde Material des Steirischen Landesmuseums Joanneum ($n=15$) untersucht, wobei Fundort, Körperlänge und -gewicht, Pholidosedaaten, Mageninhalt und Geschlecht (ggf. Reproduktivität) erhoben wurden.

ERGEBNISSE

Verbreitung

Vor unserer Untersuchung waren 37 Vorkommen der Würfelnatter in der Steiermark bekannt (Tab. 1, nach Angaben von HOLZINGER 1991; GRILLITSCH & CABELA 1992b; PAILL 1992; Steirisches Landesmuseum Joanneum; Herpetodatenbank des Naturhistorischen Museums in Wien; PAILL - mündl. Mitt.; PICHLER - mündl. Mitt.).

In den Jahren 1992 und 1993 wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit 52 Würfelnattervorkommen in der Steiermark verifiziert bzw. neu festgestellt (Tab. 2), sodaß nunmehr insgesamt 71 steirische Fundstellen angegeben werden können (Abb. 1).

Gewässer

Von den 52 untersuchten Fundstellen lagen 34 (65%) direkt an größeren Fließgewässern (Mur, Kainach, Sulm, Laßnitz,

Raab), 12 (23%) befanden sich an kleinen Fließgewässern, die Nebengewässer der Mur (Gamsbach, Stübingbach, Wurzingbach, Gamlitzbach, zwei unbenannte Bachläufe in Spielfeld und Schwarzaubach), der Kainach (Lusenbach, Södingbach), der Sulm (Steyreggbach [sog. schwarze Sulm]) und der Raab (Rabnitz) darstellen.

Sechs Vorkommen (12%) befanden sich an stehenden Gewässern: Weiher Siebenbründeln in Graz, Badesee in Wildon, Fischteich bei Bachsdorf, Röksee bei Gosdorf, Liebmannteiche bei Neudörfl, Sulm - Altarm bei Großheimschuh. Diese Gewässer liegen alle in unmittelbarer Nähe der Mur, der Kainach bzw. der Sulm.

Jene "alten" Fundstellen, für die im Rahmen der Untersuchung ein rezentes Vorkommen der Würfelnatter nicht bestätigt werden konnte, liegen an der Mur (Leoben), an Nebengewässern der Mur (Übelbach, Gnasbach, Poppendorferbach)

Tab. 2: Im Rahmen der Untersuchung 1992 und 1993 festgestellte Vorkommen von *Natrix tessellata* in der Steiermark. Stehende Gewässer in Klammern.

Table 2: Styrian *Natrix tessellata* records based on the present investigation (1992 and 1993). Stagnant water bodies in parentheses.

Nr. No.	Fundort Locality	Gewässer Name of the water	Koordinaten Coordinates	Höhe (m) Elevation (m)
1	St. Michael	Mur	1501/4719	558
2	nw Zlatten	Mur	1518/4722	470
3	Pernegg	Mur	1521/4721	450
4	Rothleiten	Gamsbach-> Mur	1518/4717	420
5	Stübingbachgraben	Stübingbach-> Mur	1517/4710	430
6	Graz-Nord	(Weiher Siebenbründeln)	1521/4707	370
7	Graz-Weinzödl	Mur	1523/4706	370
8	Graz-Geidorf	Mur	1524/4705	340
9	Fernitz	Mur	1529/4658	320
10	Kalsdorf	Mur	1529/4657	320
11	Mellach	Mur	1529/4654	300
12	Wildon, n Ortsrand	Wurzingbach-> Mühlgang-> Mur	1531/4653	295
13	Wildon	(Badensee)-> Kainach-> Mur	1530/4653	300
14	Kainach b. Wildon	Kainach-> Mur	1529/4652	300
15	w Weitendorf	Kainach-> Mur	1526/4653	305
16	Lieboch	Lusenbach-> Kainach-> Mur	1520/4658	335
17	s Söding	Södingbach-> Kainach-> Mur	1510/4659	340
18	s Wildon	Mühlbach-> Mur	1531-32/4652	290
19	Lebring	Mühlgang-> Mur	1532/4651	285
20	Bachsdorf, s Ortsrand	(Fischteich)	1533/4650	285
21	sw Bachsdorf	Mur	1533/4650	285
22	Altgralla	Mur	1534/4649	280
23	nw Neudorf	Mur	1535/4648	270
24	Gabersdorf	Mur	1535/4647	270
25	e Leitring	Mur	1534/4644	260
26	Obervogau	Mur	1534/4646	260
27	Leibnitz-Altenmarkt	Sulm-> Mur	1531-32/4646	270
28	Untertillmitsch	Laßnitz-> Sulm-> Mur	1531/4648	270
29	ne Großheimschuh	Sulm (Altarm)-> Mur	1530/4646	275
30	w Prarath	Sulm-> Mur	1521/4644	300
31	Rainmühle, s Prarath	Sulm-> Mur	1520/4644	305
32	St. Martin	Schwarze Sulm-> Mur	1517/4645	330
33	Wies	Steyreggbach-> Sulm-> Mur	1515/4643	340
34	Retznei	Mur	1534/4644	260
35	Ehrenhausen	Mur	1535/4643	260
36	Ehrenhausen	Gamlitzbach-> Mur	1535/4643	280
37	Gamlitz	Gamlitzbach-> Mur	1533/4643	280
38	nw Spielfeld	Mur	1537/4642	250
39	n Spielfeld	Mur	1537/4642	240
40	Spielfeld	unbenannter Bach-> Mur	1538/4642	240
41	Spielfeld-Bubenberg	unbenannter Bach-> Mur	1538/4642	250
42	Weitersfeld	Schwarzaubach-> Mur	1544/4641	240
43	Misselsdorf/Gosdorf	(Röcksee)	1548/4643	225
44	sw Neudöfl	(Liebmannteiche)	1557/4641	210
45	Mortantsch	Raab-> Donau	1534/4712	460
46	Oberdorf	Raab-> Donau	1536/4710	410
47	Ludersdorf	Rabnitz-> Donau	1541/4705	350
48	Gleisdorf	Raab-> Donau	1542/4705	340
49	Morgensdorf	Raab-> Donau	1545/4703	320
50	Studenzen	Raab-> Donau	1546/4700	300
51	Feldbach	Raab-> Donau	1553/4657	280
52	Fehring	Raab-> Donau	1600/4656	265

und der Sulm (Saggaubach) sowie an einem Nebengewässer der Feistritz (Mühlbach). Der Fundort "Tauplitz bei Klachau" aus dem Jahr 1906 erscheint sehr fragwürdig (GRILLITSCH & CABELA 1992b), da eine beträchtliche Entfernung zwischen dem Fundort und den von o. a. Autoren

als potentiell Verbreitungsgebiet der Würfelnatter ausgewiesenen Flächen besteht. Dieser Fundpunkt wurde deshalb nicht weiter berücksichtigt.

Von den vor der vorliegenden Untersuchung bekannten 37 Fundstellen lagen 38% direkt in Auwaldgebieten bzw. an

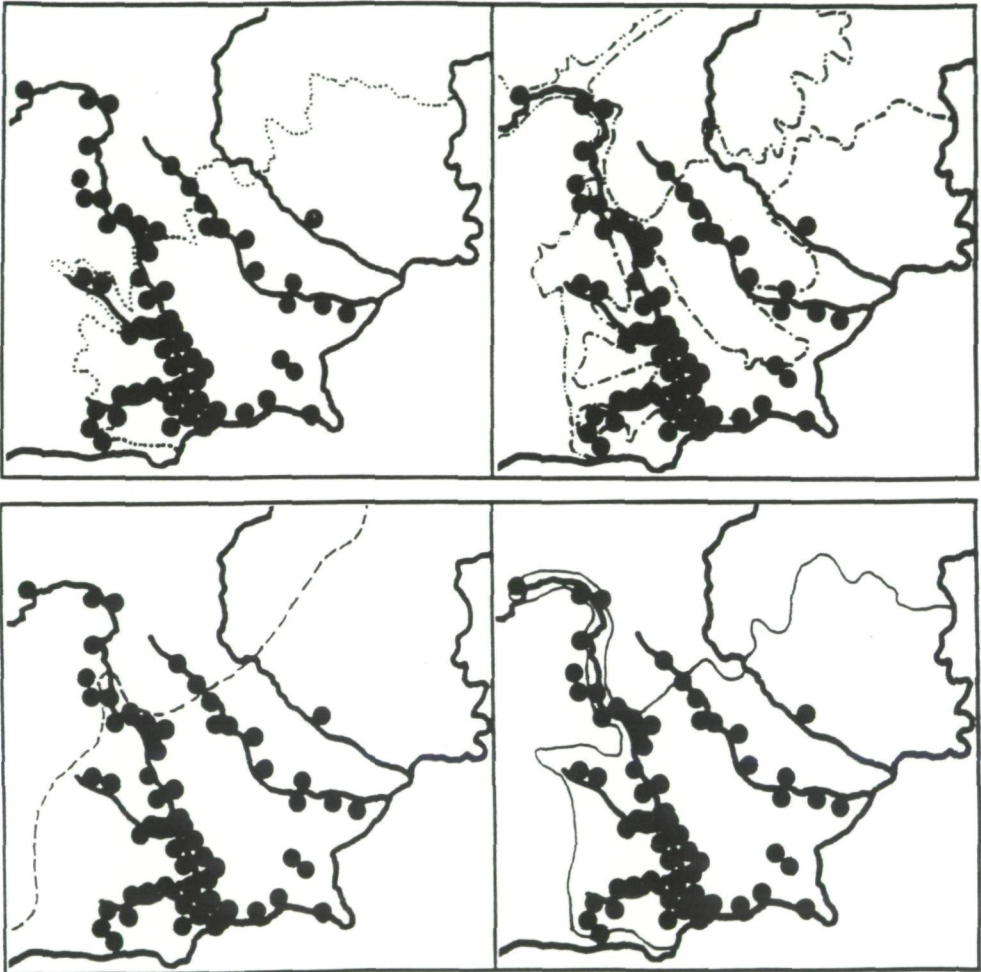


Abb. 2: Potentielles Verbreitungsgebiet von *Natrix tessellata* in der Steiermark:
Fundpunkte und 5 ausgewählte Iso- und Grenzlinien.

-Wahre Temperaturmittel im Juli: > 18°C.
- Mittlere jährliche Dauer der Vegetationszeit in Tagen: > 240.
- .-.-Mittlere jährliche Dauer der Vegetationszeit in Tagen: > 220.
- Mittlere relative (wirkliche in % der möglichen) Sonnenscheindauer im Sommer: > 55.
- Durchschnittliche Andauer der Temperatur über 10°C (in Tagen pro Jahr): > 160.

Fig. 2: Potential distribution area of *Natrix tessellata* in Styria:

-Locality records and 5 selected isolines.
-July mean temperatures: > 18°C.
- Mean annual vegetation period: > 240 d.
- .-.-Mean annual vegetation period: > 220 d.
- Mean relative sunshine period in summer (number of hours of sunshine expressed by % of possible number of hours of sunshine): > 55.
- Mean number of days per year with temperatures above 10°C: > 160.

Augewässern (Murauen, Sulmauen und Raabauen), während dies nur für 6% der 52 in dieser Untersuchung festgestellten Vorkommen zutrifft. Von allen 71 bekannten Fundstellen liegen 78% unmittelbar an Fließgewässern.

H ö h e n v e r b r e i t u n g: Die Vorkommen liegen in Höhen zwischen 210 m und 558 m üNN. St. Michael ist der höchstgelegene und nördlichste aktuelle Fundort; nördlicher liegt ein 1891 gemeldetes Vorkommen in Leoben, welches jedoch nicht mehr bestätigt werden konnte. An der Raab liegt der nördlichste Fundpunkt bei Mortantsch (Beginn der Raabklamm) auf 460 m üNN.

GRILLITSCH & CABELA (1992b) beschrieben das potentielle Verbreitungsgebiet der Würfelnatter in der Steiermark anhand des prozentuellen Anteils der 26 ihnen von dort bekannten Würfelnatterfundstellen innerhalb von vier klimatischen bzw. vegetationskundlichen Iso- und Grenzlinien (BOBEK 1961-1980). Auf Basis der in der vorliegenden Arbeit aufgeführten 71 Fundpunkte erscheint es möglich, eine verbesserte Eingrenzung des potentiellen Verbreitungsgebiets durchzu-

führen (Abb. 2, Tab. 3).

Die Linie "mittlere jährliche Dauer der Vegetationszeit in Tagen: > 220", umfaßt 97% der Fundpunkte (Tab. 3). Dagegen umfaßt die von GRILLITSCH & CABELA (1992b) verwendete Linie "mittlere jährliche Dauer der Vegetationszeit in Tagen: > 240" nur 75% der Fundpunkte, da sie im Bereich der Raab weit in das Verbreitungsgebiet der Würfelnatter hineinreicht.

