

**Zeitschrift:** NAGON / Naturforschende Gesellschaft Ob- und Nidwalden  
**Herausgeber:** Naturforschende Gesellschaft Ob- und Nidwalden  
**Band:** 2 (2001)

**Artikel:** Zur Physiologie der Würfelnatter *Natrix tessellata tessellata* LAURENTI  
1768 am Alpachersee

**Autor:** Bendel, Philipp

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1006715>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 16.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Zur Physiologie der Würfelnatter *Natrix tessellata tessellata* LAURENTI 1768 am Alp- nachersee

Philipp Bendel

Ziel dieser Arbeit war die Aufklärung des Fortpflanzungszyklus weiblicher Würfelnattern am Alpachersee.

1994 und 1995 wurden in einem Teilbereich des Untersuchungsgebiets Schlangen gefangen und markiert. Nach der Blutentnahme wurden sie wieder am Fundort freigelassen.

Von den Plasmaproben weiblicher Würfelnattern wurden mittels Radioimmunoassay (RIA) die Konzentrationen der Steroide Östradiol-17 $\beta$  und Progesteron ermittelt. Zusätzlich wurde versucht, in den Proben das Dottervorläuferprotein Vitellogenin mittels SDS-Polyacrylamid-Gelelektrophorese nachzuweisen.

Die erhöhten Östradiol- und Vitellogenintiter weiblicher Würfelnattern im Mai weisen auf das beginnende Follikelwachstum hin. Die Eireifung nimmt im Juni ihren Fortlauf und wird im Zeitraum Ende Juni bis Anfang Juli abgeschlossen: Dies zeigen hohe Östradiol-, hohe Vitellogenin- und tiefe Progesteronspiegel im Juni und rasch absinkende Konzentrationen, bei gleichzeitig ansteigenden Progesteronwerten, um den Monatswechsel herum. Die Progesteronmaxima und Östradiolminima im Juli zeigen den ungefähren Zeitpunkt der Ovulation an. Es folgt die Beschalung der Eier, während der Progesteronspiegel bereits wieder sinkt. Im Zeitraum Ende Juli bis Anfang August werden die Eier abgelegt: Weiter sinkende Progesteron- und erneut steigende Östradiol-

konzentrationen weisen darauf hin. Die erhöhten Östradiol- und tiefen Progesterontiter im August kündigen möglicherweise die Reifung neuer Follikel an. Die Follikelreifung beginnt vermutlich im Sommer und nimmt im darauffolgenden Frühling ihren Fortlauf. Da sich im Sommer und Herbst aber nie Vitellogenin nachweisen liess, finden die Vitellogenese und somit das eigentliche Follikelwachstum von Mai bis Juni statt.

Die Gametenreifung weiblicher Würfelnattern verläuft nach dem postnuptialen Muster: Nach der Verpaarung im Frühling setzen Vitellogenese und Follikelwachstum ein. Dieses Reproduktionsmuster wird auch als dissoziiert bezeichnet.

In der Schweiz kommen acht Schlangenarten vor, die entweder den *Viperidae* oder den *Colubridae* zugeordnet werden können. In der Familie der *Colubridae* ist die Gattung der sogenannten Schwimnattern (*Natrix*) mit drei Arten, der Ringelnatter (*N. Natrix*), der Vipernatter (*N. maura*) und der Würfelnatter (*N. tessellata*), vertreten.

Das Verbreitungsareal der Würfelnatter reicht von Italien im Westen bis in die westliche Mongolei, Westchina und Pakistan im Osten. Im Norden erstreckt es sich bis zum 50. Breitengrad, im Süden reicht es bis nach Ägypten und dem Persischen Golf. In der Schweiz beschränken sich autochthone Vorkommen auf den Kanton Tessin und die Südtäler des Kantons Graubünden. Allochthone Populationen finden sich am Alpacher-, Brienzer-, Genfer- und Zürichsee (Seedamm Rapperswil).

In den letzten Jahren wurden die Reproduktionsstrategien verschiedener Reptilienarten untersucht (Übersicht bei GANS et al. 1992).

Reptilien zeigen zwei unterschiedliche Reproduktionsmuster. Korreliert das Paarungsverhalten mit reifen Follikeln, erhöhten Geschlechtshormonkonzentrationen und dem Eisprung, spricht man vom assoziierten Reproduktionsmuster. Die Art der Gametenreifung heisst pränuptiale Gametogenese (die Eier reifen vor der Paarung). Beim zweiten Muster reifen die Gameten erst nach der Paarung. Die Art der Gametenreifung wird deshalb als postnuptiale Gametogenese bezeichnet. Die Spermien werden vom Weibchen bis zur Befruchtung aufbewahrt. Während der Paarungszeit sind die Gonaden klein und inaktiv, die Geschlechtshormonkonzentrationen tief. Bei diesem Muster spricht man vom dissoziierten Reproduktionsmuster, weil das Sexualverhalten nicht mit dem Follikelwachstum, erhöhten Steroidhormonkonzentrationen und der Ovulation assoziiert ist.

Das assoziierte Reproduktionsmuster ist bei Krokodilen und den meisten Echsen zu finden, u.a. bei der Echsenart *Anolis carolinensis* (Rotkehl-Anolis) (CREWS 1980). Das dissoziierte Reproduktionsmuster tritt bei mehreren Echsen und bei Schlangen auf (bei Vertretern der *Colubridae*, *Viperidae*, *Elapidae* und *Hydrophiidae*). Aus der Familie der *Colubridae* zeigen alle Vertreter der Gattung *Thamnophis*, u.a. die Strumpfbandnatter (*Thamnophis sirtalis parietalis*) (CREWS et al. 1982), diese Strategie. Bei Schildkröten tritt vermutlich ein intermediäres Muster, eine Taktik zwischen assoziiert und dissoziiert, auf.

Im Mittelpunkt der hier vorliegenden Arbeit steht die Reproduktionsstrategie weiblicher Würfelnattern am Alpnachersee. In welcher Jahreszeit sind erhöhte Konzentrationen der Steroide Östradiol-17 $\beta$  und Progesteron vorhanden, wann lässt sich das Dottervorläuferprotein Vitellogenin nachweisen und wie sind die erhaltenen Werte zu interpretieren?

## Material und Methoden

### Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt an einem Seitenarm des Vierwaldstättersees (Kantone Nid- und Obwalden), am Alpnachersee, auf 436 m.ü.M. und ist ost- bis südsüdostexponiert. Es verläuft von Acheregg (0 m) über Hellegg (300 m; Punkt 667.875/202.950), Telliegg (1870 m; Punkt 666.450/202.350) bis zur Siedlung Niderstad (3400 m).

Die Würfelnattern halten sich vor allem im schmalen Uferbereich zwischen Strasse und See auf. Es lassen sich folgende Uferstrukturen unterscheiden: Ufer mit Blocksteinen und/oder Geröll, Erdaufschüttung, Uferstützmauer und Gitterkörbe mit Steinfüllung. Der Bewuchs ist karg bis üppig: Gras, Büsche und/oder Bäume.

