© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Über das „Harnspritzen" der Großen Mara

(Dolichotis patagonum)

(Aus dem Zoologischen Garten Frankfurt am Main, Prof. Dr. B. Grzimek)

Von Rosl Kirchshofer

I. Einleitung und Problemstellung

Bei Verhaltensbeobachtungen an der Maragruppe *(Dolichotis patagonum* Zimm. 1785) des Frankfurter Zoos fiel mir ein eigenartiges, nur in bestimmten Situationen gezeigtes Verhalten auf. Es ist von wenigen anderen Nagern her als „Harnspritzen", bzw. Anharnen, im Englischen als „enurination" bekannt, wurde aber vom Großen Mara bisher nicht beschrieben. Zudem gibt es über diese Erscheinung keine ausführlichere vergleichende Zusammenstellung, nur einen kurzen Abriß im Handbuchbeitrag Eibl-Eibesfeldt's (1958) über das Verhalten der Nagetiere. Dieser behandelte das Harnspritzen aber ausschließlich in Zusammenhang mit dem männlichen Sexualverhalten, obwohl es auch im weiblichen Geschlecht auftreten kann und dann andere Funktion hat.

Aus diesen Gründen will ich eine vorläufige Übersicht und Diskussion der Befunde versuchen und dabei auch meine eigenen Beobachtungen am Großen Mara berücksichtigen, sowie bisher noch nicht verwertete Literatur.

Ich danke Herrn Prof. Dr. B. Grzimek, dem Leiter des Zoologischen Gartens in Frankfurt am Main, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes, die Erlaubnis im Zoo Verhaltensbeobachtungen durchzuführen und die freundliche Durchsicht des Manuskriptes. Weiter danke ich H. W. Weber für die Anfertigung der beigegebenen Skizzen. Mein besonderer Dank gebührt außerdem der Alexander-von-Humboldt-Stiftung, die mir den Studienaufenthalt in Deutschland ermöglichte.

Ich möchte diese Arbeit in Dankbarkeit und Verehrung Herrn Prof. Dr. O. Koehler zu seinem 70. Geburtstage widmen.

II. Literaturüberblick

In den letzten Jahren wurde einige Male über das Harnspritzen bei Nagern berichtet. A. Boback (1954) faßt Beobachtungen am Feldhasen *(Lepus europaeus* Pallas) zusammen: a) Ein durch seinen Verfolger bedrängter Hase warf plötzlich die Hinterbeine hoch und spritzte dem Verfolger Harn entgegen. Das Geschlecht steht nicht fest, wahrscheinlich war es ein Weibchen (nach Ph. Schmidt 1949). b) Ein Weiben wehrte ein zum Deckakt aufspringendes Männchen durch Ausschlagen mit den Hinterbeinen ab, wobei es gleichzeitig einen Harnstrahl nach hinten spritzte (nach Saurwein 1952). c) Ein Hase trieb einen zweiten gemächlich vor sich her, plötzlich prellte er vor und spritzte Harn gegen den Verfolgten. Geschlechter unbekannt (nach Kaufmann 1952). Vom Kali-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

fornischen Hasen *(Lepus californicus)* berichtet Lechleitner (1958) ebenfalls über Harnspritzen der Rammler bei Begegnung mit Häsinnen.

Beim Kaninchen *(Oryctolagus cuniculus* L.) beschreibt Southern (1948) das Anharnen als häufig auftretende Verhaltensweise während der männlichen Werbung, eingeschaltet zwischen das „Blumeweisen" (Präsentieren der Analregion). Er gibt mehrere Methoden an, denen allen gemeinsam ist, daß das Männchen plötzlich seinem Weibchen den Hinterkörper zuwendet und zielgerichtet Harn nach ihm spritzt. Das kann nun während des schon beschriebenen Blumeweisens geschehen, oder das Männchen umkreist sein Weibchen und bespritzt es dabei, oder es läuft vor, so daß das Weibchen in die Schußlinie kommt. Schließlich kann das Männchen das Weibchen auch überspringen und es dabei anharnen. Ein Weibchen beobachtete er auch zweimal bei solchem Verhalten. Es bespritzte ein brünstiges Männchen und wehrte es so ab. Dann sah er diese Reaktion bei einem Männchen, das zum Markieren gefangen wurde.