Innerhalb der in Abbildung 2 angeführten Grenz- bzw. Isolinien liegen auch die Unterläufe von Feistritz, Lafnitz, Rittschein, Stiefing- Saß- und Drauchenbach. Hier konnten allerdings trotz mehrmaliger Begehungen keine Würfelnatter gefunden werden. Zumindest an Feistritz und Lafnitz ist aufgrund der Anzahl der Begehungen ein häufiges Vorkommen der Würfelnatter unwahrscheinlich. Trotzdem sollte ein völliges Fehlen der Schlange in diesen Bereichen nicht angenommen werden, da beide Flüsse die klimatischen und strukturellen Voraussetzungen für Würfelnatterhabitate aufweisen und zumindest ein Fundpunkt (Lichtenwald, Einzugsgebiet der Feistritz) aus den Jahren 1902 bzw. 1904 existiert (GRILLITSCH & CABELA 1992b, Belegexemplare im Steirischen Landesmuseum Joanneum).

Lebensraum

Habitatanalysen des unteren Murtales wurden bereits veröffentlicht (ZIMMERMANN & KAMMEL 1994). Die Auswertung einer größeren Zahl steirischer Fundorte (inklusive die Gebiete Raab und Mur zwischen St. Michael und Graz sowie Spielfeld und Bad Radkersburg) bestätigt die dort wiedergegebenen Ergebnisse.

Danach bevorzugt *N. tessellata* warme Fließgewässer, die Stillwasserbereiche und hohe Fischdichten aufweisen. Die Uferböschungen in steirischen Würfelnatterhabitaten sind durch abwechslungsreiche, aufgelockerte Vegetation gekennzeichnet und besitzen an jenen Stellen, die kein als Lebensraum für die Schlange nutzbares Hinterland aufweisen, ein Mindestmaß von 6 m Breite. In Flußabschnitten mit Regelprofil werden Bereiche mit Blockschüttung bevorzugt.

Tab. 3: Prozentueller Anteil der steirischen Fundstellen (n) von *Natrix tessellata*, die innerhalb der von den nachfolgend angeführten fünf Isolinien begrenzten Flächen liegen.

1. Wahre Temperaturmittel im Juli: > 18°C.
- 2.a Mittlere jährliche Dauer der Vegetationszeit in Tagen: > 240.
- 2.b Mittlere jährliche Dauer der Vegetationszeit in Tagen: > 220.
3. Mittlere relative (wirkliche in % der möglichen) Sonnenscheindauer im Sommer: > 55.
4. Durchschnittliche Andauer der Temperatur über 10°C (in Tagen pro Jahr): > 160.

Table 3: Percentages of Styrian *Natrix tessellata* records (n) within the areas delimited by the isolines defined below.

1. July mean temperatures: > 18°C.
- 2.a Mean annual vegetation period: > 240 d.
- 2.b Mean annual vegetation period: > 220 d.
3. Mean relative sunshine period in summer (number of hours of sunshine expressed by % of possible number of hours of sunshine): > 55.
4. Mean number of days per year with temperatures above 10°C: > 160.

Referenz/ Reference	Isolinie Nr./Isoline no.			
	1	2a/2b	3	4
GRILLITSCH & CABELA (1992b) (n=26)	81	81/--	92	96
diese Arbeit/this paper (Stand Ende 1993)(n=71)	85	78/97	89	96

N a h r u n g

Bei 52 von insgesamt 138 gefangenen Tieren (37,8%) war Nahrung im Magen nachweisbar. Durch die eingeschränkte Vagilität nach dem Beutefang sind solche Tiere leichter zu fangen, weshalb der wahre Anteil von Schlangen mit Magenfüllung wahrscheinlich niedriger liegt, als oben angegeben.

Die B e u t e bestand in 98% der Fälle nur aus Fischen. Eine Würfelnatter aus der Sammlung des Steirischen Landesmuseums Joanneum, die 1902 in Lichtenwald (Einzugsgebiet der Feistritz) gefangen worden war, enthielt die Überreste eines Froschlurchs.

An der Sulm bei Leibnitz-Altenmarkt, wo die meisten Würfelnattern (63; 46%) gefangen wurden, erfolgte Ende September 1992 eine Elektrofischung. Da die quantitative Zusammensetzung der Fischarten im Jahreslauf schwanken kann, sind die gewonnenen Ergebnisse nicht unmittelbar auf die Verhältnisse im Frühjahr, dem Zeitraum mit den meisten Beutefangnachweisen bei der Natter, übertragbar.

Der Schwerpunkt der Befischung wurde auf langsam fließende, ufernahe und flache Flußbereiche gelegt, weil Würfelnattern hauptsächlich in diesen Regionen jagen (LANKA 1975; GRUSCHWITZ 1978). Die gefangenen Fische maßen zwischen 2,5 cm und 12 cm Länge. Die Fischdichte war in den Flachwasserbereichen (10 - 30 cm Tiefe) auffällig hoch, da diese von Jungfischschwärmen vieler Cypriniden genutzt wurden.

Insgesamt konnten bei Leibnitz-Altenmarkt 11 Fischarten durch Elektrofischung nachgewiesen werden (Tab. 4). Ein 80 cm langer Aal (*Anguilla anguilla*) wurde nicht in Tabelle 4 aufgenommen, da diese Art als Beute für *N. tessellata* nicht in Frage kommt, vielmehr als Predator juveniler Würfelnattern gelten kann (KAINZ, mündl. Mitt.). 99% der gefangenen Fische gehörten der Familie Cyprinidae an. Hervorzuheben ist das Vorkommen von *Pseudorasbora parva*, einer in Europa wohl ausgesetzten (AHNELT 1989) südostasiatischen Art, die sich stark vermehrt und ausbreitet (AHNELT & TIEFENBACH 1991). Der Nachweis zweier strömungsliebender

Fischarten (Äsche - *Thymallus thymallus* und Nase - *Chondrostoma nasus*) in der Sulm erfolgte nicht durch die Elektrofischung sondern aufgrund der Nahrungsanalysen (Tab. 4).

Bei Leibnitz-Altenmarkt waren von den somit insgesamt 13 festgestellten Fischarten abgesehen vom Aal nur drei in diesem Flußabschnitt seltene Arten (Bitterling - *Rhodeus sericeus amarus*, Flußbarsch - *Perca fluviatilis* und Rotaugen - *Rutilus rutilus*) nicht als Beute von *N. tessellata* nachweisbar.

Zu dem an der Sulm ermittelten Beutespektrum, konnten sechs weitere Fischarten als Mageninhalte der Würfelnatter festgestellt werden: Nur in kühlen Fließgewässern am Rand der Verbreitung der thermophilen Würfelnatter stehen Bachforellen (*Salmo trutta f. fario*) als Nahrung zur Verfügung und wurden in Würfelnattern der Raab bei Mortantsch (nördlichster Fundpunkt an der Raab) und an der Rabnitz bei Ludersdorf gefunden. An stehenden Gewässern ließen sich *Rutilus rutilus*, *Cobitis taenia* und *Perca fluviatilis* als Beute der Würfelnatter nachweisen. *Cottus gobio* (Sulm bei Prarath) und *Oncorhynchus mykiss* fanden sich in den Mägen von

Tab. 4: Häufigkeit der Fischarten. Ergebnisse der Elektrofischung (A) und der Mageninhaltsanalysen von *Natrix tessellata* aus dem Gebiet Leibnitz-Altenmarkt / Sulm (B), und von anderen Fundorten (C).

Table 4: Frequency of fish species. A - Electro-fishing in the Sulm river at Leibnitz-Altenmarkt, B - stomach contents of *Natrix tessellata* at Leibnitz-Altenmarkt, C - stomach contents of *Natrix tessellata* from other locations.

Familie Family	Art Species	A	B	C
Salmonidae	<i>Salmo trutta f. fario</i>	-	-	4
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	-	-	1
Thymallidae	<i>Thymallus thymallus</i>	-	2	-
Cyprinidae	<i>Leuciscus cephalus</i>	120	1	-
	<i>Barbus barbus</i>	92	6	1
	<i>Alburnoides bipunct.</i>	27	1	1
	<i>Gobio gobio</i>	18	5	6
	<i>Rhodeus sericeus</i>	13	-	-
	<i>Pseudorasbora parva</i>	6	47	2
	<i>Alburnus alburnus</i>	3	2	-
	<i>Rutilus rutilus</i>	1	-	5
	<i>Chondrostoma nasus</i>	-	1	-
Cobitidae	<i>Noemacheilus barbat.</i>	1	1	4
	<i>Cobitis taenia</i>	-	-	1
Percidae	<i>Perca fluviatilis</i>	2	-	1
Cottidae	<i>Cottus gobio</i>	-	-	2

Würfelnattern vom Steyreggbach in Wies, unterhalb einer Forellenzucht.

Die am häufigsten (49 von 92 Fische; 48%) von Würfelnattern erbeutete Fischart war *Pseudorasbora parva*. Die auffällig hohe Anzahl (Tab. 4) ist allerdings auf die Mageninhalt von vier adulten Würfelnattern zurückzuführen, die im Frühjahr 1993 gefangen wurden und 7, 8, 11 bzw 19 *P. parva* in Größen zwischen 2,5 cm und 5,5 cm gefressen hatten. Als regelmäßige Beutetiere können auch *Barbus barbus* (n=7), *Gobio gobio* (n=11), *Rutilus rutilus* (n=5) und *Noemacheilus barbatulus* (n=5) bezeichnet werden.

Bis auf *Rutilus rutilus* und juvenile *Leuciscus cephalus* handelt es sich um Fische, deren Lebensraum vorwiegend der Grund von Gewässern ist (WUNDSCH 1962). Die Bevorzugung von am Gewässergrund lebenden Arten entspräche dem Beutefangverhalten von *N. tessellata* in fließenden Gewässern, wo sie meist untergetaucht, an Steinen "verankert" am Grund des Gewässers auf Beute lauert bzw. ihre Beute unter Steinen usw. sucht (DÜRIGEN 1897; SCHREIFER 1912; SOCHUREK 1956; LANKA 1975; KRAMER & STEMMLER 1988). *Rutilus rutilus* wurde nur in stehenden Gewässern im Magen von *N. tessellata* gefunden, wo es häufig in Masse auftritt, die Wasseroberfläche meidet und krautreiche, grundnahe Uferregionen bevorzugt (WUNDSCH 1962).

Eine gezielte Auswahl bestimmter Fischarten durch die Würfelnatter ist aufgrund der vorliegenden Daten nicht erkennbar.

Die Fischarten, die sich vorwiegend in langsam fließenden, ufernahen Bereichen des Gewässers aufhalten (die bei der schwerpunktmäßig in den Stillwasserzonen durchgeführten Elektrobefischung nachgewiesene Arten), stellen die Hauptbeute von *N. tessellata* dar. Die Würfelnatter jagt in der Sulm bei Leibnitz-Altenmarkt also hauptsächlich in diesen Regionen.

Adulte Tiere scheinen gegenüber Jungtieren in der Lage zu sein, auch in stärker strömenden Bereichen der Fließgewässer zu jagen, da bei ihnen auch Strömungsfische (*Thymallus thymallus*) als

Mageninhalte nachweisbar waren.

Zur Feststellung der von *N. tessellata* aufgenommenen Nahrungsmenge wurde Anzahl, Gewicht und Länge der Fische in 52 gefüllten Würfelnattermägen untersucht. Die Mageninhalt bestanden meist aus einem (n=29) oder zwei (n=15) Fischen. Im letzteren Fall befanden sich die Fische gelegentlich (n=6) in stark unterschiedlichen Verdauungszuständen, woraus auf einen Beutefang an zwei aufeinanderfolgenden Tagen geschlossen werden kann, da der Verdauungsprozeß 10 bis 12 Stunden dauert (BOGDANOV, zitiert in LANKA 1975). Höhere Anzahlen an erbeuteten Fischen (3, 3, 3, 4, 7, 8, 11, 19) wurden bei acht Würfelnattern gefunden. Das Maximum von 19 Jungfischen, wurde anscheinend bei einem einzigen Beutezug gefangen, da sie sich in ähnlichen Stadien des Verdauungsprozesses befanden.

Das Gewicht des Mageninhaltes überstieg - mit einer Ausnahme - 21% des Körpergewichts der Würfelnattern nie. Der Mittelwert aus 52 untersuchten Würfelnattern lag bei 8,2% (der Extremwert von 48% ging in diese Berechnung nicht ein). In Abbildung 3 sind nur solche Fälle berücksichtigt, in denen der Mageninhalt nicht stark angedaut war. Die Würfelnatter, deren Beutegewicht 48% ihres Körpergewichts betrug, war beim Gefangenwerden nicht in der Lage, zu fliehen.

Pholidose

Unter den über 50 cm langen Würfelnattern wiesen die Weibchen (n=58) zwischen 52 und 66 *Subcaudalia* auf, Männchen (n=32) zwischen 67 und 79 (Abb. 4). Eine eindeutige Geschlechtsbestimmung ist wahrscheinlich nicht in jedem Fall möglich, da das Vorhandensein eines Überschneidungsbereiches angenommen werden muß. Deshalb wurden in der Folge Tiere, deren Geschlecht nicht durch Penistaschensondierung bestimmt wurde und die 66 oder 67 *Subcaudalia* aufwiesen, keinem Geschlecht zugeordnet.