### Datenaufnahme und Probengewinnung

Die Probengewinnung erfolgte 1994 und 1995: 1994 von Ende Juni bis November (55 Fangtage) und 1995 von April bis Oktober (49 Fangtage). Der Abschnitt Acheregg bis Hellegg (0–325 m) wurde regelmässig nach Würfelnattern abgesucht, Bereiche ab Hellegg (>325 m) nur gelegentlich.

Die Tiere wurden von Hand gefangen, mit einem

gelben Bienen-Markierungsstift provisorisch markiert und der Fundort (Distanz in Metern zum Punkt Acheregg) notiert. Die eigentliche Datenaufnahme (Probengewinnung) fand in einem Arbeitsraum (Hotel Acheregg) statt: Bestimmung des Geschlechts anhand der Verjüngung des Schwanzansatzes, Wägen der Tiere mit einer Briefwaage, Blutentnahme und definitive individuelle Kennzeichnung durch Schnittkerben in die Ventralschilder. Anschliessend wurden die Schlangen am Fundort wieder freigelassen.

Den Tieren wurde, einem Individuum im Normalfall höchstens einmal pro Woche, aus der Schwanzvene Blut entnommen. Die Blutmenge betrug ca. 0.5 % des Körpergewichts. Zur Anwendung gelangten 1 ml Einmalspritzen und 0.45 x 12 mm Einmalkanülen. Um in den Spritzen Blutgerinnung zu verhindern, sind sie vor Gebrauch mit konzentrierter Heparinlösung (Heparin von SIGMA, gelöst in Wasser) gespült und anschliessend getrocknet worden. In der ersten Fangperiode (1994) wurden die Blutproben gekühlt ins Labor transportiert, zentrifugiert und das Plasma abpipettiert. In der zweiten Fangperiode (1995) konnten die Proben sofort nach Entnahme zentrifugiert und die Plasmaproben gekühlt ins Labor transportiert werden. Die weitere Aufbewahrung der Plasmaproben erfolgte bei -80°C.

#### **Bestimmung der Steroidhormonkonzentrationen**

Von den Plasmaproben wurden die Konzentrationen der Steroide Östradiol-17 $\beta$  und Progesteron mittels Radioimmunoassay (RIA) ermittelt. Die Bestimmung fand im Hormonlabor der Klinik für An-

drologie und Gynäkologie der Veterinärmedizinischen Fakultät der Universität Zürich statt.

Nach Extraktion des Plasmas mit Petrolether wurde die Progesteronkonzentration mit einem Doppel-Antikörper-RIA bestimmt. Als Radioisotop wurde Jod-125 verwendet, das Antiserum war spezifisch gegen Progesteron gerichtet. Das Verfahren ist in PRYCE et al. (1993) beschrieben und getestet. Die Konzentration von Östradiol-17 $\beta$  wurde nach Extraktion mit Diethylether mit einem handelsüblichen RIA-Kit (ER 155, SODIAG SA, CH-6616 Losone) ermittelt. Dieser verwendet titriertes Östradiol-17 $\beta$  als Radioisotop und einen dazu spezifischen Antikörper.

#### **Nachweis von Vitellogenin**

Ausserdem wurde versucht, in den gesammelten Plasmaproben der zweiten Fangperiode (1995) mittels SDS-Polyacrylamid-Gelelektrophorese das Dottervorläufer-Protein Vitellogenin nachzuweisen.

Als Standard diente Plasma (Abkürzung P-Vt) und gereinigtes Vitellogenin (Abkürzung Vt) zweifelsfrei vitellogener Weibchen. Zur Reinigung des Vitellogenins wurde ein Verfahren, welches auf der EDTA-MgCl<sub>2</sub>-Methode von WILEY et al. (1979) basiert, herangezogen. Die Standards und die Plasmaproben wurden mit SDS-Probenpuffer versetzt und während 5–10 Minuten bei ca. 90°C gekocht. Die Verdünnung der Standards betrug 1:19, diejenige der Plasmaproben 1:4. Nach Abkühlung erfolgte die Auftragung: Füllen der Proben mit einer Mikroliterspritze in die Taschen eines zuvor vorbereiteten Gels. Die aufgetragenen Mengen lagen zwischen 0.125

Abb. 1  
Aufnahme eines Gels,  
das zum Nachweis von  
Vitellogenin verwendet  
wurde. Vitellogenin  
manifestiert sich in 2  
Banden. Die Abkürzungen  
Vt und P-Vt sind im  
«Methodenteil» (Nach-  
weis von Vitellogenin)  
erklärt.