Southern unterscheidet nun zwischen dem Anharnen als Komponente des männlichen Sexualverhaltens und dem aggressiv getönten Anharnen im weiblichen Geschlecht. Doch hält er trotzdem diese Verhaltensweise primär für eine Komponente des männlichen Sexualverhaltens. So deutet er auch die Reaktion der alten auf die jungen Männchen als Werbehandlung, da alte Männchen auch sonst häufig Jungtiere beiderlei Geschlechts wie Weibchen behandeln. Er meint die auslösende Situation wäre hier wahrscheinlich der Anblick eines unterwürfigen Tieres.

Louttit (1927) und Frühling (1955) beschreiben ein gleichartiges Verhalten vom Meerschweinchen *(Cavia porcellus* L.). Hier umkreist das brünstige Männchen sein Weibchen, dreht ihm ebenfalls plötzlich die Kehrseite zu und spritzt Harn nach ihm. Frühling berichtet auch von einem Weibchen, das auf gleiche Weise ein brünstiges Männchen abwehrte. Weiter von einem stärkeren Männchen, das ein schwächeres überholte und dabei anharnte. Zwei alleingehaltene weibliche Tiere bespritzten sich gegenseitig mit Harn, wenn sie hungrig waren, bzw. in Erwartung des Futters. Letzteres Verhalten führt Frühling auf „Männermangel" zurück, weil das stärkere Weibchen das zweite mitunter regelrecht umwarb.

Zuletzt sei noch die Untersuchung von Shadle (1946) über Sexualreaktionen des Baumstachlers *(Erethizon dorsatus* L. 1758) erwähnt. Auch bei dieser Art tritt das Harnspritzen als Teilhandlung des männlichen Sexualverhaltens auf. Das Männchen nähert sich dem Weibchen hochaufgerichtet auf den Hinterbeinen mit erigiertem Penis und harnt es in kurzen Stößen auf. Der Harn wird bis zu zwei Meter weit verspritzt.

III. Darstellung der eigenen Beobachtungen

Seit März 1959 beobachte ich die Maragruppe des Frankfurten Zoos. Sie bestand zunächst aus einem erwachsenen Pärchen. Am 14. 5. gebar das Weibchen zwei Junge (Männchen, Weibchen). Am 22. 7. starb das Männchen. Am 17. 8. gebar das Weibchen wiederum zwei Junge (Männchen, Weibchen).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Da meine Beobachtungen dem Gesamtverhalten der Art gelten, fand ich mich zu den verschiedensten Tages- (auch Nacht-)zeiten am Gehege ein. Dabei sah ich das Anharnen bei allen Mitgliedern der Gruppe. Männchen, Weibchen und Jungtiere beiderlei Geschlechtes zeigen es. Man kann es immer wieder in zwei bestimmten Situationen beobachten. Erstens im Verlauf von Rangordnungs-Auseinandersetzungen beim gemeinsamen Fressen am Futtertrog und zweitens während der Brunst.

1. Anharnen als Verhaltenselement bei Rangordnungs-Auseinandersetzungen.

In der Freßsituation zeigt sich plötzlich eine festgefügte Familien-Rangordnung, die in anderen Lebenssituationen nicht so augenfällig ist. Das Fressen an einem Trog, überhaupt an einer gemeinsamen Futterstelle, ist für die Maras unnatürlich, aber im Zoo unvermeidlich. Die Maras werden dadurch aber in eine Konfliktlage gebracht, denn sie sind ausgesprochene Distanztiere im Sinne Hediger s (1941, siehe dazu auch Kirchshofer 1960). Beim natürlichen Nahrungserwerb — Abweiden von Gräsern — können sie in der Regel ihre Individualdistanzen wahren. Im Zoo wären sie praktisch bei jeder Fütterung gezwungen, sie aufzugeben. So kommt zu dem Drang zu fressen noch der, die Individualdistanz zu wahren. Da aber stets alle Mitglieder der Gruppe gleich hungrig sind, es aber nicht fertig bringen, eng nebeneinander zu fressen, entziehen sie sich diesem Dilemma durch Auskämpfen einer Rangordnung. So wird das räumliche Distanzhalten einfach in ein zeitliches transponiert. Die Abfolge dieser Rangordnung liegt eindeutig fest, doch versuchen die Rangniederen beinahe täglich, sie ein wenig zu ihren Gunsten zu ändern. Es gibt daher immer wieder Auseinandersetzungen beim Fressen, wobei die Rangordnung durch Droh- und Angriffshandlungen der Ranghöheren, Verteidigungs-, Demuts- und Fluchtverhalten der Rangniederen jeweils neu demonstriert wird.