Die Anzahl der *Praeocularia* variierte zwischen 2 und 4, die der *Postocularia* zwischen 2 und 5 und die der *Supralabilia* zwischen 6 und

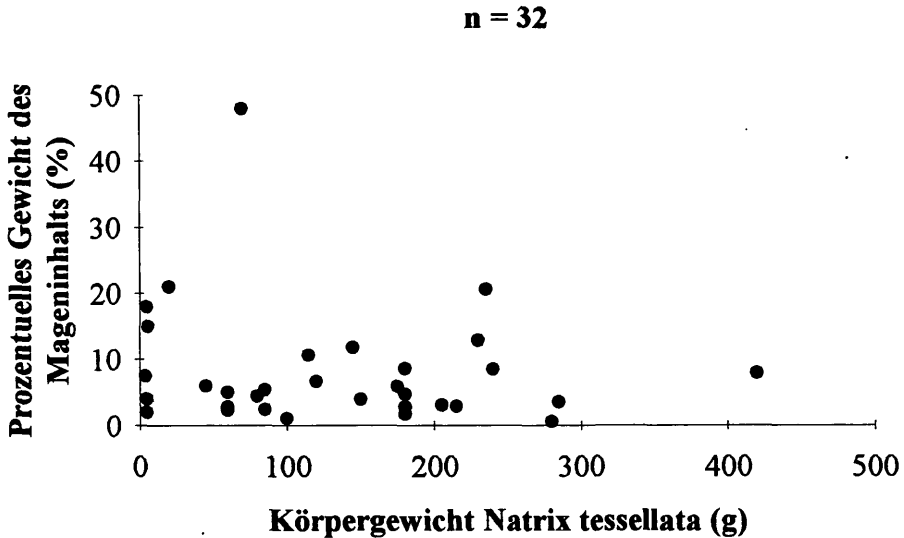


Abb. 3: Körpergewicht und Gewichtsanteil des Mageninhaltes bei 32 steirischen *Natrix tessellata*.
 Fig. 3: Body weight and proportional weight of stomach contents in 32 Styrian *Natrix tessellata*.

9. Häufig waren 2 oder 3 Praeocularia, 3 oder 4 Postocularia sowie 7 oder 8 Supralabialia (Tab. 5).

Linke und rechte Kopfseite wiesen oft unterschiedliche Schilderzahlen auf und wurden getrennt behandelt, wodurch sich die Zahl der Werte im Signifikantstest verdoppelt. Bei Weibchen ($n=89$) wurde ein höherer Prozentsatz von Tieren mit 3 Prae- (37%) und 4 Postokularschildern (62%) beobachtet als bei Männchen ($n=45$), wo die entsprechenden Anteile 19% bzw. 40% betragen (Abb. 4). Die Anzahl der Praeocularia und der Postocularia erwies sich als geschlechtsspezifisch signifikant unterschiedlich (Chi^2 -Test für eine Vierfeldertafel, $p < 0,05$; $n=268$). Die Anzahl der Supralabialia war nicht signifikant mit dem Geschlecht korreliert.

Die Würfelnattern von drei Flußsystemen wurden auf populationspezifische Unterschiede in der Pholidose untersucht:

* Sulm und Laßnitz ($n=70$; 65 dieser Tiere stammen vom selben Fundort bei

Leibnitz-Altenmarkt),

* Mur samt Nebenflüssen und nahen stehenden Gewässern ($n=56$).

* Raab und Rabnitz ($n=14$).

Zwischen den Tieren an Mur und Raab (Tab. 6) ließen sich keine signifikanten Pholidoseunterschiede nachweisen. Die Häufigkeitsverteilung der Anzahl von Praeocularia, Postocularia und Supralabialia innerhalb der Subpopulationen von Sulm und Mur erwies sich jedoch als signifikant unterschiedlich (Chi^2 -Test für eine Vierfeldertafel, $p < 0,05$; $n=252$), indem Würfelnattern aus dem Einzugsgebiet der Sulm häufiger die geringeren Zahlenwerte aufweisen.

Anomalien (Tab. 7): Neben der "normalen" Variabilität der Anzahl der Praeocularia, Postocularia und Supralabialia traten vereinzelt (0,7% bis 5,6%) stärkere Abweichungen vom Grundschema der Pholidose des Kopfes auf. Am häufigsten waren dabei die unvollständige Trennung zweier Supralabialia und die teilweise Unterteilung des Frontale.

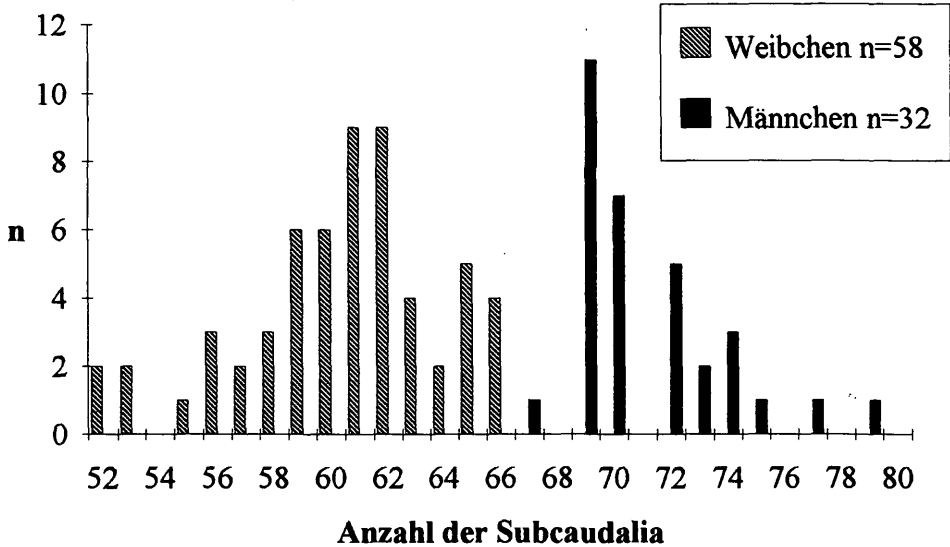


Abb. 4: Anzahl der Subcaudalia bei 58 Weibchen und 32 Männchen von *Natrix tessellata* aus der Steiermark.
Fig. 4: Number of subcaudal scales in 58 female and 32 male *Natrix tessellata* from Styria.

Unter den Anomalien der ventralen Beschilderung (halbseitige Ventralia, geteilte Ventralia, geteiltes Anale, ungeteilte Subcaudalia) traten halbseitige Ventralia, deren Ausbildung auf eine halbseitige Duplikation der Wirbel und Rippen zurückgeführt wird (KING 1959), mit 16,9% am häufigsten auf.

Färbung

Rücken und Rumpfsseiten waren beige, braun oder grau bis schwarz gefärbt, mit dunkler Fleckenzeichnung. An den Seiten befanden sich - nicht geschlechtskorreliert - bei 26% der 119 gefangenen Würfelnattern helle Flecken oder kurze Querstreifen. Bei 22 von 26 (85%) der juvenilen Tiere des ersten Lebensjahres waren die hellen Seitenstreifen und das dunkle V im Nacken deutlicher als bei Adulten.

Färbung und Zeichnung der Ventralseite sind durch die Verteilung von quadratischen hellen und dunklen Elementen bestimmt. Die dunkle Komponente ist meist schwarz, selten braun oder grau und

wirkt während der Häutung bläulich. Bei 17 von 140 (12%) untersuchten Würfelnattern war die Schwanzunterseite einheitlich schwarz und wies keine hellen Flecken auf. Die helle Komponente kann weiße, gelbliche und rötliche Farbtöne umfassen. Dabei nimmt die Intensität der Färbung von der Halsregion in Richtung Kloakalregion zu. In der Halsregion treten nur Weiß bzw. leicht gelbliche oder leicht rosa Farbtöne auf.

Würfelnattern der Sulm ($n=65$) zeigten signifikant häufiger rosa oder rote Ventralfärbungen als Tiere der Mur ($n=49$), bei denen Gelb und Orange vergleichsweise stärker vertreten waren (χ^2 -Test für eine Vierfeldertafel, $p<0,05$) (Tab. 8).

Länge, Alter und Gewicht

Die Gesamtlänge der gefangenen Würfelnattern ($n=119$) lag zwischen 19,5 cm und 110,0 cm (Abb. 5). Einem Weibchen, das 108,5 cm maß, fehlte ein Teil des Schwanzes. Aufgrund des Ver-

Tab. 5: Prozentuelle Häufigkeit verschiedener Praeocularia-, Postocularia- und Supralabialiazahlen bei steirischen *Natrix tessellata* in Abhängigkeit vom Geschlecht. m - Männchen (n=45), f - Weibchen (n=89).

Table 5: Frequency (%) of different numbers of praeocular, postocular, and supralabial scales in the sexes of *Natrix tessellata* from Styria. m - males (n=45), f - females (n=89).

Anzahl/ Number	Präocul.		Postocul.		Supralab.	
	m	f	m	f	m	f
2	80	63				
3	20	36				
4	0	1				
2			0	1		
3			57	31		
4			40	62		
5			3	6		
6					5	3
7					22	27
8					72	69
9					1	1

Tab. 6: Prozentuelle Häufigkeit verschiedener Praeocularia-, Postocularia- und Supralabialiazahlen bei steirischen *Natrix tessellata* in Abhängigkeit vom Fundort.

Table 6: Frequency (%) of different numbers of praeocular, postocular, and supralabial scales of Styrian *Natrix tessellata* from different sub-populations.

Merkmal/ Character	Anzahl/ Number	Population		
		Sulm n=70	Mur n=56	Raab n=14
Praeocul.	2	76	63	72
	3	24	36	28
	4	-	1	-
Postocul.	2	1	1	-
	3	55	29	29
	4	44	63	64
Supralab.	5	-	7	7
	6	6	2	4
	7	32	20	13
	8	62	77	79
	9	-	1	4

hältnisses von Kopf-Rumpflänge zu Schwanzlänge hätte dieses Tier eine intakte Körperlänge von rund 120 cm besessen und stellt damit die längste in der Steiermark dokumentierte Würfelnatter dar. 17 von 136 (12,5%) gefangenen Tieren wiesen Schwanzverkürzungen auf. In den meisten Fällen waren diese gering (es fehlten etwa 5 bis 10 terminale Schuppenreihen)

und werden auf Häutungsschwierigkeiten zurückgeführt.

Während juvenile Tiere des ersten Lebensjahres keine geschlechtsspezifischen Unterschiede in der Gesamtlänge zeigten, war hinsichtlich der Größenverteilung der adulten Würfelnattern ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus zu erkennen (Abb. 5). Weibchen erreichten Längen bis 120

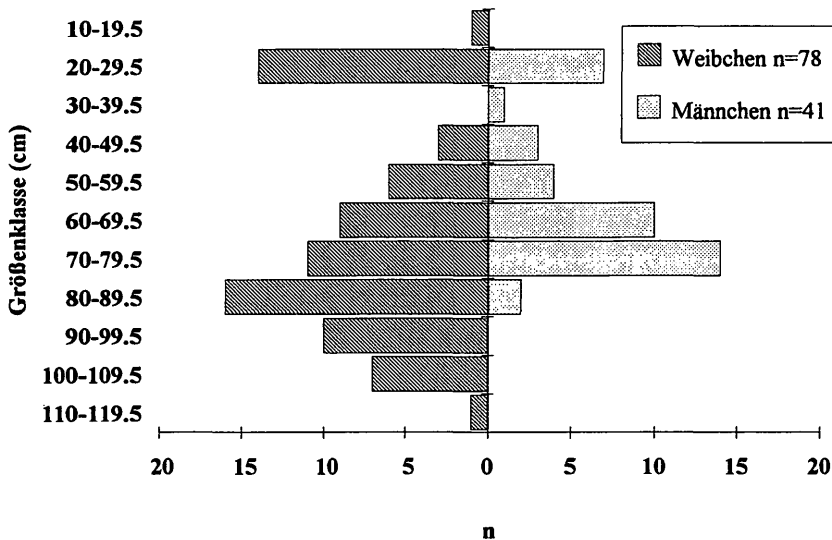


Abb. 5: Die Körperlänge bei 78 Weibchen und 41 Männchen von *Natrix tessellata* aus der Steiermark, gruppiert in Größenklassen.

Fig. 5: Body length in 78 female and 41 male *Natrix tessellata* from Styria, grouped according to size classes.

Tab. 7: Anomalien der Beschilderung von Kopf, Bauch und Schwanzunterseite steirischer *Natrix tessellata*.

Table 7: Anomalies of scutellation of head and ventral side in Styrian *Natrix tessellata*.