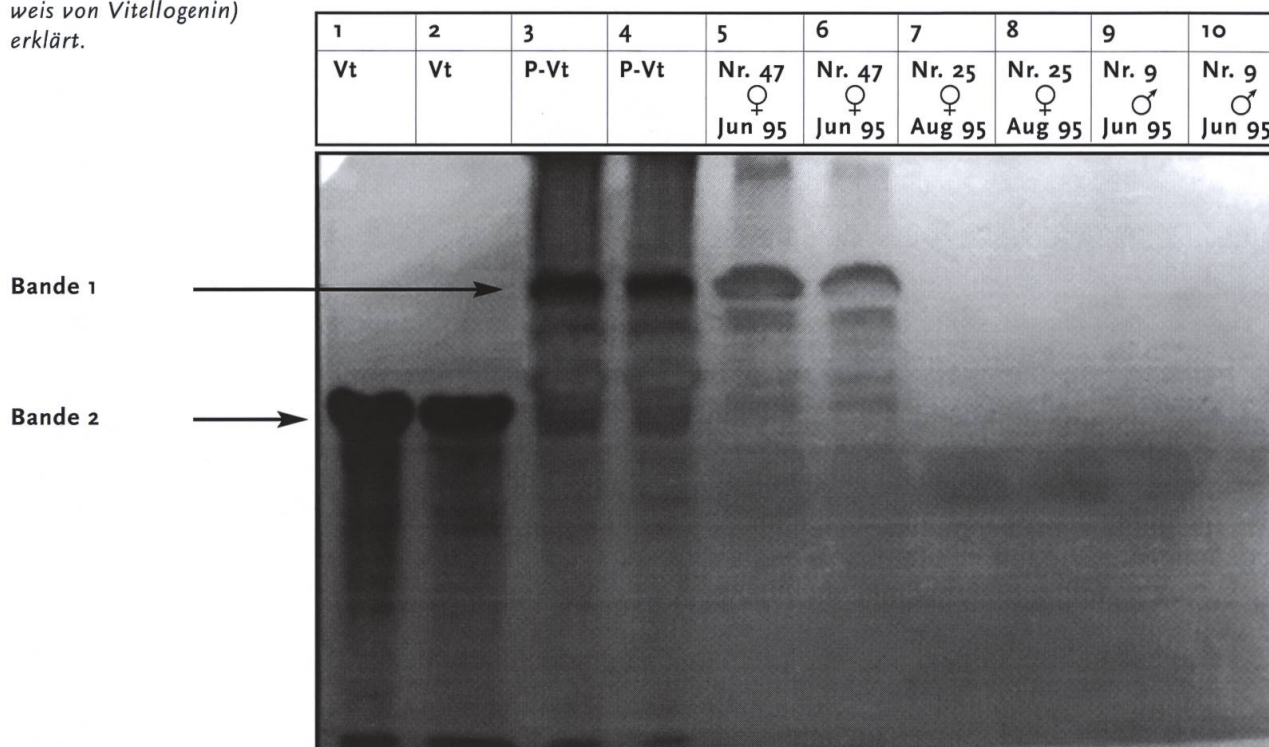


Abb. 1

und 0.75 µl für die Standards bzw. zwischen 2 und 2.5 µl für die Plasmaproben. Die totale Acrylamid-Konzentration betrug 7.5% (w/v). Zur Anwendung gelangte die Apparatur Mini-PROTEAN II (Gel-Grösse 7 x 8 cm) von BIO-RAD. Nach Auffüllung der Elektrophorese-Kammern mit verdünntem (1:9) SDS-10X-Laufpuffer wurde eine Spannung von maximal 100 V angelegt. Zur Bestimmung der Molekulargewichte der gefundenen Banden kamen ein Standard-Marker für hohe Molekulargewichte (BIO-RAD) und die Apparatur PROTEAN II xi (Gel-Grösse 16 x 20 cm) zum Einsatz. Weitere Angaben sind den Gebrauchsanweisungen für Mini-PROTEAN II bzw. PROTEAN II xi und dem BIO-RAD-Katalog zu entnehmen.

Reptilien-Vitellogenin ist ein Lipophosphoprotein-Ca<sup>2+</sup>-Komplex. Es wurde deshalb eine Färbemethode gewählt, welche das Phosphat von Phosphoproteinen anfärbt. Die Stelle eines Phosphoproteins im Gel wird durch eine helle grüne Bande angezeigt (Farbstoff Methylgrün). Die Sensitivität liegt bei 1 nmol Phosphat. Die Methode ist in CUTTING et al. (1973) ausführlich beschrieben und getestet, in CUTTING (1984) zusammengefasst in Rezeptform wiedergegeben.

Die Banden wurden nach ihrer Intensität klassifiziert. Es wurden Zahlen von 0 bis 4 vergeben. War keine Bande sichtbar, wurde der Wert 0 zugeordnet, kaum sichtbaren Banden wurde der Wert 1, sehr gut sichtbaren Banden der Wert 4 zugeordnet.

### Auswertung

Für die statistische Auswertung wurde das Statistikprogramm Minitab 8.2 (MINITAB, INC., 3081 Enterprise Drive, State College, PA 16801, USA) auf Macintosh verwendet. Das Signifikanzniveau beträgt für alle statistischen Tests 5%.

Es wurde zwischen reproduktiven und nicht reproduktiven Weibchen unterschieden. Kriterium war der Nachweis des Dottervorläufer-Proteins Vitellogenin im Juni 1995. Denn die Vitellogeninsynthese weist auf Eireifung hin. Die Stichprobe «VTG Juni 95» umfasst die Konzentrationsbestimmungen der Tiere, bei welchen im Juni 1995 Vitellogenin nachgewiesen werden konnte. Konnte diese Unterscheidung, mangels einer Plasmaprobe im Juni, nicht gemacht werden, wurde das entsprechende Tier von der Auswertung ausgeschlossen.

Aufgrund von Varianzheterogenität wurden die Konzentrationen und deren Verhältnis (Progesteron zu Östradiol) zunächst 10-logarithmisch transformiert. Es wurde geprüft, ob sich die Monatsmittelwerte unterscheiden. Zur Anwendung gelangte die einfache Varianzanalyse zusammen mit einem multiplen Test, welcher multiples Niveau  $\alpha$  hält (Tukey-Test). Die Varianzanalyse verlangt die Erfüllung einiger Voraussetzungen. Überprüft wurden die Varianzen auf Homogenität (Levene-Test) und die Residuen auf Normalverteilung (grafisch). Bei Ordinaldaten (Vitellogenin) kam nichtparametrische Statistik zur Anwendung: H-Test (Kruskal-Wallis) und U-Test (Mann-Whitney). Der Grad des linearen Zusammenhangs zwischen Vitellogenin und Östradiol wurde mit dem Pearson-Korrelationskoeffizienten geschätzt.

### Resultate

#### Vitellogenin

Vitellogenin manifestiert sich deutlich in Form von 2 Banden: Bande 1 mit einem Molekulargewicht von 150–180 kD und Bande 2 mit einem Molekulargewicht von 110–120 kD (Abb. 1).

Vitellogenin lässt sich im Plasma von Weibchen nachweisen: Mehrere Proben der Monate Mai, Juni und Juli sind positiv, alle Proben der Monate April, August, September und Oktober sind negativ. Ebenfalls kein Vitellogenin enthält das Plasma männlicher Würfelnattern (April bis Oktober).

Die Einzeltier-Auftragungen (Abb. 2b und 2d) zeigen hohe Vitellogenintiter im Juni. Reproduktive Weibchen weisen im Juni einen signifikant höheren Vitellogenintiter als im Mai und im Juli auf (Abb. 3c). Zwischen ihrem Vitellogenin- und Östradioltiter besteht eine positive Korrelation: Der lineare Zusammenhang ist signifikant.

#### Steroidhormone

Die Einzeltier-Auftragungen (Abb. 2a–d) zeigen im Mai erhöhte und im Juni teilweise sehr hohe Östradiolkonzentrationen (bei gleichzeitig hohem Vitellogenintiter). Im gleichen Zeitraum, insbesondere im Juni, sind die Progesteronkonzentrationen tief. Im Juli sinkt das Östradiol rapide ab und das Progesteron steigt kurzfristig an. Im August zeigt sich erneut ein ähnliches Bild wie im Juni, jedoch weniger deutlich: erhöhter Östradiol- bei tiefem Progesteronspiegel. Im Unterschied zum Juni lässt sich im August kein Vitellogenin nachweisen.

Die Östradiolkonzentrationen reproduktiver Weib-

chen sind im Mai und im Juni signifikant höher als im Juli und steigen im August wiederum signifikant an (Abb. 3a). Ein signifikant höherer Progesteronspiegel lässt sich im Juli gegenüber den Monaten Juni und August nachweisen (Abb. 3b). Das Verhältnis Progesteron zu Östradiol zeigt signifikant höhere Werte im Juli gegenüber tiefen Werten im Mai, Juni, August und September (Abb. 3d).