Dabei taucht nun als ein Verhaltenselement das Anharnen auf. Um seine Bedeutung im Verhaltensganzen dieser Rangreihe zu zeigen, muß ich auch deren Struktur und die übrigen zugehörigen Verhaltensweisen beschreiben.

Das alte Männchen war eindeutig Alpha-Tier. Es beanspruchte immer als erstes zu fressen und verteidigte dann eine zeitlang den Futterplatz gegen alle übrigen (Drohen, Angriff, Verfolgen). Beta-Tier war das erwachsene Weibchen. Sie zeigte den Angriffen des Männchens gegenüber Flucht-, Demuts- oder Verteidigungsverhalten, wobei zu letzterem das Harnspritzen gehört. Ihre Jungen bedroht und attackiert sie in gleicher Weise, wie das Männchen es tut. Diese ließen sich im ersten Lebensmonat widerstandslos von beiden Eltern vertreiben. Im zweiten Lebensmonat jedoch zeigte das junge Männchen ein eigenartig aggressiv getöntes Verhalten. Statt zu flüchten, spritzte es mitunter zielgerichtet Harn nach seinen Eltern. Beim jungen Weibchen beobachtete ich dasselbe Verhalten erstmals im vierten Lebensmonat. Untereinander sind Geschwister jeweils gleichrangig. Sie schließen sich eng aneinander an. Das erstgeborene Geschwisterpaar stellte so das Gama, das zweitgeborene das Delta in der Rangreihe dar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

a) Auszüge aus den Protokollen, speziell das Anharnen betreffend.

24. 6.: Um 11.30 wird das Futter gebracht. Alle stürzen herzu. In wenigen Minuten verjagt der Bock die Jungen (Drohen, Angriff), dann auch das Weibchen. Junge wie Weibchen reagieren mit Demutsverhalten, versuchen aber immer wieder an das Futter heranzukommen. Schließlich resignieren die Jungen und legen sich abseits hin. Plötzlich nähert sich wieder eines der Futterstelle. Ehe es aber ganz heran ist, richtet es sich auf den Hinterbeinen hoch und spritzt Harn nach vorne, dann rutscht es an den Futtertrog heran.

26. 6.: Um 11.30 Uhr wird das Futter gebracht. Alle stürzen herzu, werden vom Bock verjagt. Immer wieder versuchen die Jungen heranzukommen. Sie reagieren auf die Attacken des Bockes mit Demutsreaktion, durchdringendem Fiepen, und das junge Männchen spritzt dreimal Harn in Richtung der Eltern. Zwischendurch sitzen die Jungen mit weit vorgestreckten Hälsen, leicht geöffnetem Maul und zuckenden Lippen abseits (Begehrlichkeitsgeste). Um 12 Uhr: Das junge Männchen sitzt etwa 1 m weit weg, richtet sich plötzlich auf und spritzt Harn nach seiner Mutter, dreimal. Dazwischen rutscht es näher. Dann wird es vom Bock vertrieben. 12.15 Uhr: Wieder nähert sich das junge Männchen, spritzt zielgerichtet Harn nach seiner Mutter.

27. 6.: Ähnliche Situation wie tags zuvor. Das junge Männchen nähert sich und spritzt aus einer Entfernung von etwa einem halben Meter Harn auf die schon fressende Mutter. Schließlich ist der Bock mit Fressen fertig und geht vom Trog weg, hinter dem Weibchen vorbei. Plötzlich schlägt das Weibchen mit beiden Hinterbeinen gleichzeitig aus und spritzt Harn schräg nach hinten auf das Männchen. Der Bock geht, ohne Notiz davon zu nehmen, weiter. Das junge Weibchen benützt die Gelegenheit, rutscht zum Trog und beginnt, von der Mutter geduldet, zu fressen. Nun kommt das junge Männchen näher, richtet sich auf und spritzt Harn nach seiner Mutter. Diese dreht ihm blitzschnell ihr Gesäß zu und spritzt ihrerseits treffsicher Harn nach ihm. Dasselbe wiederholt sich etwas später noch einmal.

15. 7.: 17.30 Uhr: Das erwachsene Weibchen vertreibt durch einen nach hinten gerichteten Harnstrahl ein Junges vom Futtertrog, gleichzeitig schlägt es mit den Hinterbeinen aus. Dann vertreibt es noch zweimal die Jungen durch Ausschlagen mit den Hinterbeinen.