Merkmal Character	Häufigkeit (%) Frequency (%)
7. Supralabiale berührt das Temporale nicht 7th supralabial not in contact with temporal	0,7
5. Supralabiale halb geteilt 5th supralabial semi-divided	1,4
zwei Supralabialia unvollständig getrennt two supralabials separated incompletely	5,6
(7. und 8./7th and 8th	2,1)
(6. und 7./6th and 7th	2,8)
(2. und 3./2nd and 3rd	0,7)
Loreale und unteres Präoculare verbunden Loreal and lower preocular fused	2,8
Nasale ungeteilt Nasal undivided	0,7
Supraoculare u. oberes Postoculare verbunden Supraocular and upper postocular fused	1,4
kein Supralabiale grenzt an das Auge no supralabial in contact with the eye	1,4
Temporale quergeteilt Temporal divided transversally	0,7
Frontale halb geteilt Frontal semi-divided	4,9
Loreale berührt das Auge Loreal in contact with the eye	0,7
halbseitige Ventralia one or more unilateral ventrals	16,9
geteilte Ventralia one or more semi-divided ventrals	5,9
ungeteiltes Anale Anal entire	2,1
ungeteilte Subcaudalia one or more entire subcaudals	8,5

cm, Männchen maximal 83,5 cm.

Bei Weibchen war die Verteilung der Längen auf die Größenklassen zwischen 40 cm und 120 cm "relativ normal", und ließ ein Maximum bei 80 - 89,5 cm erkennen. Das Verteilungsmuster bei Männchen zeigte weniger Symmetrie; bei ihnen schien das Wachstum nach Erreichen von 70 cm bis

Tab. 8: Prozentuelle Häufigkeit verschiedener Ventralfärbungen. Vergleich von Würfelnattern der Einzugsgebiete von Sulm und Mur.

Table 8: Frequency (%) of different ventral colorations. Comparison of Dice Snakes from Sulm river valley and Mur river valley habitats.

Farbe/Colour	Sulm (n=65)	Mur (n=49)
weiß/white	14	29
gelb/yellow	20	32
orange/orange	12	14
rosa/pink	42	23
rot/red	12	2

79,5 cm Länge zu enden. Ob diese Unterschiede mit einer unterschiedlichen Lebenserwartung der Geschlechter korrelieren, konnte mangels präziser Altersbestimmung nicht untersucht werden.

Die Geschlechtsunterschiede in der relativen Schwanzlänge waren signifikant (n=119, student-t-Test, p<0,01): Bei den Weibchen entfielen 19,2±1,04%, bei den Männchen 21,9±0,89% der Gesamtlänge auf den Schwanz.

Eine Schätzung des Alters wurde nur bei jungen Würfelnattern und zwar nach ihren Längen vorgenommen. Ende August wurden vermehrt Würfelnattern mit Körperlängen zwischen 19,5 cm und 26,0 cm gefunden. Da *N. tessellata* im August oder September (GRUBER 1989; GRILLITSCH 1990; GRUSCHWITZ & al. 1992) mit einer Länge zwischen 14 cm und 24,5 cm schlüpft (SCHWEIZER 1962; LANKA 1975; LENZ, zitiert in GRUSCHWITZ & al. 1992; GRILLITSCH 1990; GRUSCHWITZ & al. 1992), handelt es sich bei diesen Tieren um juvenile Tiere im ersten Lebensjahr.

Im Mai erfolgte der Fang von 5 Würfelnattern mit Körperlängen zwischen 25,7 cm und 31,5 cm, die als einjährig (einwinterig) angesehen werden müssen (vergl. GRUSCHWITZ & al. 1992). Auffälligerweise wurden im Laufe der Untersuchungen nur 6 Tiere der Größenklassen zwischen 30,0 cm und 49,5 cm festgestellt.

Wegen der geringen Anzahl von Wiederfängen können keine allgemeinen Aussagen über das Längenwachstum von *N. tessellata* gemacht werden, welches in Deutschland durchschnittlich 10 cm pro Jahr beträgt (GRUSCHWITZ & al. 1992). Aus der Population an der Sulm bei Leibnitz-Altenmarkt wurden von insgesamt 63 gefangenen Tieren acht einmal und zwei Tiere zweimal wiedergefangen. Auffällig hierbei ist, daß die einmaligen Wiederfänge innerhalb von 28 Tagen, die zweimaligen innerhalb von 40 und 75 Tagen nach dem Erstfund erfolgten. Dieser Umstand läßt vermuten, daß die Markierung (Schuppeninzision) nur eine Aktivitätsperiode lang erkennbar bleibt.

Die Zeit zwischen Fang und Wiederfang umfaßte die Hauptaktivitätszeit der

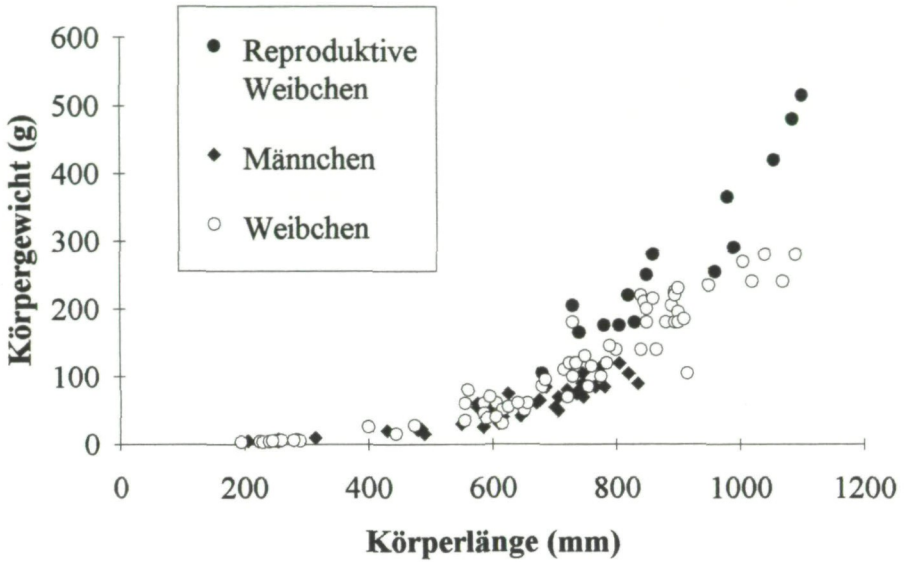


Abb. 6: Verhältnis von Körperlänge zu Körpergewicht bei 119 *Natrix tessellata* aus der Steiermark.

● - reproduktive Weibchen, ○ - nicht reproduktive Weibchen, ◆ - Männchen.
 Fig. 6: Ratio of body length and body weight in 119 *Natrix tessellata* from Styria.
 ● - reproductive females, ○ - non-reproductive females, ◆ - males.

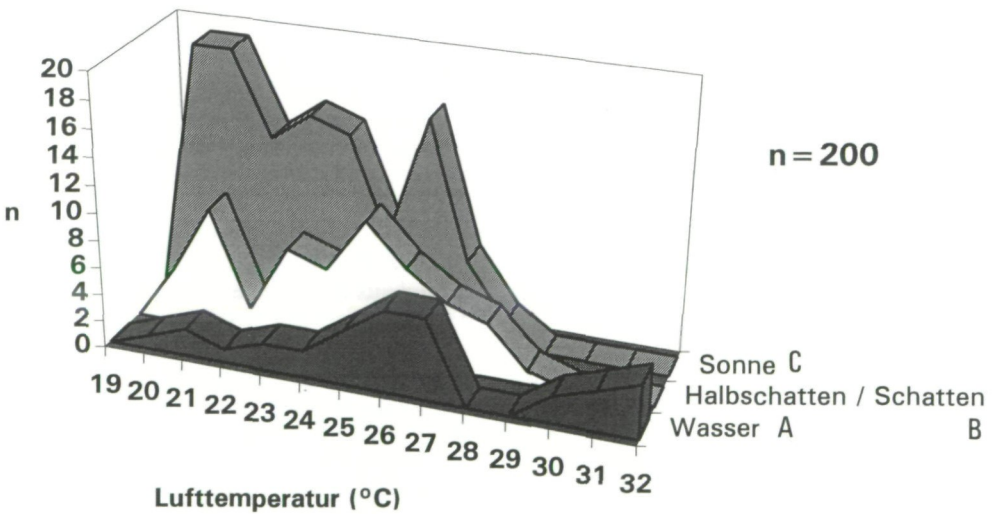


Abb. 7: Fundhäufigkeit von *Natrix tessellata* in Abhängigkeit von der Lufttemperatur, sowie der jeweilige Aufenthaltsort der Schlangen (A - im Wasser, B - an Land, im Schatten, C - an Land, sonnenexponiert).
 Fig. 7: Frequency of *Natrix tessellata* observations relative to air temperature. Site characteristic: A - aquatic, B - terrestrial, in the sun, C - terrestrial, in the shade.

Weibchen (Anfang Mai bis Mitte Juli). Ein adultes Weibchen wuchs innerhalb von 75 Tagen (1. Mai bis 15. Juli) um 9 cm (von 77,5 cm auf 86,5 cm). Bei allen weiteren Wiederfängen wurden Längenzuwächse von maximal 1,5 cm festgestellt.

Da im Rahmen der vorliegenden Untersuchung keine Paarungen beobachtet wurden, können keine Aussagen darüber gemacht werden, bei welcher Gesamtlänge bei steirischen Würfelnattern die Geschlechtsreife eintritt. Äußerlich erkennbar reproduktive Weibchen waren mindestens 68,0 cm lang.

Das **Körpergewicht** der untersuchten Würfelnattern (Abb. 6) lag zwischen 3 und 515 Gramm. Bei jenen Tieren, die mit Abstand die höchsten Körpergewichte aufwiesen (420 g, 480 g, 515 g), handelte es sich um reproduktive Weibchen, die Mitte Juni, kurz vor der Eiablage, gefangen wurden.

Vor ihrer ersten Überwinterung wogen Würfelnattern zwischen 3 g und 6 g ($n=21$), wobei sich keine geschlechtsspezifischen Unterschiede nachweisen ließen.

Ab 50 cm Körperlänge lag das Gewicht der Weibchen im Mittel klar über dem der Männchen. Reproduktive Weibchen waren deutlich schwerer als gleich lange nicht reproduktive, was durch die Eiereifung begründet ist (DUMMER-MUTH 1977; GRUSCHWITZ & al. 1992).

Aktivität

Aktive, also außerhalb ihrer "Tagesverstecke" befindliche Würfelnattern (140 gefangene Tiere, 60 Sichtbeobachtungen) wurden bei **Lufttemperaturen** (LT) zwischen 19°C und 32°C beobachtet, bei Lufttemperaturen über 30°C jedoch nur noch im Wasser festgestellt.

Die Häufigkeit von Würfelnatterfunden in Abhängigkeit von der Lufttemperatur sowie der jeweilige Aufenthaltsort der Schlangen (sonnenexponiert bzw. im Schatten an Land oder im Wasser) ist in Abbildung 7 dargestellt.

Von 200 Würfelnatterbeobachtungen befanden sich die Tiere in 112 Fällen (56%) an Land in der Sonne (LT $22,9 \pm 2,3^\circ\text{C}$), in 55 Fällen (27,5%) an Land im Schatten/Halbschatten (LT $24,1 \pm 2,5^\circ\text{C}$)

und in 33 Fällen (16,5%) im Wasser (LT $26,6 \pm 3,4^\circ\text{C}$). Die mittlere Lufttemperatur bei den Landbeobachtungen ist signifikant von der bei Wasserbeobachtungen verschieden ($n=200$, t-test, $p<0,001$). Ähnliches gilt für den Vergleich der Beobachtungen, die in der Sonne bzw. im Schatten/Halbschatten erfolgten ($n=167$, t-test, $p<0,01$). Steigende Lufttemperatur führte danach zu vermehrtem Aufenthalt im Wasser sowie zu einer leichten Bevorzugung beschatteter Aufenthaltsorte.

Die bei den Würfelnattern gemessenen **Körpertemperaturen** ($n=109$) lagen zwischen 17,5°C und 33,7°C (durchschnittlich $26,5 \pm 3,8^\circ\text{C}$) und waren im Mittel um $2,8 \pm 3,5^\circ\text{C}$ höher als die jeweilige terrestrische Umgebungstemperatur.

Das Spektrum der **Wassertemperaturen**, bei denen Würfelnattern im Wasser angetroffen wurden ($n=35$) oder kurz zuvor im Wasser gewesen sein müssen (d. h. Würfelnattern mit kaum verdautem Mageninhalt; $n=30$), reicht von 11°C bis 32°C (Abb. 8). Würfelnattern wurden im Wasser vorwiegend (83%) bei höheren Wassertemperaturen (18°C bis 32°C) beobachtet und verweilten dort gewöhnlich 15 bis 45 Minuten, selten länger.

In der Zeit der niedrigen Frühjahrs-Wassertemperaturen (11°C bis 19°C) hielt sich die Mehrzahl der Tiere, die (nach den Ergebnissen der Magenspülung) kurz zuvor Nahrung aufgenommen hatten, an Land auf, sodaß sich der Wasseraufenthalt während dieser Zeit vermutlich überwiegend auf den Beuteerwerb beschränkt.