## Diskussion

### Vitellogenin

Das identifizierte Plasmaprotein, welches in Form von zwei Untereinheiten auftritt, wird allen Ansprüchen, welche man an Vitellogenin stellt, gerecht. Es ist geschlechtsspezifisch nachweisbar, tritt nur während einer gewissen Zeitspanne auf, sein Titer korreliert positiv mit demjenigen von Östradiol und es weist ein hohes Molekulargewicht auf. Die Molekulargewichte der beiden identifizierten Polypeptidketten liegen in einer Grössenordnung, wie sie auch bei Eidechsen gefunden wurde (GAUVAUD 1986, CARNEVALI et al. 1991).

### Steroidhormone

Die erhöhten Östradiol- und Vitellogenintiter weiblicher Würfelnattern im Mai weisen auf das beginnende Follikelwachstum hin. Die Eireifung nimmt im Juni ihren Fortlauf und wird im Zeitraum Ende Juni bis Anfang Juli abgeschlossen: Dies zeigen hohe Östradiol- und Vitellogeninspiegel im Juni und rasch absinkende Konzentrationen um den Monatswechsel herum. Die Winterruhe endet im Normalfall, d.h. bei entsprechender Witterung, Mitte bis

Ende März. Nach MEYER (1995) setzen erste Fortpflanzungsaktivitäten etwa 30 Tage nach dem Verlassen der Winterquartiere ein: Die Paarungszeit dauert von Mitte April bis Ende Mai. Er berichtet von zwei 1995 am Alpnachersee beobachteten Kopulationen Ende April und Anfang Mai. Die Weibchen der kanadischen Strumpfbandnatter (*Thamnophis sirtalis parietalis*) verpaaren sich innerhalb der ersten 30 Minuten nach dem Verlassen der Winterquartiere Ende Mai (CREWS et al. 1982). Bei ihnen löst die Paarung die Eireifung aus: Kurzfristig erhöhter Östradiolspiegel, Vitellogeninsynthese und Follikelreifung sind die Folgen einer Kopulation (GARSTKA et al. 1985, MENDONCA et al. 1990). Eine durch die Paarung ausgelöste Eireifung ist auch bei der Würfelnatter denkbar. Die positive Wirkung von Östradiol auf die Vitellogeninsynthese ist bei Reptilien gut dokumentiert. CREWS et al. (1982) erläutern dies anhand der Strumpfbandnatter: Unter dem Einfluss von Östrogen werden aus den abdominalen Fettkörpern Phospholipide freigesetzt, die via Blut zur Leber gelangen. In der Leber erfolgt, ebenfalls unter Östrogeneinfluss, die Synthese des Lipophosphoproteins Vitellogenin. Das Dottervorläuferprotein Vitellogenin gelangt über den Blutstrom zum Ovar. In den Follikeln erfolgt der Umbau zu Dotter. CALLARD et al. (1978) und HO et al. (1981) beschreiben diesen Zusammenhang zwischen Östradiol und Vitellogenin bei Schildkröten, CALLARD et al. (1972a & 1973a) und CARNEVALI et al. (1991) für Echsen.

Die Rolle des Progesterons bei oviparen Reptilien wird weniger gut verstanden. Dennoch wurden zahlreiche Hypothesen formuliert. Progesteron unter-

Tier-Nr. 31

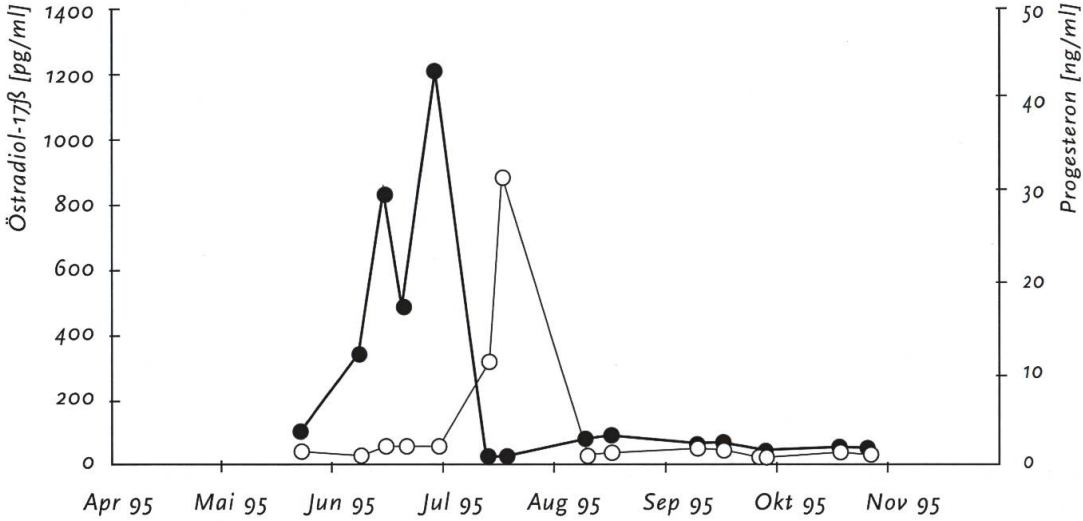


Abb. 2a  
 Zeitlicher Konzentrationsverlauf von Östradiol-17β und Progesteron (Tier-Nr. 31)

Abb. 2b  
 Zeitlicher Konzentrationsverlauf von Östradiol-17β und Vitellogenin (Tier-Nr. 31)

Abb. 2c  
 Zeitlicher Konzentrationsverlauf von Östradiol-17β und Progesteron (Tier-Nr. 42)

Abb. 2d  
 Zeitlicher Konzentrationsverlauf von Östradiol-17β und Vitellogenin (Tier-Nr. 42)

