

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 863/1965

Bitis arietans (Viperidae) Beuteerwerb durch Giftbiß

Mit 1 Abbildung

GÖTTINGEN 1972

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Bitis arietans (Viperidae)
Beuteerwerb durch Giftbiß¹

E. THOMAS, Mainz

Allgemeine Vorbemerkungen

Zur Morphologie, Verbreitung und Biologie

Die Puffotter (*Bitis arietans*) ist nach der Gabunviper (*Bitis gabonica*) die größte Vertreterin der zehn Arten umfassenden Gattung *Bitis*. Die Angehörigen dieses über Afrika verbreiteten und sich bis nach Süd-arabien ausdehnenden Genus sind durch einen breiten Kopf gekennzeichnet, der sehr deutlich vom Hals abgesetzt und mit kleinen Schuppen bedeckt ist. Sie besitzen einen mehr oder weniger gedrungenen Körper und einen sehr kurzen Schwanz. Besonders charakteristisch für diese Giftschlangengattung ist eine oberhalb der Nasenlöcher vorhandene Hauttasche. Das Maxillare trägt vorne ein Paar großer gebogener, von einem Kanal durchzogener Giftzähne, deren Oberfläche keine Andeutung einer äußeren Rinne zeigt. Sie können bei *Bitis gabonica* bis zu etwa 3,8 cm lang sein (SCHMIDT und INGER [11]). Auf dem Palatinum und Pterygoid sitzen kleine, ebenfalls gebogene Zähne.

Die Angehörigen der Gattung *Bitis* sind ovovivipar. Sie leben vielfach von warmblütigen Beutetieren, vor allem kleinen Nagern. Zumindest in Gefangenschaft ziehen aber verschiedene Schlangen, so etwa manche Büschelbrauenvipern (*Bitis c. caudalis*) und *Bitis peringueyi* Echsen vor (MERTENS [9]).

Bezüglich der Schuppenfärbung lassen sich innerhalb der Gattung *Bitis* zwei Gruppen deutlich voneinander trennen: Die Bewohner der Regenwälder und angrenzender Gebiete wie Gabunviper (*Bitis gabonica*) und Nashornviper (*Bitis nasicornis*) sind besonders lebhaft gefärbt und gezeichnet. Dagegen weist die Körperoberfläche der Wüsten und Steppen bewohnenden Puffotterverwandten vielfach braune und graue Farbtöne auf, die mehr oder weniger Anklänge an die Färbung des von den be-

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 16 u. 17.

treffenden Schlangen bewohnten Bodens zeigen. Aber auch die Vertreter der erstgenannten Gruppe fallen zumindest dem menschlichen Beobachter in ihrer natürlichen Umgebung kaum auf, weil die Streifung und Fleckung der betreffenden Vipern in dem reichgliederten Lebensraum gestaltauflösend wirkt (MERTENS [8]).

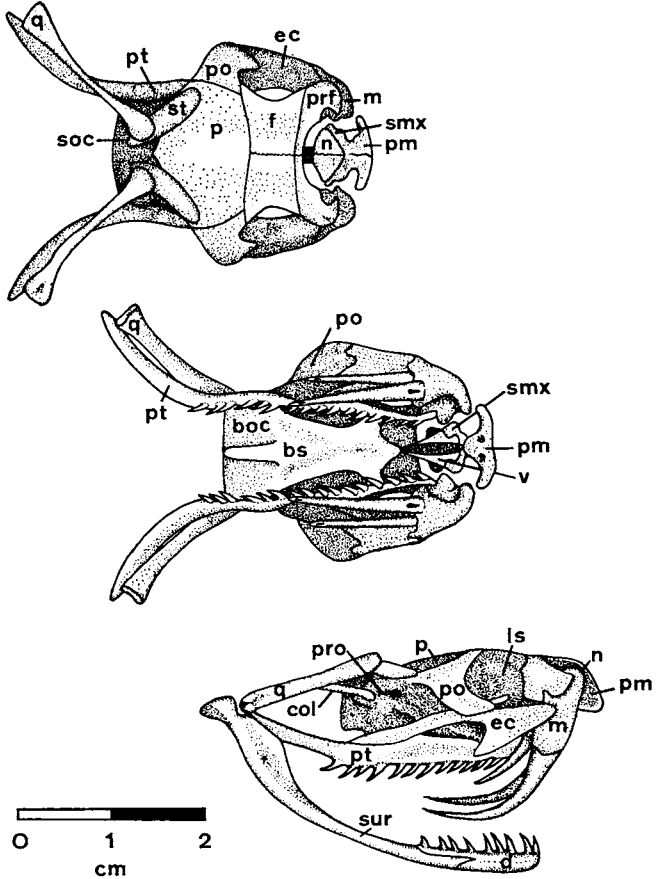


Abb. 1. Kopfskelett von *Bitis arietans*. Dorsale, ventrale und laterale Ansicht. boc = Basioccipitale; bs = Basisphenoid; col = Columella; d = Dentale; ec = Ectopterygoid; f = Frontale; ls = Laterosphenoid; m = Maxillare; n = Nasale; p = Parietale; pm = Praemaxillare; po = Postorbitale; prf = Praefrontale; pro = Prooticum; pt = Pterygoid; q = Quadratum; smx = Septomaxillare; soc = Supraoccipitale; st = Supratemporale; sur = Supraangulare; v = Vomer. Nach FITZSIMONS [3], verändert