18. 7.: Bock erkrankt, fraß gestern überhaupt nicht. Schleppt sich zum Futter. Weibchen verjagt ihn sofort durch Anharnen. Er flüchtet widerstandslos.

25. 8.: Das Weibchen beißt alle Jungen, auch die ganz kleinen, vom Futterplatz weg. Es hat das Maul voller Wolle. Das junge Männchen nähert sich und spritzt Harn nach ihr. Das junge Weibchen nähert sich ebenfalls, richtet sich halb auf und versucht nach vorne zu spritzen, es tröpfelt aber nur. So gibt es den Versuch auf. Das erwachsene Weibchen spritzt nach beiden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

30. 8.: Das Weibchen verjagt den Jungbock vom Futterplatz. Er kehrt zurück und harnt es an. Nach dem dritten Mal geht das Weibchen zur Seite und läßt den Jungbock ans Futter.

19. 9.: 12 Uhr: Es wird etwas Futter in den Trog getan. Das junge Männchen geht sofort und anstandslos ans Futter. Dann folgt das alte Weibchen. Die beiden bedrohen einander nicht, sondern fressen gemeinsam. Das junge Weibchen kommt hinter dem alten heran. Dieses droht, das junge Weibchen richtet sich auf die Zehen der Hinterbeine hoch, drückt den Rücken durch und spritzt nach vorn Harn auf seine fressende Mutter. Die kehrt ihm blitzschnell das Gesäß zu, schlägt mit den Hinterbeinen aus und spritzt gleichzeitig Harn nach ihm. Nach einiger Zeit erfolgt nochmals eine solche Harnattacke durch das junge Weibchen. Der junge Bock drohte und griff seine Schwester in arttypischer Weise an. Sie reagiert mit Demutsreaktion und attackiert dann ihrerseits den Jungbock aus dem zweiten Wurf.

b) Beschreibung der die Rangverhältnisse regelnden Verhaltensweisen.

Verhaltensweisen mit aggressivem Charakter:

Tiefes Murren: Unmutsäußerung. Zähnewetzen: Unmutsäußerung mit starkem Drohcharakter, ist an keine bestimmte Haltung gebunden und zeigt noch keine Zuwendung zum auslösenden Artgenossen. Eigentliches Drohen: Das drohende Tier sitzt oder steht mit geducktem Vorderkörper. In Verlängerung dieser Körperschräge streckt es Hals und Kopf weit vor und abwärts. Es ist zum Artgenossen gewendet. Begleitende Lautäußerungen sind Zähnewetzen oder ein kurzer, scharfer Fauchlaut, der bei geöffnetem Maul ausgestoßen wird. Letzterer ist meist Auftakt für einen Angriff. Angriff: Blitzschneller Absprung aus der Drohstellung, gleichzeitig Fauchen, dabei (höchste Erregungsstufe) werden die Ohren an den Kopf gelegt. Zubeißen von seitlich oben her in das Genick. Der Zubiß ist ernst, die Tiere haben danach das Maul voller Haare. Wird der Störenfried nicht sofort erwischt, so verfolgt der Angreifer ihn mit langen Sätzen, dabei bleibt der Körper geduckt und gestreckt. Nacherregung: Kehrt das Tier siegreich zum Futterplatz zurück, flaut seine Erregung nur langsam ab. Es sitzt und schaut noch nach dem Vertriebenen, dabei murrt es und wetzt die Zähne. Alle diese Verhaltensweisen sind beiden Geschlechtern gegeben. Sie werden in der Rangreihe nur dem Rangniederen gegenüber angewendet. Niemals würde das Weibchen das Männchen direkt androhen oder angreifen, niemals würden die Jungen dies den Eltern gegenüber tun, nie die zweitgeborenen Jungen den erstgeborenen gegenüber.

Eine eigenartige Angriffsmethode ist das Harnspritzen (Anharnen) der Jungtiere beiderlei Geschlechts. Ich beobachtete es immer in der gleichen Situation, nämlich dann, wenn das Jungtier durch einen Elternteil vom Futter verjagt wurde. Da flüchtet es zunächst oder nimmt eine Demutsstellung ein, kommt aber unmittelbar darauf wieder zurück in die Nähe des Futtertroges und sitzt zunächst still mit langem Hals, leicht geöffnetem Maul und zuckenden Lippen (Begehrlichkeitsgeste). Dann richtet es sich auf die Hinterbeine hoch und spritzt Harn in die Richtung der Fressenden, vorwiegend nach der Mutter.

