

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel

Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern — am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwens

Von RUDOLF SCHENKEL¹⁾

Mit 11 Abbildungen

Eingegangen am 23. Februar 1966

Inhalt: A. Einführung S. 592. — B. Beobachtungen und Theorien über Säger-Territorien und ihre Markierung S. 595. — C. Kritische Betrachtung: 1. Verwirrung um den Territoriums-Begriff S. 596. — 2. Verwirrung um den Begriff der Markierung S. 596. — D. Klarstellung der Begriffe und Forschungsaufgaben: 1. Territorialität S. 597, 2. Markieren S. 598. — Eigene Beobachtungen: E. Über die Frage der Territorialität beim Schwarzen Nashorn S. 599. — F. Über das Markierungsverhalten des Schwarzen Nashorns: a) Koten, b) Markieren mit Harn, c) komplexes Zeremoniell, d) Scharren S. 602—604. — G. Über die Motivation des Markierens: a) Koten mit Scharren, b) Stossweises Harnen d. Bullen, c) Spritzweises Harnen d. Kühe, d) Scharren als ritualisierte Bewegungsweise, e) Das komplexe Zeremoniell der Bullen S. 604—606. — 3. Über die Funktionen der Markierungsweisen: a) Das Markieren im direkten Verkehr, b) Marken im direkten Kontakt, c) Marken als gestaltete Attribute des von der lokalen Population bewohnten Raumes S. 606—607. — G. Über die Territorialität beim Löwen: 1. Berichte über innerartliche Intoleranz; 2. Beobachtungen an der Löwenpopulation des Nairobi National Parks: a) Die Löwenpopulation des Nairobi National Parks S. 608, b) Tötung von Artgenossen S. 611, c) Bedeutung der Kampfkraft für die territoriale Aggression S. 612, d) Entfremdung zwischen den Generationen S. 613; 3. Die Ordnung der Intoleranz bei den Löwen: a) Angeborene Hemmungsmechanismen, b) Persönliche Beziehungen und Bereich der Intimität S. 614, c) Soziale Triebdisposition S. 615, d) Weitere Faktoren zur Einschränkung des intraspezifischen Kampfes S. 616. — H. Manifestationen der Präsenz beim Löwen: 1. Zur Motivation und Funktion des Brüllens S. 617; — 2. Über das offene Auftreten des Löwen im Gelände und über die Stolzhaltung; 3. Über die Markierungsweisen des Löwen, sowie ihre Motivation und Funktion S. 619. — I. Allgemeine Diskussion S. 621. — Zusammenfassung S. 623. — Summary S. 624. — Literaturverzeichnis S. 626.

A. Einführung

Phänomene der Territorialität wurden zuerst bei Vögeln wissenschaftlich untersucht. Schon 1920 hat HOWARD dem Territorium bei Vögeln eine spezielle Untersuchung gewidmet. Aber auch in zahlreichen Arbeiten über einzelne Vogel-Arten oder "Gattungen" wird dem Territorium und seiner Errichtung eingehend Beachtung geschenkt (z. B. NIKE 1941, LACK 1943, DISSSELHORST 1949, HINDE 1952).

Als Territorium bezeichnet man den festen Raumabschnitt, in dem der Vogel bzw. das Paar sein Leben fristet, wenn dieser Raum gegenüber Art-

¹⁾ Die Beobachtungen wurden während der 2jährigen Tätigkeit als Dozent am University College Nairobi, Department of Zoology, im Auftrag der Schweiz. Entwicklungshilfe durchgeführt.

Die Ausarbeitung der Resultate erfolgte mit der Unterstützung durch ein Stipendium der Freien Akademischen Stiftung Basel.

genossen als Besitz verteidigt wird. Nun ist diese Formulierung nur angebracht, wenn die Ganzheit des Raumausschnittes dauernd überwacht werden kann, und wenn der „Besitzer“ jederzeit in der Lage ist, an jedem Frontabschnitt einzugreifen. Diese Bedingungen treffen für manche Vögel in weitem Maße zu: von den „Warten“ aus überwachen sie ihr Territorium optisch und dank ihrer Flugfähigkeit erreichen sie dessen Randgebiete in kürzester Zeit.

Der Begriff des Territoriums wurde bald — durchaus sinnvoll — erweitert. Nicht nur das ganze Exkursionsgebiet erhielt — wenn es verteidigt wird — die Bezeichnung Territorium, sondern auch kleinere, als Besitz verteidigte, feste Raumausschnitte wurden als Territorien spezieller Art angesprochen wie etwa Balz- oder Paarungsterritorien oder Nist-Territorien. Nist-Territorien können im Extremfall auf verteidigte, feste Nistplätze reduziert erscheinen; dies trifft etwa für die Nestkügel der Flamingos zu.

In allen Fällen von Territorialität bei Vögeln hat man besondere Manifestationen der Präsenz beobachtet, die den Anspruch auf Besitz zum Ausdruck bringen:

- Singen oder Rufen,
- besondere Formen des imponierenden Sich-zur-Schau-Stellens,
- mehr oder weniger symbolische Formen der statischen Drohung oder des Vorstoßens und Angriffs.

Auch Kombinationsformen solcher Elemente sind in vielen Varianten bekannt.

Territorialität ist oft geschlechtsgebunden. Vor allem tritt sie häufig nur beim Männchen gegenüber andern Männchen auf; das gilt insbesondere für Balz-Territorien. Dann kommt den oben erwähnten Manifestationen der Präsenz meist nicht nur territoriale Bedeutung zu; sondern sie wirken gleichzeitig auf Weibchen im Sinne der Anlockung oder Werbung. In andern Fällen verteidigt das Paar ein Territorium. LORENZ (1931) hat für die Dohle gezeigt, daß zudem auch ganze Gruppen von unter sich vertrauten Individuen gemeinsam Fremdlinge vom Nistgebiet vertreiben.

Territorialität ist auch bei manchen Fischen festgestellt und untersucht worden. Die Großzahl dieser Beobachtungen bezieht sich allerdings auf Fische, die im Aquarium gehalten wurden. Manche dieser Resultate sind deshalb nicht durchwegs und nicht in allem auch für das Freileben gültig. In der relativen Enge des Aquariums ist der Inhaber eines „Territoriums“ eher imstande, dieses ganz im Auge zu behalten und innert Sekunden irgendwo an der „Front“ einzugreifen als unter natürlichen Verhältnissen.

Territorien sind ferner bei Reptilien nachgewiesen worden. Es sei hier an die Landterritorien der männlichen Meerchsen erinnert, über die EIBL-EIBESFELDT (1955) berichtet hat.

Dass auch bei Wirbellosen fest verteidigte Raumausschnitte vorkommen können, zeigen Untersuchungen an manchen Arthropoden. Besonders ein Schlupfwinkel oder Heim wird oft als „Besitz“ beansprucht. Es scheint, daß dies auch für gewisse bodenbewohnende Tintenfische zutrifft.

Funktionelle Aspekte der Territorialität werden durch verschiedene Autoren umfassend diskutiert. In diesem Zusammenhang sei an PORTMANN (1953) und LORENZ (1963) erinnert. Der ökologische Gesichtspunkt des „Spacing out“ mit der Funktion sinnvoller Verteilung der lebensnotwendigen Güter ist allgemein anerkannt. „Spacing out“ kann, wie Mitarbeiter von TINBERGEN (CROZE 1965, KRUUK 1964) in Einzelfällen nachgewiesen haben, die Schädigung einer Art durch Raubfeinde herabsetzen. Die Reibungen und polemischen Beziehungen unter Artgenossen im Rahmen der Territorialität wirken sich stimulierend auf die Vitalität aller aus. Ins-

besondere kommt es zu intensiver sozialer Polarisierung der Individuen: Gegnerschaft gegenüber Territoriums-Rivalen und intimer Zusammenschluß im Paar oder in der Gruppe steigern sich gegenseitig (SCHENKEL 1965). Ferner wurde auch auf die Bedeutung innerartlicher Auslese durch territoriale Konkurrenz hingewiesen (LORENZ 1963).

Grundsätzlich bedeutet Territorialität eine bestimmte *Ordnung der Intoleranz bzw. der Aggression*, die sich phylogenetisch unter der Wirkung der Selektion derart eingespielt hat, daß die lebensfördernden Funktionen der Aggression erhalten, die lebensvernichtenden aber derart gebahnt werden, daß die Art als Ganzes lebensfähig bleibt.

B. Beobachtungen und Theorien über Säger-Territorien und ihre Markierung

Man hat seit langem auch bei Säugern raumgebundene Intoleranz festgestellt. So ist es eine alte Jägererfahrung, daß der vollerwachsene Rehbock junge Böcke vertreibt, oder daß der Rothirsch während der Brunftzeit als „Platzhirsch“ auf seinem Brunftplatz keine Rivalen duldet. Bei den Pribiloff-Seebären beherrschen während der Fortpflanzungszeit die starken Männchen als „Beach Masters“ Abschnitte des Strandes, in denen die Weibchen-Gruppen sich sammeln und ihre Jungen zur Welt bringen, und in denen dann die Paarung stattfindet. Daß auch ganze Gruppen oder Horden raumgebundene Intoleranz zeigen, ist vor allem an Primaten nachgewiesen worden (CARPENTER 1934, MASON 1965).

Von Säugern kennt man seit langem auch Manifestationen der Präsenz, insbesondere das Anbringen von Witterungsmarken. So hat etwa SETON (1937) vom Wolf das spritzweise Markieren mit Harn schon vor Jahrzehnten in seinen Wolf-Romanen beschrieben und diese Marken als Mittel der geruchlichen „Benachrichtigung“ unter Artgenossen aufgefaßt.

UEKKÜLL & SARRIS (1931) haben dann gezeigt, daß das spritzweise Harnen des Hundes u. a. auch im Zusammenhang mit Intoleranz eines ranghöheren Individuums auftreten kann. Das hat gleichsam zu einem wissenschaftlichen Aha-Erlebnis geführt: *Olfaktorische Markierung* ist als *Territoriums-Markierung zu deuten* — handle es sich um Markieren durch spritzweises Harnen, durch besonders geformte Kotabgabe oder durch das Abstreichen von Drisensekreten (HEDIGER 1949, FIEDLER 1955). Diese Deutung wurde auch für andere Manifestationen der Präsenz übernommen, und sie wurden als „Territoriums-Markierung“ bezeichnet. Das Wort „Territorium“ wurde schließlich weggelassen, und „Markieren“ wurde zum wissenschaftlichen Jargon-Ausdruck für Verhaltensweisen, die man als Manifestationen der Territorialität glaubte deuten zu müssen.

- Stolzes, offenes Dastehen und evtl. Zurschauftragen auffälliger Farb- und Zeichnungsmuster hieß nun *statisch-optisches Markieren* (Beispiel: Giraffe, Zebra, Kongoni). Demonstrative Bewegungen wurden als *dynamisch-optisches Markieren* angesprochen (Beispiel: Guereza).
- Auffallende, weittragende Lautgebung galt als *akustisches Markieren* (Beispiel: Brüllaffe, Nasenaffe, Orang, Brunftirsch).
- Zu diesen optischen und akustischen Markierungsweisen traten dann noch die unter Säugern weit verbreiteten *olfaktorischen*.

Da man alle diese Leistungen in erster Linie für Phänomene der Territorialität hielt, bildete sich die Überzeugung, daß Territorium und Markierung als

allgemeine Erscheinungen der Säuger-Ethologie von überragender Bedeutung seien. Für dieses Forschungsgebiet wurde denn auch eine neue Spezialwissenschaft postuliert: die Territoriologie (HEDIGER 1965).

C. Kritische Betrachtung

1. Verwirrung um den Territoriumsbegriff

Die wenig sorgfältig überprüfte Annahme, daß hinter all den aufgeführten Manifestationen Territorialität stehe, bedeutet praktisch eine Verwässerung des Territorium-Begriffs. Ob bei den einzelnen Sägerarten tatsächlich ein Raumausschnitt als Besitz gegen Artgenossen verteidigt wird, erfährt keine direkte Überprüfung mehr. Der Raum, in dem ein Tier „markiert“, insbesondere olfaktorisch markiert, gilt selbstverständlich als Territorium.

HEDIGER hat 1949 das Territorium zusätzlich definiert als die Raumquantität, die einem Tier zur Verfügung steht. Er hat die „Territoriumsgröße“ einer Art aus der Anzahl Individuen pro Flächeneinheit berechnet.

Die so verschieden definierten und die implizite akzeptierten Territoriums-Begriffe sind zweifellos nicht identisch. Unklarheiten verschiedenster Art und Mißverständnisse sind die unvermeidlichen Folgen.

2. Verwirrung um den Begriff der Markierung

Womöglich noch schwerer ist es, sich mit dem Begriff „Markieren“ zu rechtfinden. Eine Beziehung zwischen Markieren und Territorialität wird wohl postuliert, aber nirgends definiert.

- Der Begriff ist nicht beschreibend verstanden als „Marke setzen“. Bei optischer und akustischer Markierung im Sinne von HEDIGER (1949), BACKHAUS (1959), ULLRICH (1961) gibt es ja keine Marken. Außerdem unterscheidet z. B. HEDIGER zwischen dem bloßen Setzen von Duftzeichen und „wirklichem“ Markieren.
- Markieren wird aber auch nicht funktionell verstanden. Einerseits ist kaum je für eine Sägerart nachgewiesen worden, daß Markieren oder Marken vor allem die Funktion erfüllen, abschreckend auf Eindringlinge zu wirken. Andererseits zögert HEDIGER (1949), das Löwengebrüll als akustisches Markieren anzusprechen, „Da es ja in seiner psychologischen Bedeutung noch recht schwer deutbar“ sei (S. 176/177).
- Für manche Autoren ist Markieren offenbar ein psychologischer Begriff, der eine subjektive, finale Gestimmtheit, ja Absicht des betreffenden Tieres kennzeichnen soll.

Die Frage ist sicher berechtigt, wie diese subjektive Seite im Einzelfall nachgewiesen werden kann. Berücksichtigt man noch, daß die Fragwürdigkeit der Bezeichnung „Markieren“ sich mit derjenigen des Territoriums kombiniert, so wird einem die Konfusion der Begriffe gegenwärtig, und eine Klärung drängt sich auf.

Gewiß sind sich manche Autoren durchaus bewußt, daß in vielen Fällen nicht von Territorialität im strengen Sinne gesprochen werden kann. Aber man behält die Begriffe Territorium und Territoriums-Markierung doch bei — und hat damit für manche Phänomene eine Deutung bereit, die völlig verschwommen ist, zur Entwertung der Begriffe als Instrumente der Forschung führt und es überhaupt verhindert, daß man den Phänomenen fragend und forschend gegenübersteht.

D. Klarstellung der Begriffe und Forschungsaufgaben

1. Territorialität

Der Begriff *Territorium* sei auch für Säuger so zu verwenden, wie er für Vögel und Fische festgelegt worden ist, nämlich: Ein *Territorium* ist ein fester Raumabschnitt, in dem ein Individuum oder eventuell eine Gruppe keine andern Artgenossen duldet. Richtet sich die raumgebundene Intoleranz nur gegen Geschlechtsgleiche, so sei wie bei den Vögeln von geschlechtsgebundener Territorialität — also gegebenenfalls von Männchen-Territorien, eventuell von Brunft-Territorien der Männchen — gesprochen.

Die gebräuchliche Formulierung „verteidigter“ Raumabschnitt ist nicht einwandfrei. Tatsächlich „verteidigt“ der Inhaber eines *Territoriums* nicht, sondern er erweist sich im gewohnten Bereich als überlegen und greift an.