Bei den Angehörigen der Gattung *Bitis* handelt es sich um verhältnismäßig träge Schlangen, die nahekommende, ins Feindschema passende Lebewesen mit lautem Zischen oder „Puffen“ warnen. Von diesem letzteren Verhalten, dem Erzeugen eines kurzen „abgehackten“ Lautes, vielfach einhergehend mit einem plötzlichen Vorstoßen des Kopfes in Richtung auf das Feindobjekt, leitet sich der Name „Puffottern“ für die Angehörigen der Gattung *Bitis* ab. Innerhalb dieses Genus stellt die „Common“ oder „African Puff-Adder“ (*Bitis arietans*) die am häufigsten und am weitesten verbreitete Art dar. Sie bewohnt mit Ausnahme extremer Wüsten offene Landschaften südlich der Sahara bis zur Südspitze Afrikas. Im Nordwesten erreicht die Puffotter sogar Marokko und im Nordosten Arabien. Sie wird meist 100 bis 125 cm lang, doch sollen manche Tiere fast bis zu 160 cm erreichen (SCHMIDT und INGER [11]). Die im adulten Zustand gedrungener gebauten Weibchen sind äußerlich auch an dem im Vergleich mit den Männchen wesentlich kürzeren Schwanz zu erkennen. Sie werfen nach einer Tragzeit von etwa fünf Monaten meist 20 bis 40, in Einzelfällen 70 bis 80 Junge (FITZSIMONS [3]) von etwa 15 bis 24 cm Länge. Die mit bereits gefüllten Giftdrüsen geborenen und daher nicht nur zum Beuteerwerb, sondern auch zur Verteidigung fähigen Puffottern machen sich gleich nach der Geburt selbständig und führen ein solitäres Leben. Letzteres gilt allerdings — soweit bisher bekannt — auch für alle anderen Schlangen. Naturgemäß haben aber Jungschlangen in Anbetracht ihrer geringen Körpergröße wesentlich mehr Feinde als halbwüchsige oder erwachsene Artgenossen. So können u. a. sogar größere Spinnen, etwa Vertreter der tropischen Gattung *Grammostola* kleinere Klapperschlangen erbeuten (GUDGER [4], KLAUBER [5], KRUMM-HELLER [7]).

FITZSIMONS [2] gibt an, daß Karpfen neugeborene Puffottern schluckten, die an den Rand des betreffenden Gewässers herankrochen. Unter diesen Gegebenheiten kommt dem Umstand, daß junge *Bitis arietans* ebenso wie viele andere junge Schlangen offenbar verborgener leben als größere Artgenossen, wohl eine arterhaltende Bedeutung zu.

Als Freßfeinde von Puffottern wurden mit Sicherheit innerhalb der Reptilien bisher Nilwaran (*Varanus niloticus*) [1], [2], [3] und Kapkobra (*Naja nivea*) [1], innerhalb der Säugetiere Ichneumon (*Herpestes ichneumon*) und Warzenschweine (*Phacochoerus aethiopicus*) [3] nachgewiesen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch andere Reptilien, Vögel und Säuger, die als Schlangenfresser bekannt sind, gelegentlich Puffottern erbeuten. Hierzu zählen etwa die Nattern *Boaedon spec.*, *Mehelya c. capensis*, *Psammophis spec.*, verschiedene Störche (*Ciconia spec.*), Bussarde (*Buteo spec.*), größere Falken (*Falko spec.*), Adler (*Hieratus spec.*), vor allem aber Gaukler (*Helotarsus ecaudatus*), Hornrabben (*Bucorax spec.*) und Sekretär (*Serpentarius serpentarius*). Innerhalb der afrikanischen Säugetiere sind als Schlangenfresser besonders noch Igel (*Erinaceus spec.*),

Genetten (*Genetta* sp.) und Honigdachs (*Mellivora capensis*) bekannt (FITZSIMONS [1], [3]).

Die Puffottern sind vorwiegend nächtlich aktiv. Ihre Beute besteht vor allem aus kleinen bodenlebenden Säugetieren, besonders Ratten und Mäusen. Sie nehmen u. U. aber auch Vögel, Echsen, Kröten und Frösche. Das Erbeuten erfolgt jeweils mit Hilfe von Giftzähnen, nachdem die Otter dem wahrgenommenen Tier nach Art eines „Ansitzjägers“ (SCHMIDT und INGER [11]) mehr oder weniger aufgelauert und gewartet hat, bis dieses in die Reichweite ihres Mauls gekommen ist. Der massige Körper der Puffottern erlaubt keine schnelle Verfolgung von Beutetieren, wie man dies etwa bei manchen schlanken Nattern beobachten kann.

Zum Giftbiß

Normalerweise erbeuten Puffottern ebenso wie alle anderen Giftschlangen lebende Tiere als Nahrung. In Gefangenschaft lassen sich sehr viele Schlangen allerdings auch an die Aufnahme solcher toter Beute gewöhnen, die sie nicht selber getötet haben und die auch auf andere Weise als durch einen Giftbiß verendet ist.

In den weitaus meisten Fällen befördern die Puffottern ihre Beutetiere erst dann in den Magen, wenn diese verendet sind oder doch äußerlich keine ständige Bewegung mehr zeigen.

Im Gegensatz etwa zu den Boiden (Riesenschlangen) — hierzu sei auf den Film über *Python reticulatus*, C 361 (HEINROTH [16]) verwiesen — und vielen Colubriden (Nattern), die ihre Beute durch Umwinden erdrücken, töten die Elapiden (Giftnattern), Hydrophiiden (Seeschlangen), Viperiden (Vipern oder Ottern) und Crotaliden (Grubenottern) mit Hilfe der Gift- oder Fangzähne.