Die Umgebungstemperatur terrestrischer Aufenthaltsorte von *N. tessellata* (Mittel aus der Temperatur des Bodens und der bodennahen Luftschicht, $n=103$) lag zwischen 15°C und 34°C (im Mittel bei $24,4 \pm 3,5^\circ\text{C}$). 84,5% der Funde erfolgten bei Umgebungstemperaturen zwischen 20°C und 28°C (Abb. 9).

Jahreslebensraum: Die Entfernung vom Ort des jeweiligen Erstfundes betrug bei 9 Wiederfängen durchschnittlich $6,7 \pm 4,3$ m, maximal 15 m, minimal 1 m. Eine zehnte Würfelnatter wurde 8 Tage nach dem Erstfund in ca. 300 m Entfernung am gegenüberliegenden

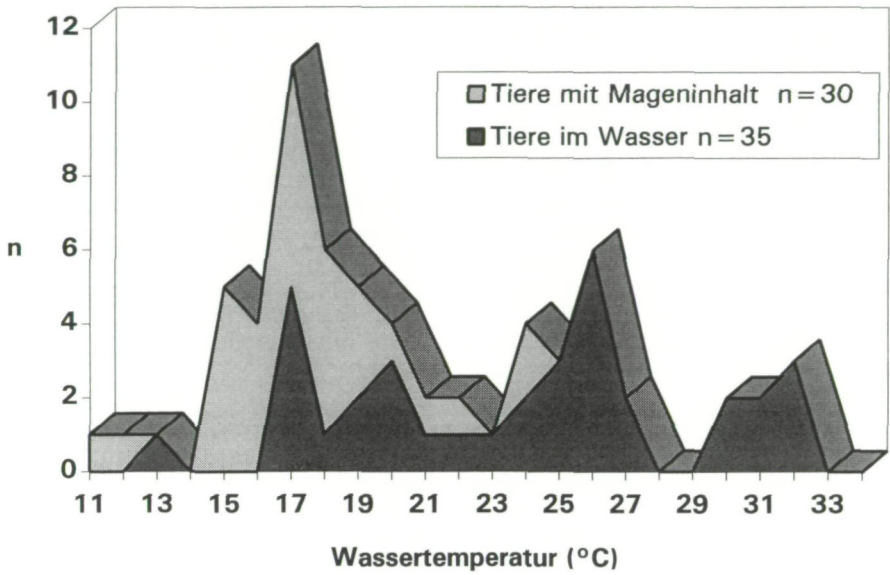


Abb. 8: Fundhäufigkeit von *Natrix tessellata* mit Mageninhalt (n=30) und im Wasser (n=35), in Abhängigkeit von der Wassertemperatur.

Fig. 8: Frequency of *Natrix tessellata* observed with stomach contents (n=30) and in the water (n=35), relative to the water temperature.

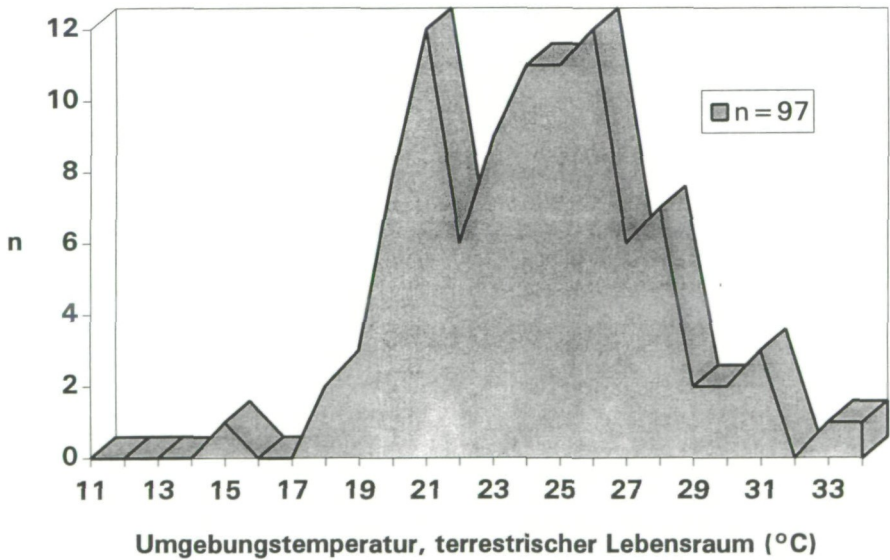


Abb. 9: Fundhäufigkeit von *Natrix tessellata* an Land, in Abhängigkeit von der terrestrischen Umgebungstemperatur (Mittel aus Temperatur des Bodens und der bodennahen Luftschicht).

Fig. 9: Frequency of *Natrix tessellata* observed on land, relative to terrestrial ambient temperature.

Ufer des Flusses angetroffen.

Aktivitätsperiode: Im Jahr 1992 wurden Würfelnattern vom 26. April bis zum 16. September und 1993 in der Zeit vom 18. April bis zum 23. September im Freien angetroffen (Abb. 10).

Weibchen waren in den Untersuchungs-jahren erst ab dem 1. Mai zu finden. 1992 wurde das letzte Weibchen Mitte September, 1993 am 30. August gefangen, während Nachweise von aktiven Männchen bis zum 15. September und von Tieren bis 40 cm Körperlänge bis zum 23. September möglich waren. Beginn und Ende der Aktivitätsperioden ist demnach möglicherweise geschlechtsspezifisch unterschiedlich.

Von insgesamt 72 Weibchen wurden 66 in den Monaten Mai und Juni sowie im ersten Julidrittel gefunden. Bei den Männchen ($n=38$) ist eine zeitlich wesentlich gleichmäßigere Aktivitätsverteilung erkennbar. Auffällig ist die relativ hohe Anzahl von 7 gefangenen Männchen im ersten Maidrittel, die in der gleichen Größenordnung liegt wie die Anzahl gleichzeitig gefundener Weibchen ($n=9$), sodaß diese Zeit als Paarungszeit interpretierbar ist.

Das Aktivitätsmaximum der Männchen im ersten Maidrittel fällt offenbar in den Zeitraum der Paarung, während das Aktivitätsmaximum der Weibchen (Anfang Mai bis Anfang Juli) den Zeitraum von der Paarung bis zur Eiablage umfaßt.

Jungtiere waren nur im August - also unmittelbar nach ihrem Schlupf - häufig zu beobachten.

Offensichtlich reproduktive Weibchen ($n=14$) wurden zwischen dem 20. Mai und dem 19. Juni festgestellt. Weibchen weisen unmittelbar nach der Eiablage einen eingefallenen, "faltigen" Hinterrumpf auf (LANGE 1984), was an fünf Weibchen zwischen dem 16. Juni und dem 10. Juli erkennbar war, sodaß als **E i a b l a g e t e r m i n** die zweite Juni- und erste Julihälfte angenommen werden kann.

Ende August (ab 25. 8. 1992 bzw. 29. 8. 1993) wurden diesjährige Jungtiere ($n=16$, Gesamtlänge zwischen 19,5 cm und 26,0 cm) beobachtet, welche sich fast ausschließlich (zur Jagd) im Wasser oder in dessen unmittelbarer Nähe aufhielten.

Unter der Voraussetzung, daß sich Würfelnattern 7 bis 10 Tage nach dem Schlupf häuten und erst dann Nahrung aufnehmen (DUMMERMUTH 1977; WOLK 1984; HINDLEY 1988; GRUSCHWITZ & al. 1992), müßte ihr **S c h l u p f** etwa Mitte August erfolgt sein, woraus sich ein Zeitraum von rund 8 Wochen zur Eizentung ergibt. Die Zeit zwischen Eiablage und Schlupf beträgt für die Population in Ehrenhausen am Gamlitzbach etwa 11 Wochen, ist also länger als die für andere steirische Populationen ermittelte Zeit. Die oben genannten Daten wurden an Fundorten mit Talbodenklima (Südsteiermark) erhoben.

Die **B e u t e f a n g a k t i v i t ä t** (Abb. 10) der Weibchen war im Mai am stärksten. Während sie im Juni etwas nachließ, war die Anzahl der in Häutung befindlichen Weibchen zu dieser Zeit merklich erhöht. Bei Männchen waren keine deutlichen Phasen vermehrter Jagd- oder Häutungstätigkeit innerhalb der Aktivitätsperiode zu erkennen. Juvenile Tiere wiesen Ende August eine hohe Beutefangaktivität auf. 20 von 27 beobachteten juvenilen Tieren hielten sich "nahrungssuchend" im Wasser auf, sechs befanden sich unmittelbar am Ufer.

Die **E n t f e r n u n g** vom **G e w ä s s e r** betrug für die an Land beobachteten Würfelnattern ($n=157$) im Mittel $6,05 \pm 0,74$ m. Nicht berücksichtigt wurden dabei die Tiere einer Population aus Ehrenhausen (s. u.), deren Zahl nur geschätzt werden konnte. An der Sulm bei Leibnitz-Altenmarkt wurden zwei Tiere Ende April auf der Straße unmittelbar am Hang des Frauenbergs, etwa 30 m vom Sulmufer entfernt, beobachtet.

In Ehrenhausen am Gamlitzbach hielten sich um Mitte Juni bis zu 30 weibliche Würfelnattern, die sich unmittelbar vor oder nach der Eiablage und in Häutung befanden, in einer Entfernung von rund 80 m vom Gewässer in einem sonnenexponierten Garten auf. Die Terrasse des nahen Wohnhauses ist auf einen Schotterkörper gebaut, der ein umfangreiches Lückensystem darstellt. Der Fund einiger Häutungen juveniler Würfelnattern zu Anfang September sowie das vermehrte Auftreten der

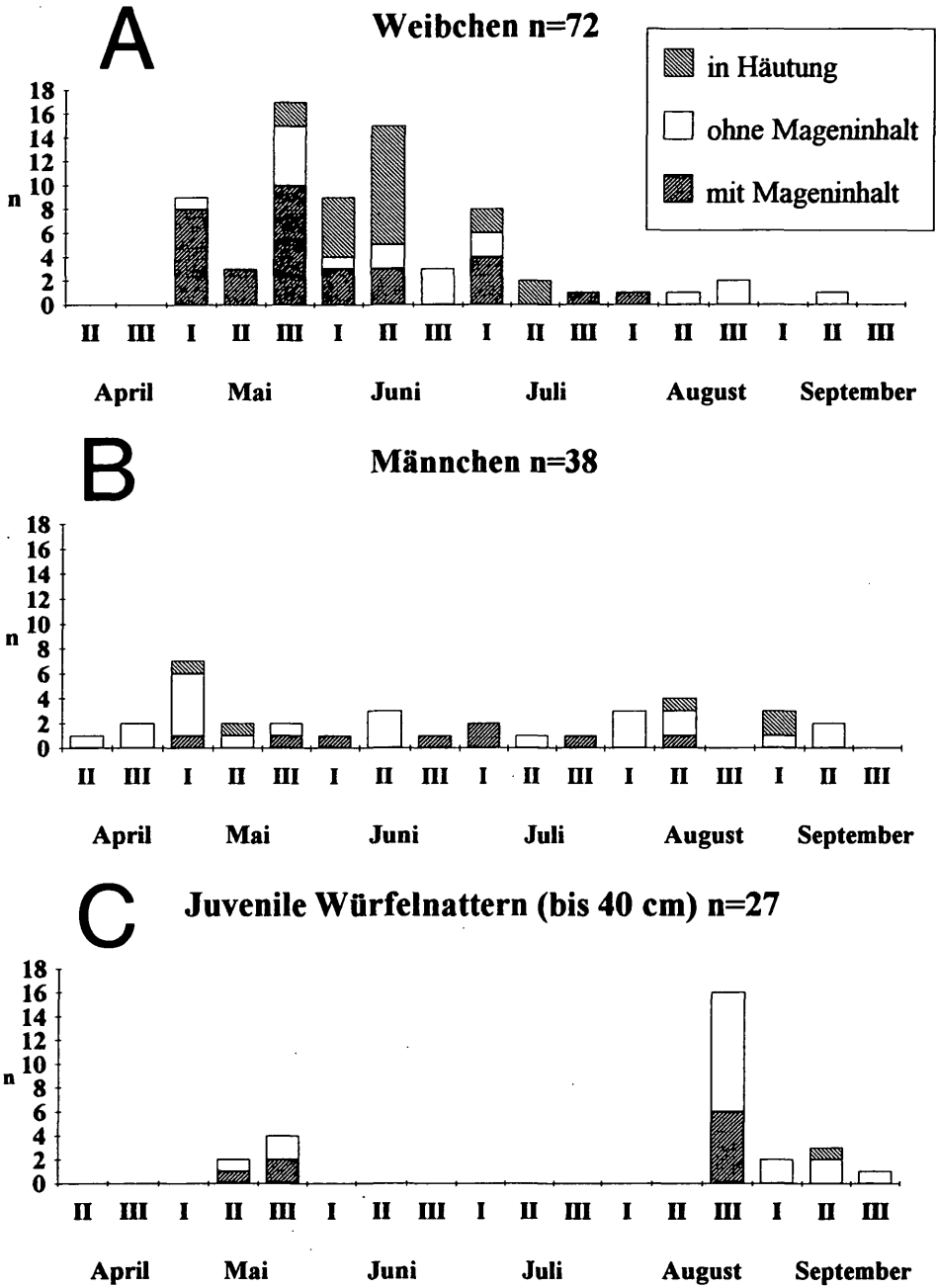


Abb. 10: Aktivitätsperiode, Beutefang, Häutung bei steirischen *Natrix tessellata* in den Jahren 1992 und 1993. A - Weibchen (n=72), B - Männchen (n=38), C - Juvenile bis 40 cm Länge (n=27).