Im folgenden sei kurz festgehalten, welche Bedingungen im Einzelnen erfüllt sein müssen, daß von Territorialität gesprochen werden kann:

- Territorialität bedeutet auf jeden Fall *Intoleranz* gegenüber Artgenossen. Wenn zwei Tiergruppen sich dauernd in getrennten Exkursionsgebieten aufhalten, vielleicht in der Grenzzone friedlich gemeinsam weiden, sich aber dann wieder zwanglos in die eigenen Gebiete begeben, so hat das mit Territorialität nichts zu tun.
Intoleranz allein bedeutet aber noch nicht Territorialität. Zur Territorialität gehört die *Gebundenheit der Intoleranz* bzw. der *Agression an einen festen Raumabschnitt*.

In Kenya habe ich häufig Giraffen beobachtet und dreimal deutliche Intoleranz unter Bullen festgestellt. In diesen Fällen löste ein Bulle, der eine Gruppe von Weibchen und Jungen begleitete, durch Entgegengehen bei einem sich nähernden Bullen auf beträchtliche Distanz Flucht aus. Diese Ausnahmefälle waren sicher nicht an einen festen Raumabschnitt gebunden. Von einem *Territorium* kann daher bei der Giraffe keine Rede sein.

Zebras bilden kleine Harems-Gruppen bestehend aus dem Leithengst, ein bis fünf Stuten und Jungen. Diese Gruppen schließen sich oft zu lockeren Herden zusammen, die als Ganzes weiden und wandern. Hengste ohne Harem halten sich meist in Männchen-Gruppen an der Peripherie der Herdenkomplexe auf. Gelegentlich verlassen die Leithengste ihre Stuten und kommen unter sich zusammen. Eigenartige Begrüßungs- und Kontaktsszenen finden dann statt, und hin und wieder kommt es zum Konflikt, selten sogar zu eigentlichen Kampf zwischen zwei Hengsten. Raumgebundenheit ist bei diesen Konflikten nie festzustellen; demnach haben sie nichts mit Territorialität zu tun.

- Ein *Territorium* setzt *kontinuierliche Orientiertheit* über den betreffenden Raumabschnitt voraus und die *Möglichkeit*, jeden Eindringling innerhalb kurzer Zeit zu stellen und zu vertreiben.

Intoleranz gegenüber geschlechtsgleichen Artgenossen mag beim männlichen Vielfraß innerhalb seines riesigen Wohngebietes durchaus vorhanden sein (KROTT 1957). Aber wie soll ein Vielfraß 200 km² überwachen und von andern Artgenossen freihalten?

Tatsächlich ist bei Marderartigen festgestellt worden (LOCKE 1965), daß trotz raumgebundener Intoleranz keine eigentliche Territorialität besteht. Ein überlegenes Männchen herrscht in einem gewissen Gebiet und zeigt Intoleranz gegenüber den schwächeren Männchen; diese weichen ihm aus. Auch unter ihnen herrscht Intoleranz und die schwächeren meiden die stärkeren.

Einige Fälle wirklicher Territorialität bei Säugern seien im folgenden aufgeführt:

Es wurde bereits erwähnt, daß sich während der Wurfs- und Brunftzeit die stärksten Männchen des nördlichen Seebären Brunkt-Territorien sichern.

Beim Uganda-Kob hat BUECHNER (1961) eine Sozialbrunft festgestellt, die der Balz bei *Lyrurus* und *Tympanuchus* weitgehend ähnelt: auf einem Brunktfeld erkämpfen sich die stärksten Böcke einzeln kleine Brunkt-Territorien, und die weiblichen Tiere schließen sich zur Paarung einem Territoriums-Besitzer an.

Bei den Streifengnus halten die Bullen — mindestens saisonal — Territorien von ca. 100 m Durchmesser besetzt. Während der Brunft schließen sich die Kühe in kleinen Herden oder einzeln den territorialen Bullen vorübergehend an (ESTES 1963).

Auch beim Wasserbock (KILBY 1965) und bei der Thomson-Gazelle (WALTHER 1964) besitzen die stärksten Böcke Territorien.

Mehr oder weniger ausgeprägte Gruppen-Territorien sind von baumbewohnenden Primaten bekannt, so z. B. von den Brüllaffen (CARPENTER 1934). Zu diesen bilden die Guerezas in ökologischer und soziologischer Hinsicht eine Art afrikanische Parallele (SCHENKEL 1966).

2. Markieren

Auch das Markieren ist klar und eindeutig zu definieren. Das ist nur in beschreibendem Sinne möglich. Wird im Einzelfall eine Beziehung zwischen Markieren und Territorialität vermutet, so ist sie in allen Aspekten zu erforschen. Es ist aber sicher falsch, auf Grund der Vermutung einer an sich unklar konzipierten Beziehung den Begriff „Territoriums-Markierung“ zuzulassen.

Markieren heißt: eine Marke setzen. Die Marke wird an einem Platz oder Gegenstand oder eventuell an einem Artgenossen angebracht. Wir sprechen nur dann von Markieren, wenn die von einem Tier hervorgerufene Veränderung in der Umwelt für die Artgenossen wahrnehmbar ist und von Bedeutung sein kann.

In Frage kommen Duftmarken und allenfalls optische Marken. Die von HEDIGER (1949) und andern (BACKHAUS 1959, ULLRICH 1961) als optisches bzw. akustisches Markieren bezeichneten Verhaltensweisen lassen sich als Imponieren oder Drohen durch Lautgebung bzw. durch Haltung und Bewegungsweisen oder als symbolisches Angriffsverhalten auf große Distanz charakterisieren.

Wir sprechen nur dann von Marken und Markierung, wenn das Anbringen durch eine besondere, gestaltete Verhaltensweise erfolgt; so ist z. B. Harnabgabe nicht an sich Markieren, sondern nur, wenn eine besondere ritualisierte Form der Abgabe vorliegt. Ritualisation kann zur Auffälligkeit der einzelnen Harnstellen, zu häufiger Harnabgabe innert kurzer Zeitintervalle oder zum mehr oder weniger regelmäßigen Überharnen zahlreicher früherer Harnstellen führen. Ähnliches gilt für das Markieren mit Kot bzw. mit Drüsensekretien.

Damit kommen wir zur Diskussion der möglichen Beziehung zwischen Markieren und Territorium. Da Territorialität eine besondere Art der Intoleranz darstellt, sei zunächst danach gefragt, in welcher Beziehung Markieren und Intoleranz allenfalls stehen können.

Eine kausale Beziehung ist denkbar: das Markieren erfolgt aus intoleranter Erregung heraus, wie schon UEXKÜLL & SARRIS (1931) beim Hund zeigten. Aber es ist eine Tatsache, daß Hunde auch in ganz andersartiger Gestimmtheit markieren.

Eine funktionelle Beziehung ist auch nicht auszuschließen, in dem Sinne, daß das Markieren als Tätigkeit oder daß die angebrachten Marken eine einschüchternde oder abschreckende Wirkung auf Artgenossen ausüben. Aber es ist mir keine Sägerart bekannt, bei der die Duftmarken bzw. das Markieren als Gebärde bei allen Artgenossen immer nur diese eine Wirkung hervorrufen.

Damit berühren wir eine Eigenart mancher formal durchaus eindeutig identifizierbarer, prägnanter Ausdrucksweisen, die im Sozialkontakt auftreten: sie sind *nicht* an eine ebenso eindeutig identifizierbare Stimmung oder Erregung gebunden, und ihre Wirkung oder Funktion ist äußerst vielfältig, d. h. von den Beziehungen zwischen Sender und Empfänger und von der augenblicklichen Situation in komplexer Weise abhängig. Es besteht demnach weder Konstanz der Erregung, aus der heraus markiert wird, noch Konstanz der Wirkung des Markierens auf Artgenossen.

An Stelle der Bezeichnung „Territoriums-Markierung“, die eine völlig diffuse Deutung von Verhaltensweisen anbietet, haben Forschungs-Fragen zu treten:

- Die eine naheliegende Frage richtet sich nach den innern und äußeren Ursachen einer bestimmten Markierungsleistung. Sie verlangt die Motivationsanalyse der betreffenden Leistung. Oft wird man sich am Anfang damit begnügen müssen, einen möglichst umfassenden Überblick über die Szenen zu gewinnen, in denen Markieren auftritt.
- Eine zweite Frage von großer Bedeutung ist die nach der Wirkweise oder Funktion einer Markierungsart. Zunächst wird es darum gehen, die Wirkung im Einzelfall ausfindig zu machen. Welche Reaktionen löst Markieren aus?
 - a) als Gebärde im „direkten“ Kontakt unter Artgenossen,
 - b) durch die im „direkten“ Kontakt gesetzte Marke,
 - c) in der „indirekten“ Kommunikation über die Marken?

Auf Grund möglichst umfassender Einsicht in diese Möglichkeiten wird ein allgemeines Urteil über die Funktion der Markierungsweisen im räumlich und zeitlich umfassenden Zusammenhang der Population und ihrer Lebensform möglich — d. h. ein Urteil über die Funktion der organischen Ausstattung des Markierens bei der betreffenden Art.

Im folgenden zweiten Teil sollen im Sinne der eben entwickelten Fragestellung Beobachtungen am Schwarzen Nashorn und am Löwen ausgewertet werden. Insbesondere ist eine Abklärung der Frage der Territorialität für diese beiden Säuger beabsichtigt, außerdem aber auch eine Darstellung der Anhaltspunkte hinsichtlich Motivation und Funktion ihrer Markierungsweisen.

EIGENE UNTERSUCHUNGEN

E. Über die Frage der Territorialität beim Schwarzen Nashorn²⁾

Ziemlich allgemein herrscht die Meinung, daß die Schwarzen Nashörner als Einzelgänger, im Paar-Verband mit und ohne Kalb, oder als Mutter-Kindgruppe, territorial leben. In der noch zu beschreibenden ritualisierten Kotabgabe beider Geschlechter und im Spritzharren des Bullen wird eine Art Bestätigung für diese Meinung gesehen (HEDIGER 1951).

Im Jahre 1963 habe ich während mehrtägigen Beobachtungsperioden, die über das ganze Jahr verteilt waren, die Nashörner des Amboseli-Reservates

²⁾ Die Beobachtungen im Amboseli Game Reserve (Kenya) wurden erleichtert durch das freundliche Entgegenkommen des Kenya Game Department.

Die Untersuchungen im Tsavo National Park Ost wurden großzügig unterstützt durch die Behörden der Kenya National Parks und ganz besonders in hilfreicher und freundschaftlicher Weise von David Sheldrick und seiner Frau Daphne, Game Warden in Tsavo East, denen ich auch hier meinen Dank aussprechen möchte.

intensiv beobachtet. Die Kartenskizze (Abb. 1) zeigt die Nashornreviere entlang dem westlichen, permanenten Sumpfband. Im Gebiet I war immer nur der

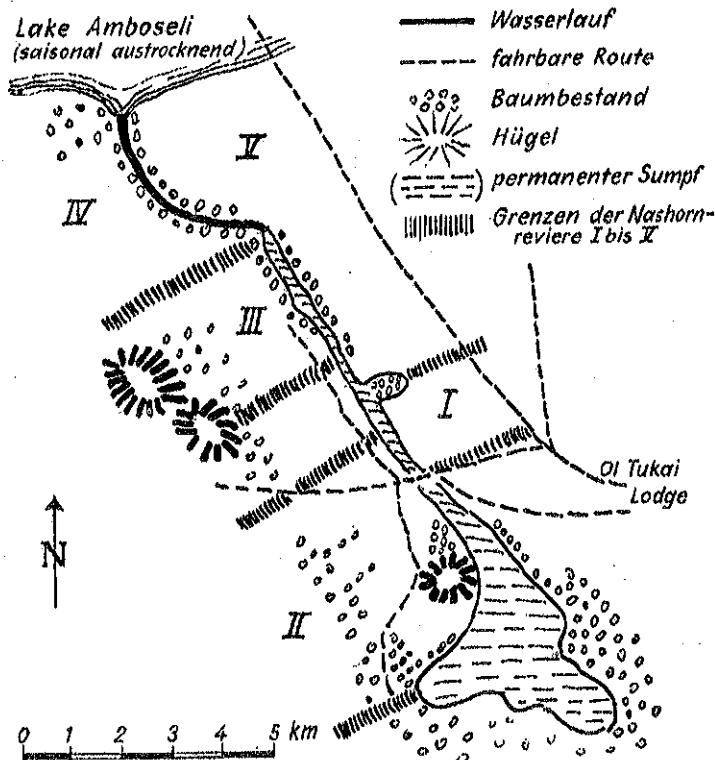


Abb. 1: Kartenskizze des Beobachtungsgebietes im Amboseli Game Reserve (Kenya) mit den Nashorn-Revieren.

Bulle A ohne Ohrmuscheln zu beobachten. Gebiet II war das Exkursionsareal von fünf Nashörnern: einem starken Bullen B, einer ältern Kuh C, ihrer erwachsenen Tochter D, ihrem fast erwachsenen Sohn E und einer kleineren, vermutlich knapp erwachsenen Kuh F. Im Gebiet III war oft ein erwachsener Bulle G zu sehen. Nördlich davon, im Gebiet IV, lebten eine langhornige, wenig scheue Kuh H, eine kurzhornige, sehr scheue Kuh I und ein etwa halbwüchsiges Kalb K.

Die Verteilung der Individuen schien bei oberflächlicher Betrachtung Territorialität nicht auszuschließen. Genaue Überprüfung, insbesondere der Beziehungen unter den Bewohnern des Gebietes IV und unter denjenigen des Gebietes II brachte aber keine Bestätigung für territoriale Lebensweise. Die drei Nashörner von IV können als Bewohner des gleichen Gebietes nicht gegeneinander Territorien verteidigt haben. Sicher bildeten sie aber auch keine intime, geschlossene Gruppe, die ihr Wohngebiet als Gruppen-Territorium verteidigt hätte; denn die drei Tiere waren immer nur einzeln anzutreffen. Einen Gegensatz zu diesen drei Einzelgängern mit dem nämlichen Wohngebiet bildeten die Kuh C und ihre Tochter D im Gebiet II. Sie wurden durchwegs miteinander beobachtet. An manchen Tagen schloß sich ihnen der Bulle E an. Gelegentlich gesellte sich der viel mächtigere Bulle B zu ihnen. Dann war E

sicher nicht dabei, sondern, wie wir mehrfach festzustellen vermochten, für sich allein, aber durchaus innerhalb des üblichen Exkursionsbereichs. An einigen Tagen, an denen B bei den Kühen C und D zu finden war, schloß sich ihnen auch die kleine Kuh F an. Offenbar hielten die Kühe C und D unter sich viel enger zusammen als mit F; aber nichts deutete auf raumgebundene — oder andersartige — Intoleranz zwischen den drei Kühen.

Die beiden Bullen B und E wurden nie beieinander gesehen, E mied anscheinend die Nähe des überlegenen B, nicht aber dessen Exkursionsgebiet. Die Vermutung ist sicher berechtigt, daß B den jüngeren Bullen nicht in seiner Nähe duldet; offenbar verjagte er ihn aber nicht aus seinem Exkursionsgebiet.

Die Beobachtungen im Amboseli-Reservat erlauben keine endgültigen Schlußfolgerungen. Es war dort unmöglich, die in größerer Entfernung vom Sumpfband gelegenen Gebiete auch nur einigermaßen gründlich abzusuchen. Es fehlt einerseits an fahrbaren Routen und an Aussichtspunkten, andererseits ist es nicht erlaubt, diese Gebiete zu Fuß zu durchstreifen. Daher ließen sich die Exkursionsräume der Individuen nur in der Nähe des Sumpfbandes einigermaßen genau beurteilen, und es war auch nicht möglich, täglich sämtliche Individuen zu finden.