Ein Giftbiß kann in unmittelbarer Reichweite des Schlangenkopfes verhältnismäßig leicht ausgeführt werden, weil die Kiefermuskeln genügend stark sind, um die Zähne auch ohne kräftiges Vorschnellen des Kopfes tief in lebendes, etwa nur durch Haut und Haare bzw. Federn geschütztes Gewebe hineinzutreiben. Da in diesem Falle ein Auspressen von Toxin aus den betreffenden Drüsen ebenfalls vonstatten gehen kann, ist bei den Vertretern der letztgenannten Schlangenfamilien ein wirkungsvoller Giftbiß also auch ohne ein kräftiges Vorschnellen des Vorderkörpers möglich. Trotzdem erfolgt letzteres in den meisten Fällen sowohl Beutetieren als auch Feindobjekten gegenüber. Hierdurch werden naturgemäß die Reichweite der Giftzähne beträchtlich vergrößert und die Erlangung flüchtiger Beute oder die Abwehr von Feinden begünstigt. Zum andern mag aber die Schwungkraft des Vorstoßes das Einschlagen der Giftzähne wahrscheinlich erleichtern oder verstärken. Dieser Umstand hat vor allem unter den Herpetologen der USA, besonders im Hinblick auf die in Nordamerika weit verbreiteten Crotaliden zu Diskussionen dar-

über geführt, ob es sich bei dem fraglichen, auf das Vorscheinen folgenden Verhalten um einen Biß (bite) oder um ein Stechen (stab) handele. (Zusammenfassung bei KLAUBER [5].) Nach der Definition dieses Autors solle letzteres der Fall sein, wenn die Giftzähne alleine durch Kraft des Kopfvorschnellens eingetrieben würden. Dagegen könne von einem Biß gesprochen werden, wenn die Zähne mittels scharnierartigem Schließen der Kiefer ins Gewebe eindringen. In Anbetracht von Versuchen, die VAN RIPER [15] durchführte, indem er Prärieklapperschlangen (*Crotalus v. viridis*) bezüglich des betreffenden Verhaltens prüfte, kommt KLAUBER zu dem Schluß, daß der Modus des Zahneintreibens oft von der Zusammensetzung und Oberfläche des Objekts abhängt, gegen das sich die Bewegung richtet. Bei den vorgenannten Versuchen dienten aber nicht lebende Beutetiere, sondern Ballons aus Latex als Ziel. Im vorliegenden Film E 863, bei dem ins Beuteschema der betreffenden Puffotter passende, lebende Mäuse geboten wurden, sieht man anschließend an den Vorstoß der Schlangen ein mehr oder weniger starkes Schließen der Kiefer. In den Einstellungen 7 und 11 trifft sogar der Unterkiefer früher auf das Beutetier als die Giftzähne des Oberkiefers. Der im vorliegenden Film sich an das jeweilige Vorscheinen des Schlangenvorderkörpers anschließende Vorgang dürfte daher am ehesten als Giftbiß zu bezeichnen sein.

Vor Ausführung des Bisses bringt die *Bitis* — falls dieser einem Beutetier gelten soll — ihren Hals dadurch in eine zum Zustoßen geeignete Lage, daß die mittlere und hinteren Körperabschnitte langsam kriechend weiter vorwärts verlagert werden. Der Kopf verharrt dabei mehr oder weniger an der Stelle, die gerade erreicht war, als das Beutetier erstmalig optisch wahrgenommen wurde. Auf diese Weise kann die Viper ihren Hals in eine S-förmige Lage bringen, die beim Biß ein weiteres Vorstoßen des Kopfes über die derzeitige Position hinaus in Richtung auf das zu erbeutende Tier ermöglicht.

Das Verhalten der Puffotter unmittelbar vor dem Biß ist Beutetieren gegenüber ein anderes als bei ins Feindschema passenden Objekten. Die bereits erwähnten, zum Warnverhalten zählenden, durch Ausstoßen eingatmeter Luft zustandekommenden Lautäußerungen unterbleiben seitens hungriger Puffottern gegenüber solchen Tieren, die ins Beuteschema der betreffenden Schlange passen. Bei der optischen Wahrnehmung von Feinden bzw. sich im Feindschema bewegenden Individuen zeigt die Puffotter nach Annäherung dieser auf eine bestimmte Entfernung hin außer vorgenannten audiblen Reaktionen auch visible, die für den Beobachter besonders auffällig sind. Die meist in der Horizontalen in mehr oder weniger weitem Bogen liegende Schlange biegt den Vorderkörper bis zu etwa einem Viertel der gesamten Körperlänge derart stark zurück, daß er von dem zu warnenden Objekt möglichst weit entfernt ist. Dabei wird aber der zurückgenommene Hals in seinem oberen Teil

so stark wie möglich nach vorne umgebogen. Dadurch kommt der Schlangenkopf in eine dem wirklichen oder vermutlichen Feind nicht ab-, sondern zugewandte Position. Bei diesem Vorgang hebt die warnende Puffotter den zurückgebogenen Vorderkörper je nach Erregung mehr oder weniger stark an. Seine höchste Stellung erreicht er in der vordersten Biegung hinter dem Kopf. Hier kann diese Halspartie um ein Doppeltes bis Mehrfaches ihres Durchmessers über den Boden angehoben sein. Auf diese Weise wird der Vorderkörper mit dem breiten Kopf naturgemäß viel besser sichtbar, als es bei einer Biegung der Fall wäre, die lediglich in der Horizontalen erfolgte.

Der Zustoß zum Anbringen des Giftbisses geschieht meist — wenn die Otter vorher Zeit zum Warnen hatte — sobald der bisweilen durch Vorstöße mit geschlossenem Maul zusätzlich gewarnte, näherkommende Feind in Reichweite des vorzuschleudernden Kopfes gelangt ist. Auch Bisse gegen Beutetiere erfolgen selbst bei jungen Puffottern, die bereits öfter mit Erfolg jagten, unter natürlichen Verhältnissen fast immer erst dann, wenn die Giftzähne bereits beim ersten Zustoß voll in Aktion treten können. Bei sehr jungen Vipern kommen gelegentlich Fehlisse vor, die das Beutetier nicht treffen. Möglicherweise beruht das zielichere Zubeißen auf einer Instinktdressurverschränkung.