Jungtiere beiderlei Geschlechtes können Harn nach vorne spritzen, tun dies aber unterschiedlich: Das junge Männchen sitzt dabei auf den Fersen, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

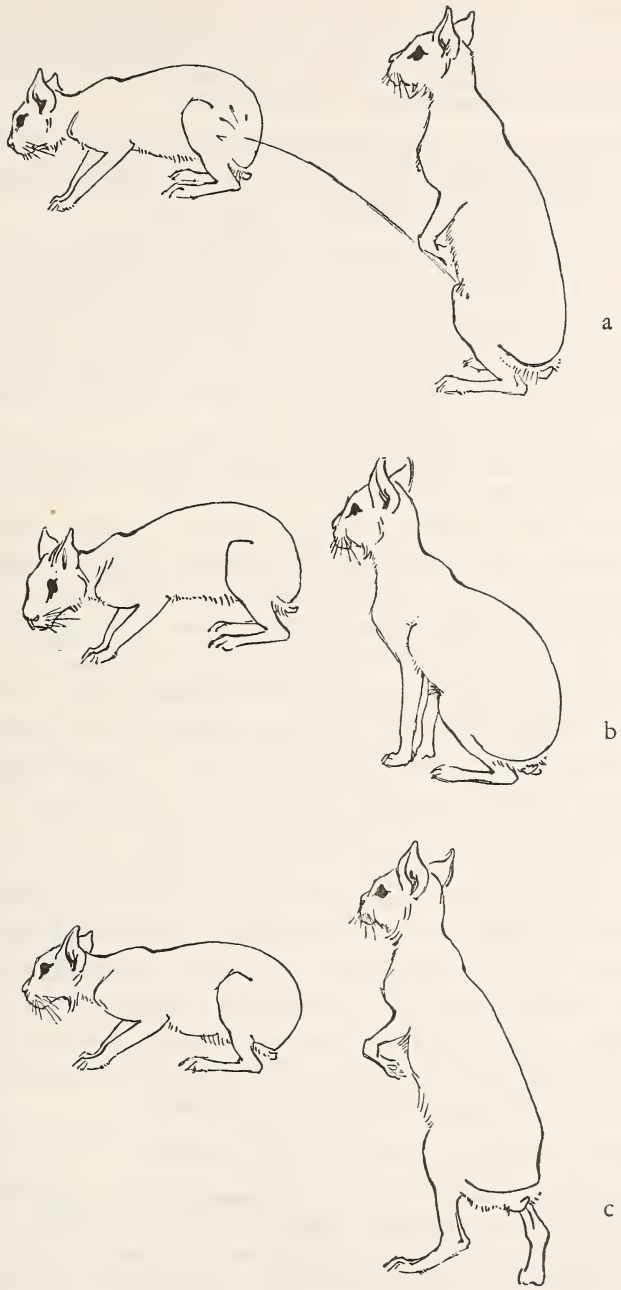

Abb. 1. Männliches Harnspritzen: a) Junges Männchen richtet sich auf den Fersen sitzend hoch und spritzt nach seiner Mutter, b) Nützt den Überraschungsmoment aus, um näher an das Futter zu kommen: Geht hochaufgerichtet auf den Zehen der Hinterbeine. c) Sitzt wieder abwartend — gleichzeitig Ausgangsstellung für neue Harnattacke.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Vorderbeine hochgenommen und angewinkelt und den Penis etwas ausgeschachtet (Abb. 1a—c). Das junge Weibchen steht auf den Zehen der Hinterbeine und läßt die Vorderbeine hängen. Es drückt den Rücken durch und schiebt so die Genitalpartie möglichst weit nach vorne oben (Abb. 2b).

Die Pausen zwischen dem Anharnen benützen die Jungtiere, um näher an die Fressenden heranzukommen. Dabei sind sie aber in dauernder Fluchtbereitschaft. Sobald einer der Eltern droht, nehmen sie sofort reißaus.