Viel umfassendere Einsichten in eine kontinuierliche Nashorn-Population gewann ich 1964 und 1965 während mehreren, darunter zwei 6-wöchigen Studien-Aufenthalten im Tsavo National Park Ost.

Ich möchte die Ergebnisse der Untersuchungen, soweit sie die Frage der Territorialität betreffen, hier kurz zusammenfassen (Publikationen über Ökologie und Verhalten dieser Nashörner sind in Vorbereitung).

- Die Nashörner des betreffenden Gebietes leben nicht territorial.
- Sie verschieben ihre Weide- und Ruhegebiete in unregelmäßiger Weise. Während der Trockenzeit stehen diese Verschiebungen zum Teil im Zusammenhang mit den Bewegungen zum und vom einzigen permanenten Gewässer des betreffenden Gebietes, dem Galana River (vgl. Karte, Abb. 2).

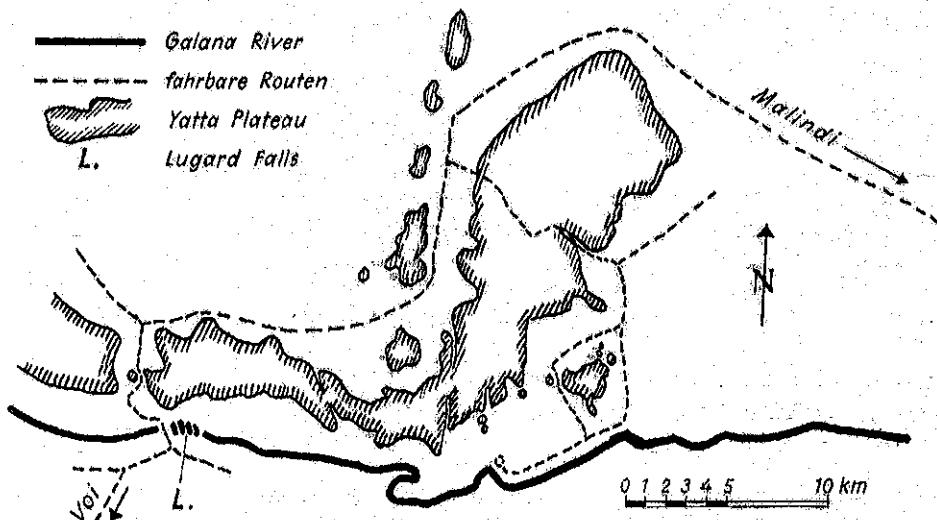


Abb. 2: Kartenskizze des Beobachtungsgebiets im Tsavo National Park Ost (Kenya).

- In jedem Gebietsteil, den wir des öfters absuchten, haben wir nach und nach im Verlaufe der Beobachtungszeit eine beträchtliche Zahl verschiedener Individuen gefunden (photographisch dokumentiert).
- Zwischen Weibchen, auch solchen mit Kälbern, war nie Intoleranz zu beobachten.
- Gelegentlich kam es vor, daß ein Bulle, der sich einem Weibchen zu nähern versuchte, von diesem durch Vorstoß mit Schnauben bedroht oder sogar verjagt wurde. In einem Falle verfolgte eine Mutter mit großem Sohne einen Bullen über etwa 200 m. In den allermeisten Fällen war aber zwischen Bullen und Kühen keine Intoleranz festzustellen.
- Zwischen Bullen bestehen sehr verschiedene Beziehungen und finden entsprechend unterschiedliche Begegnungen statt.

Einige Male habe ich zwei Bullen beobachtet, die sich als Zweiergruppe gemeinsam fortbewegten und weideten. Eine solche Partnerschaft unter Bullen bildet aber die Ausnahme. Verschiedentlich kam es vor, daß zwei Bullen über Stunden, ja über mehrere Tage nur wenige hundert Meter voneinander weideten und ruhten, ohne sich um einander zu kümmern.

In der Mehrzahl der Begegnungen unter Bullen kam es nicht zum Konflikt. Die Tiere merkten auf, schritten mit nach vorne gerichteten Ohren langsam einige Schritte aufeinander zu und blieben dann während einer halben Minute oder noch länger stehen. Schließlich wichen sie sich, zuerst langsam, dann entspannt schreitend, seitlich aus. In anderen Fällen kam es zu gegenseitigen Imponier- und Drohverhalten mit Umeinanderkreisen, Scharren mit den Hinterbeinen sowie Vorstößen mit Schnauben und Schreien. Einmal beobachtete ich, wie ein Bulle vor einem andern, in dessen Nähe er ungewollt geraten war, davonlief, ohne daß ihn dieser verfolgte. Nur zwei Mal war ich Zeuge einer längeren Verfolgung. In einem Falle ging die Hetze etwa 600 m talabwärts, dann lief der Verfolgte im Bogen herum und wieder das Tal hinauf. Der Verfolger machte die Kehre noch mit, dann aber ließ er von der Verfolgung ab und marschierte talabwärts dem Flusse zu. Aus gewissen Beobachtungen ist zu schließen, daß zwischen Bullen Konflikt wegen einer brüderlichen Kuh ausbrechen kann; doch kommt auch dies sicher nicht häufig vor.

Es gibt jedenfalls keinerlei Anlaß zur Vermutung, daß Intoleranz zwischen Bullen je auf einen festen Raumabschnitt bezogen wäre. Schließlich darf noch betont werden, daß Intoleranz bzw. Aggression im Leben des Schwarzen Nashorns allgemein keine hervorstechende Rolle innehat.

F. Über das Markierungsverhalten des Schwarzen Nashorns

1. Die Formen des Markierens

Schwarze Nashörner leben zwar sicher nicht territorial, zeigen aber ein komplexes Markierungsverhalten. Die wichtigsten Formen des Markierens seien hier kurz erwähnt:

a) Beide Geschlechter k o t e n in der Mehrzahl der Fälle auf immer wieder und von den verschiedensten Individuen benützte Mistplätze. Nach der Kotabgabe scharrt das Nashorn mit den Hinterbeinen, zerstößt dabei meist die Kotballen und scharrt zugleich zwei flache Furchen in den Mist und oft auch in den Boden darunter (Abb. 3). Abweichungen von dieser Standardform kommen gelegentlich vor:

- Das Scharren wird sehr intensiv betrieben unter gleichzeitigem Vorwärts- oder Rückwärtsgehen, so daß sich die Scharrspuren über mehrere Meter erstrecken.
- Das Scharren wird nur ganz flüchtig oder überhaupt nicht ausgeführt.
- In seltenen Fällen wird der Mist ohne alle rituelle Gestaltung, also nicht markierend, während einer kurzen Unterbrechung der Fortbewegung auf dem Wechsel fallengelassen.

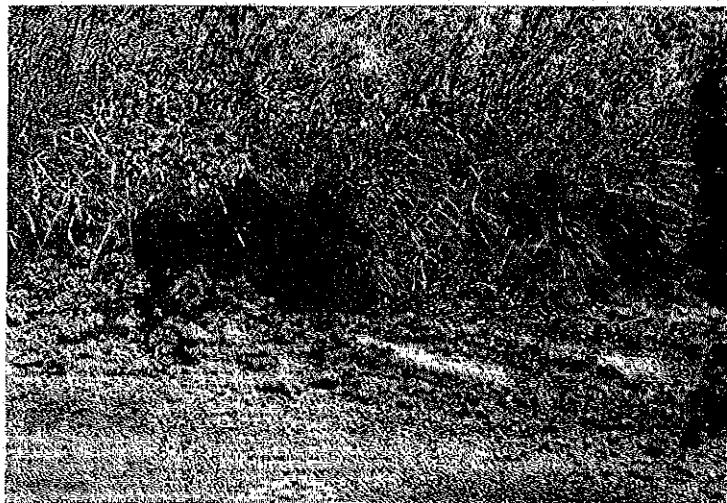


Abb. 3: Misthaufen mit zwei kräftigen neuen Scharrspuren.

b) Markieren mit *Harn* ist bei Bullen die Regel, bei Kühen, wenn sie nicht brüntig sind, eher selten³⁾. Bullen bewegen sich dabei knapp an einem Busch oder an einer Staude vorbei, richten die Hinterseite gegen die betreffende Pflanze und stoßen mit beträchtlichem Druck 2—4 Mal Harn aus, der wie aus einer waagerechten Dusche kommend die Pflanze benetzt (Abb. 4). Kühe

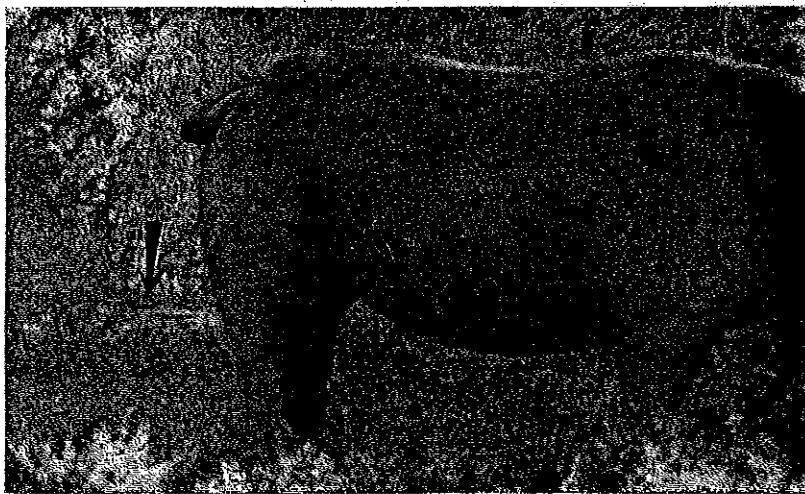


Abb. 4: Nashornbulle beim Harnspritzen.

geben beim Markieren jeweils eine kleine Harmenge als Spritzer ohne großen Druck auf den Boden ab. Beim Gehen auf dem Wechsel halten sie dazu für einen Augenblick an.

³⁾ Das trifft vermutlich nicht für alle Nashornarten zu. Das im Basler Zoo gehaltene weibliche Sumatra-Nashorn zeigte regelmäßiges Spritzharnen. Der Harn wurde dabei in kräftigem Strahl ausgestoßen.

c) Bei Bullen ist gelegentlich ein komplexes Zeremoniell zu beobachten, das auch Elemente des Markierens umfaßt. Der Bulle fährt mit Angriffsschnäuben aus kurzer Distanz auf eine kleine Buschpflanze los, zerschlägt diese mit dem Horn, indem er den gesenkten Kopf heftig hin und her schwingt, stampft dann vorwärts darüber und anschließend rückwärts unter scharrendem Rückwärtsschicken mit den Hinterbeinen. Manchmal, meist vor dem Rückwärtsstampfen, wird die Pflanze auch noch mit Harn überspritzt. Die Intensität des ganzen Zeremoniells ist variabel.

d) Bullen führen gelegentlich das Scharren mit den Hinterbeinen ohne Kotabgabe und nicht im Zusammenhang des unter c) erwähnten Zeremoniells aus. Bei Kühen wurde die entsprechende Gebärde nur sehr selten für sich allein und dann nur andeutungsweise gesehen. Dieses Scharren ist sicher eine ritualisierte Leistung, andererseits vermag ich nicht zu entscheiden, ob die hinterlassenen Spuren tatsächlich als Marken beachtet werden. Es fragt sich demnach, ob das Scharren für sich allein der Definition einer Markierungsweise entspricht.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß bei den Nashörnern recht verschiedenartige Momente der Ritualisierung zum Komplex des Markierungsverhaltens gehören. Vor allem erfolgt das Harnen stoß- oder spritzweise, beim Bullen gezielt; die Kotabgabe gezielt, d. h. auf feste Kotstellen, mit anschließendem Scharren im Mist. Scharren und stoßweises Harnen gehören auch zum oben erwähnten Bullenzeremoniell, und das erstere kann außerdem als Gebärde für sich allein auftreten.

2. Über die Motivation des Markierens

Was sich aus den Beobachtungen über den szenischen Zusammenhang in Richtung Motivationsanalyse schließen läßt, ist im folgenden für die Verhaltensweisen der ritualisierten Kotabgabe, des Harnspritzens, des Scharrens und des komplexen Bullenzeremoniells kurz dargestellt.

a) Koten mit anschließendem Scharren im Dung

- Beim einzeln lebenden Nashorn wird in ungestörter Situation das Bedürfnis zur Kotabgabe durch die unmittelbare Nähe einer „unterhaltenen“ Miststelle aktiviert. Außerdem bestimmt die Miststelle die Kotabgabe in ihrer Raumbezogenheit.
- In der Mutter-Kind-Gruppe und im Paar regt die Kotabgabe des einen Partners oft auch den andern zum Koton an.
- Sowohl in solcher sozialen Partnerschaft als auch beim einzelnen Nashorn kann die durch Menschen (menschliche Witterung oder Alarm der Madenhacker beim Näherkommen des Menschen) hervorgerufene Erregung zur Kotabgabe führen. Diese findet entweder vor dem Überhandnehmen der Fluchtstimmung oder unmittelbar nach Abbrechen intensiver Flucht statt, also im wesentlichen in einer zwischen Flucht- und Angriffstendenz oder Flucht und Beharren am Ort schwankenden Stimmungslage.
- Die Intensität des Scharrens scheint einigermaßen derjenigen der aggressiven Stimmungskomponente zu entsprechen. Damit dürfte die Tatsache im Zusammenhang stehen, daß Nashörner oft unmittelbar neben einem Fahrweg koten und Scharrspuren quer über die ganze Fahrbahn hinterlassen.

b) Stoßweises Harnen des Bullen

- Bullen markieren mit Harn im Weidegebiet, ferner auf Rundgängen, auf denen sie sich oft intensiv schnuppernd fortbewegen, und in der Nähe

der Tränke. Ob dabei die Büsche als optisch auffallende Strukturen oder als Träger früher angebrachter Geruchsmarken das Bespritzen auslösen, konnte im Einzelfall selten abgeklärt werden. Vermutlich kann beides zutreffen. Daß ein Busch durch Dauer oder Häufigkeit des Bespritzens mit Harn Schaden genommen hätte, wurde nie beobachtet. Auf den Blättern hinterläßt das Bespritzen nur feine weißliche Tupfen in großer Zahl.

- Auch das Markieren mit Harn kommt bei Bullen als Ausdruck der Erregung in Begegnungssituationen vor. Es wurde beobachtet, wenn nach zufällig erfolgtem Kontakt die Bullen sich aus dem Wege gingen, aber auch im Auseinandergehen nach Abbrechen einer Szene mit gegenseitigem Droh- und Imponierverhalten.

In diesen Zusammenhang gehören auch die folgenden Beobachtungen:

Nashornbullen reagieren regelmäßig, wenn man die Laute von sich gibt, die eine brüntige Kuh im Verkehr mit einem Bullen hören läßt. Ein so angerufener Bulle horcht in der Regel augenblicklich auf. Die weitere Reaktion kann sehr verschiedenen Verlauf nehmen:

- Der Bulle hebt leicht den Schwanz und entfernt sich in verhaltener Weise. Beim nächsten Busch markiert er mit Harn und setzt dann seinen Weg fort.
- Der Bulle fährt zunächst mit seiner bisherigen Tätigkeit (z. B. Fressen) eine Weile fort; dann bewegt er sich in dezidierter Weise in Richtung der Lautquelle. Auf dem Weg bespritzt er einen Busch mit Harn und noch etwas näher gekommen unterbricht er den Anmarsch nochmals, um mit den Hinterbeinen energisch zu scharren.