Bemerkenswert ist, daß Puffottern ihre Giftzähne unter einigermaßen natürlichen Bedingungen — nach meinen bisherigen, mehr als zehnjährigen Beobachtungen an über 50 Exemplaren — nur gegen Artfremde einsetzen. Die Fortpflanzungsrivalitäten paarungsbereiter Männchen werden dementsprechend nach Art eines Kommentkampfes ohne gegenseitige Beißversuche ausgetragen (THOMAS [13]). Hierzu sei auf den Film E 269, *Bitis arietans* — Kommentkampf der Männchen (THOMAS [17]) verwiesen. Zwar kommen in Gefangenschaft, falls mehrere Puffottern auf engem Raum — z.B. in Terrarien von 100 cm × 50 cm Bodenfläche — gehalten werden, gelegentliche Bisse gegen gleich- oder verschiedenaltige Artgenossen des gleichen oder anderen Geschlechtes vor. Hierbei handelt es sich nach meinen Beobachtungen aber immer um sog. „Unglücksfälle“, bei denen etwa von zwei *Bitis arietans*, die nach dem gleichen Beutetier beißen, eine in die Stoßrichtung der anderen gerät und dabei von deren Giftzähnen getroffen wird. In anderen Fällen, so etwa bei der im Verhältnis zur Puffotter lebhafteren Sandrasselotter (*Echis carinatus*) kommt es in Gefangenschaft gelegentlich vor, daß einzelne, durch den Geruch von Beutetieren erregte Schlangen nach Artgenossen beißen, wenn diese dadurch großemäßig ins optische Beuteschema passen, daß sie etwa gerade teilweise aus einem Schlupfwinkel hervorgekommen sind. Bei Puffottern sah ich in keinem Falle Bisse innerhalb der Art mit tödlichem Ausgang. Wenn Vipern in seltenen Fällen nach Bissen von Artgenossen verenden, ist es wohl meist die mechanische Wirkung der bei dieser Familie besonders großen Giftzähne

auf sehr empfindliche Organe wie das Herz, die einen letalen Ausgang bedingen kann. Zwar ergaben Versuche, bei denen Schlangen arteigenes Gift injiziert wurde, daß die Tiere nicht immun waren (Zusammenfassung bei KLAUBER [5]). Hierbei wurden aber stets größere Giftmengen benutzt, als sie eine Schlange bei einem einzelnen Biß abgibt. (Näheres über die Wirkung arteigener und -fremder Toxine auf Schlangen bei THOMAS [13]).

Die Giftzähne der Viperiden sind ähnlich wie die der Crotaliden im Vergleich zu denjenigen der Giftnattern (Elapidae) und der giftigen Seeschlangen (Hydrophiidae) sehr lang. Bei *Bitis arietans* können sie ein Ausmaß von fast 2 cm erreichen. Sie befinden sich daher bei den echten Ottern und den Grubenottern im geschlossenen Maul — in Schleimhauttaschen eingebettet — nach rückwärts an das Maulhöhlendach angelegt. Bei der Puffotter werden sie schon beim Zustoßen gegen das zu beißende Objekt aufgerichtet. Dieser Vorgang steht in einem bestimmten Zusammenhang mit dem gleichzeitig beim Kopfvorschnellen erfolgenden Öffnen des Schlangenmaules.

Bitis arietans beißt bei Beutetieren normalerweise nur einmal zu. Tiere, die sich mehr der oberen Grenze des Beuteschemas nähern, also im Verhältnis zur Schlange groß sind, werden unmittelbar nach der Gifteinjektion wieder losgelassen. Dagegen halten die Puffotter ebenso wie viele andere Giftschlangen kleine Beute im Anschluß an den Biß meist mit den Zähnen fest, bis sie verendet oder doch äußerlich bewegungslos geworden ist. Diese Vorgänge sind in dem Film E 864, *Bitis arietans* — Beuteerwerb und Schlingakt (THOMAS [18]) dokumentiert.

Giftbisse zum Beuteerwerb führen Puffottern bei Nagetieren — die den größten Teil der Nahrung bilden — meist gegen den Bereich der vorderen Körperhälfte. Im einzelnen kann die Bißstelle sehr mit der jeweiligen Position bzw. Bewegungsrichtung und -schnelligkeit des Beutetieres variieren. Quer zur Längsachse des Schlangenkopfes oder von der Schlange sich fortbewegende Nager lösen einen Biß eher aus als solche, deren Bewegung auf die Schlange hin gerichtet ist.

Die Geschwindigkeit des Vorschnellens beim Biß kann für die Puffotter hier noch nicht angegeben werden, da die diesbezügliche Auswertung des vorliegenden Films noch aussteht. VAN RIPER [15] fand aber bei einer zu den Grubenottern zählenden Prärieklapperschlange (*Crotalus viridis*) eine Geschwindigkeit von 2,21 m/s.

Eine adulte Puffotter ist in der Lage, unmittelbar hintereinander vier bis fünf halbwüchsige Wanderratten durch Giftbiß zu töten. Zwar verenden die zuletzt gebissenen Tiere — annähernd gleiche Bißstelle vorausgesetzt — meist nicht so schnell wie die zuerst getroffenen, doch zeigt dieser Umstand, daß die Schlange bei einem Biß nur einen Teil des in den beiden Giftdrüsen vorhandenen Toxins appliziert.