Abb. 2a ● Östradiol-17β ○ Progesteron

Tier-Nr. 31

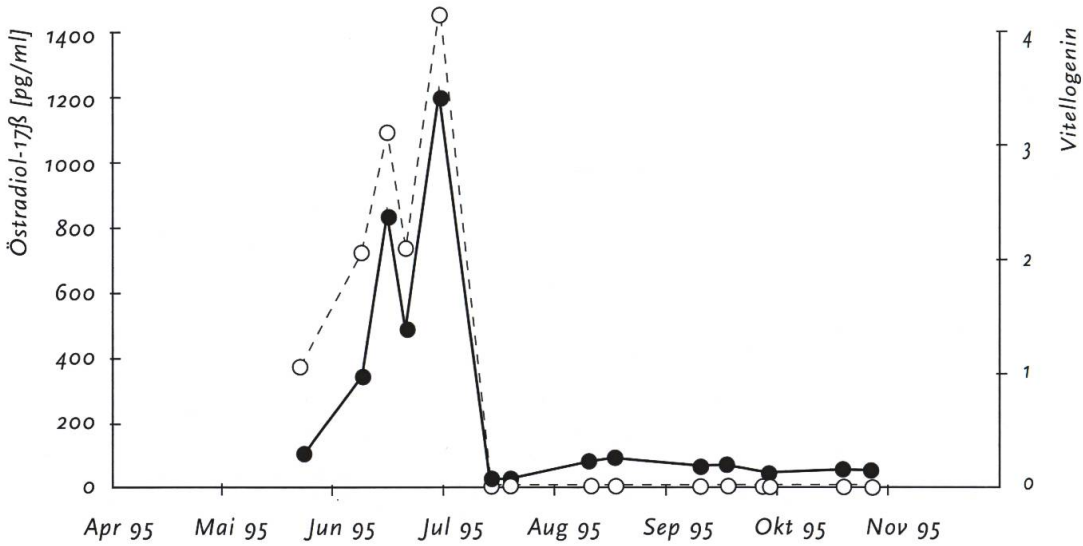


Abb. 2b ● Östradiol-17β ○ Vitellogenin



Tier-Nr. 42

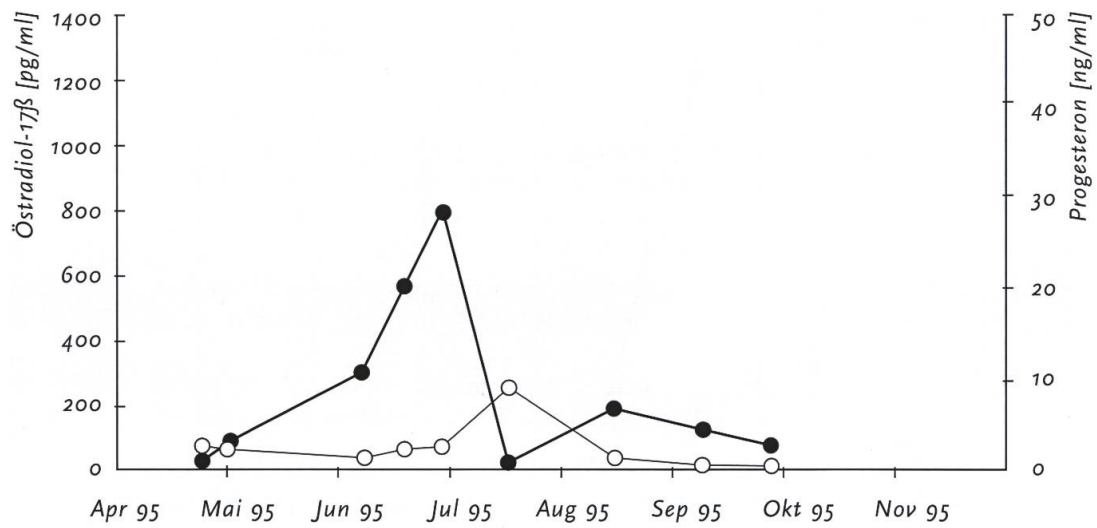


Abb. 2c

● Östradiol-17β ○ Progesteron

Tier-Nr. 42

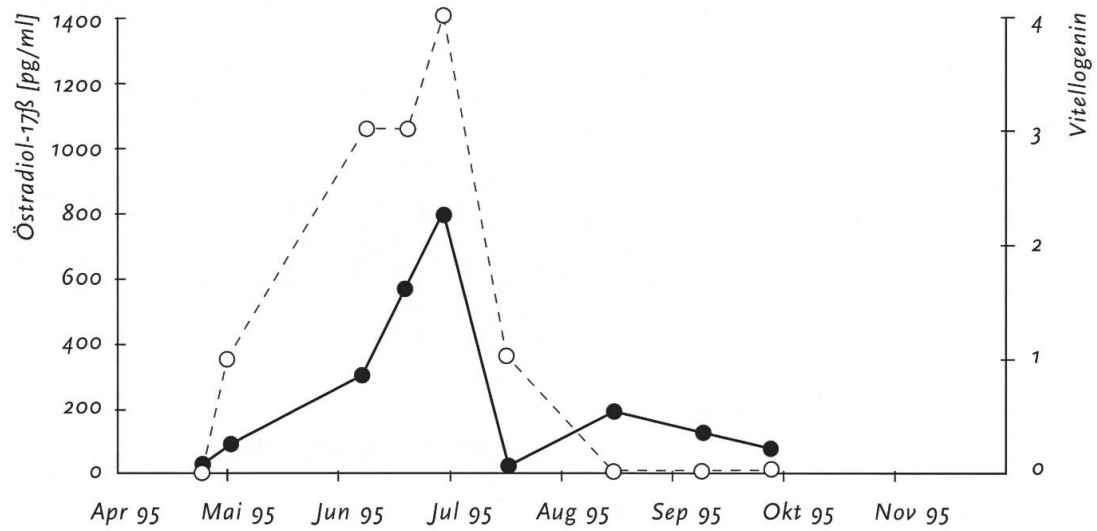


Abb. 2d

● Östradiol-17β ○ Vitellogenin

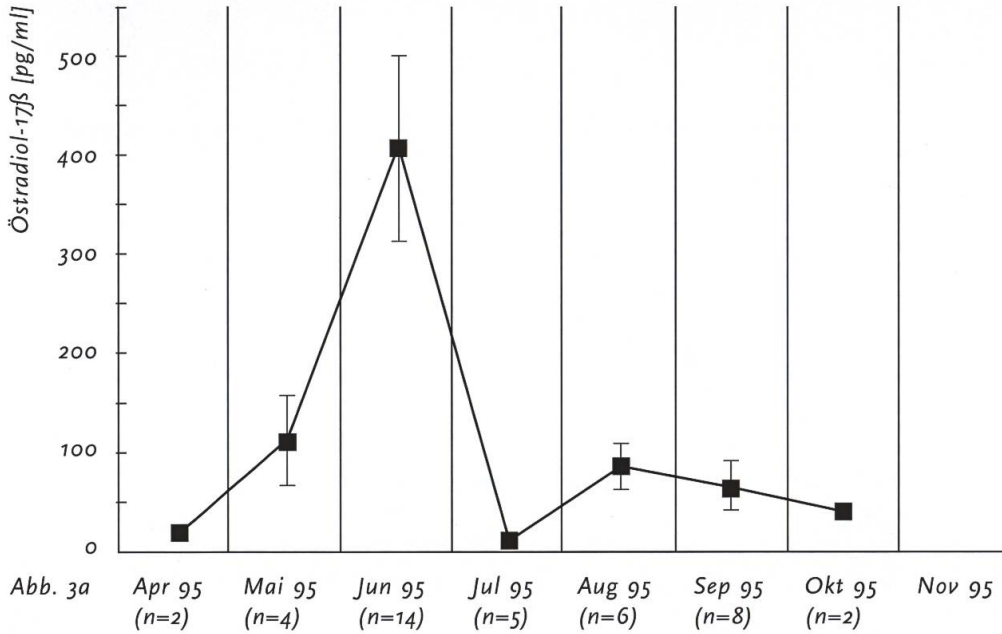


Abb. 3a  
 Monatliche Plasma-  
 östradiolkonzentration  
 reproduktiver Weibchen  
 (Mittelwert ± Standard-  
 fehler)  
 (Stichprobe «VTG 95»)

Abb. 3b  
 Monatliche Plasma-  
 progesteronkonzentration  
 reproduktiver Weibchen  
 (Mittelwert Standard-  
 fehler)  
 (Stichprobe «VTG 95»)