Das Besondere der Reaktionsketten mit Markieren ergibt sich aus entsprechenden Szenen, in denen es nicht vorkam:

Schwache und vor allem jüngere Bullen horchen auf den Weibchenruf oft auf und drücken sich dann durch die Büsche ohne zu harnen. Andererseits trabte einmal ein starker Bulle auf den Anruf ohne alles Zögern und ohne zu harnen schnurstracks herbei.

Die erwähnten Verschiedenheiten der Reaktion sind wohl so zu verstehen, daß der angerufene Bulle auf Grund früherer Erfahrungen nicht nur mit einer brüntigen Kuh, sondern zugleich auch mit einem Rivalen „rechnet“.

c) Spritzweises Harnen der Kühe

- Mehrfach wurden einzeln gehende Kühe beobachtet, die während des Marsches auf einem Hauptwechsel einen Augenblick anhielten und einen winzigen Harnspritzer abgaben. Die Beobachtungen erlauben keine Schlüsse hinsichtlich der Auslösung der Verhaltensweise; vielleicht muß die Art der Harnabgabe in Verbindung mit dem Brunfrhythmus der betreffenden Kühe geschen werden.
- Eine Mutter und ihre erwachsene Tochter, die hintereinander einem Wechsel folgten, markierten nacheinander in der beschriebenen Weise auf derselben Stelle.
- Relativ häufiges Abgeben von Harnspritzern gehört zum Verhalten der brüntigen Kuh und zwar vor allem im Kontakt mit dem Bullen.

d) Scharren als ritualisierte Bewegungsweise

Scharren allein, d. h. nicht als Glied einer Verhaltenskette, war nur bei Begegnungen zu beobachten. Es ist vermutlich als Gebärde in der Auseinandersetzung und nicht als Markierung weise anzusprechen. In allen beobachteten Fällen brachte es eine aggressive Stimmungskomponente zum

Ausdruck. Es wurde vielfach bei feindschaftlich getönter Begegnung unter Bullen beobachtet, und zwar sowohl in der einleitenden Phase vor Drohvorstößen als auch zwischen Phasen intensivierter Drogung, sowie schließlich im Verlauf des Auseinandergchens nach Abbruch gegenseitiger Bedrohung. Wie oben bereits unter b) erwähnt wurde, trat es auch bei starken Bullen als Reaktion auf den Anruf mit Weibchenlauten auf.

e) Das komplexe Zeremoniell der Bullen

- Wiederholt und in voller Intensität führte im Amboseli-Reservat der Bulle B das Zeremoniell in Gegenwart der Kühe C, D und E aus. Spritzweises Harnen der kleinen Kuh E, sowie ihr ritualisiertes Flüchten aus der Nähe des Bullen könnten Anzeichen einer beginnenden Brunftstimmung gewesen sein. Vielleicht hat diese Situation den Bullen stimuliert.
- In etwas weniger intensiver Form führen Bullen das Zeremoniell auch für sich allein aus, besonders bei kurzen Verschiebungen entlang einem Hauptwechsel.

Ein Beispiel möge die Situation veranschaulichen: Ein Bulle erhob sich am späten Nachmittag, nachdem er im Schatten eines Baumes geruht hatte, bewegte sich zum nächsten größeren Wechsel und folgte diesem etwa 100 m. Dann führte er das Zeremoniell aus und suchte anschließend eine etwa 20 m abseits liegende Wälzstelle auf. Er wälzte sich kurz und blieb dann dösend liegen. Es gehört in diesen Zusammenhang, daß man neben Hauptwechseln oft Spuren feststellt, die sehr wahrscheinlich vom Bullen-Zeremoniell herrühren: lange Scharrspuren und völlig zerschlagene kleine Sträuchlein.

Die ritualisierten Verhaltensweisen des Markierens mit Kot und Harn, sowie des Scharrens und des Bullen-Zeremoniells sind mit größter Wahrscheinlichkeit primär Äußerungen der Erregtheit in Begegnungs- bzw. Kontakt-Situationen. Bei Bullen weisen sie den Charakter des Imponierens — vor Kühen — oder des Drogens — gegenüber anderen Bullen — auf. Im letztern Fall zeugen sie von mehr oder weniger gehemmter Angriffsbereitschaft oder von einer Stimmungslage zwischen Angriff und Flucht. Offenbar erregen sich die Bullen aber auch an den Spuren von Artgenossen, d. h. im Rahmen der indirekten, durch die Marken vermittelten Begegnungen in ähnlicher Weise und werden so auch zu den beschriebenen ritualisierten Verhaltensweisen stimuliert.

Schließlich ist es nicht ausgeschlossen, daß auch die Erregung durch eigene Geruchsspuren bzw. Marken vorkommt. Im Amboseli-Reservat z. B. benützte der Bulle A regelmäßig dieselben Harn- und Kotstellen in einem Gebiet, in dem ausschließlich er geschen wurde.

Bei den Kühen dürfte die aggressive Komponente viel weniger betont sein als die der Stimmungsübernahme und zwar sowohl in der geselligen Situation als auch in der indirekten Begegnung über Marken. Während der Brüntigkeit entspricht das häufige Spritzharnen der Kuh ihrer besonderen Erregbarkeit.

3. Über die Funktionen der Markierungsweisen

a) Das Markieren im direkten Verkehr

Da die Markierungsweisen des Schwarzen Nashorns auch in der direkten Begegnung auftreten, kommt ihnen in solcher Situation der Charakter von Ausdruckshandlungen zu. Im Sozialverkehr sind Ausdrucksleistungen die sozial wirksamen Erscheinungsweisen von Erregungen bzw. Tendenzen. Die Reaktionen des Sozialpartners hängen dabei nicht nur vom Augenblick ab, sondern werden vom lebensgeschichtlichen Hintergrund her mitbestimmt. Das gilt ganz besonders, wenn zwei Individuen sich nicht zum ersten Mal begegnen, sondern wenn zwischen ihnen eine Beziehung besteht.

Die Wirkungen einer Ausdrucksleistung sind dementsprechend alles andere als konstant. Allgemein dürfen wir wohl festhalten, daß über die Ausdrucksformen die Konfrontation der Tendenzen unter Artgenossen erfolgt, handle es sich um Abstoßung und Feindschaft oder um das Einspielen irgend einer Form der Koordination.

b) Marken im direkten Kontakt

Im direkten Verkehr unter Artgenossen wirken die Markierungsweisen oft nicht nur als Ausdrucksgebärden, sondern auch durch die produzierten Marken. Am eindrücklichsten zeigt sich dies im Brunftverhalten: der Bulle kontrolliert die Harnspritzer der Kuh mit umständlichem Beschnuppern und anschließendem Flehmen.

Im übrigen ist es uns als Mikrosmaten oft nicht möglich, festzustellen, inwiefern die Begegnung geruchlich-gestaltet wird, und welche Bedeutung solcher Gestaltung im Einzelfalle zukommt.

c) Marken als gestaltete Attribute

des von der lokalen Population bewohnten Raums

- Zweifellos besteht der wichtigste funktionelle Aspekt des Markierens und der Marken darin, daß der Raum „vital getönt“ und damit erst zum adäquaten Medium der Lebensaktivität der Population wird. Von dieser Tönung des Raumes gehen in vielfältiger Weise Anregungen und richtunggebende Reize aus. Vor allem durch die Marken wird der Raum zum vertrauten Lebensbereich, aber auch zum Feld erregender Begegnung.
- Folgen wir einem Hauptwechsel, so empfinden sogar wir den charakteristischen Geruch des Nashornmistes der unmittelbar neben dem Wechsel gelegenen Miststellen. Diese folgen sich in unregelmäßigen Abständen von etwa 20 bis 200 m. Sogar der Wechsel selbst strömt im Bereich von gehäuften Miststellen den betreffenden Geruch aus. Nashörner sind Makrosmaten. Wie Beobachtungen zeigten, sind sie imstande, der individuellen Geruchsspur eines Artgenossen zu folgen, wenn diese nicht zu alt ist. Im Spüren gehen sie mit tiefhängendem Kopf, und in Einzelfällen ließ sich feststellen, daß sie eine noch relativ frische Spur nicht verloren, auch wenn diese von einem Hauptwechsel wegführte. Besonders Bullen wurden oft beim Spüren beobachtet. Dabei kam es hin und wieder vor, daß sich die Gangart des Bullen verlangsamte; es folgte dann eingehendes Beschnuppern einer bestimmten Stelle und darauf Flehmen. Gewöhnlich beschnupperte der Bulle nach dem Flehmen die Stelle erneut und setzte nochmals zum Flehmen an. Das konnte sich bis zu sieben Malen wiederholen. Auf Grund gelegentlicher Einzelbeobachtungen ist der Schluss berechtigt, daß die von einer Kuh stammenden Hartmarken diese Verhaltensketten beim Bullen auslösen.
- Zweifellos sind die Miststellen der Nashörner als Markierungsstellen anzusprechen, denen innerhalb der Population eine komplexe Verbindungs-funktion zukommt. Mehrfach wurden Nashörner beim Beschnuppern einer Miststelle beobachtet. In einigen Fällen erfolgte dann die eigene Kotabgabe, in andern nicht. Zwischen dem Scharren im eigenen, eben abgegebenen Mist und der geruchlichen Imprägnierung der eigenen Spur dürfte ein bedeutungsvoller Zusammenhang bestehen: beim Scharren beladen sich die Füße mit Geruchsträgern, und diese werden dann im Gehen allmählich an die Unterlage abgegeben.

Die Befunde über das Markieren beim Schwarzen Nashorn seien im folgenden zusammengefaßt:

Die Markierungsweisen hatten wohl ursprünglich ihren Platz in der Begegnung, und zwar als Ausdruckshandlungen vom Charakter ritualisierter Übersprungsbewegungen. Die weitere Ritualisation brachte den Einbau dieser Verhaltensweisen in neue Situationszusammenhänge: Die Produktion zahlreicher prägnanter Marken und die spezifische Bereitschaft, auf diese Marken anzusprechen, wurden zu einem System der indirekten Begegnung. Über die Marken wird indirekter Kontakt innerhalb der Population möglich, und wird der Raum zum vital gefärbten und gekennzeichneten Aktivitätsfeld der Artgenossen. Zweifellos sind diese Funktionen der Marken von größter biologischer Bedeutung, und ist die Ansicht unbegründet, daß Markierungsweisen nur im Rahmen der Territorialität sinnvoll sein können.

G. Über die Territorialität beim Löwen

1. Berichte über innerartliche Intoleranz

Schon seit längerer Zeit wurde über Fälle extremer Intoleranz unter Löwen berichtet.

In GUGGISBERG's Löwenbuch (1960) ist eine größere Anzahl von Berichten und Feststellungen verzeichnet, denen zufolge Löwen ihre Artgenossen nicht nur angegriffen, sondern umgebracht haben. Die meisten der Gewährsmänner und auch GUGGISBERG selbst haben aber nicht Territorialität als den Zusammenhang aufgefaßt, in dem diese Tötungen erfolgten. Vielmehr standen Männer-Rivalität um brüntige Löwinnen, Rivalität am Futter, übermäßige oder perverse Aggressivität von männlichen Löwen im Sexualverhalten und kaninische Disposition oder Gewohnheit als Erklärungs-Motive im Vordergrund.

Immerhin schreibt GUGGISBERG den Löwen Territorien zu, ohne allerdings genauer auszuführen, was er darunter versteht. Nach ihm . . . „können sich die Territorien verschiedener Rudel überschneiden, ohne daß es dabei zwischen den Löwinnen zu ernsthaften Zwistigkeiten kommt“. Andererseits hält er doch auch Territorialkämpfe unter Löwinnen nicht für ausgeschlossen. Nach seiner Auffassung sind bei den Löwinnen Territorium und Jagdrevier identisch (S. 154), während das Territorium des männlichen Löwen die Territorien all der Löwinnen umfaßt, die sich gelegentlich mit ihm paaren.

In wildarmen Gegenden (Nyassaland) und in der Serengeti, wo die Hauptmasse der Beutetiere wandert, sollen auch die Löwen große Wanderungen unternehmen bzw. den Wildmassen folgen, . . . „wie einst auf der amerikanischen Prärie die Wölfe den Bisons folgten“ (S. 155).

ADAMSON (1964) ist auf Grund der Überwachung eines großen Teils der Löwenpopulation der Serengeti der Ansicht, daß auch während der Wildwanderungen die Löwen in ihren Revieren bleiben. Er sieht in einer lokalen Löwenpopulation ein territoriales System und ist der Überzeugung, daß ein vom Menschen aufgezogener, jungerwachsener Löwe beim Freilassen keine Überlebenschancen hätte, sondern von einem Territorium zum andern gehetzt und höchstwahrscheinlich umgebracht oder infolge Verletzungen verhungern würde.

2. Beobachtungen an der Löwenpopulation des Nairobi National Parks⁴⁾

a) Die Löwenpopulation des Nairobi National Parks

Während des Jahres 1963 hatte ich Gelegenheit, die Löwenpopulation des Nairobi National Parks besonders in ihrer Soziologie zu studieren. Über die

territoriale Intoleranz dieser Löwen, die in Einzelfällen zur Tötung von Artgenossen führte, wurde schon kurz berichtet (SCHENKEL 1964). Während eines zweiten Aufenthaltes in Nairobi vom April 1964 bis April 1965 haben sich die früheren Erfahrungen an derselben Population grundsätzlich bestätigt. Außerdem konnte die zunehmende Entfremdung zwischen den erwachsenen Angehörigen der mir am besten bekannten zentralen Löwengruppe und ihrer subadulten Nachkommen Schritt für Schritt beobachtet werden bis zum Zustand der territorialen Intoleranz der Alten gegenüber den eigenen Jungen. Über diese Entwicklung wurde anderswo schon berichtet (SCHENKEL 1965). Im folgenden möchte ich die wichtigsten Erscheinungsformen und Merkmale der Territorialität der Löwen, wie sie sich aus meinen Beobachtungen ergeben, in Kürze darlegen.

Im Nairobi National Park lebten während der Dauer der Beobachtungen vier Löwengruppen je in einem ziemlich genau fassbaren Revier, dessen Grenzen sich wenigstens innerhalb des Parkes einigermaßen feststellen ließen (siehe Abb. 5). Meine Beobachtungen konzentrierten sich auf die „Zentral-

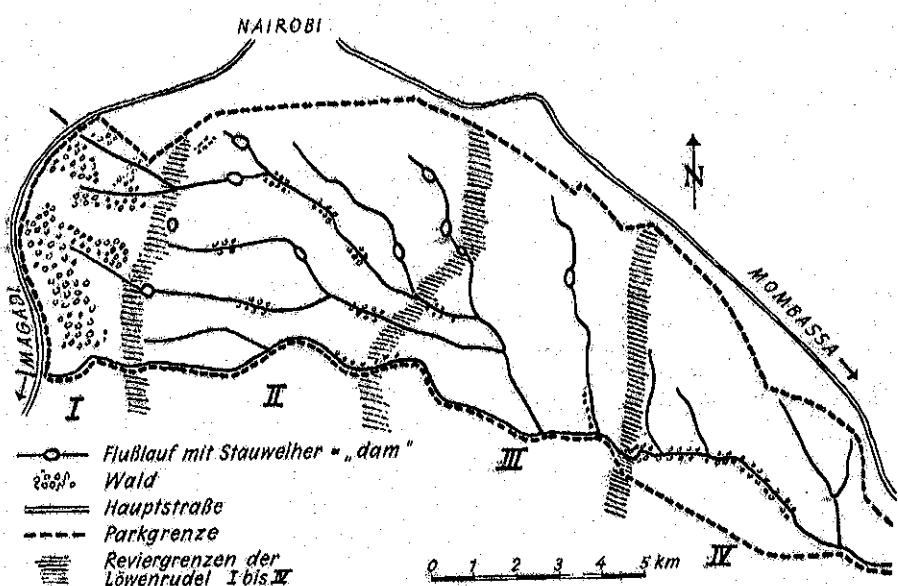


Abb. 5: Kartenskizze des Nairobi National Parks (Kenya) mit den Heimbereichen der verschiedenen Löwen-Gruppen.

gruppe" (II) und auf die Waldgruppe (I), deren Zusammensetzung in Tabelle 1 aufgeführt ist. Die Zahlen für die Gruppen III und IV gelten nicht für die ganze Dauer der Beobachtungszeit. Beide Gruppen hielten sich oft südlich des Parkgebietes im Massai-Reservat auf und wurden nicht in die kontinuierlichen Beobachtungen einbezogen.