Fig. 10: 1992 and 1993 seasonal activity, prey catching, and sloughing in Styrian *Natrix tessellata*. A - females (n=72), B - males (n=38), C - juveniles up to 40 cm long (n=27).

Schlangen gegen Ende September (Knäuelbildung) lassen vermuten, daß dieser Schot-

terkörper *N. tessellata* als Eiablage- und Überwinterungsstelle dienen könnte.

DISKUSSION

Verbreitung

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde *N. tessellata* an 52 Fundstellen in der Steiermark beobachtet. Aus dem Zeitraum zwischen 1888 und 1992 waren bereits 37 Vorkommen bekannt. Einige der "älteren" Meldungen (Leoben 1891, Übelbach 1914, Graz - Marburger Kai 1955, Graz - Keplerbrücke 1957, Graz - Hilnteich 1956) konnten im Verlauf der Untersuchungen nicht bestätigt werden. Es erscheint zweifelhaft, ob diese Populationen heute noch existieren, da an den angeführten Orten großteils kein adäquater Lebensraum mehr für *N. tessellata* vorhanden ist. Insgesamt sind jedoch 66 steirische Vorkommen als rezent zu betrachten.

Die dichtesten Ketten von Würfelnattervorkommen findet sich an der Mur zwischen Kalsdorf und Spielfeld und an der Sulm von Wies bzw. St. Martin bis zu ihrer Mündung. Ähnlich häufige Vorkommen werden an der Raab (aufwärts bis zur Raabklamm, Mortantsch) und an der Grenzurstrecke (von Spielfeld bis Bad Radkersburg) vermutet, entlang derer zwar wesentlich weniger Begehungen durchgeführt, jedoch vergleichbar hohe Beobachtungszahlen verzeichnet wurden.

Dagegen waren Vorkommen von *N. tessellata* an der Mur zwischen St. Michael und Graz trotz intensiver Untersuchungen nur vereinzelt nachweisbar.

REISINGER (1972) beschrieb den Rückgang bzw. das Erlöschen von Würfelnatterpopulationen an der Mur als Folge von Regulierungen und Gewässerverschmutzung. Danach wären Populationen von *N. tessellata* zu dieser Zeit nur unterhalb von Mureck zu finden gewesen, da hier die Selbstreinigungskraft der Mur eine bessere Gewässergüte bedingt hätte.

Die Wasserqualität der Mur hat sich aber in den letzten zwei Jahrzehnten bedeutend verbessert. In dem von REISINGER (1972) beschriebenen ehemaligen Hauptverbreitungsgebiet der Würfelnatter an der Mur (südliche Mur inklusive Grazer Stadt-

gebiet) konnten auch 1992 und 1993 zahlreiche Vorkommen nachgewiesen werden.

Lediglich im Bereich Graz (Höhe Kalvarienbrücke) bis Kalsdorf scheint eine größere Verbreitungslücke zu bestehen. Südlich davon kommen Würfelnattern erst wieder an Stellen mit ausgedehntem Hinterland und Nebengewässern (Auwald) vor. Die Wiederbesiedlung der Murufer könnte dort aus diesem refugialen Hinterland erfolgt sein, nachdem die Gewässergüte der Mur wieder ausreichende Fischvorkommen ermöglichte. Neben dem Fehlen von Rückzugsgebieten und zusätzlichen Nahrungsgewässern ist die Verbreitungslücke zwischen Graz und Kalsdorf wohl auch auf die oft kleinräumigen, unzureichend strukturierten und durch Baumaßnahmen beeinträchtigten Uferböschungen der Mur in diesem Bereich zurückzuführen.

Im Gegensatz zur Murstrecke südlich von Kalsdorf sind nördlich von Graz entlang der Mur keine größeren Auwaldgebiete vorhanden. Hier liegen alle rezenten Würfelnattervorkommen im Bereich der Mündungen kleinerer Fließgewässer. Diese fischreichen Nebengewässer scheinen als Refugialgebiete für das Überleben von *N. tessellata* an der Mur notwendig gewesen zu sein. Hingegen könnte die Neugründung der erloschenen Population von Weinzödl (REISINGER 1972) nach Verbesserung der Gewässergüte der Mur vom Teich Siebenbründel aus (unmittelbar an der Mur, 2,5 km oberhalb von Weinzödl gelegen) erfolgt sein.

Die von GRILLITSCH & CABELA (1992b) zur Beschreibung des potentiellen Verbreitungsgebiets der Würfelnatter in Österreich verwendeten Iso- und Grenzlinien lassen eine relativ genaue Eingrenzung der nördlichen Verbreitungsgrenzen von *N. tessellata* in der Steiermark zu. Allerdings eignet sich für die steirische Verbreitung die Linie der "mittleren jährlichen Dauer der Vegetationszeit > 220 Tage" besser als die von GRILLITSCH & CABELA (1992b) verwendete "mittlere jährli-

che Dauer der Vegetationsperiode > 240 Tage".

Die Täler des Steirischen Randgebirges weisen Kerbtalcharakter auf (WAKO-NIGG 1978). Dadurch sind mit Ausnahme des Murtales keine breiten, temperaturbegünstigten Talböden vorhanden, die ein Vordringen der thermophilen Würfelnatter in nördlichere Lagen der Steiermark ermöglichen. Während aus Österreich vereinzelt Vorkommen von *N. tessellata* aus Höhen bis zu 900 m ü NN bekannt sind, (CABELA & TIEDEMANN 1985; ESTERBAUER 1991; CABELA & al. 1992; GRILLITSCH & CABELA 1992b), liegen aus der Steiermark nur Funde bis 580 m ü NN (Übelbach) vor.

Das klimatisch definierte potentielle Verbreitungsgebiet von *N. tessellata* in der Steiermark beinhaltet auch die Unterläufe der oststeirischen Flüsse Feistritz und Lafnitz. An der Feistritz wurde die Würfelnatter 1902 und 1904 nachgewiesen, doch war es trotz mehrmaliger Begehungen den Autoren weder an der Feistritz noch an der Lafnitz möglich, Würfelnattern zu finden. Beide Flüsse entwässern in die Raab, womit ein potentieller Besiedelungskorridor gegeben ist. Zudem weisen sie geeignete Biotope und ausreichende Wasserqualität für *N. tessellata* auf, sodaß ihr Vorkommen dort sehr wahrscheinlich ist.

In der Steiermark besiedelt *N. tessellata* vorwiegend Fließgewässer. Während vor 1970 gemeldete Vorkommen zu einem hohen Anteil in Auwaldgebieten lagen, konnten nach 1970 an solchen Orten nur noch vereinzelt Nachweise erbracht werden. Vor allem die Auwaldreste entlang der Mur scheinen *N. tessellata* heute nur noch eingeschränkt als Lebensraum zu genügen. Dies könnte an der starken Eutrophierung und der damit einhergehenden Vegetationsverdichtung in diesen Gebieten liegen. In einigen Bereichen breiten sich Neophyten so stark aus, daß eine Besonnung des Bodens weitestgehend verhindert wird.

Vorkommen von *N. tessellata* an stehenden Gewässern sind in der Steiermark selten. Dies muß nicht zwingend auf der Bevorzugung von Fließgewässern beruhen. Vielmehr stehen natürliche stehende Ge-

wässer in der Steiermark nur in sehr begrenztem Maße zur Verfügung, und die angelegten Fischteiche weisen nur ausnahmsweise die nötige Strukturierung eines naturbelassenen See- oder Teichufers auf.

Lebensraum

Für die Steiermark erwiesen sich Ausmaß und Strukturierung der Uferböschung, Fischvorkommen und das Vorhandensein von Stillwasserzonen als wichtigste Kriterien zur Beurteilung eines Lebensraumes in Hinblick auf seine Eignung für die Würfelnatter (ZIMMERMANN & KAMMEL 1994). Das Vorhandensein abwechslungsreich gestalteter Uferböschungen sowie ein Mindestmaß von sechs Metern Dammbreite erscheinen für diese Schlange unverzichtbar, wenn kein entsprechendes Hinterland als Lebensraum zur Verfügung steht.

GRÜSCHWITZ (1978) beschrieb die charakteristischen Merkmale der Würfelnatterhabitate an isolierten deutschen Reliktstandorten. GRILLITSCH & CABELA (1992b) stellen vergleichsweise eine höhere ökologische Plastizität der österreichischen Populationen, also von Populationen am Rand des geschlossenen Verbreitungsgebiets, fest. Die von ZIMMERMANN & KAMMEL (1994) veröffentlichten Habitatsanalysen unterstützen diese Aussage.

Nahrung

Trotzdem einige Autoren auch von Kleinsäugern als seltener Beute sprechen (SCHREIBER 1912; HECHT 1930; GRILLITSCH & al. 1971) und LANKA (1975) darüber hinaus junge Bisamratten, kleine Enten, Eidechsen und Insekten als gelegentliche Nahrung angibt, bestanden bei 98% der von uns bei *N. tessellata* untersuchten Mageninhalte ausschließlich aus Fischen. Nur ein Tier hatte einen Froschlurch gefressen. Dies deckt sich mit den meisten Literaturangaben, die in erster Linie Fisch, vereinzelt auch Amphibien als Nahrung von *N. tessellata* nennen. Im Gegensatz zu Tieren aus Mitteleuropa und dem Balkangebiet wurden in kleinasiatischen Würfelnattern z. T. ausschließlich

Amphibien als Mageninhalt gefunden (HECHT 1930).

Obwohl die nunmehr vorliegenden Mageninhaltsanalysen an Individuen eines Fundortes durchgeführt wurden, an dem unmittelbar am Gewässer *Rana esculenta*/R. *lessonae* in großer Zahl anzutreffen waren, konnte kein Nachweis dieser Anuren als Nahrung von *N. tessellata* erbracht werden.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden 16 Fischarten aus sechs Familien als Nahrung von *N. tessellata* nachgewiesen (Tab. 4), von denen die Cypriniden mit 95% der nachgewiesenen Beutefische am stärksten vertreten waren. Auch in der Literatur sind vorwiegend Cypriniden als Nahrung von *N. tessellata* angegeben (KOPSTEIN 1920; KINCEL 1929; HECHT 1930; ZAPF 1969; LANKA 1975). In diesen Literaturangaben wie auch in den Ergebnissen der eigenen Untersuchungen überwiegt die Anzahl bodenbewohnender Fische im Nahrungsspektrum stark. Die Bevorzugung von Grundfischen steht mit der vorwiegend lauerrnden Jagdweise von *N. tessellata* am Grund von Fließgewässern im Einklang.

LANKA (1975) beobachtete, daß Würfelnattern beim Beutefang im Verhältnis zu ihrer Körpergröße große Fische bevorzugen. Die Ergebnisse unserer Untersuchungen bestätigen dies nicht: Bei adulten Würfelnattern konnten sehr häufig auch Jungfische als Mageninhalt nachgewiesen werden, was allerdings auf das überwiegend aus kleinen, juvenilen Fischen bestehende Nahrungsangebot zurückgeführt werden kann.

Merkmalvariabilität und Anomalien

Weibliche Würfelnattern besitzen relativ kürzere Schwänze als männliche Tiere (KMINIAK & KALUZ 1983; MEBERT 1993). Dieser Unterschied ist auch bei steirischen Würfelnattern signifikant und machte eine Geschlechtsbestimmung anhand der Subcaudaliazahlen zweifelsfrei möglich.

Weiters zeigen weibliche Tiere signifikant häufiger die jeweils höhere Oculariaanzahl (3 Praeocularia und 4 Postocularia), während die Anzahl der Supralabialia

keine geschlechtsspezifischen Unterschiede zeigt (MEBERT 1993). Auch dieser Befund trifft für steirische Würfelnattern zu.

Neben geschlechtsspezifischen Unterschieden ließen sich auch populationspezifische in eben diesen Merkmalen sowie in der Färbung nachweisen. Eine physische Schranke für den Genfluß zwischen den autochthonen Würfelnatter-Subpopulationen aus dem Einzugsgebiet der Sulm bzw. dem der Mur ist nicht ersichtlich.

Bei steirischen Würfelnattern treten verschiedene Anomalien der Pholidose des Kopfes in 0,7% bis 5,6% der Fälle auf. Wesentlich häufiger waren Anomalien im Bereich der Ventralia und Subcaudalia. 16,9% der untersuchten Würfelnattern besaßen halbseitige Ventralschilder. Seltener sind geteilte Ventralschilder und ungeteilte Subcaudal- und Analschilder. MEBERT (1993) fand Ventraliaanomalien in ähnlicher Häufigkeit bei norditalienischen Populationen.