Abb. 3c  
 Monatlicher Plasma-  
 vitellogenintiter reproduktiver Weibchen  
 (Mittelwert ± Standard-  
 fehler)  
 (Stichprobe «VTG 95»)

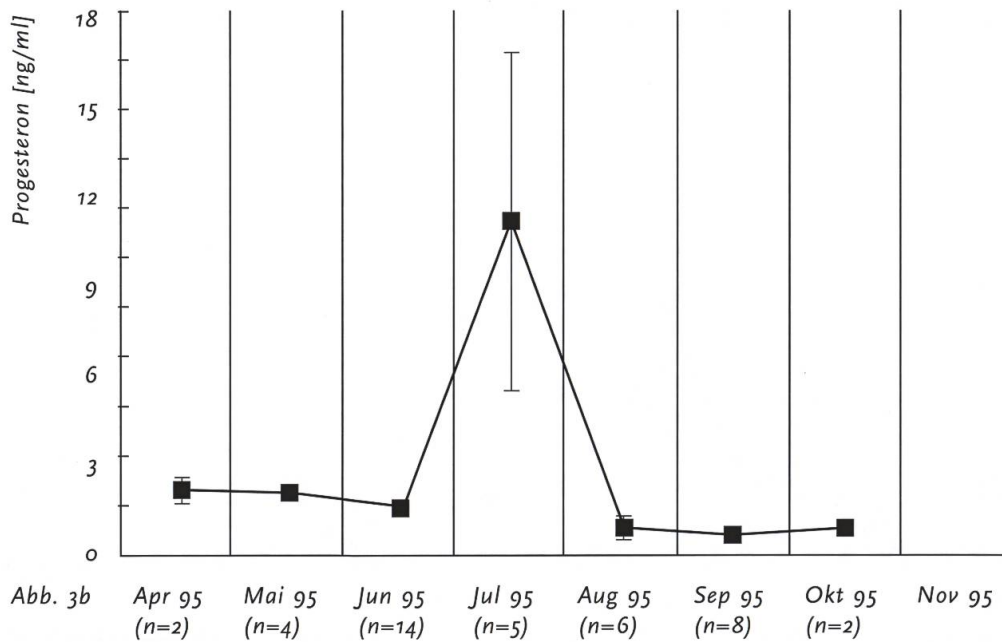
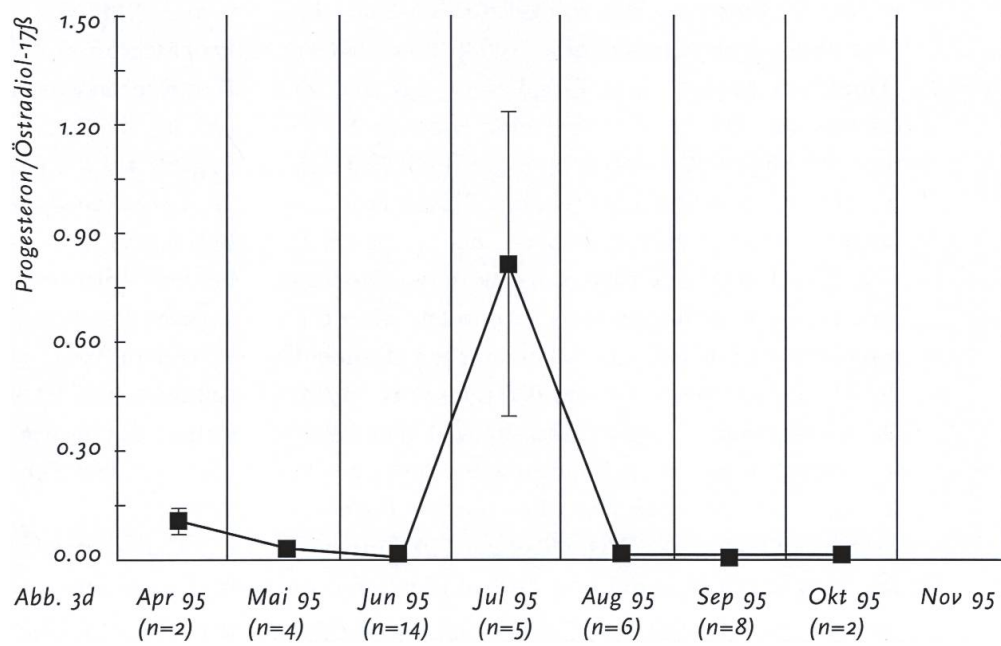
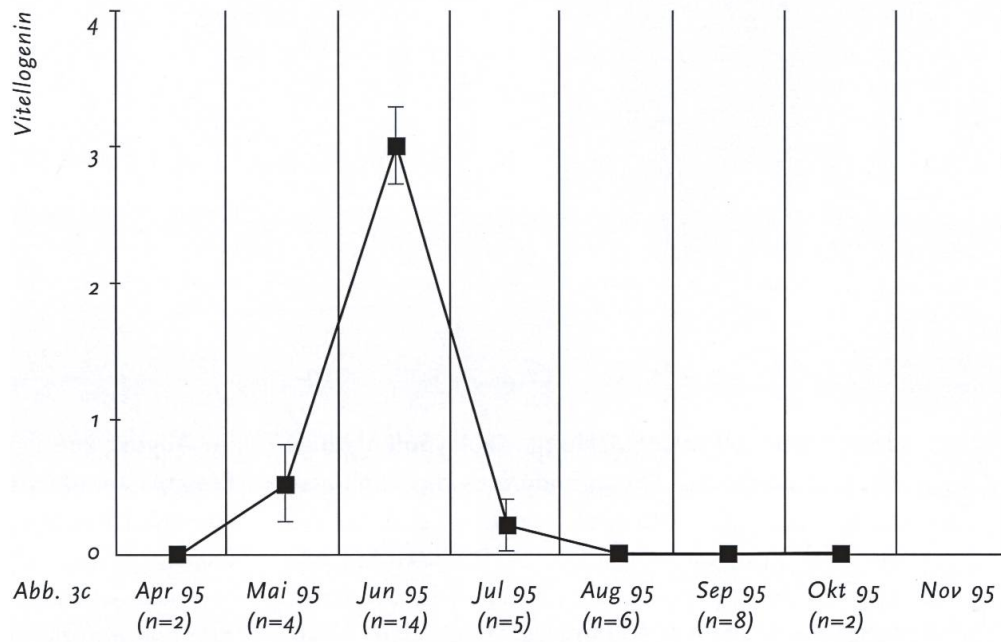