⁴⁾ Für freundliches Entgegenkommen bin ich den Game Wardens des Nairobi National Park, Mr. Stephen Ellis, und später Mr. Denis Kearney sehr dankbar.

Mein besonderer Dank gebührt auch Teda Sears für ihre Mithilfe in der Überwachung der Nairobi Löwen.

In Tabelle 1 sind die männlichen Löwen ebenfalls als zu den Gruppen gehörig aufgeführt. Wie GUGGISBERG (1960) richtig dargestellt hat, halten die Gruppen der Löwinnen mit ihren Jungen deutlich zu einem engen Heimbereich, während die männlichen Löwen verschiedenen Löwinnen bzw. Löwin-

Tab. 1: Zusammensetzung der Löwengruppen im Nairobi National Park

Zeit	I. Wald-Gruppe	II. Zentral-Gruppe	III. Ost-Gruppe	IV. Athi- Basin-Gruppe
August 1963	2 ♀♀	2 ♂♂ — 1 Mähnenlöwe 1 Löwe (sein Kumpan), im Juli 1962 kastriert, verlor die Mähne. 1 ♀ ca. 16jährig, ohne Junge, als „Blondie“ bekannt. 2 ♀♀ mit je 3 Jungen (3 geboren: Ende Juli 62, 3 geboren: November 62).	1 ♂ 2 ♀♀ 2 weitere ♀♀ von der Zentral- gruppe getötet.	1 ♂ subadult 4 ♀♀ 1 ♂ findet den Tod in Drahtschlinge.
2. Hälfte 1963	5 Junge geboren, von beiden Müttern zusammen auf- gezogen.	—	—	—
1964	—	Mai: 3 Junge geboren (1 stirbt nach ca. 3 Monaten). November: 3 Junge geboren Mai: kastriertes ♂ von Parkleitung abgeschossen. Juli: von den 1962 geborenen Jungen werden 4 außerhalb des Parkes abgeschossen.	2. Hälfte 1964 Junge geboren (1 lebt noch 1965)	—
Bestand April 1965	2 ♀♀ 5 Junge; im Gebiet wurden 2 gefangen gehal- tene Junglöwen freigelassen.	1 ♂ 1 ♀ („Blondie“) 1 ♀ mit 2 Jungen 1 ♀ mit 3 Jungen 1 subadulter ♂ geb. Dez. 62 1 subadultes ♀ (oft nicht auf- findbar)	1 ♂ (1 ♀ ?) 2 ♀♀ mit 1 Jungem	??

nengruppen Besuche abstatten. Die Beobachtungen an der Zentralgruppe zeigten aber, daß das Revier II auch das engere, eigentliche Heimgebiet der beiden männlichen Löwen war, die immer wieder im Gruppenverband II zu sehen waren. Diese beiden Löwen erwiesen sich nur im Revier II und sozusagen nur in Verbindung mit den Löwinnen dieser Gruppe als territorial intolerant, ja, sie waren die Hauptträger der Territorialität, wenn die Gruppe kleine Jungs umfaßte.

b) Tötung von Artgenossen

Während der Jahre 1961 und 1962 wurden von den beiden männlichen Löwen der Zentralgruppe drei Artgenossen getötet und zwar zwei Löwinnen und ein subadulter Löwe.

Im Jahre 1963 beobachtete ich folgende Kämpfe im Gebiet II:

- Als die erwachsenen Angehörigen der Zentralgruppe anfangs 1963 ungefähr an der Grenze zwischen den Heimbereichen I und II auf die Waldlöwinnen stießen, gingen sie gegen diese vor und verfolgten sie.
- An einem Nachmittag schließen drei Löwinnen der Ostgruppe (III) im östlichen Teil des Zentralgebietes umgeben von etwa 15 Autos der Parkbesucher. Da näherte sich zielbewußt der Mähnenlöwe der Zentralgruppe, schritt zwischen zwei Autos hindurch, schnupperte kurz an der nächsten Löwin und biß sie in einen Oberschenkel. Sie fuhr augenblicklich hoch, wehrte den Löwen mit Schlägen ab, während sie knurrend aufbrüllte — und im nämlichen Augenblick flohen alle drei Löwinnen, die angegriffene nach der einen, die beiden andern nach der andern Seite. Die letzteren verfolgte der Löwe zuerst über etwa 100 m im Galopp. Dann gab er auf und suchte die dritte Löwin, die mit dem einen Hinterbein merkbar lahmt. Einer der Parkwärter fuhr mit dem Landrover mehrfach auf den Löwen los und verhinderte, daß er der Löwin zu nahe kam.
- An einem frühen Morgen im Juni 1963 war eine schwanzlose Löwin bestrebt, sich vorsichtig der Zentralgruppe zu nähern. Ihr Interesse galt offensichtlich dem Mähnenlöwen. In einer Entfernung von etwa 40 m wurde sie zuerst von drei Jungen, dann von der einen Mutter und schließlich von allen übrigen Erwachsenen entdeckt. Die betreffende Mutter ging als erste zur Verfolgung über, es folgten die zweite Mutter, der Löwe und die alte Löwin (der kastrierte Löwe war nicht bei der Gruppe). Nach kurzer Zeit hatte der Löwe die Führung in der Verfolgung übernommen.
- Knapp eine Woche später wurde die schwanzlose Löwin von den beiden Löwen der Zentralgruppe in Gegenwart der alten Löwin an einem frühen Morgen getötet. Wie sich aus den Verletzungen des noch lebendwarmen Körpers, den herumliegenden ausgerauften Mähnenhaaren und den Blutspuren am Fell der Löwen ergab, hatte der Mähnenlöwe durch Biß in die Kehle eine Arteria carotis und die Trachea verletzt, während der kastrierte Löwe das Opfer von hinten angegriffen hatte. Der Tod erfolgte durch Ersticken nach dem Eindringen von Blut in die Lunge.
Die Annahme scheint mir berechtigt, daß die schwanzlose Löwin den Mähnenlöwen als ihren gewohnten Geschlechtspartner aufgesucht hat, von ihm aber im Bereich der Zentralgruppe, insbesondere in Gegenwart der Gruppenangehörigen nicht als Geschlechtspartnerin, sondern als fremder Eindringling in voller Intoleranz angegriffen worden ist.
- Im November 1963 schlugen zwei Löwinnen im nordöstlichen Teil des Zentralgebietes ein Gnu. Sie wurden von der Zentralgruppe, die sich in der Nähe aufgehalten hatte, angegriffen. Eine der fremden Löwinnen

wurde von zwei „einheimischen“ verfolgt und aus dem Zentralgebiet vertrieben. Die andere, jungerwachsene, floh parallel zur Reviergrenze in südlicher Richtung. Sie lahnte am rechten Hinterbein, weil sie in der ersten Phase der Auseinandersetzung einen Biß in den Oberschenkel davongeträgen hatte. Dieser Löwin folgten die beiden männlichen Löwen und eine der Mütter der Zentralgruppe. An einem Gegenhang holte sie der verfolgende Mähnenlöwe ein, packte sie mit den Kiefern im Lendenabschnitt des Rückens, schüttelte sie und zerhackte ihr dadurch buchstäblich Wirbelsäule und Rückenmark an zwei Stellen. Gleichzeitig riß er ein Nierengefäß an. Die Löwin war augenblicklich am ganzen Hinterkörper gelähmt (Querschnittslähmung) und starb innert etwa 20 Minuten.

Diese Beobachtungen zeigen, daß territoriale Intoleranz vor allem eine Erscheinung der gleichzeitig männliche und weibliche Tiere umfassenden Rudelgemeinschaft ist. Die Löwinnen können zwar den Kampf einleiten; in den im Nairobi Park beobachteten Fällen waren es aber die männlichen Löwen, welche die gruppenfremden Tiere töteten. Alle Anzeichen sprechen dafür, daß die beiden Löwen sich nur im Revier der Zentralgruppe in ernste Kämpfe eingelassen haben. Offenbar stimuliert die Anwesenheit der Gruppen-Löwinnen und die Nähe der Jungen die territoriale Aggressivität der Löwen noch. Schließlich muß auffallen, daß im Nairobi Park nur kleine Löwengruppen, einzelne Löwinnen und ein subadulter Löwe schwer angegriffen worden sind, nicht aber vollerwachsene männliche Löwen.

c) Bedeutung der Kampfkraft für territoriale Aggression

Offenbar sind Eindringlinge umso mehr gefährdet, je geringer ihre Kampfkraft ist. Ihrer relativen Schwäche entspricht auch die Unsicherheit, die Löwen in fremdem Bereich an den Tag legen. Einige Beispiele sollen dies veranschaulichen:

- An der NO-Grenze des Zentralgebietes hielt sich eines Morgens der Mähnenlöwe der O-Gruppe auf. Nach Mitteilung der Parkangestellten hatten sich zwei Löwinnen seiner Gruppe bei ihm aufgehalten, waren aber kurz nach Tagesanbruch ins eigene Revier zurückgekehrt. Gegen 7 Uhr brüllten in etwa 2 km Entfernung die männlichen Löwen der Zentralgruppe. Als wir bald darauf den O-Löwen aufsuchten, verhielt er sich ausgesprochen unsicher und kryptisch. Erst lag er ganz versteckt im tiefen Gras unter einer mageren Gall-Akazie; dann ging er in geduckter Haltung zum eigenen Revier (Abb. 6), indem er der Einzäunung des Parks gegen die Mombasa-Straße folgte.



Abb. 6: Unsicheres Verhalten eines Löwen in fremdem Territorium.

- Einige Monate früher hatten wir denselben Löwen zusammen mit einer Löwin seiner Gruppe beim Fressen beobachtet und zwar auch im Ostteil des Zentral-Reviers. Damals hielt sich die Zentralgruppe nicht in jenem Abschnitt ihres Reviers auf. Unter diesen Umständen verhielt sich das fremde Paar entspannt und selbstsicher.
- Im Januar 1965 erwischte eine Löwin, die zusammen mit einer andern und einem halbwüchsigen Löwen in den Ostteil des Zentralreviers eingedrungen war, ein Warzenschwein. Sie tötete den Keiler durch Biß in die Kehle, und zwar hielt sie das Beutetier solange mit ihren Zähnen fest, bis es nicht mehr zappelte. Dann ließ sie los, fasste aber sofort von neuem zu, als das Strampeln nochmals einsetzte. Währenddessen blickten die zweite Löwin und der Junglöwe aufmerksam und unruhig nach allen Seiten. Als der Keiler tot war, bewegte sich auch die Löwin, die das Töten besorgt hatte, von der Beute weg, um genau die Umgebung abzusuchen. Über mehrere Minuten war das Interesse der drei Tiere nur auf die Umgebung gerichtet. Schließlich stellte sich Entspannung ein — es war auch schon ziemlich heiß geworden und ein Anmarsch der Zentralgruppe nicht mehr zu erwarten —, und sie begannen zu fressen. Nach ca. 20 Minuten des Fressens begaben sie sich zu einem kleinen Tümpel in einem sonst ausgetrockneten Bachbett, tranken und suchten dann ein Buschdickicht auf. Nach kurzer Zeit kehrte die eine Löwin zum Kadaver des Warzenschweins zurück, schleifte ihn etwa 150 m zum Buschdickicht und verschwand darin mit der Beute.

Diese Beobachtungen lassen die Unsicherheit eines Mähnenlöwen als Einzelgänger bzw. einer kleinen Löwinnengruppe, aber auch die relative Selbstsicherheit eines Paares im fremden Gebiet erkennen.

d) Entfremdung zwischen den Generationen

Die Feststellung von GUGGISBERG (1960) und andern Beobachtern, daß die Jungen im Alter von ca. 1 $\frac{1}{2}$ Jahren von der älteren Generation des eigenen Rudels nicht mehr geduldet werden, fand eine Bestätigung bei der Zentralgruppe des Nairobi National Parks im Verlauf des ersten Halbjahres 1964.

Rund 1 $\frac{1}{2}$ Jahre nachdem sie geboren hatte, wurde die eine Mutter wieder brünnig. Nach der Brunft war sie noch über einige Wochen mit den Jungen zusammen anzutreffen. Dann zog sie sich immer häufiger zurück. Die zweite Mutter sorgte in den folgenden Monaten für alle sechs Jungen.

Schon seit einiger Zeit hatten sich die alte „Blondie“ und die beiden männlichen Löwen einzelnen Jungen gegenüber gelegentlich ablehnend gezeigt. Nun entwickelte sich diese Ablehnung zu eigentlicher Intoleranz.

Trafen die beiden männlichen Löwen auf die Gruppe der sechs Jungen, so verfolgten sie diese nun regelmäßig. Hatte die zweite Mutter für die Jungen Beute geschlagen, so mußten diese des öfters „Blondie“ und den beiden Löwen das Feld räumen und die Beute überlassen.

Die Intoleranz der alten „Blondie“ war nicht so konsequent wie die der männlichen Löwen; waren diese beiden auf der Streife, und hielt sich die erste Mutter versteckt, so schloß sich „Blondie“ öfters wieder der zweiten Mutter und den Jungen an. Im Juni 1964 kam es dabei zu einer Auseinandersetzung, in deren Verlauf die Jungen „Blondie“ bedrohten, in kurzer gemeinsamer Attacke zu Boden warfen und dann solange durch Drohung unter Druck setzten, bis sie jeden Gegenangriff einstellte und sich nur noch knurrend auf den Boden duckte. Im Verlaufe dieses Auftritts fanden zwischen den Drohaktionen unter den Jungen Zärtlichkeitsszenen statt, die zweifellos als demonstrativer Ausdruck der Zusammengehörigkeit aufzufassen sind. Auch die

zweite Mutter, die unbeteiligt in der Nähe ruhte, wurde von Zeit zu Zeit mit Zärtlichkeiten bedacht.

Die Beobachtungen haben ergeben, daß die Jungen, solange sie noch deutlich kindliche Züge aufweisen, in die Intimität des Rudels aufgenommen sind. Ja, sie vertiefen diese durch ihre Gegenwart. Sind sie aber bald erwachsen, so zeigt es sich, daß im Normalfall seitens der alten Generation keine persönlichen Bindungen ihnen gegenüber bestehen. Innert einiger weniger Monate kommt es zu völliger Entfremdung zwischen den Generationen. Und damit richtet sich nun die territoriale Intoleranz der Alten gegen die eigenen Jungen.