Das alte Männchen war durch das Harnspritzen niemals zu beeindrucken. Das Weibchen nicht, solange noch ihr Männchen am Leben war. Sobald sie aber Alpha-Tier war, gelang es auf diese Weise dem jungen Männchen einige Male, direkt neben ihr am Trog geduldet zu werden, bzw. sie ganz zu vertreiben. Griff das Weibchen ein Jungtier auf Grund einer solchen Harnattacke an, dann meistens auch durch Harnspritzen (siehe unten!).

Dieses eigenartige Verhalten der Jungtiere scheint mir das Resultat widerstreitender Stimmungen zu sein, nämlich der zu fressen, zu flüchten und anzugreifen. Letzteres wäre die einfachste Art ans Futter zu kommen, doch ist es einem Mara „unmöglich", einen Ranghöheren in arttypischer Weile anzugreifen. Im Gegenteil, dessen Droh- und Angriffsverhalten hält das Jungtier in eben jener dauernden Fluchtbereitschaft. Fressen möchte es aber doch, und dies ist angesichts des Futters die dominierende Stimmung. Sie ist so zwingend, daß das Jungtier, trotz der elterlichen Attacken, immer wieder zurückkehrt und ab einem bestimmten Alter seinen „Wunsch zu fressen" sogar auf eigene Art zum Ausdruck bringt. So zeigt das Harnspritzen einerseits deutlich aggressive Züge und stellt ein erstes Auflehnen gegen die eingefahrene Familien-Rangordnung dar. Gleichzeitig aber, und dies drückt sich im bevorzugten Objekt dieser Attacken aus, hat es auch Aufforderungscharakter. Nicht das Männchen wird in erster Linie bedrängt, sondern die Mutter, die ja bisher, wenn auch auf anderem Weg, Nahrungsspenderin war, bzw. noch ist. Zusätzlich ist sie die Rangnächste.

So erweist sich das Harnspritzen hier als eine uneinheitliche, durchaus nicht eindeutige Verhaltensweise, die im männlichen Geschlecht früher, im weiblichen später auftritt, aber eine ähnliche Form und die gleiche Funktion hat. Am besten, wenn auch nicht am schönsten, läßt es sich als „aggressiv getönte Aufforderung nach Zulassung zum Futter" umschreiben.

Verhaltensweisen mit defensivem Charakter:

Demutsreaktion: Sie besteht im Wesentlichen aus einem Zukehren des Gesäßes und gleichzeitigem Niederducken. Dabei drückt das Tier das Rückgrat durch, stemmt die Vorderbeine schräg nach vorne gegen den Boden. Es schiebt das Gesäß so zwischen den Hinterbeinen durch, daß der weiße Spiegel gleichsam dem Angreifer präsentiert wird. Dieser hält daraufhin plötzlich mit seinem Angriff ein und kümmert sich nicht weiter um das jetzt geduckte, vorher gerade noch verfolgte Tier.

Ich beobachtete diese Verhaltensweise beim Weibchen und bei allen Jungen. Sie ist also beiden Geschlechtern gegeben, wird aber nur dem Ranghöheren gegenüber gebraucht. Ich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

bezeichne das Verhalten als Demutsreaktion, obwohl es den Anforderungen der Lorenzschen Definition dieses Phänomens nicht ganz entspricht. Es wird nämlich nicht die verletzbarste Stelle dargeboten, wie dies z. B. bei Hunden der Fall ist, sondern im Gegenteil eine recht unverletzliche! Dafür wird aber ein arttypisches Merkmal präsentiert, nämlich der weiße Spiegel, der bei dieser Art überhaupt ein wichtiges Erkennungsmerkmal zu sein scheint. Der Erfolg ist jedenfalls: Einstellen des Angriffs.

Abwehrverhalten (Verteidigung) beobachtete ich bisher nur bei erwachsenen Weibchen und da vorwiegend in Situationen, die ihnen lästig sind, aber keine ernstlichen Bedrohungen darstellen. So z. B. wenn das an sich aggressive Männchen ruhig an einem Weibchen vorbeigeht, wenn die Mutter von den rangniederen Jungen mit Harn bespritzt wird, wenn die Jungen zu einer ungelegenen Zeit trinken wollen . . . Es gibt zwei voneinander unabhängige Verhaltensweisen, die aber manchmal gekoppelt auftreten. Ausschlagen: Das Weibchen dreht blitzschnell die Kehrseite zu und schlägt mit beiden Beinen gleichzeitig nach hinten aus, zielgerichtet nach dem sie erregenden Artgenossen. Harnspritzen: Wieder dreht das Weibchen das Gesäß zu, hebt es etwas an (Durchstrecken und