Körperlänge

Die Gesamtlänge der größten in der Steiermark gefangenen Würfelnatter konnte aufgrund ihrer Schwanzverletzung mit etwa 120 cm nur geschätzt werden. Insgesamt scheint die Maximallänge vom Fundort abhängig zu sein. DÜRIGEN (1897) und GRUSCHWITZ (1978) geben als größte Länge für Tiere aus deutschen Populationen rund 100 cm an. Für Österreich finden sich bei GRILLITSCH & al. (1971), LUTTENBERGER (1978), CABELA & al. (1992) und ESTERBAUER (1991) Maximalwerte von 90 cm bis 100 cm für Weibchen (selten über 100 cm) und 60 cm bis 70 cm für Männchen.

Größere Längen sind aus Südeuropa bekannt. LANZA (1983) gibt 130 cm für italienische Würfelnattern an, MEBERT (1993) 112 cm für ein Tier vom Genfer See, VEITH (1991) Längen bis 120 cm für Bosnien-Herzegowina. TRUTNAU (1975) und ESTERBAUER (1991) schätzen die Maximallänge von Würfelnattern der nördlichen Populationen auf ca. 100 cm, während im Südosten ihres Verbreitungsgebietes *N. tessellata* bis zu 150 cm lang werden kann. Der steirische Maximalwert von 120 cm liegt zwischen diesen

beiden Werten und fügt sich damit in die Beobachtung eines Nordwest - Südostgradienten in Bezug auf die Maximallängen von *N. tessellata*.

Auffällig ist das stark unterrepräsentierte Vorkommen von Würfelnattern der Größenklasse 30 cm bis 40 cm. Diese "Lücke" weisen auch LANKAs (1975) Längendaten von Würfelnattern auf; er gibt jedoch keine Erklärung dafür.

Fast alle diesjährigen und einwinterigen Jungtiere, (Größenklasse 20 cm bis 30 cm), wurden mit Mageninhalt bzw. während der Jagd gefangen. Nach ZHALKA & BDOLAH (1987) produzieren juvenile Würfelnattern bei gleicher Nahrungsmenge etwa dreimal so große Mengen an Verdauungsenzymen wie Adulte. Beides läßt auf ein schnelles Wachstum der juvenilen Würfelnattern schließen. Dieses könnte bewirken, daß Längenstadien von 30 cm bis 40 cm in vergleichsweise kurzer Zeit durchlaufen werden und einen Grund für den seltenen Fang von Würfelnattern dieser Größenklasse darstellen. Eine weitere Ursache für die geringe Häufigkeit von Tieren zwischen 30 cm und 40 cm Länge (im Vergleich zu den 20 cm bis 30 cm langen Schlüpflingen) sehen GRUSCHWITZ & al. (1992) in der hohen Sterblichkeit während der ersten Hibernation.

Geschlechterverhältnis

Zwei Drittel (78 von 119) der gefangenen Nattern waren Weibchen. GRUSCHWITZ (1986) und REHAK (1992) geben ebenfalls ein Überwiegen der Weibchen innerhalb der von ihnen untersuchten Populationen an. ZAPF (1969) hingegen beschreibt für Kärntner Populationen eine Überzahl von Männchen.

Möglicherweise sind Feststellungen eines ungleichen Geschlechterverhältnisses nur auf die unterschiedliche Aktivität der weiblichen und männlichen Tiere zurückzuführen. Ein zahlenmäßiger Überhang adulter Weibchen wurde im Zeitraum zwischen Paarung und Eiablage zwischen Anfang Mai und Mitte Juli festgestellt, dagegen wurden im übrigen Teil der Aktivitätsperiode annähernd gleich viele Weibchen wie Männchen gefunden.

Dieser Annahme widerspricht aller-

dings die Tatsache, daß auch bei den gefangenen Jungtieren (GL < 50 cm, n=29) ein ungleiches Geschlechterverhältnis von 18:11 (Weibchen zu Männchen) vorlag.

Aktivität

Aktive Würfelnattern, also solche außerhalb ihrer "Tagesversteckplätze", wurden bei Lufttemperaturen zwischen 19°C und 32°C gefunden (Mittelwert 23,8 ± 2,9°C). HECHT (1930) bezeichnet Temperaturen zwischen 20°C und 24°C für die Art als optimal. In der Steiermark wurden 91,5% der Tiere bei Temperaturen zwischen 20°C und 27°C gefunden.

Mit steigender Lufttemperatur änderte sich der bevorzugte Aufenthaltsort der Schlangen. So waren die mittleren Lufttemperaturen, bei denen sich Würfelnattern an Land im Schatten oder Halbschatten aufhielten (24,1 ± 2,5°C) zwar geringfügig aber signifikant höher als jene, bei denen sie sich der Sonne aussetzten (22,9 ± 2,3°C). Die geringe Differenz der Mittelwerte (1,2°C) ist wahrscheinlich darin begründet, daß die Tiere bei höheren Temperaturen vermehrt das Wasser aufsuchen. Bei Lufttemperaturen ab 30°C waren Würfelnattern nur noch im Gewässer zu beobachten. Auch LANKA (1975) beschreibt, daß sich *N. tessellata* bei hohen Temperaturen bevorzugt im Wasser aufhält. Derselbe Autor konnte in der ehemaligen Tschechoslowakei vor dem 15. Mai niemals Tiere im Wasser beobachten. Dies deckt sich zwar mit unseren Beobachtungen, die große Anzahl der in der ersten Maihälfte gewonnenen Mageninhalte zeigt jedoch, daß Würfelnattern in der Steiermark bereits ab Anfang Mai zur Jagd ins Wasser gehen.

HECHT (1930), BANNIKOV & al. (1971) und GRILLITSCH (1990) geben als minimale Aktivitätstemperatur für *N. tessellata* 10°C bis 12°C an. Bereits ab Anfang Mai, bei Wassertemperaturen, die in dieser Größenordnung liegen, konnten Tiere mit Mageninhalt gefunden werden. Bei derartig geringen Wassertemperaturen sind Einschränkungen der Motilität und folglich nur kurze Aufenthalte im Wasser anzunehmen. Wahrscheinlich konnten aus diesem Grund im Mai niemals Tiere im Wasser beobachtet werden.

Die Gesamt- und Beutefangaktivität der Weibchen ist im Mai und Juni, der Zeit zwischen Paarung und Eiablage, am höchsten. Die verminderte Aktivität im Juli und August könnte darauf zurückzuführen sein, daß im Sommer keine Eireifung stattfindet und die Lufttemperaturen so hoch sind, daß eine kürzere Verweildauer außerhalb des Verstecks zur Nahrungsaufnahme und Verdauung ausreicht. LANKA (1975) vermutet weiters, daß *N. tessellata* in den heißen Sommermonaten bereits in den frühen Morgenstunden auf Jagd geht und ihre Nahrung teilweise auch im Versteck verdaut.

Die Zeit maximaler Aktivität steht bei den Weibchen offenbar in Zusammenhang mit den Lufttemperaturen und dem Reproduktionszyklus. Bei den Männchen ließ sich ein deutliches, vergleichsweise kurzes Aktivitätsmaximum anfangs Mai (Paarungszeit) erkennen.

Juvenile Würfelnattern wiesen im Jahr ihres Schlupfes eine besonders hohe Beutefangaktivität auf. Ende August konnten sie in großer Zahl und ausschließlich im Gewässer gefunden werden. Alle beobachteten Jungtiere befanden sich dabei augenscheinlich auf Nahrungssuche oder wiesen einen Mageninhalt auf. Reichliche Nahrungsaufnahme bei diesjährigen Jungnattern erscheint notwendig oder zumindest von Vorteil, um den ersten Winter zu überstehen.

R e p r o d u k t i o n: Ohne Paarungen oder Eiablagen direkt beobachtet zu haben, läßt sich die Eiablage für steirische Würfelnattern dennoch etwa auf die Zeit zwischen dem 16. Juni und dem 10. Juli eingrenzen. Die Paarung findet bei steirischen Tieren wahrscheinlich bereits Anfang Mai statt.

GRUSCHWITZ & al. (1992) geben Ende Juni bis Mitte August als Zeitraum der Eiablage für deutsche, tschechische und schweizerische Populationen an, eine Paarung wurde in Deutschland am 1. Juni beobachtet (GRUSCHWITZ 1978). Vermutlich ist der in der vorliegenden Arbeit beobachtete frühere Zeitpunkt von Paarung und Eiablage auf das wärmere Klima der Steiermark zurückzuführen.

Der Zeitraum zwischen Eiablage und

Schlupf der Nattern variiert aufgrund seiner Abhängigkeit von der Inkubationstemperatur stark. KRAMER & STEMMLER (1988) stellten eine Zeitigungsdauer von 7 bis 11 Wochen in Schweizer Populationen fest, GRUSCHWITZ & al. (1992) geben 35 Tage für deutsche Populationen an, deren Gelege in Pferdemitthäufen abgelegt waren. Kompost- bzw. Misthäufen sind jedoch im Untersuchungsgebiet an der Sulm nicht vorhanden. Hier werden die Eier wohl in Erdlöcher und dergl. abgelegt. Die relativ lange Zeitigungsdauer von 8 Wochen wäre durch die geringere Temperatur des Substrats erklärbar. Bei den Würfelnattern von Ehrenhausen, wo sich der Eiablageplatz unter der Terrasse eines Wohnhauses befand, betrug die Zeitigungsdauer 11 Wochen.

E n t f e r n u n g v o m W a s s e r: Die beobachteten Würfelnattern hielten sich überwiegend unmittelbar am Gewässer auf (mittlere Gewässerentfernung: $6,05 \pm 0,74$ m). Nur in einem Fall (Ehrenhausen) wurden zahlreiche Tiere in ca. 80 m Entfernung vom Wasser gefunden.

Nach VEITH (1991) und CABELA & al. (1992) ziehen sich Würfelnattern zur Winterruhe auf höher gelegene Böschungen und Hänge zurück. Wahrscheinlich ist dies auch in Ehrenhausen der Fall, wo die Tiere im Schotter unter der Terrasse eines Hauses einen Überwinterungsplatz gefunden haben könnten. Dafür spräche ihr vermehrtes Auftreten im Garten des Hauses im September, dagegen ihr Ausbleiben im April, der Zeit des Beginns der Aktivitätsphase.

Jedenfalls stellt das Lückensystem unterhalb der Terrasse im Ehrenhausener Garten einen Eiablageplatz für *N. tessellata* dar. KRAPP & BÖHME (1978) berichten von einem Eiablageplatz in einem Garten in 1 km Entfernung zum Nahrungsgewässer. Alle adulten Würfelnattern, die im Garten gefunden werden konnten, befanden sich in Häutung. Dies mag einerseits darauf zurückzuführen sein, daß sich Weibchen zur Zeit der Eiablage vermehrt häuten. Andererseits wäre es denkbar, daß sich die Würfelnattern zur Häutung vom Gewässer entfernen, da im Gegensatz zum stark beschatteten Ufer des

Gamlitzbaches im Garten viele trocken-warme Sonnplätze vorhanden sind. Auch gehen in Häutung befindliche Schlangen infolge der Augentrübung nicht auf Jagd, sodaß ein Verbleib am Gewässer nicht notwendig erscheint.

Gefährdung und Schutz

N. tessellata wird in der Roten Liste der gefährdeten Arten der Steiermark als "vom Aussterben bedroht" eingestuft (FACHBACH 1981). Diese Klassifizierung ist in erster Linie auf die geringe Anzahl der Fundpunkte zurückzuführen, die in den Jahren davor registriert waren. Die vorliegende Arbeit erhöht zwar die Anzahl der bekannten Vorkommen, trotzdem er-

scheint die Würfelnatter nach wie vor stark gefährdet. Dies ist vor allem auf die Kleinräumigkeit und den mangelnden Schutz ihrer Lebensräume zurückzuführen. Hier sind besonders die Vorkommen an der Mur im Grazer Stadtgebiet stark betroffen.

Zum besseren Schutz und Erhalt sind weitergehende Untersuchungen speziell an diesen Populationen notwendig. Möglicherweise könnte hier einer Bestandsgefährdung durch lebensraumverbessernde Maßnahmen (Anlegen von Eiablageplätzen, Stillwasserzonen, Unterschutzstellung der Uferböschungen) entgegengewirkt werden. Solche Projekte wurden und werden in Deutschland durchgeführt und zeigen bereits Erfolg (GRUSCHWITZ & al. 1992; LENZ & GRUSCHWITZ 1992).