Dies dürfte die allgemeine Regel sein. Nun sind aber die erwachsenen Mitglieder der Löwenrudel nicht immer annähernd Altersgenossen; sie können also auch nicht immer aus geschlossenen Jungengruppen entstanden sein. Aus der Zusammensetzung gewisser Löwenrudel — z. B. auch der Zentralgruppe des Nairobi Parks — muß gefolgert werden, daß es nicht durchwegs zur Entfremdung der Generationen kommt, sondern daß sich gelegentlich zwischen Alten und subadulten Jungen doch auch intime persönliche Beziehungen entwickeln. Allerdings bot sich im Verlaufe der Beobachtungen keine Gelegenheit, die Entstehung einer solchen Beziehung zu verfolgen.

3. Die Ordnung der Intoleranz bei den Löwen

a) Angeborene Hemmungsmechanismen

Wiederholt haben LORENZ (1963) und andere darauf hingewiesen, daß bei Tieren mit gefährlichen Waffen der Aggression im Interesse der Arterhaltung Schranken gesetzt sein müssen. Nach Lorenz sind es — auch beim Löwen — angeborene Hemmungsmechanismen, welche das überlegene Individuum auch im aggressiven Affekt daran hindern, den schwächeren Artgenossen schwer zu verletzen oder zu töten. Solche Mechanismen sollen in reflexartiger Weise die Aggression etwa der Löwenmutter gegenüber ihren Kindern, des männlichen Löwen gegenüber der Löwin und schließlich allgemein des Überlegenen gegenüber dem Unterlegenen blockieren.

b) Persönliche Beziehungen und Bereich der Intimität

Diese Konzeption einer Ordnung der Aggression auf der Basis angeborener Automatismen wird den Tatsachen doch wohl kaum gerecht. Gegenüber Gruppenfremden und zwar insbesondere gegenüber relativ schwachen Individuen wurde Aggression ohne alle Schranken beobachtet. Das spricht gegen einen Hemmungsautomatismus. Begrenzt ist die Aggression nicht allgemein, sondern innerhalb des Rudels, d. h. innerhalb der lebensgeschichtlich gewachsenen sozialen Gruppe. Die Aggression wird in diesem Bereich zweifellos nicht durch das momentane Funktionieren eines Hemmungsautomatismus blockiert, vielmehr herrschen zwischen den erwachsenen Rudelgenossen persönliche Beziehungen, die ernsthaft aggressive Affekte untereinander überhaupt nicht aufkommen lassen.

Diese Beziehungen, die das Rudel zu einem Bereich der Intimität stempeln, sind nicht an die Sexualität gebunden. Die Intimität verbindet alle Mitglieder des Rudels und zwar ganz besonders außerhalb der Brunfterscheinungen; ein Löwe der Zentralgruppe des Nairobi National Parks, der als erwachsenes Tier kastriert worden war und in der Folge seine Mähne verloren hatte, gehörte nach wie vor dem Bereich der Gruppenintimität an.

In den intimen Bereich werden aber auch die Jungen aufgenommen. Dazu tragen vermutlich zwei Faktoren bei.

- Ein primärer Beziehungskomplex verbindet Mutter und Kinder. Angeborene Komponenten wie etwa das Ansprechen der laktierenden Mutter auf ein „Kindchen-Schema“ sind dabei sicher von großer Bedeutung. Ebenso sicher entwickeln sich aber auf dieser Grundlage persönliche Beziehungen zwischen Mutter und Kindern und allmählich auch unter den letzteren. In diesem Zusammenhang verdient ein Ereignis im Nairobi National Park vom August 1964 Erwähnung. Nach einem Fleischmahl starb eines der Jungen der einen Löwin der Zentralgruppe. Es wurde von der Parkleitung wegtransportiert, um eine Autopsie vornehmen zu lassen. Während der folgenden fünf Tage verließ die Mutter täglich nach dem Säugen bzw. Füttern ihre beiden Jungen und suchte das Gebiet auf, in dem das dritte Junges tot aufgefunden worden war. Dort suchte sie intensiv und stieß immer wieder den sanften Lockruf aus.
- Wenn die Mutter ihre Jungen im Alter von rund 2 Monaten zu den Erwachsenen des Rudels führt, so stellt die Szene der „Vorstellung“ sicher, daß die Kleinen als zu ihrer Mutter gehörig und von ihr verteidigt, akzeptiert und so in den Bereich der Intimität des Rudels aufgenommen werden; ja, durch die Zugehörigkeit von kleinen Jungen vertieft sich die Intimität auch unter den Erwachsenen ganz offensichtlich.

c) Soziale Triebdisposition

Die bisher skizzierte soziale Lebensform des Löwen steht innerhalb der Säuger-Soziologie durchaus nicht völlig isoliert da als etwas in jeder Hinsicht Einmaliges. Grundsätzlich ähnliches Sozialverhalten zeigen manche Caniden und Primaten. Bisher fehlt aber ein tauglicher Versuch, eine derartige soziale Lebensweise auf eine besondere Triebdisposition zurückzuführen.

Sicher ist die Konzeption eines nach aggressiver Endhandlung drängenden Aggressionstriebes und seiner Blockierung durch besondere Hemmungsmechanismen zur Interpretation der Tatbestände völlig unzureichend. Auf einen wesentlichen Mangel solcher Konzeptionen hat bereits KORTLANDT (1965) hingewiesen: Die übergeordneten sozialen Triebe zielen meist nicht auf Endhandlungen sondern auf „befriedigende“ Situationen. Die Vorstellung, daß sich die sozialen Verhaltensweisen mancher sozialen Carnivoren oder der Primaten lediglich aus dem Zusammenspiel des Angriffs-, Flucht- und Paarungstriebes unter Mitbeteiligung von Hemmungsautomatismen erklären lassen, ist ohne allen Zweifel falsch. In dieser Hinsicht stehen übrigens die erwähnten Säuger nicht isoliert da. Die Untersuchungen von Helga FISCHER (1965) an der Graugans erbrachten nicht so sehr den Beweis dafür, daß das Triumphgeschrei Endhandlung eines besondern sozialen Triebes darstellt, als daß dieser besondere soziale „Zusammengehörigkeitstrieb“ existiert, d. h. daß die soziale Situation des Zusammengehörens Triebziel ist.

Die Bildung exklusiver sozialer Gruppen kann aber nicht auf einem isolierten „Zusammengehörigkeitstrieb“ beruhen; Zusammengehörigkeit und Exklusivität sind offenbar gekoppelt. Den übergeordneten Sozialtrieben entspricht eine Zielsituation, die wohl am treffendsten als soziales „Polarisiert-Sein“ bezeichnet wird. Das gilt auch für den Löwen. Das Individuum strebt nach dem Leben in einem sozial polarisierten Feld. Zentrum dieses Feldes ist die eigene Gruppe als der Bereich der Intimität. Die persönlich vertrauten Rudelkumpane und die zum Rudel gehörigen Jungen aktivieren die Intimitätsstimmung und zwar als eine auf den intimen Bereich gerichtete Stimmung. Die Gruppe ist räumlich eingebettet in ihr eigenes, allen Angehörigen vertrautes Exkursionsgebiet. Die Peripherie dieses Gebietes aber ist die Front, welche dem Andrang der Fremden ausgesetzt ist. Dringen rudelfremde Artgenossen ein, so aktivieren sie gerichtete Feindschaft.

und Aggression. Die soziale Polarisiertheit, die offenbar aus den übergeordneten sozialen Trieben resultiert, stellt eine wesentliche Komponente der Ordnung der Aggression beim Löwen dar. Sie lässt Aggression im intimen Bereich nicht aufkommen, sondern setzt diese gegen die Grenzen des Heimbereichs bzw. die gruppenfremden Artgenossen ein; damit sichert sie das harmonische Funktionieren der Gemeinschaft wie auch das gefahrlose Aufwachsen der Jungen.

d) Weitere Faktoren zur Einschränkung des intraspezifischen Kampfes

Offenbar richtet sich die Aggression gegen gruppenfremde Artgenossen, die ihre Exkursionen in besetzte Gebiete ausdehnen. So entstehen nun doch wieder Zonen, in denen das Leben von Löwen durch Artgenossen bedroht ist. Verfügt die Art über keinerlei „Einrichtungen“, welche diese Gefährdung in Schranken halten? Zunächst ist darauf hinzuweisen, daß durchaus nicht alle Eindringlinge in fremdes Gebiet in gleichem Maße in Lebensgefahr schweben. Die territoriale Aggression unterliegt Hemmungen! Es ist aber nicht die relative Schwäche des Gegners, die aggressionshemmend wirkt und auch nicht seine Unsicherheit und Demut, sondern seine Kampfkraft und Selbstsicherheit. Schwache, unsichere, wohl auch unerfahrene Eindringlinge sind in viel höherem Maße gefährdet als starke und erfahrene. Bezeichnenderweise sind es auch nicht die Löwinnen eines Rudels, die das Heimgebiet immer wieder verlassen, sondern die erwachsenen, männlichen Löwen in Gemeinschaft. Sie unternehmen als feste, lebenslängliche Freundesgruppen Exkursionen weit über die Grenzen des Heimbereiches des eigenen Rudels hinaus. Zwei, drei Mähnenlöwen werden dank ihrer Kampfkraft und ihrer Reserven an Selbstsicherheit kaum je Opfer eines territorialen Angriffs. Die Gebundenheit der Löwinnen an das Gruppen-Territorium und die Neigung der männlichen Löwen eines Rudels, ihre weitern Exkursionen gemeinsam zu unternehmen, setzen das Risiko der Tötung unter Artgenossen herab.

Wirklich gefährdet sind allerdings die Junglöwen im Alter von 1½ bis 2½ Jahren. Von den erwachsenen Tieren des eigenen Rudels werden sie nicht mehr geduldet, und in fremden Territorien ergeht es ihnen nicht besser. Außerdem sind sie hinsichtlich Kampfkraft und Erfahrung noch nicht vollwertig. Es ist zu erwarten, daß für diese besonders gefährdete Altersklasse die Manifestationen der Präsenz seitens der Territoriumsinhaber besonders wichtig sind, d. h. die Bedeutung einer unaddressierten Warnung gewinnen. Demnach wäre die Herabsetzung der Gefahr für die nicht mehr geduldeten Junglöwen vor allem ihrer eigenen Vorsicht überlassen. Tatsächlich ergibt sich aus zahlreichen Einzelbeobachtungen, daß die Vorsicht der Löwen im allgemeinen dem Grad ihrer Gefährdung entspricht.

H. Manifestationen der Präsenz beim Löwen

Der Löwe verfügt über mehrere Verhaltensweisen, durch die seine Präsenz im eigenen Raumausschnitt auffällig in Erscheinung tritt. Dies gilt für

- 1) das Brüllen, insbesondere das Chorbrüllen des Rudels;
- 2) die offene, unbekümmerte Art, sich im eigenen Bereich zu bewegen, wenn nicht ein Beutetier oder ein fremder Löwe angeschlichen werden soll, sowie für das Dastehen in „Stolzhaltung“;
- 3) die geruchlichen Markierungswesen mit Harn, die den erwachsenen männlichen Löwen und — unter gewissen Voraussetzungen — auch den Löwinnen eigen sind.

1. Zur Motivation und Funktion des Brüllens

Der Einzellaut des Löwengebrülls ist charakterisiert durch eine einleitende Phase der Pressung ohne Lautgebung, dann folgen das „Freiwerden“ der Lautgebung und schließlich deren Ausklingen. Diese Lautgebung kommt in verschiedenen Intensitätsstufen vor. Auf der höchsten Stufe, beim Chorgebrüll, sind nicht nur Pressung und Tonstärke gewaltig, sondern der Löwe stellt zum Brüllen die Fortbewegung ein und lässt die einsilbigen Laute in einer charakteristischen, rhythmischen Folge erklingen. Dabei ändern sich sowohl die Dauer der Intervalle als auch Dauer und Klang der Einzelrufe in arttypischer Weise.

Die verschiedenen Intensitätsstufen sind deutlich an bestimmte Situationen gebunden. Von geringer Lautstärke ist die Variante, mit der die Mutter nach den im Dickicht versteckten Jungen ruft. Denselben Laut gibt der überlegene Sozialpartner gewöhnlich von sich, während ihn die ergebenen mit „Köpfchen geben“ schmeichelnd begrüßen (Abb. 7). Man kann diese Variante als *L o c k u n d B e g r ü ß u n g s l a u t* des Überlegenen charakterisieren.

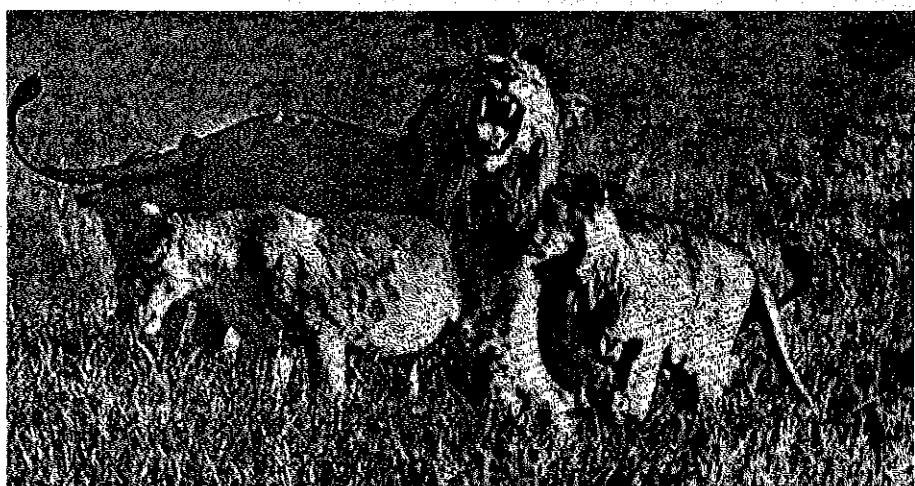


Abb. 7: Weibchen und Junge schmeicheln dem gerade flehmenden Mähnenlöwen (Köpfchen geben) nach einer kurzen Auseinandersetzung.

Findet eine Mutter ihre Jungen nicht, so ruft sie kraftvoller. Wiederum intensiver und meist als kurze Serie wird der Ruf von Löwinnen oder Löwen ausgestoßen, die zwar zu einem Rudel gehören, aber kurzfristig den Kontakt mit den Kumpanen verloren haben. Man könnte von *Verlassenheitsruf* sprechen. Diese Rufserie ist meist nicht sehr lang, die Pressung nicht maximal, und der Löwe hält, wenn er im Gehen ist, nicht an. In Einzelfällen allerdings wurde auch in dieser Situation die Brüllserie in voller Lautstärke beobachtet.

Ahnlich variabel in Lautstärke und Ausführungswweise ist das *Brüllen nach aggressiver Erregung*. Die folgenden Beispiele sollen darlegen, in welchen Situationen diese Form des Brüllens beobachtet worden ist.

- 1. Der Mähnenlöwe der Zentralgruppe nähert sich mit leicht aggressiv und deutlich sexuell geröteter Intention einer Löwin von hinten. Sie fährt blitzschnell herum, und es kommt während eines Augenblicks zu Tatzenhieben von beiden Seiten. Dann wendet sich die Löwin ab, und während sie weggeht, brüllt der Löwe. In seine Rufserie fällt im Weggehen auch die Löwin ein.