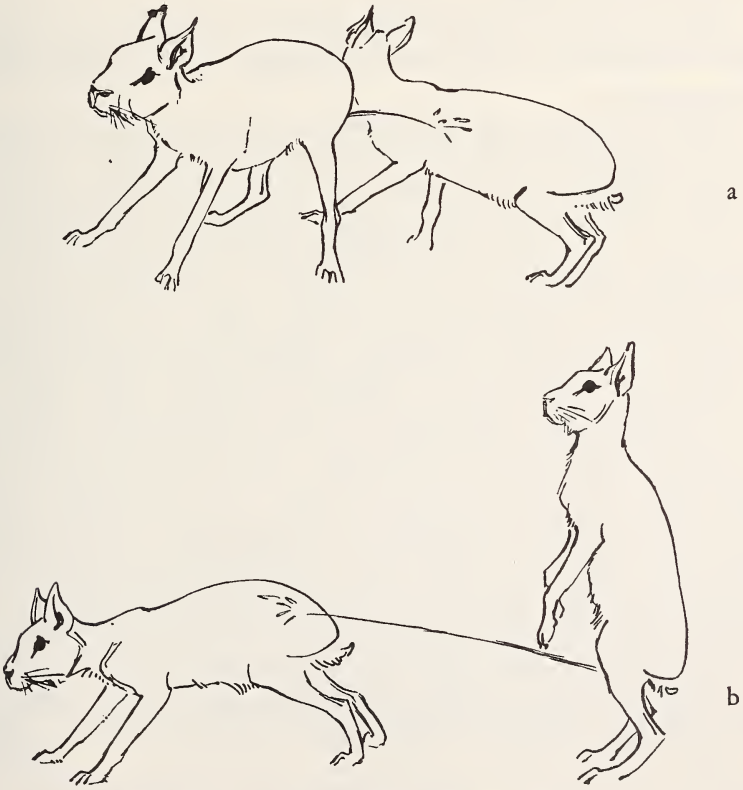

Abb. 2. Weibliches Harnspritzen: a) Erwachsenes Weibchen: spritzt immer nach hinten (Hinterbeine durchgestreckt und gegrätscht). b) junges, noch jungfräuliches Weibchen: spritzt wie das Männchen nach vorne, muß aber dazu auf den Zehen der Hinterbeine stehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Grätschen der Hinterbeine) und spritzt schräg nach hinten oben einen Harnstrahl zielgerichtet auf den es belästigenden Artgenossen (Abb. 2a). In sehr großer Erregung schlägt es aus und spritzt gleichzeitig. „Spritzobjekte" waren sowohl das alte Männchen, als auch die Jungen beiderlei Geschlechtes.

Das junge, noch jungfräuliche Weibchen spritzte zunächst niemals auf diese Weise. Seit es jedoch geschlechtsreif geworden ist, tut es dies nur mehr so.

Das Harnspritzen der erwachsenen Weibchen ist nicht so schwer einzuordnen, wie das der Jungen. Seine Funktion ist eindeutig Verteidigung, es wird auch immer nur als Reaktion, als Antwort auf eine Störung oder einen Angriff gebracht. Somit ist es nicht nur form-, sondern auch funktionsverschieden von dem der Jungtiere.

2. Anharnen als Teilverhalten bei der Brunst.

Während ich bei dem alten Pärchen nur ein einziges Mal Anharnen in Zusammenhang mit dem Sexualverhalten beobachten konnte, war es während der ersten Brunstperiode der geschlechtsreif gewordenen Jungtiere (2 Männchen, 1 Weibchen) im Frühjahr 1960 außerordentlich häufig zu sehen. Wiederum zeigten es beide Geschlechter.

Über das gesamte Fortpflanzungsverhalten der Mara soll an anderer Stelle berichtet werden, hier sei nur das zum Verständnis unseres Problems Notwendige vorweggenommen.