Abb. 3d  
 Monatliches Konzentra-  
 tionsverhältnis  
 Progesteron zu Östradiol  
 reproduktiver Weibchen  
 (Mittelwert ± Standard-  
 fehler)  
 (Stichprobe «VTG 95»)



drückt die Follikelentwicklung via Hypothalamus und auf peripherer Ebene, indem es die Vitellogenese hemmt (CALLARD et al. 1972a, 1972b & 1973b, HO et al. 1981, YARON et al. 1978). Schildkröten zeigen um den Zeitpunkt der Ovulation herum hohe Progesteronwerte (CALLARD et al. 1978, LICHT et al. 1979 & 1980, LEWIS et al. 1979, MCPHERSON et al. 1982). Dies führte u.a. zur Hypothese, dass Progesteron bei der abschliessenden Follikelreifung und bei der Vorbereitung der Follikel für den Eisprung eine Rolle spielt (CALLARD et al. 1978). Eine weitere Hypothese besagt, dass Progesteron bei der Induktion der Ovulation selbst eine wichtige Funktion übernimmt (CALLARD et al. 1972a & 1978). Nach der Ovulation werden die Eier dank Progesteron solange im Eileiter zurückgehalten, bis sie beschalt sind (CALLARD 1976 & 1978, CUELLAR 1979). Die Verabreichung von Progesteron vermindert die Kontraktibilität des Eileiters, Östradiol dagegen stimuliert die Muskulatur des Ovidukts (CALLARD et al. 1976). Die ansteigenden Progesteronwerte weiblicher Würfelnattern im Zeitraum Ende Juni bis Anfang Juli, wie auch die sinkenden Östradiol- und Vitellogeninwerte, deuten auf den Abschluss der Eireifung hin. Die Progesteronmaxima und Östradiolminima im Juli zeigen den ungefähren Zeitpunkt der Ovulation an. Es folgt die Beschaltung der Eier, derweil der Progesteronspiegel bereits wieder sinkt. Im Zeitraum Ende Juli bis Anfang August werden die Eier abgelegt: Weiter sinkende Progesteron- und erneut steigende Östradiolkonzentrationen weisen auf dieses Ereignis hin.

Die erhöhten Östradiol- und tiefen Progesterontiter

im August kündigen möglicherweise ein weiteres Ereignis an, nämlich die beginnende Reifung neuer Follikel. Übrigens zeigen sowohl reproduktive wie auch nicht reproduktive Weibchen diese Hormontiter. Die Follikelreifung beginnt vermutlich im Sommer und nimmt im darauffolgenden Frühling ihren Fortlauf. Da sich im Sommer und im Herbst aber nie Vitellogenin nachweisen liess, finden die Vitellogenese und somit das eigentliche Follikelwachstum von Mai bis Juni statt.

Progesteron und Östradiol wirken antagonistisch. Progesteron wirkt positiv auf die abschliessende Eireifung, die Ovulation und die Beschaltung der Eier, negativ auf die Follikelentwicklung und die Eiablage. Geradezu gegensätzlich verhält sich Östradiol. Betrachtet man das Konzentrationsverhältnis der beiden Hormone, wird dieser Antagonismus besonders deutlich. Nicht nur das Vorhandensein des einen Hormons, sondern auch die Abwesenheit des Antagonisten ist von Bedeutung. Vermutlich vermittelt das Auftreten des einen Hormons zusammen mit dem Fehlen des anderen eine bestimmte Wirkung.

Die Gametenreifung weiblicher Würfelnattern verläuft nach dem postnuptialen Muster: Nach der Verpaarung im Frühling setzen Vitellogenese und Follikelwachstum ein. Die Spermien werden vermutlich, bis zur Befruchtung im Juli, im Ovidukt aufbewahrt. Dieses Reproduktionsmuster wird auch als dissoziiert bezeichnet, weil das Paarungsverhalten nicht mit erhöhten Steroidhormon-Konzentrationen und dem Follikelwachstum assoziiert ist.

Abbildung 4 zeigt eine zusammenfassende Darstel-

Abb. 4  
Hypothetische Zusammenfassung des Fortpflanzungszyklus weiblicher Würfelnattern (*Natrix tessellata*): Postnuptiale Gametogenese – Dissoziiertes Reproduktionsmuster

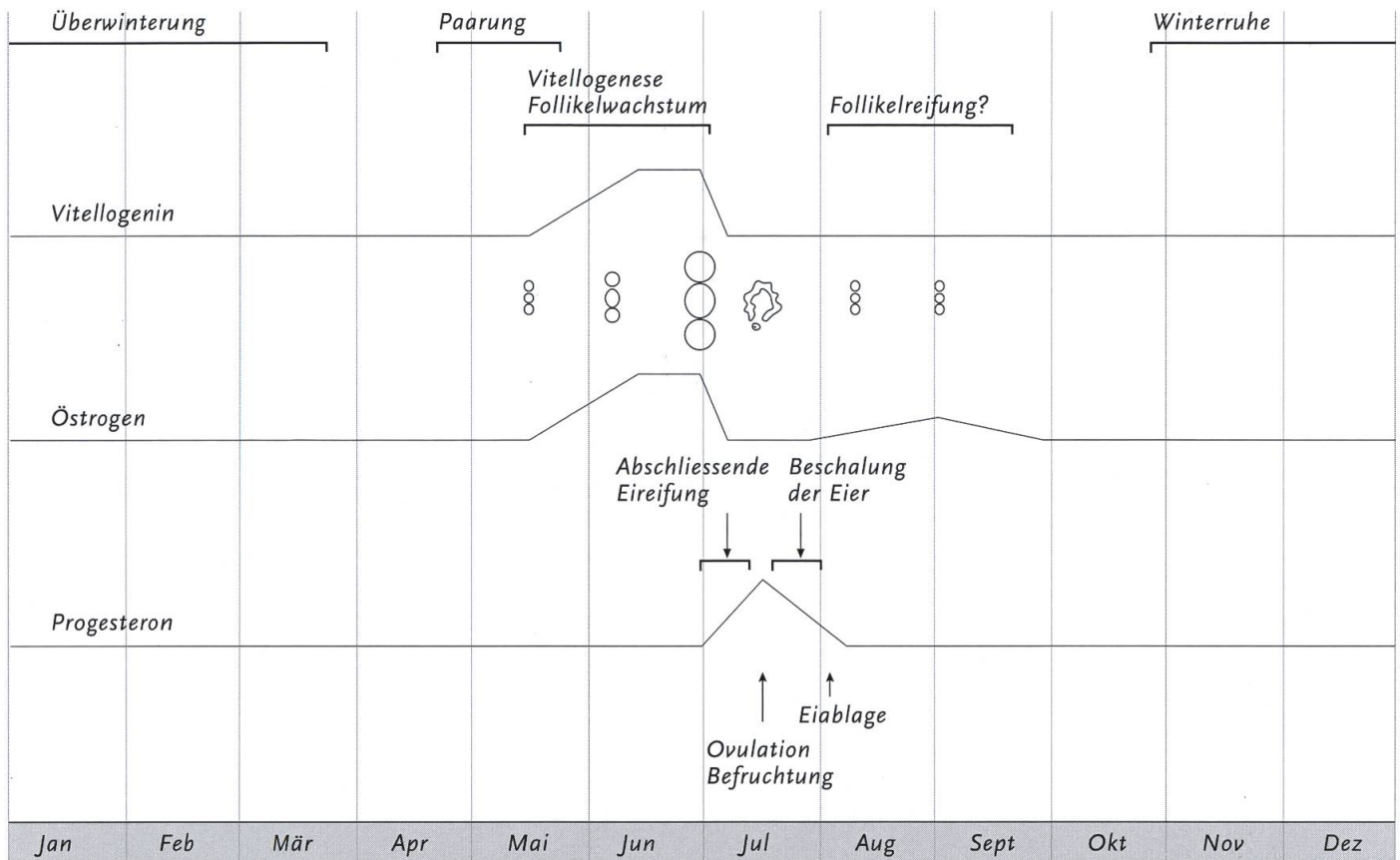


Abb. 4

lung des Reproduktionsmusters weiblicher Würfelnattern am Alpsee.