- 2. Eine ähnliche, kurze Auseinandersetzung zwischen Mähnenlöwe und Löwin in Gegenwart der übrigen Rudelmitglieder führt zu einer Art Unruhe im Rudel. Da bewegen sich Löwe und Löwin nebeneinander in Drohhaltung auf die übrigen zu. Sofort kommen diese herbei und schmeicheln ergeben dem Löwen (Abb. 7). Er brüllt darauf mit gemäßigter Intensität.
- 3. Die alte Löwin „Blondie“ sucht zusammen mit den einen jüngern Löwin der Zentralgruppe die andere auf, die zu diesem Zeitpunkt in der Nähe in dichtem Gebüsch ihre etwa wochenalten Jungen versteckt hält. Nach einer Begrüßungsszene legen sich die drei Löwinnen auf eine offene Fläche, die guten Ausblick erlaubt. Wenig später bewegen sich die beiden männlichen Löwen der Gruppe über den nächsten südwestlichen Geländerrücken, halten kurz Ausblick und schlagen die Richtung auf die Löwinnen zu ein. Diese bemerken das Kommen der beiden sofort. Der kastrierte Löwe kommt mit beträchtlichem Vorsprung an. Zuerst erfolgt die Begrüßung zwischen ihm und „Blondie“; dann nähert er sich der Mutter und will sie in der Genitalregion beschnuppern, aber sie wehrt kurz ab. Als er sich nun der dritten Löwin nähert, fährt „Blondie“ auf diese los. Sie ergreift die Flucht; „Blondie“ und hinter ihr der Kastrat verfolgen sie über etwa 50 m. Zuerst hält „Blondie“ an und legt sich, der kastrierte Löwe läuft noch einige Meter weiter, hält dann und brüllt, während die eben verfolgte Löwin sich nun auch etwa 10 m weiter weg niederlegt.
- 4. Von April bis Juni 1964 wurde mehrfach beobachtet, wie die beiden männlichen Löwen der Zentralgruppe die nahezu ausgewachsenen sechs Jungen verfolgten. Nach heftigem Verfolgungslauf brüllte oft einer der beiden Löwen; in einigen Fällen stimmte dann auch der andere ein.

Wenn die Löwen im Chor brüllen, erreicht die Intensität der Lautgebung des einzelnen ihr Maximum. Das Chorgebrüll als soziales Erlebnis entspricht zweifellos einem intensiven Bedürfnis. Am Galana-River (Tsavo National Park Ost) haben wir mehrfach ein Rudel schon vor dem Einbruch der Nacht und dann immer wieder bis gegen Mitternacht brüllen hören. Manchmal hielten sich die Löwen während der ganzen Zeit an der nämlichen Stelle auf; in andern Fällen brüllten sie im Verlaufe einer gemächlichen Wanderung mit vielen Unterbrüchen.

Auch in Gefangenschaft manifestiert sich das Bedürfnis des Löwen nach dem Chorbrüllen. Eine Stauung des Bedürfnisses dürfte darin gesehen werden, daß Zoo-Löwen etwa auf den Ruf eines Tigers oder einer Tüpfelhyäne hin mit Brüllen einfallen.

Die klanglich ähnlichen, aber hinsichtlich Intensität und Serienbildung mehr oder weniger verschiedenen Rufe des Löwen wurden hier im Zusammenhang skizziert. Damit soll aber nicht behauptet werden, all diese Rufe bildeten zusammen eine geschlossene, kontinuierliche Einheit. Auch ohne diese Frage zu entscheiden, darf man feststellen, daß das Brüllen des Löwen in keinem Falle als gerichtete Drohung auftritt oder sonst ausgesprochen aggressiven Charakter aufweist. Vielmehr dürfte eine sozial positive Note im Vordergrund stehen: Locken, „Grüßen“, Anschluß suchen, Abklingen aggressiver Erregung, chorische Verbundenheit. Diesem Charakter der Motivation dürfte im wesentlichen die intrasoziale Funktion des Brüllens entsprechen. Das schließt aber nicht aus, daß Eindringlinge durch das Brüllen des Territorium-Inhabers eingeschüchtert und zum Rückzug veranlaßt werden, insbesondere, wenn es in der Nähe erklingt. Tatsächlich ist auch verschiedentlich beobachtet worden, wie fremde Löwen sich unauffällig drückten oder sogar flohen, wenn in relativer Nähe ein Rudel brüllte.

2. Über das offene Auftreten des Löwen im Gelände und über die Stolzhaltung

Die Offenheit des Auftretens ist an die Selbstsicherheit des Löwen gebunden. Gemessen und wuchtig bewegen sich dominante Tiere — Mähnenlöwen und sozial hochstehende Löwinnen — durchs eigene Gebiet. Unbeküm-

mert erscheinen aber auch schwächere Tiere und sogar die Jungen, wenn sie sich im Rudelverband befinden.

Wenn auch präzise Anhaltspunkte dafür fehlen, so darf doch wohl vermutet werden, daß die eben charakterisierte Bewegungsweise der Territoriums-Inhaber den Eindringling frühzeitig zu alarmieren vermag.

Im Gegensatz zur besprochenen Bewegungsweise ist die „Stolzhaltung“ (Abb. 8) eine Leistung des Sozialkontakte. In Stolzhaltung nimmt der überlegene Löwe den Blick-Kontakt mit einem Artgenossen auf Distanz auf. Solchem Kontakt auf Distanz kann eine Begrüßung folgen: Löwinnen und Junge laufen dem in Stolzhaltung verharrenden Löwen oft im Trott entgegen und begrüßen ihn ergeben mit „Köpfchen geben“. Der Mähnenlöwe der Zentralgruppe zeigte aber auch Stolzhaltung, bevor er zur Verfolgung einer fremden Löwin oder der bald erwachsenen Junglöwen aßsetzte. Auf den unterlegenen Eindringling muß die Haltung einschüchternd, ja als Drohung wirken.



Abb. 8: Stolzhaltung des Mähnenlöwen der Zentralgruppe.

3. Über die Markierungsweisen des Löwen, sowie ihre Motivation und Funktion

Beim männlichen Löwen sind zwei Markierungsweisen zu beobachten:

- „Busch-harnen“: der Löwe beschnuppert Partien eines Busches und reibt den



Abb. 9: „Busch-harnen“

Kopf an den betreffenden Stellen; dann dreht er dem Busch die Hinterseite zu und spritzt bei gehobenem Schwanz einen Harnstrahl schräg nach oben in die Zweige (Abb. 9).

- „Boden-harnen“: der Löwe kauert mit den Hinterbeinen etwas nieder, reibt mit den Hinterpfoten abwechselnd am Boden (Abb. 10) und spritzt den Harn senkrecht gegen den Boden (Abb. 11). Dabei werden die Füße zum Teil bespritzt, außerdem reiben die Sohlen im abgegebenen Harn.

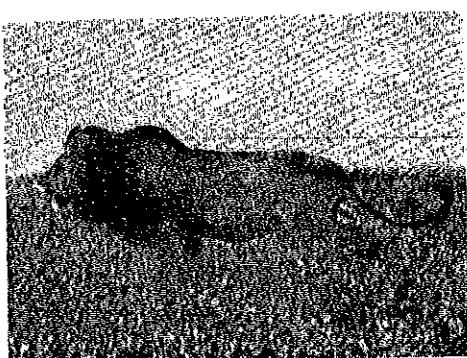


Abb. 10: Fuß-reiben beim „Boden-harnen“. Abb. 11: „Boden-harnen“.

Durch diese ritualisierte Art der Harnabgabe dürfte die Spur des Löwen in entsprechender Weise geruchlich imprägniert werden wie die des Nasohorns durch die ritualisierte Kotabgabe.

Bei weiblichen Großkatzen ist Spritzharnen an eine Wand, einen Pfosten usw. im Zoo oft zu sehen. Auch Boden-harnen kommt gelegentlich vor. Meist handelt es sich um ältere selbstsichere Tiere, manchmal auch um Mütter mit kleinen Jungen. An den Löwinnen des Nairobi Parks habe ich diese Markierungsweise nie beobachtet. Dagegen wird vermutlich in der folgenden Kontaktzene zwischen Löwe und Löwin von der letztern Harn in geringer Menge abgegeben:

Der Löwe versucht, die Löwin genital zu beschnuppern; sie duckt sich hinten etwas und weicht aus, oder fährt herum und wehrt ab. Darauf beschneuppert der Löwe eingehend eine Stelle am Boden und flehmt.

Die Szene lässt sich mit dem „Harnfordern“ bei Wiederkäuern vergleichen, erscheint aber weniger ritualisiert.

Die Szenen, in denen beim männlichen Löwen Markieren zu beobachten ist, sind nicht durch auffällige, gemeinsame Merkmale gekennzeichnet. Einige Szenen, in denen markiert wurde, seien im folgenden skizziert:

- Als das Zentralrudel am Morgen von einem Ruheplatz im offenen Feld aufbrach, um Schatten aufzusuchen, markierte der eine Löwe (Busch-harnen).
- Beim Einnachten begaben sich die beiden Löwen gemeinsam auf den Weg und bewegten sich dabei mit einem Zwischenraum von 10 bis 20 m. Beide markierten einige wenige Male (Busch-harnen z. T. ohne Kopfreiben).
- Ein Löwe lag im Schatten eines Busches, als eine Löwin seines Rudels sich vorbei bewegte. Der Löwe erhob sich, folgte der Löwin und beschneupperte sie flüchtig in der Genitalregion. Darauf zeigte er ausgeprägtes Busch-harnen.
- Im Verlaufe des Zusammenhalts eines Löwen mit einer brünetigen Löwin waren gelegentlich Boden- und Busch-harnen zu beobachten.
- An einem Morgen folgte der Mähnenlöwe der Zentralgruppe den Spuren der Löwin „Blondie“ und des kastrierten Löwen. Auf dem Marsch zeigte er zweimal Boden-harnen. Nach Überqueren eines sanften Geländerückens traf er die beiden Kumpane und schloss sich ihnen an.
- Wenige Meter von der kurz vorher getöteten schwanzlosen Löwin ruhten die beiden Löwen, und etwas weiter weg „Blondie“. Als wir mit dem Landrover zur toten Löwin

fuhrten, knurrte der Mähnenlöwe gegen uns. Bald darauf erhob er sich, hämte gegen den Boden und entfernte sich zusammen mit „Blondie“ und dem kastrierten Kumpan.

- Wenn der Mähnenlöwe die Jungen verfolgte, kam es gelegentlich vor, daß er im Lauf innehielt und zum Boden-harnen niederkauerte.

Einige allgemeine Feststellungen mögen diese Beschreibungen von Einzelfällen ergänzen: — Die Löwen des Nairobi National Parks markierten überraschend selten und zwar sowohl im Vergleich zu Zoo-Löwen als auch zu männlichen Hauskatzen auf der Streife durch ihr Revier.

- Ob es zum Boden- oder Busch-harnen kommt, wird in ruhiger Situation vermutlich durch das Fehlen oder Vorhandensein von Büschen bestimmt. Beim Markieren im Verlaufe einer Verfolgung dagegen wurde nur Boden-harnen beobachtet.
- Bei aller Prägnanz der Markierungsweisen scheint diesen keine einheitliche Motivation zugrunde zu liegen.

Funktionell betrachtet dürfte das Markieren beim Löwen zu geruchlicher Tönung der Spur sowie verstreuter Punkte innerhalb des eigenen Reviers führen. Im allgemeinen werden die Territoriumsinhaber selbst auf diese Duftmarken stoßen. Die Marken können zur Koordination der Rudelkumpane beitragen, vielleicht auch dem Revier Heimtönung vermitteln. Daneben ist es aber nicht ausgeschlossen, daß fremde Eindringlinge durch die Marken auf die Besetztheit eines Gebietes oder auf die Nähe eines Inhabers aufmerksam und damit zu vorsichtigem, alarmbereiten Verhalten bewogen werden. Letzteres dürfte auch für die nicht mehr geduldeten Junglöwen gelten.

Allgemeine Diskussion

Raumgebundene Intoleranz und die Möglichkeit, überall im betreffenden Raumausschnitt einen eindringenden Artgenossen innert kurzer Frist zu bemerken und zu vertreiben, sind die Voraussetzungen der Territorialität. Sie ist unter Säugern viel weniger verbreitet, als bisher von manchen Autoren angenommen worden ist. Markierungsweisen, sogar ausgeprägte Markierungssysteme, lassen durchaus nicht auf Territorialität schließen, nicht einmal bei Säugerarten, die in der Hauptsache als Einzelgänger leben.

Das Schwarze Nashorn ist hierfür ein Beweis: Tränkestellen, Wälz- und Ruheplätze, Weidefelder und Wechsel sind bei ihm nicht Ausstattung individueller oder gruppeneigener Territorien, sondern werden von den verschiedensten Individuen einer Population benutzt.

Nun wurden Markierungsweisen bisher ziemlich unbesehen als an Territorialität gebunden gedeutet. Diese Deutung fällt natürlich für nicht territorial lebende Arten dahin, bedarf aber auch für territoriale Säuger gründlicher Überprüfung.

Beim Schwarzen Nashorn ist nicht daran zu zweifeln, daß das Markieren zwar keine territorialen, aber dennoch im weitesten Sinne soziale Funktionen erfüllt: schon die ausgeprägte Ritualisierung dieser Verhaltensweisen spricht für ihre funktionelle Bedeutung; außerdem konnten auch in manchen Einzelfällen Reaktionen von Artgenossen auf Markierungsweisen bzw. Marken direkt beobachtet werden.

Das Markieren tönt oder imprägniert den Lebensraum der Population für jedes Individuum. Diese Imprägnierung ist aber nicht einförmig und homogen wie etwa bei der Sekretabgabe durch Kluendrüsen oder durch eine „Laufbüste“; vielmehr erfolgt das Markieren des Nashorns lokalisiert und

gezielt und zwar durch besondere, an Erregung gebundene Verhaltensakte. Diese werden ihrerseits durch die aktuelle Situation, z. T. durch Markieren bzw. Marken von Artgenossen ausgelöst.

Allerdings sind die Markierungsweisen des Schwarzen Nashorns nicht streng Erregungs- und Situations-spezifisch. Sie treten sowohl im Rahmen des direkten Kontaktes wie auch des indirekten Verkehrs über die Marken auf und sind in übereinstimmender Form bei verschiedener Stimmung des Aktors zu beobachten. Dementsprechend kann ihnen keine präzise Signalfunktion zu kommen; vielmehr muß ihre primäre Funktion im Erreichen sozial-orientierter Aufmerksamkeit, in einer Art Steigerung der Lebensintensität gesehen werden. Sie bilden damit ein ausdruckshafes, Kontakt schaffendes „Substrat“, das erst durch zusätzliche Komponenten der aktuellen Situation präzisere Funktionen gewinnt. Das dürfte im Einzelfall auf ganz verschiedene Weise erfolgen:

- bei der brünnigen Kuh verleiht die zusätzliche geruchliche Ausstattung der Harnmarken diese präzisere Signalfunktion;
- besteht zwischen zwei Individuen bereits eine bestimmte Beziehung, so wird diese durch die Markierungsweisen bzw. die Marken aktiviert;
- auch im Rahmen einer Begegnung unter Fremden sind es zusätzliche Komponenten des Verhaltens, welche den Charakter des Kontaktes bestimmen.

Zusammenfassend darf festgestellt werden, daß das Markieren beim Schwarzen Nashorn die Individuen einer Population unter sich und mit allen erschlossenen Teilen des Lebensraums verbindet. Zweifellos sind diese Funktionen gerade bei einer Art, deren Angehörige vorwiegend als Einzelgänger und nicht territorial leben, äußerst bedeutsam. Es stellt sich nun die Frage, ob das Markieren bei territorialen Säugern tatsächlich eine enge funktionelle Beziehung zur Territorialität eingeht und damit auch die Bezeichnung „Territoriums-Markierung“ rechtfertigt.