Das Gift der Puffotter besteht wie die Toxine anderer Giftschlangen zu einem bedeutenden Teil aus einem Gemisch biologisch hochwirksamer Polypeptide und Proteine, die geringe Mengen an Zink, Magnesium und Alkalisalzen enthalten. Wenn sich auch der Großteil des Toxins aus Enzymen zusammensetzt, so ist nach RAUDONAT [10] für die eigentliche „Giftwirkung“ doch ein kleinmolekulares, fermentfreies Polypeptid oder Peptidgemisch verantwortlich. Bisher wurde noch nicht geklärt, ob etwa einzelne Enzyme den toxischen Mechanismus dieser Peptide potenzieren oder einleiten. Jedenfalls verursachen sie lokale Erscheinungen wie Entzündungen und Nekrosen.

Die Elapiden (Giftnattern), denen so bekannte Schlangen wie die Kobras (*Naja* sp.) angehören, besitzen Gifte mit neurotoxischer Wirkung, die zu einer Lähmung der quergestreiften Muskulatur führt. Dabei erfolgt der Angriff offensichtlich an den motorischen Endplatten der Nerven, an denen die vom Zentralnervensystem zum Erfolgsorgan gerichteten Impulse blockiert werden. Nach einer Lähmung von Zwerchfell und Interkostalmuskeln tritt der Tod durch Ersticken ein (SLOTTA [12]). Dagegen haben die Viperiden, zu denen mit Ausnahme der Halys-Grubenotter (*Agkistrodon halys caraganus*) sämtliche Giftschlangen¹ Europas und auch die Puffotter zählen, vor allem Gifte mit Kreislauf- und lokaler Wirkung. Diese Toxine rufen eine starke Blutdrucksenkung mit nachfolgendem Kreislaufkollaps hervor. Bestimmte Anteile des Giftes wirken dem vorgenannten Autor zufolge ähnlich wie *Digitalis*-Präparate (Cardiotoxine), so daß die Aktion des Herzens erliegen kann. Allerdings sind herzwirksame Toxine auch in Kobragiften nachgewiesen worden.

Die Gifte von Puffotter sowie weiteren Vipern- und Crotalidenarten besitzen noch Komponenten, die auf Blut- und Gewebszellen einwirken und das Gerinnungssystem irritieren. So können lebensbedrohende Blutungszustände und an der Bißstelle Nekrosen entstehen. Obwohl die Kreislauf und Blutzellen schädigenden Anteile im Puffottergift vorherrschen, enthält dieses auch noch neurotoxische Komponenten, die zwar in der betreffenden geringeren Dosis nach einem Biß beim Menschen keinen sichtbaren Effekt hervorrufen, offensichtlich aber stark genug sind, bei kleinen Beutetieren einen schnellen Tod zu bewirken. Möglicherweise bewirken sie auch, daß die gebissenen Tiere weniger Schmerzen verspüren, als man den Umständen nach erwarten sollte. So geben bekanntlich Mäuse und Ratten, die etwa von Artgenossen gebissen werden, oft laute Quietschöne von sich. Werden diese Nager von

¹ Unter Giftschlangen werden hier solche Angehörige der Serpentes verstanden, die im Oberkiefer oder Vorderkörper Giftdrüsen besitzen, die zusätzlich gefurchte oder röhrenförmige Giftzähne und einen Verbindungskanal zwischen jeweils einer Giftdrüse und einem Zahn aufweisen.

Puffottern gebissen, so bleiben sie in den weitaus meisten Fällen stumm. Dies ist bemerkenswert in Anbetracht des Umstandes, daß als Folge eines Vipernbisses beim Menschen fast unmittelbar nach der Giftinjektion heftige, langandauernde Schmerzen auftreten. Der Arzt PAUL KREFFT [6] schildert die am eigenen Körper erlebten Folgen des Bisses durch eine Mamba (*Dendroaspis angusticeps*) folgendermaßen: „... vor Jahren in Afrika, wo ich, selber von einer großen Giftnatter in beide Hände gebissen, in der nächsten Viertelstunde kaum etwas anderes empfand als ein sanftes, fast wohliges Erlöschen des gesamten Körpergefühls, das von den Füßen allmählich nach oben sich ausbreitete und mit einer schließlich völligen Lähmung der Beine einherging. Erst später, zu einer Zeit, die ein gebissenes Beutetier nimmer erlebt haben würde, kamen die Schmerzen nach.“ — *Dendroaspis angusticeps* gehört allerdings zur Familie der Elapiden, deren Gifte, wie bereits weiter vorn erwähnt, vorwiegend neurotoxische Wirkung entfalten. Da aber neurotoxische Komponenten in Viperidengiften ebenfalls enthalten sind, ist ein entsprechender Einfluß auch auf gebissene Beutetiere der Puffotter denkbar.

Das dickflüssige, leicht gelblich gefärbte Gift von *Bitis arietans* ist nach demjenigen der sehr großen Gabunvipere (*Bitis gabonica*) das wirksamste innerhalb der Viperntoxine. Der Biß einer halbwüchsigen oder adulten Puffotter bleibt ohne Anwendung eines entsprechenden neutralisierenden Serums auch für einen erwachsenen, gesunden Menschen in den meisten Fällen dann lebensgefährlich, wenn beide Giftzähne ungehindert in Körpergewebe eindringen konnten. In Südafrika verursacht *Bitis arietans* bei weidenden Haustieren mehr Todesfälle als alle anderen im gleichen Gebiet vorkommenden Giftschlangengattungen zusammen (FRITZSIMONS [3]). Dies beruht allerdings, abgesehen von dem vor allem bei Warmblütern sehr wirksamen Gift, auch auf dem Umstand, daß die Puffotter im Vergleich zu den ebenfalls gefährlichen afrikanischen Elapiden wie Kobras und Mambas sehr viel träger ist und weniger leicht flieht. Außerdem wirkt ihre mehr oder weniger stark gemusterte Körperoberfläche auf bewachsenem Untergrund optisch meist stärker gestaltauflösend als es bei den genannten Giftnattern der Fall ist. Sie wird daher von weidenden Huftieren optisch wohl erst sehr spät erkannt, wenn sie nicht früh warnt.