#### Literatur

CALLARD, I. P., DOOLITTLE, J., BANKS JR., W. L. & CHAN, S. W. C. (1972a): Hypothalamic regulation of endocrine function, part. II; Recent studies on the control of the reptilian ovarian cycle. – *General and Comparative Endocrinology Supplement* 3: 65–75

CALLARD, I. P., BAYANE, C. G. & MCCONELL, W. F. (1972b): Hormones and reproduction in the female lizard *Sceloporus cyanogenys*. – *General and Comparative Endocrinology* 18: 175–194

CALLARD, I. P. & KLOTZ, K. L. (1973a): Sensitivity of parameters of estrogen action in the iguanid lizard

*Disposaurus dorsalis*. – *General and Comparative Endocrinology* 21: 314–321

CALLARD, I. P. & DOOLITTLE, J. P. (1973b): The effect of intrahypothalamic implants of progesterone on ovarian growth and function in the ovoviparous iguanid lizard *Sceloporus cyanogenys*. – *Comparative Biochemistry Physiology* 44A: 625–629

CALLARD, I. P. & HIRSCH, M. (1976): The influence of estradiol-17 $\beta$  and progesterone on the contractility of the oviduct of the turtle *Chrysemys picta* in vitro. – *Journal of Endocrinology* 68: 147–152

CALLARD, I. P., LANCE, V., SALHANICK, A. R. & BARAD, D. (1978): The annual ovarian cycle of *Chrysemys picta*: Correlated changes in plasma steroids and parameters of vitellogenesis. – *General and Compar-*

tive Endocrinology 35: 245–257

**CARNEVALI, O., MOSCONI, G., ANGELINI, F., LIMATOLA, E., CIARCIA, G. & POLZONETTIMAGNI, A.** (1991): Plasma vitellogenin and 17 $\beta$ -estradiol levels during the annual reproductive cycle of *Podarcis s. sicula* Raf. – General and Comparative Endocrinology 84: 337–343

**CREWS, D.** (1980): Interrelationships among ecological, behavioral, and neuroendocrine processes in the reproductive cycle of *Anolis carolinensis* and other reptiles. – Adv. Study Behav. 11: 1–74

**CREWS, D. & GARSTKA, W. R.** (1982): The ecological physiology of a garter snake. Scientific American 247 (5): 158–168

**CUELLAR, H. S.** (1979): Disruption of gestation and egg shelling in deluteinized oviparous whiptail lizards *Cnemidophorus uniparens* (Reptilia: Teiidae). – General and Comparative Endocrinology 39: 150–157

**CUTTING, J. A. & ROTH, T. F.** (1973): Staining of phosphoproteins on acrylamide gel electropherograms. – Analytical Biochemistry 54: 386–394

**CUTTING, J. A.** (1984): Gel protein stains: phosphoproteins. – Methods in Enzymology 104: 451–452.

**GANS, C. & CREWS, D.** (1992): Hormones, brain, and behavior. – The University of Chicago Press, Chicago and London, 18 (Physiology E)

**GARSTKA, W. R., TOKARZ, R. R., DIAMOND, M., HALPERT, A. & CREWS, D.** (1985): Behavioral and physiological control of yolk synthesis and deposition in the female redsided garter snake *Thamnophis sirtalis parietalis*. – Horm. Behav. 19: 137–153

**GAVAUD, J.** (1986): Vitellogenesis in lizard *Lacerta*

*vivipara* jacquin. I. Purification and partial characterization of plasma vitellogenin. – General and Comparative Endocrinology 63: 1–10

**HO, S.-M., DANKO, D. & CALLARD, I. P.** (1981): Effect of exogenous estradiol-17 $\beta$  on plasma vitellogenin levels in male and female *Chrysemys* and its modulation by testosterone and progesterone. – General and Comparative Endocrinology 43: 413–421

**LEWIS, J., MAHMOUD I. Y. & KLIČKA, J.** (1979): Seasonal fluctuations in the plasma concentrations of progesterone and estradiol-17 $\beta$  in the female snapping turtle *Chelydra serpentina*. – Journal of Endocrinology 80: 127–131

**LICHT, P., WOOD, J., OWENS, D. W. & WOOD, F.** (1979): Serum gonadotropin and steroids associated with breeding activities in the green sea turtle *Chelonia mydas*. I. Captive animals. – General and Comparative Endocrinology 39: 274–289

**LICHT, P., RAINEY W. & CLIFFTON, K.** (1980): Serum gonadotropin and steroids associated with breeding activities in the green sea turtle *Chelonia mydas*. II. Mating and nesting in natural populations. – General and Comparative Endocrinology 40: 116–122

**MCPHERSON, R. J., BOOTS, L. R., MACGREGOR III, R. & MARION, K. R.** (1982): Plasma steroids associated with seasonal reproductive changes in a multiclutched freshwater turtle *Sternotherus odoratus*. – General and Comparative Endocrinology 48: 440–451

**MENDONCA, M. T. & CREWS, D.** (1990): Mating induced ovarian recrudescence in the red sided garter snake. – Journal of Comparative Physiology A 166: 629–632

- MEYER, A.** (1995): Untersuchung zur Dispersion der Würfelnatter *Natrix t. tessellata* (Laurenti 1768) am Alpnersee. – Anschrift: Dorf, CH-3754 Diemtigen
- PRYCE, C. R., DÖBELI, M. & MARTIN, R. D.** (1993): Effects of sex steroids on maternal motivation in the common marmoset *Callithrix jacchus*: Development and application of an operant system with maternal reinforcement. – *Journal of Comparative Psychology* 107 (1): 99–115
- WILEY, H. S., OPRESKO, L. & WALLACE, R. A.** (1979): New methods for purification of vertebrate vitellogenin. – *Analytical Biochemistry* 97: 48–53
- YARON, Z. & WIDZER, L.** (1978): The control of vitellogenesis by ovarian hormones in the lizard *Xantusia vigilis*. – *Comparative Biochemistry Physiology* 60: 279–284

**Adresse des Autors**

Philipp Bendel  
Tobel 73  
CH-9405 Wienacht-Tobel  
E-Mail: philipp.bendel@bluewin.ch