Beim Löwen, für den Gruppen-Territorialität charakteristisch ist, stehen territoriale Funktionen des Markierens nicht im Vordergrund. Immerhin tritt beim männlichen Löwen Markieren mit Harn im Anschluß an aggressive Erregung etwas häufiger auf; es wurde außerdem beobachtet, daß Eindringlinge in ein fremdes Gebiet sich ihrer Kampfkraft entsprechend vorsichtig, ja scheu verhalten. Aber auch im Paarungskontakt harnt der Löwe etwas häufiger als sonst. Außerdem war weder festzustellen, daß Territoriums-Inhaber besonders entlang der Territoriums-Grenzen markieren, noch, daß ein Eindringling nach Riechen an Marken eingeschüchtert gewesen wäre. Damit stimmen die Erfahrungen von LEYHAUSEN (1965) mit Hauskatzen überein.

Auch beim Löwen — und wohl auch bei andern territorial lebenden Säugern — dürfte im Markieren ein multifunktionales, bzw. unspezifisches Verbindungssystem innerhalb der Population und zwischen Tier und Raum gesehen werden, das je nach aktueller Situation Mitträger einer spezifischen Verbindungsfunktion werden kann. Nur in diesem Rahmen ist auch eine Beziehung zwischen Markieren und aktueller territorialer Intoleranz nicht auszuschließen.

Ein prinzipieller Unterschied im Markieren territorialer und nicht-territorialer Säuger ist kaum zu erwarten; endgültigere Aussagen sind aber erst möglich, wenn eine repräsentativere Auswahl von Säugern gründlich nach diesen Gesichtspunkten untersucht worden ist.

Zusammenfassung

A. Der Territoriums-Begriff wurde in der Verhaltensforschung zuerst für Vögel verwendet. Als Territorium bezeichnete man den Raumabschnitt, in dem ein Individuum, ein Paar oder eine Gruppe keine andern Artgenossen duldet. „Manifestationen der Präsenz“ können beim Aufrechterhalten des Territoriums eine Rolle spielen.

Verschiedene Autoren nehmen an, daß auch bei Säugern „Manifestationen der Präsenz“ allgemein zur Territorialität gehören, und sie bezeichneten diese als optische, akustische und olfaktorische „Territoriums-Markierung“ oder kurz als „Markieren“. Dabei wurde oft im Einzelfall weder die Territorialität nachgewiesen, noch bestand eine präzise Vorstellung von der Art der Beziehung zwischen „Markieren“ und Territorium.

Die Begriffe bedürfen dringend der Klärung und es erscheint notwendig, die durch eine voreilige und scheinbare Deutung der Phänomene weitgehend verdrängten Forschungsaufgaben zu präzisieren.

Der Begriff des „Territoriums“ sollte allgemein *nur* im ursprünglichen, oben erwähnten Sinn verwendet werden. Als „Markieren“ ist eine Verhaltensleistung dann zu bezeichnen, wenn dabei eine Marke gesetzt wird, die nach ihrer Produktion weiterbesteht, von Artgenossen wahrgenommen werden kann und somit den indirekten Kontakt unter Artgenossen ermöglicht.

Die Verhaltensweisen, die von HEDIGER und andern als optisches und akustisches Markieren bezeichnet worden sind und bei denen keine Marke geschaffen wird, sind als Imponieren oder mehr oder weniger symbolisches Drohen auf Distanz zu bezeichnen.

Als wichtige Aufgaben der ethologischen Feldforschung sind in den Vordergrund zu stellen:

- die Untersuchung der artgemäßen Ordnung der Aggression und damit der Territorialität.
- Die Untersuchung der Manifestationen der Präsenz und somit auch des Markierens auf Motivation und Funktion.

Diese Fragen werden am Schwarzen Nashorn und am Löwen behandelt.

B. Das Schwarze Nashorn lebt nicht territorial, und seine innerartliche Aggression nimmt keinen bedeutenden Raum ein. Auseinandersetzungen unter Bullen, seltener zwischen Bulle und Kuh, kommen allerdings vor; schwerer Kampf ist aber selten.

Die ausgeprägten Markierungswisen der Art (mit Kot bzw. Harn) haben dementsprechend mit Territorialität nichts zu tun. Die einzelnen Verhaltensleistungen des Markierungs-Zeremoniells treten einerseits als Ausdrucksformen der Erregung in der direkten Begegnung auf, andererseits aber auch im indirekten Verkehr über Marken. Gelegentlich ist eine aggressive Komponente in der Erregung unverkennbar, besonders bei Männchen, in andern Fällen eher eine Stimmung der „Vertrautheit“ oder der Solidarität.

Dem Markieren kommen im Rahmen der Population wichtige Funktionen zu: es ermöglicht den indirekten Kontakt unter den Individuen einer Population und gestaltet den Raum für diese zum vertrauten, auf die Lebensführung abgestimmten Lebensraum.

C. Beim Löwen läßt sich eine besondere Art der Gruppen-Territorialität feststellen. Die territoriale Intoleranz, deren Träger vor allem die männlichen Löwen sind, bezieht sich auf den Wohnbereich der gruppeneigenen Löwinne und ihrer Jungen. Die männlichen Löwen der Gruppe führen oft gemeinsame

Exkursionen in umliegende Gebiete durch, zeigen aber dort keine territoriale Aggression. Auf ihren Streifzügen paaren sie sich gelegentlich mit fremden Löwinnen, im eigenen Territorium behandeln sie aber diese als Eindringlinge.

Bei territorialen Kämpfen werden durchaus nicht selten Artgenossen getötet und zwar sind es relativ schwache Individuen, vor allem subadulte Tiere und unbeschützte Weibchen, die gefährdet sind.

Offenbar gibt es beim Löwen keine angeborene, automatische Aggressions- und Tötungshemmung gegenüber schwächeren Artgenossen. Territoriale Intoleranz gegenüber Fremden einerseits und Intimität innerhalb des Rudels andererseits sind Aspekte der sozialen Polarisation. Diese läßt auf eine besondere Triebdisposition schließen: das übergeordnete soziale Triebziel ist ein polarisiertes soziales Feld; d. h. ein sozialer Bereich der Intimität, eingebettet in ein vertrautes Heimgebiet, und eine „Front“ gegen fremde Artgenossen.

Zum Bereich der Intimität gehören die erwachsenen Rudelgenossen — zwischen ihnen bestehen persönliche Beziehungen — und die noch kindlichen Jungen der dem Rudel angehörenden Mütter. Von der Mutter abgesehen entwickeln die erwachsenen Rudelgenossen im allgemeinen keine persönlichen Freundschaftsbeziehungen zu den Jungen. Treten die Jungen aus der kindlichen Phase heraus, so begegnen ihnen die Alten mit zunehmender Intoleranz; mit 1½ bis 2 Jahren werden die Jungen wie fremde Eindringlinge behandelt.

Die Zusammensetzung gewisser Rudel läßt sich aber nur dadurch erklären, daß es unter besondern Bedingungen doch zum dauerhaften freundschaftlichen Zusammenschluß zwischen Alten und Jungen kommt.

Der Löwe verfügt über mehrere Verhaltensweisen, mit denen er sich für Artgenossen und damit auch für Eindringlinge in sein Territorium, bemerkbar macht:

- Brüllen, insbesondere Chorbrüllen,
- offene Bewegungsweise und Stolzhaltung,
- Markierungsweisen.

Diese Leistungen stammen nicht aus einheitlicher Motivation und sind auch in ihrer Funktion nicht starr festgelegt; sicher sind sie nicht speziell an die Territorialität gebunden.

Summary

A. In behavioural studies, territory was first defined for birds as a limited area in which an individual, a pair or a group does not tolerate another member of the species. Manifestations of presence are important in the maintenance of a territory.

Several authors have assumed territorial functions for similar manifestations in mammals and they have therefore called these manifestations "marking a territory" (optically, acoustically or by scent) or in short "marking".

In many cases neither a proof for the existence of territoriality nor a precise definition of the correlation between "marking" and territory have been given.

It should be attempted to clearly define these terms and the aims of research concerning these problems.

The term "territory" should be used only in its original sense for mammals as well; "marking" only when a mark is set which persists and can be per-

ceived by other members of the species and therefore make possible an indirect contact between them. Those behaviour patterns which HEDIGER called "optical" or "acoustical marking" — where no mark is set — should rather be called impressive displays or symbolic threatening from a distance.

Important tasks of ethological field research would be to analyse:

- the order of aggression proper to the species including the problem of territoriality;
- motivation and function of the manifestations of presence — including marking.

These questions are discussed in the Black Rhinoceros and the Lion.

B. In the Black Rhinoceros there is no territoriality, and intra-specific aggression is of minor importance. Conflicts between bulls, more rarely between bull and cow, occur, but severe fighting is rare. Hence the well defined marking patterns of the species (with faeces or urine) have no relationship to territoriality. The single behaviour patterns belonging to marking can be observed as signs of excitation when two animals meet, but also when rhinos meet indirectly by means of marks. Occasionally an aggressive component in the excitation is undeniable, especially in males — in other cases marking rather expresses an atmosphere of familiarity or solidarity.

Marking has important functions for the population, the main ones are: the indirect contact amongst individuals of a population and the modelling of the environment as a home range which is adjusted to the life of the population.

C. In the Lion a special type of group-territoriality was observed. The territorial intolerance, largely typical of the males, occurs within the home area of the lionesses belonging to the same pride and their cubs. The male lions of a group often go for excursions in the surrounding areas, but there they show no territorial aggression. On excursion they occasionally mate with foreign lionesses, but these are treated as trespassers when within the territory of the males.

In territorial fighting members of the species are killed not unfrequently; weak individuals — mainly subadult animals and unprotected females — are most endangered.

Apparently lions have no innate, automatic inhibition against killing or attacking weaker members of the species. Territorial intolerance towards foreigners on the one hand and intimacy within the pride on the other are the manifestations of social polarisation. This leads to the analysis of the drival structure: the superior social drive aims at a polarised social field — the social realm of intimacy within the known home area and an aggressive front against foreign members of the species. The atmosphere of intimacy encloses the adult members of the pride — personal bonds exist between them — and their cubs as long as they are young. Normally no personal friendship develops between adult members of the pride and the individual youngsters. As the cubs lose their baby-characteristics, increasing intolerance of the older generation towards them can be observed; and with 1½ to 2 years the cubs are finally treated as trespassers.

But the composition of certain prides can only be explained by the fact that under special conditions a persistent friendship nevertheless develops between members of the older and the young generation.

The lion shows several behaviour patterns with which he manifests his presence for other members of the species, and therefore also for trespassers:

- roaring — especially in chorus,
- unreserved locomotion and proud posture,
- marking with urine.

These behaviour patterns each have different possibilities of motivation and are not fixed functionally; quite definitely they are not bound exclusively to territoriality.

Literaturverzeichnis

- ADAMSON, G. A. G. (1964): Observations on lions in Serengeti National Park, Tanzania. *E. Afr. Wildl. J.* 2, 160—1 • BACKHAUS, D. (1959): Beobachtungen über das Freileben der Lelwel-Kuhantilopen (*Alcelaphus buselaphus lelwel* Heuglin 1877) und Gelegenheitsbeobachtungen an Sennar-Pferdeantilopen (*Hippotragus equinus bakeri*, Heuglin 1863). *Z. Säugetierkde.* 24, 1—34 • BUECHNER, H. K. (1961): Territorial behavior in Uganda kob. *Science* 133, 698/9 • CARPENTER, C. R. (1934): A field study of the behavior and social relations of the howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Comp. Psychol. Monogr.* 10 (2) 1—168 • CROZE, H. G. (1965): Searching image-crows (*Corvus corone*) and camouflaged prey. 9th Internat. Ethol. Conference, Zürich • DIESSELHORST, G. (1949): Frühjahrsbeobachtungen an buntberingten Goldamichern. *Ornithol. Berichte* 1, 1—31 • EIBL-EIBESFELDT, I. (1955): Der Kommentkampf der Meerechse (*Amblyrhynchus cristatus*). *Z. Tierpsychol.* 12, 49—62 • ESTES, R. D. (1963): First quarterly report: January — March. Antelope behavior study. Territoriality and herd composition in wildebeest (*Connochaetes taurinus albojubatus*) of Ngorongoro Crater. National Geographic Society (Cornell University) (Mimeographed) • FIEDLER, W. (1955): Über einige Fälle von Markierungsverhalten bei Säugetieren. *Revue Suisse Zool.* 62, 230—40 • FISCHER, H. (1965): Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*). *Z. Tierpsychol.* 22, 247—304 • GUOGISBERG, C. W. A. (1960): Simba. Hallwag, Bern • HEDIGER, H. (1949): Säugetier-Territorien und ihre Markierung. *Bijdragen t. d. Dierkunde* 28, 172—84 • Ders. (1951): Observations sur la psychologie animale dans les Parcs Nationaux du Congo Belge. Institut des Parcs Nat. du C. B. Bruxelles • HINDE, R. A. (1952): The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. *Behaviour Suppl.* 2, 1—201 • KILEY-WORTHINGTON, M. (1965): The waterbuck (*Kobus defassa* Ruppel 1835 and *K. ellipsiprimum* Ogilby 1833) in East Africa: spatial distribution. A study of the sexual behaviour. *Mammalia* 29, 177—204 • KORTLANDT, A. (1955): Aspects and prospects of the concept of instinct. *Arch. neerland. Zool.* 11, 155—284 • KROTT, P. (1957): Das heutige Vorkommen des Vielfrasses (*Gulo gulo* L.) in Europa. *Z. Säugetierkde.* 22, 208—13 • KRUUK, H. (1964): Predators and anti-predator behaviour of the Blackheaded Gull (*Larus ridibundus* L.). *Behaviour Suppl.* 11, 1—130 • LACK, D. (1943): The life of the robin. London • LEYHAUSEN, P. (1965): The communal organization of solitary mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 14, 249—63 • LOCKIE, J. D. (1965): Territory in small carnivores. Symposium on "Play, Exploration and Territory" London Zool. Soc. (im Druck) • LORENZ, K. (1931): Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. *J. Ornithol.* 79, 76—120 • Ders. (1963): Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression. Borotha, Wien • MASON, W. A. (1965): Social behaviour and social organisation of the South American monkey *Callicebus moloch*. 9th Internat. Ethol. Conference, Zürich • NICZ, M. (1941): The role of territory in bird life. Amer. Midl. Nat. 26, 441—87 • PORTMANN, A. (1953): Das Tier als soziales Wesen. Zürich • SCHENKEL, R. (1964): Über das Sozialleben der Löwen in Freiheit. *Zolli Basel* 12, 14/6 • Ders. (1965): On play, exploration and territoriality in the wild lion. Symposium on "Play, Exploration and Territory" London Zool. Soc. (im Druck) • SETON, E. T. (1937): Mainly about wolves. Methuen London • UEXKÜLL, J. VON & SARRIS, E. G. (1931): Das Duftfeld des Hundes. *Zs. Hundeforschg.* 1, 55—68 • ULLRICH, W. (1961): Zur Biologie und Soziologie der Colobusaffen (*Colobus guereza caudatus* Thomas). *Zool. Garten N. F.* 25, 305—68 • WALTHER, F. R. (1964): Einige Verhaltensbeobachtungen an Thomssongazellen (*Gazella thomsoni* Günther, 1884) im Ngorongoro Krater. *Z. Tierpsychol.* 21, 87—90.

Nachtrag zum Literaturverzeichnis

- HEDIGER, H. (1965): Mensch und Tier im Zoo — Tiergartenbiologie. A. Müller, Rüschlikon • SCHENKEL, R., & SCHENKEL-HULLIGER, L. (1966): On the sociology of free-ranging Colobus (*Colobus guereza caudatus* Thomas). Dies.: Report 1st Internat. Primatol. Conference, Frankfurt (im Druck).