Das Gift von *Bitis arietans* läßt sich durch die von den Behring-Werken A. G., 355 Marburg/Lahn, hergestellten polyvalenten Schlangenserum „Nordafrika“ und „Zentralafrika“ neutralisieren. Seren gegen das Gift der Puffotter werden außerdem hergestellt vom Institut Pasteur, 36 Rue du Docteur Roux, Paris-XV und durch das South African Institute for Medical Research, Hospital Street, P. O. Box 1038, Johannesburg, South Africa. Der Zoologische Garten Frankfurt/M. veröffentlicht jährlich eine Liste mit den Anschriften derjenigen Institutionen und Herpetologen in Europa, die z. Z. wirksames Schlangenserum aufbewahren.

Zur Entstehung des Films

Die Aufnahmen wurden im Sommer 1964 in einem Praktikumsraum des Zoologischen Instituts der Universität Mainz durchgeführt. Das im Film gezeigte Puffotterweibchen war in der Nähe des Tschadsees (Republik Tschad) trächtig gefangen worden und hatte die betreffenden Jungtiere bei einem Tierhändler in Deutschland geworfen. Deren Gesamtlänge betrug zum Zeitpunkt der Filmaufnahmen etwa 24—30 cm.

Der Aufnahmebehälter bestand aus einer durch ein kreisförmiges Brett (Durchmesser 150 cm) mit 60 cm hoher Hartfaserwand hergestellten Arena. Eine in gerader Linie ca. 100 cm lange Aussparung in dieser Wand ermöglichte einen horizontalen Einblick auf die mit feinkörnigem Flußsand ungefähr 10 cm hoch bedeckte Aufnahmefläche, die im Hintergrund durch große, mit schwarzem Mattlack bestrichene Stücke aus Buntsandstein abgegrenzt wurde.

Die zu den hochfrequenten Aufnahmen verwendete Kamera ließ bei der Kürze des Filmdurchlaufs weder einen Schwenk noch eine andere Ortsveränderung zu. Der Bißvorgang mußte also an einer bestimmten, vorher festzulegenden Stelle ablaufen. Dies wurde dadurch erreicht, daß wir ein 30 cm langes, schräg nach oben verlaufendes Messingrohr von 3 cm innerem Durchmesser hinter einem Stein in der Aufnahmefläche so ausmünden ließen, daß eine durch dieses Rohr laufende Maus letztlich wenige Zentimeter von der im Zentrum des Gebietes liegenden Schlange erschien. Etwa 15 bis 30 Sekunden nach Einsetzen der jeweiligen Puffotter wurde die Maus sichtbar.

Für jede Aufnahme eines Bisses verwandten wir ein anderes Jungtier des Wurfes und eine neue, wildfarbige Labormaus (Kopf-Rumpflänge ca. 5,5—7,5 cm).

Der schlechte Ernährungszustand der weiblichen, in der ersten Einstellung gezeigten Puffotter — vor allem sichtbar an dem deutlichen, den Verlauf der Wirbelsäule anzeigenden Grat auf der Rückenmitte — beruht darauf, daß trächtige Vipern in den letzten Wochen der Gravidität keine Nahrung mehr aufnehmen.

Kameras: Arriflex und Fastax; Filmmaterial: 16-mm-Schwarzweiß-Negativfilm; Aufnahme Frequenz: 24 B/s und 1000 B/s bis 2000 B/s.

Filmbeschreibung¹

24 B/s

1. Einige der in den nachfolgenden Einstellungen beim Beuteerwerb dargestellten *Bitis arietans*-Jungtiere mit ihrer Mutter. Diese Szene soll vor allem das Größenverhältnis zwischen dem adulten Weibchen und

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

seinen Jungen vor Augen führen. Keinesfalls darf der Eindruck entstehen, als würden die Jungschlangen mit ihrer Mutter zusammenleben und eventuell durch sie geschützt werden.

2. Eine junge Puffotter sucht nach Beute. Man beachte das starke, der geruchlichen Information dienende Züngeln. Auffällig sind die im Verhältnis zum Kopf noch sehr großen Augen. Dieser Umstand weist die betreffende Schlange als Jungtier aus. — Eine in Reichweite des Kopfes aus einem Loch hervorkommende Maus wird gebissen und unmittelbar nach dem kurzdauernden Einschlagen der Giftzähne wieder losgelassen. Vorstoßen und Zubeißen der Puffotter erfolgt derart schnell, daß während dieser Bewegungen ohne Hilfsmittel nicht festzustellen ist, an welcher Körperstelle die Maus getroffen wird. Die nach dem Biß an deren rechter Schulter teilweise nicht mehr glatt anliegenden, stellenweise durch Speichel befeuchteten Haare deuten an, wohin die Schlange gebissen hat. Die Maus läuft aus dem Blickfeld. Wenig später versucht die Puffotter, durch Züngeln deren Spur zu finden.

3. Eine Maus verläßt das Schlupfloch und wird von einer jungen *Bitis* in den Kopf gebissen. Die Maus springt fort.

1000 B/s bis 2000 B/s

4. Eine Maus hat das Schlupfloch verlassen und orientiert sich, ohne zunächst einen Ortswechsel vorzunehmen, in der für sie noch fremden Umgebung. Die Ohrmuscheln sind abgestellt, die lebhaft bewegten Vibrissen stark seitlich bzw. nach vorn gerichtet.