LITERATUR

- AHNELT, H. (1989): Zum Vorkommen des asiatischen Gründlings *Pseudorasbora parva* (Pisces, Cyprinidae) in Ostösterreich.- Österr. Fischerei; 42 (7): 164-168.
- AHNELT, H. & TIEFENBACH, O. (1991): Zum Auftreten des Blaubandbärlings (*Pseudorasbora parva*) (Telostei: Gobioninae) in den Flüssen Raab und Lafnitz.- Österr. Fischerei; 44: 19-26.
- BANNIKOV, A. G. & DAREVSKY, S. I. & RUSTANOV, A. K. (1971): Amphibien und Reptilien der UdSSR; Moskau (Mysl), 303 pp (in Russisch).
- BOBEK, H. (Hrsg.) (1961-1980): Atlas der Republik Österreich, 1. - 6. Lieferung; Freytag - Berndt & Arteria; Wien.
- BROWN, W. S. & PARKER, W. S. (1976): A ventral scale clipping system for permanently marking snakes.- J. Herpet.; 10 (3): 247-249.
- BRUNKEN, H. & FRICKE, R. (1985): Deutsche Süßwasserfische, Bestimmungsschlüssel für die wildlebenden Arten; Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung (Hrsg.); Hamburg; 70 pp.
- CABELA, A. & TIEDEMANN, F. (1985): Atlas der Amphibien und Reptilien Österreichs (Stand 1984); Neue Denkschriften des Naturhistorischen Museums in Wien; 4: 1-80.
- CABELA, A. & GRILLITSCH, H. & HAPP, H. & KOLLER, R. (1992): Die Kriechtiere Kärntens.- Carinthia II, Klagenfurt; 182/102: 195-316.
- DUMMERMUTH, S. (1977): Pflege und Zucht der Würfelnatter (*Natrix t. tessellata*).- Aquaria; 24: 43-44.
- DÜR-LINDT, J. (1969): Schlangenkinder biß meine Tante in die Nase.- Das Tier; 1969: 36-37.
- DÜRIGEN, B. (1897): Deutschlands Amphibien und Reptilien; Magdeburg (Crenk'sche Verlagsbuchhandlung), 676 pp.
- ESTERBAUER, H. (1991): Die Würfelnatter, *Natrix tessellata tessellata* (LAURENTI, 1768), die nahezu unbekannte "Wasserschlange" Österreichs.- Öko L, Linz; 13 (4): 19-23.
- FACHBACH, G. (1981): Rote Liste der in der Steiermark gefährdeten Kriechtiere (Reptilia); In: GEPP, J. (Hrsg.): Rote Listen gefährdeter Tiere der Steiermark; Graz (Verlag des Österreichischen Naturschutzbundes), pp. 49-50.
- GEISENHEYNER, L. (1888): Wirbeltierfauna von Kreuznach unter Berücksichtigung des ganzen Nahegebiets, I. Teil: Fische, Amphibien, Reptilien.- Wissenschaftl. Beilage zum Programm des Kgl. Gymnasiums bei Kreuznach; 1888: 61-68.
- GRILLITSCH, H. (1990): Würfelnatter, *Natrix tessellata tessellata* (LAURENTI, 1768); In: TIEDEMANN, F. (Hrsg.): Lurche und Kriechtiere Wiens; Wien (Jugend & Volk), pp. 155-160.
- GRILLITSCH, H. & CABELA, A. (1992a): Die Arealgrenzen der Reptilien in Kärnten (Österreich) dargestellt durch den Verlauf ausgewählter Iso- und Grenzlinien.- Herpetozoa, Wien; 5 (1/2): 41-49.
- GRILLITSCH, H. & CABELA, A. (1992b): Das potentielle Verbreitungsgebiet der Würfelnatter, *Natrix t. tessellata* (LAURENTI, 1768), in Österreich (Reptilia: Squamata: Colubridae).- Herpetozoa, Wien; 5 (3/4): 119-130.
- GRILLITSCH, B. & GRILLITSCH, H. & HÄUPL, M. & TIEDEMANN, F. (1971): Lurche und Kriechtiere Niederösterreichs; Wien (Facultas), 176 pp.
- GRUBER, U. (1989): Die Schlangen Europas und rund ums Mittelmeer; Kosmos Naturführer; Stuttgart (Franckh'), 248 pp.
- GRUSCHWITZ, M. (1978): Untersuchungen zu Vorkommen und Lebensweise der Würfelnatter im Bereich der Flüsse Mosel und Lahn (Rheinland-Pfalz).- Salamandra; 14 (2): 80-89.
- GRUSCHWITZ, M. (1985): Status und Schutzproblematik der Würfelnatter in der Bundesrepublik Deutschland.- Natur und Landschaft; 60 (9): 353-356.
- GRUSCHWITZ, M. (1986): Notes on the ecology of the Dice Snake, *Natrix tessellata* LAUR. in West Germany; In: ROCEK, Z. (Hrsg.): Studies in Herpetology; Proc. Europ. Herpet. Meeting SEH 1985, Prague; pp. 499-502.
- GRUSCHWITZ, M. & LENZ, S. & JES, H. & NOGGE, G. (1992): Die Nachzucht der Würfelnatter (*Natrix tessellata* LAURENTI, 1768) im Aquarium des Kölner Zoos - Ein Beitrag zum Artenschutz.- Z., Kölner Zoo; 35 (3): 117-125.
- GYÖRGY, D. O. (1978): Hüllök - Reptilia; Magyarorszag Allatvilaga, Fauna Hungariae, Pisces, Amphibia, Reptilia; Budapest; 20 (4): 97-99.

- HABLE, E. & HERBST, G. & KEPKA, O. (1965): Allgemeine faunistische Nachrichten aus Steiermark (XI).- Mitt. Naturwiss. Verein Steiermark; 95: 77-83.
- HAUPL, M. (1982): Kartierung der Herpetofauna des Burgenlandes.- BFB - Bericht; 43: 62-94.
- HECHT, G. (1930): Systematik, Ausbreitungsgeschichte und Ökologie der europäischen Arten der Gattung *Tropidonotus* (KÜHL).- Mitt. Zool. Mus. Berlin; 16 (2): 244-393.
- HINDLEY, C. (1988): The Dice Snake.- Snake Keeper; 2 (5): 6-7.
- HOLZINGER, W. E. (1991): Faunistische und floristische Bestandsaufnahmen in den Mur-, Sulm- und Laßnitzauen mit besonderer Berücksichtigung gefährdeter Arten (Spermatophyta, Odonata, Amphibia, Reptilia); Projektbericht; Graz; 19 pp.
- HOMBROEK, O. M. (1964): Reptielen van Europa, III. *Natrix tessellata* (LAURENTI).- Lacerata; 22: 31-32.
- HONEGGER, R. E. (1978): Geschlechtsbestimmung bei Reptilien.- Salamandra; 14 (2): 69-79.
- KINCEL, F. (1929): Die Schlangen Steiermarks.- Mitt. Naturw. Ver. Steiermark; 64/65: 1-18.
- KING, W. (1959): Vertebra duplication, an osteological anomaly widespread in snakes.- Herpetologica; 15: 87-88.
- KMINIAK, M. & KALUZ, S. (1983): Evaluation of sexual dimorphism in snakes (Ophidia, Squamata) based on external morphological characters.- Folia Zoologica; 32 (3): 259-270.
- KOPSTEIN, F. (1920): Die Ophidier Albaniens.- Verh. zool.-bot. Ges. Wien; 70: 389-409.
- KRAMER, E. & STEMMLER, O. (1988): Unsere Reptilien.- Veröff. Nat.-hist. Mus. Basel; 21: 1-88.
- KRAPP, F. & BÖHME, W. (1978): *Natrix tessellata* in der Voreifel.- Salamandra; 14(3): 157-159.
- LANGE, U. (1984): Naturbeobachtungen bei *Natrix tessellata*.- Elaphe; 4: 64.
- LANKA V. (1975): Variabilität und Biologie der Würfelnatter (*Natrix tessellata*).- Acta Univ. Carolinae - Biol. (1975-1976): 167-207.
- LANZA, B. (1983): Anfibi, Rettili (Amphibia, Reptilia); Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane; Consiglio nazionale delle ricerche; 196 pp.
- LENZ, S. & GRUSCHWITZ, M. (1992): Artenschutzprojekt Würfelnatter (*Natrix tessellata*); Fauna und Flora Rheinland-Pfalz, Beiheft 6: 55-60.
- LUISELLI, L. & RUGIERO, L. (1991): Food niche partitioning by water snakes (genus *Natrix*) at a freshwater environment in Central Italy.- J. Freshwater Ecology; 6 (4): 439-444.
- LUTTENBERGER, F. (1978): Die Schlangen Österreichs; Wien (Facultas); 67 pp.
- MEBERT, K. (1993): Untersuchungen zur Morphologie und Taxonomie der Würfelnatter *Natrix tessellata* (LAURENTI, 1768) in der Schweiz und im südlichen Alpenraum; Diplomarbeit Zool. Mus. Univ. Zürich; 84 pp.
- MERTENS, R. (1969): Zur Synonymie und Variabilität der Würfelnatter.- Senckenbergiana Biologica; 50 (3/4): 125-131.
- MÜLLER, H. (1983): Fische Europas; Stuttgart (DTV, Enke); 320 pp.
- PAILL, W. (1992): Die Herpetofauna der Sulmauen (Amphibia, Reptilia).- Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum, Graz; 46: 53-62.
- PERRY, G. & DMREL, R. (1988): The reproduction of *Natrix tessellata* in Israel.- Herpetological Review; 19 (3): 56-57.
- REHAK, J. (1992): Distribution, ecology and variability of snakes in Czecho-Slovakia; Proc. Sixth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Budapest 1991: 383-388.
- REISINGER, E. (1972): Veränderungen in der Tierwelt im Grazer Raum innerhalb der letzten 60 Jahre.- Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum, Graz; 1 (1): 5-27.
- SCHREIBER, E. (1912): Herpetologica europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien, welche bisher in Europa aufgefunden sind; Jena (G. Fischer); 960 pp.
- SCHWEIZER, H. (1962): Beitrag zur Kenntnis der schwarzen Würfelnatter am Luganer See.- Aquar. Terrar.-Z.; 15 (2): 47-50.
- SOCHUREK, E. (1955): Die Verteilung unserer Amphibien- und Reptilienrassen auf die niederösterreichischen Landschaften.- Unsere Heimat; 26 (3/4): 53-59.
- SOCHUREK, E. (1956): Einiges über den Seefrosch und über die Würfelnatter.- Burgenländische Heimatblätter; 18 (2): 88-91.
- SOCHUREK, E. (1978): Die Lurche und Kriechtiere Österreichs nach dem Stand von 1978.- Mitt. Zool. Ges. Braunau; 3 (5/7): 131-139.
- SPINDLER, T. (1988): Bestimmung der mitteleuropäischen Cyprinidenlarven.- Österreichs Fischerei; 41: 75-79.
- STERBA, G. (1990): Süßwasserfische der Welt; Leipzig, Jena, Berlin; (Urania); 916 pp.
- TRUTNAU, L. (1975): Europäische Amphibien und Reptilien; Stuttgart (Belsler); 212 pp.
- VEITH, G. (1991): Die Reptilien Bosniens und der Herzegowina, Teil II.- Herpetozoa, Wien; 4 (1/2): 1-96.
- VOGT, C. & HOFER B. (1909): Die Süßwasserfische von Mittel-Europa, Teil I; Frankfurt (Werner & Winter); 558 pp.
- WAKONIGG, H. (1978): Witterung und Klima in der Steiermark; Graz (Verlag für die technische Universität Graz); 473 pp.
- WERNER, F. (1890): Bemerkungen über die europäischen *Tropidonotus*-Arten, sowie über eine merkwürdige Korrelationserscheinung bei einigen Schlangen.- Biol. Centralblatt; 10 (8): 233-238.
- WOLK, L. P. (1984): Beobachtungen zur Nachzucht von Würfelnattern (*Natrix tessellata*) im Zimmerterrarium.- Elaphe; 3: 44-45.
- WUNDSCH, H. H. (Hrsg.) (1962): Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas; Stuttgart (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Nägele u. Obermiller); 551 pp.
- ZAPF, J. (1969): Unsere Nattern.- Carinthia II; 79: 173-176.
- ZHALKA, M. & BDOLAH, A. (1987): Dietary regulation of digestive enzyme levels in the water snake, *Natrix tessellata*.- J. Exp. Zool.; 243: 9-13.
- ZIMMERMANN, P. & KAMMEL, W. (1994): Bestandserhebung der Herpetofauna des unteren Murtales, unter besonderer Berücksichtigung von *Natrix tessellata* (LAURENTI, 1768).- Herpetozoa, Wien; 7 (1/2): 35-58.

EINGANGSDATUM: 3. Februar 1995

Verantwortlicher Schriftleiter: Heinz Grillitsch

AUTOREN: Mag. Petra ZIMMERMANN; Prof. Dr. Günter FACHBACH, Institut für Zoologie, Abteilung für Entwicklungsbiologie und Histologie, Karl-Franzens Universität Graz, Universitätsplatz 2, A-8010 Graz, Österreich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Herpetozoa](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [8_3_4](#)

Autor(en)/Author(s): Zimmermann Petra, Fachbach Günter

Artikel/Article: [Verbreitung und Biologie der Würfelnatter, *Natrix tessellata tessellata* \(Laurenti, 1768\), in der Steiermark \(Österreich\) \(Squamata: Serpentes: Colubridae\). 99-124](#)