Die Schlange hat nicht eine Lauerstellung, sondern eher eine Ruheposition eingenommen, da sie mit Kopf und Hals nicht dem Boden aufliegt, vielmehr einer Rückenpartie des eigenen, zu einem „Teller“ gerollten Körpers. Trotzdem beißt die hungrige Puffotter in die rechte Schulter der Maus, als deren Kopf näher an sie heranbewegt wird. Deutlich ist zu erkennen, wie bei der Schlange fast gleichzeitig mit dem Einsetzen der Zustoßbewegung ein in der Folge kontinuierlich fortgesetztes Öffnen des Maulspaltes und sehr bald auch das Aufrichten der in Schleimhauttaschen eingehüllten Giftzähne beginnen.

Das Hochbewegen des Schlangenkopfes beim Bißakt wird mit größter Wahrscheinlichkeit nicht aktiv durch die *Bitis*, sondern durch eine Sprungbewegung der Maus verursacht. Man beachte, daß der Öffnungswinkel des Maulspaltes bei der Puffotter nach dem Herausziehen der Giftzähne aus der Bißstelle deutlich größer ist als vor dem Zubeißen. Die Maus entflieht durch einen Sprung.

5. Eine Schlange liegt mit verhältnismäßig langgestrecktem Vorderkörper im Bildfeld, als die Maus das Schlupfloch verläßt. Bei S-förmig gebogenem Hals wäre der Puffotter ein weiteres Vorschnellen möglich, als es jetzt der Fall ist. Eine ältere *Bitis arietans* hätte in dieser Situation

wahrscheinlich bei unveränderter Kopflage die mittleren und hinteren Körperteile vorwärtsbewegt und dabei den Hals schleifenförmig gelegt. Das Jungtier tut dies nicht. Möglicherweise, weil die Maus zu plötzlich in seiner unmittelbaren Nähe auftaucht. Jedenfalls scheint die anfängliche Körperhaltung der kleinen Puffotter mit dafür verantwortlich zu sein, daß die Maus beim ersten Zustoßen nicht von den Giftzähnen getroffen wird. Bemerkenswerterweise bleiben diese aufgerichtet, während die Schlange nach dem erfolglosen Biß das Maul für einen Augenblick fast wieder schließt, um unmittelbar danach erneut zubeißen. Die aufgerichtete Stellung der Giftzähne ist bei mehr oder weniger geschlossenem Maul nur deshalb möglich, weil sie gleichzeitig auch etwas nach außen gerichtet sind. Vor dem zweiten Zubeißen bringt die Schlange diese Zähne dann kurz wieder in annähernde Ruhelage zurück, um sie anschließend erneut aufzurichten.

Auch der zweite Biß bzw. das erste Nachbeißen sind noch erfolglos. Die Puffotter beißt gleich erneut nach und trifft jetzt endlich die Maus mit den Giftzähnen in linke Schulter und Hals. Vor dem letzten Zubeißen ist wiederum erkennbar, wie die *Bitis* das Maul bis auf einen kleinen Spalt wieder schließt und dabei die Giftzähne außerhalb läßt. Im Anschluß an das Lösen der Fangzähne aus dem Körper des Beutetieres werden diese in ihrer gebogenen, nadelartigen Form besonders gut erkennbar, weil die sie umgebenden Schleimhauttaschen jetzt noch auf deren obere Hälfte zurückgedrängt sind und somit die untere freigeben. Die Maus wurde durch den Giftbiß derart getroffen, daß sie nicht mehr in der Lage ist, einen Ortswechsel vorzunehmen.

6. Die aus dem Schlupfloch hervorkommende Maus läuft gleich in eine von der Schlange abgewandte Richtung und damit aus der Reichweite der Giftzähne. Die Puffotter beißt zu, trifft aber nicht. Dabei gelangt anschließend in den sich bereits schließenden Maulspalt — die Zähne bleiben wie beim Fehlbiß in der vorhergehenden Einstellung zunächst noch abgestellt — trockener Sand. Die Puffotter öffnet gleich anschließend das Maul erneut und klappt die Fangzähne zurück, um sie beim folgenden Zusammenbringen der Kiefer wieder abzustellen und für kurze Zeit nach außen ragen zu lassen. Offensichtlich durch den Sand bedingt, öffnet die Schlange das Maul gleich erneut und hält es während der nun folgenden Einstellungsdauer mehr oder weniger weit offen.

7. Die hervorkommende Maus wird vom linken Giftzahn in der Gegend der rechten Schulter, vom rechten Giftzahn im Vorderrücken getroffen und ist nach einem Hochspringen nicht mehr in der Lage, sich zu entfernen.

8. Das Beutetier bewegt sich sehr nahe an die Puffotter heran, bevor diese ihre Giftzähne direkt von vorn her in dessen Stirngegend — zwi-

schen Augen und vorderer Basis der Ohrmuscheln — einschlägt. Während des anschließenden Hochspringens der Maus werden die Fangzähne noch nicht aus deren Kopf gelöst. Unmittelbar nach dem Biß erkennt man, wie die Zähne mit ihren Spitzen wieder etwas seitlich nach außen gerichtet sind. Die Maus entfernt sich durch einen Sprung. Die Schlange sperrt ihr Maul noch einmal weit auf und richtet ihre Giftzähne kurz — ungleichmäßig weit — nach vorn.

9. Die Maus ist so nahe an die Schlange herangekommen, daß ihr Kopf sich bereits über dem der Puffotter befindet. So beißt letztere jetzt nicht von der Seite oder von oben, sondern von unten her nach dem Beutetier, das sich während des Zustoßens abwendet. Die Schlange folgt dieser Bewegung und umfaßt die Maus dann von vorn her am Kopf.

10. Die aus dem Schlupfloch kommende Maus wird von den Giftzähnen der Schlange im Hinterkopf getroffen. Beim Zubeißen ist trockener Flußsand, der den Untergrund bildet, auf den Maulboden der Puffotter gekommen. Er bleibt dort haften, und da die Schlange keine Möglichkeit hat, ihn gleich zu entfernen, bildet er offenbar die Ursache für das verhältnismäßig lange andauernde, mehr und weniger starke Maulsperrn. Gegen Ende der Einstellung erkennt man beim Einblick in das geöffnete Maul von vorn deutlich einen auf dem Maulboden in Längsrichtung des Kopfes verlaufenden, dunklen Wulst. Hierbei handelt es sich um den Anfangsteil der Trachea, auf dessen ganzer Oberfläche Sand haftet. Dieser hat durch die inzwischen erfolgte Anfeuchtung mit Speichel eine dunkle Färbung angenommen. (Er wird später in den Magen transportiert und endlich mit den Exkrementen wieder ausgestoßen.)

Die in den Kopf gebissene Maus flieht zwar nicht, zeigt aber andererseits äußerlich auch keine so schnell auftretenden Symptome, wie sie deutlich werden, wenn die Giftzähne etwa in der Schultergegend und damit mehr in Herznähe des Beutetieres eindringen.

11. Im Gegensatz zur Schlange in der vorhergehenden Einstellung umfaßt die nun dargestellte Puffotter jetzt von oben her die Schulter der Maus und schlägt ihre Giftzähne an der linken Seite ein. Das gebissene Beutetier zeigt unmittelbar nach dem Hochspringen bereits weitere Wirkungen des Bisses. Es kauert sich an den Boden und ist zu einer Fortbewegung nicht mehr in der Lage.

Literatur und Filmveröffentlichungen

- [1] FITZSIMONS, F. W.: The snakes of South Africa. 3. Aufl. Maskew Miller, Cape Town 1919.
- [2] FITZSIMONS, F. W.: Schlangen. Spemann, Stuttgart 1948.
- [3] FITZSIMONS, V. F. M.: Snakes of Southern Africa. Macdonald, London 1962.
- [4] GUDGER, E. W.: More spider hunters. Sci. monthly 32 (1931), 422—433.

- [5] KLAUBER, L. M.: Rattlesnakes. University of California Press, Berkeley and Los Angeles 1956.
- [6] KREFFT, P.: Das Terrarium. 2. Aufl. Pfennigstorff, Berlin 1926.
- [7] KRUMM-HELLER, A.: Die Feinde der Klapperschlange. Kosmos 7 (1910), 418—419.
- [8] MERTENS, R.: Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes. Kramer, Frankfurt/M. 1948.
- [9] MERTENS, R.: Die Amphibien und Reptilien Südwestafrikas. Abh. senckenb. naturf. Ges. 490 (1955), 1—172.
- [10] RAUDONAT, H. W.: Zur Biochemie und Pharmakologie der Schlangengifte mit einem Beitrag über ihre chemischen Eigenschaften. Behringwerk-Mitt., Sonderband: Die Giftschlangen der Erde (1963), 11—30.
- [11] SCHMIDT, K. P., und R. F. INGER: Reptilien. Übersetzt und bearbeitet von H. WERMUTH. Droemersch Verlaganstalt, München und Zürich 1957.
- [12] SLOTTA, K.: Chemistry and biochemistry of snake venoms. Fortschr. Chemie org. Naturstoffe 12 (1955), 406—465.
- [13] THOMAS, E.: Kommentkämpfe bei Vipern. Verh. dtsh. Zool. Ges. Münster/W. Zool. Anz. Suppl. 24 (1960), 111—116.
- [14] THOMAS, E.: Fortpflanzungskämpfe bei Sandottern. Verh. dtsh. Zool. Ges. Bonn/Rh., Zool. Anz. Suppl. 25 (1961), 502—505.
- [15] VAN RIPER, W.: How a rattlesnake strikes. Nat. Hist. 64 (1955), 308—311.
-
- [16] HEINROTH, O.: Beutemachen und Fressen bei einer Riesenschlange. Film C 361 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1941.
- [17] THOMAS, E.: Bitis arietans (Viperidae) — Kommentkampf der Männchen. Film E 269 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1959.
- [18] THOMAS, E.: Bitis arietans (Viperidae) — Beuteerwerb und Schlingakt. Film E 864 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1965.
-

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1965 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 120 m, 11 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1964. Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der Universität Mainz, Dr. E. THOMAS, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H. KUCZKA, H. D. TROST.

Inhalt des Films

Der Film zeigt in normalfrequenten und zeitgedehnten Aufnahmen, wie junge Puffottern durch Giftbisse Mäuse erbeuten. Die hungrige Schlange lauert jeweils dem Nager auf und stößt mit dem zunächst S-förmig nach

hinten gebogenen Vorderkörper in Richtung auf das Beutetier, sobald dieses in die Reichweite des Maules gekommen ist.

Summary of the Film

At normal speed and in slow motion the film shows how young puff adders catch mice by poisonous bites. The hungry snake lies in wait for each rodent and from an S-shaped backward position of the front part of its body it strikes at the prey as soon as this is within reach of its mouth.

Résumé du Film

Le film montre, en prises de vues à fréquence normale et au ralenti, comment de jeunes vipères heurtantes capturent des souris par une morsure venimeuse. Le serpent affamé guette le rongeur et projette la partie avant de son corps d'abord recourbé en forme de S vers l'arrière dans la direction de la proie, dès que celle-ci est arrivée à portée de la gueule.