Schon vor dem Einsetzen der eigentlichen Brunst legen Männchen und Weibchen gemeinsam einen Erdbau an. Zu Ende dieser Grabeperiode unterbricht das Männchen dann immer wieder einmal seine Tätigkeit und beginnt mit der eigentlichen Werbung. Dabei läuft es zunächst einige Male um sein Weibchen herum, den Hals lang vorgestreckt und die Nase dicht über dem Boden. Jedesmal wenn es zum Kopf des Weibchens kommt, dreht es ihm im Vorbeilaufen die Anal-Genitalregion zu. Schließlich werden aus diesen Kreisen nur mehr Achter-Schlingen, die so vor dem Kopf des Weibchens gelaufen werden, daß ihm dabei solange wie möglich die Hinterpartie des Männchens zugekehrt bleibt. Dieses Achter-Schlingen-Laufen erfolgt außerordentlich rasch und gleichmäßig in den Bewegungen, so daß das Männchen wie „aufgezogen" wirkt und an Aufzieh-Spielzeugtiere erinnert. Immer noch hält es die Nase am Boden, was die Auffälligkeit dieses Verhaltens noch unterstreicht. Schließlich läuft das Männchen vom Weibchen weg in Richtung Bau. Folgte das Weibchen, dann würde wahrscheinlich im Bau die Paarung vollzogen (Ich konnte das bisher noch niemals beobachten). Folgt das Weibchen aber nicht, dann kehrt das Männchen zurück und wiederholt seine Werbung. Bleibt diese wiederum unbeachtet, dann richtet sich das Männchen auf und spritzt Harn nach dem Weibchen. Dieses flüchtet daraufhin vor dem Männchen und wird nun von ihm durch das Gehege gejagt. Zwischendurch richtet das Männchen sich immer wieder einmal auf und spritzt Harn nach dem paarungsunlustigen Weibchen. Das wird nun regelrecht vom Männchen „getrieben".

Sehr häufig bricht das, eigenartigerweise erst nach der Werbung, und zwar erfolglosen Werbung auftretende Treiben, plötzlich ohne weiteren Erfolg, aber auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

ohne erkennbaren äußeren Grund ab. Manchmal beginnt das Männchen dann nochmals zu werben. Manchmal stoppt aber das Weibchen selbst das Treiben ab. Dann bleibt es einfach stehen und spritzt dem herankommenden Männchen zielgerichtet einen Harnstrahl entgegen, zwischen den gegrätschten Hinterbeinen hindurch. Mitunter spritzt das Männchen dann wieder zurück, so daß es förmlich zu einem Spritzduell kommt. Nähert es sich jedoch dem Weibchen noch mehr, schlägt dieses mit den Hinterbeinen aus und spritzt gleichzeitig. Nun läßt das Männchen von dem Weibchen ab.

Vergleichen wir diese beiden Formen des Anharnens mit den uns schon bekannten, so sehen wir: Das erwachsene Männchen spritzt, so wie die jungen, noch nicht geschlechtsreifen Männchen auf den Hinterbeinen stehend nach vorne. Das erwachsene Weibchen aber harnt im Gegensatz zu dem Verhalten des jungfräulichen Weibchens zwischen den Beinen hindurch nach hinten, so wie es auch das alte Weibchen in der Freßsituation tat.

Untersuchen wir daraufhin die Funktion des Anharnens während der Brunst. Beim Weibchen hat es auch in dieser andersartigen Situation eindeutig Abwehrcharakter. Das im Augenblick lästige Männchen wird vom Leib gehalten. Damit drückt es aber gleichzeitig eine ganz bestimmte Stimmungslage des Weibchens aus, nämlich seine Paarungsunlust.

Beim Männchen ist die Funktion dieses Verhaltens nicht so eindeutig abzulesen, doch ist auch seine Stimmungslage während des „nachgestellten" Treibens nicht eindeutig. Selbstverständlich ist es weiterhin sexuell gestimmt, das zeigen gelegentlich eingeschobene Werbehandlungen. Doch wirkt das Treiben selbst und das mit ihm gekoppelte Anharnen außerordentlich aggressiv fordernd. Es macht auf den Beobachter den Eindruck, als ob jetzt, nachdem die eigentliche Werbung abgelehnt und damit die sexuelle Befriedigung „versagt" wurde, zu der sexuellen Erregung eine aggressive Komponente getreten wäre. Im Gegensatz zu dem streng formalisierten Werbeverhalten wirkt das Treiben mit dem regellos dazwischengeschalteten Anharnen als recht unmittelbare Triebäußerung.

Einer solchen eigenartigen Situation, in welcher ein Individuum das, was es haben will, nicht bekommen kann und dann versucht es auf anderem Weg, nämlich mit Hilfe des Harnspritzens zu erreichen, begegneten wir aber schon einmal. Denn ganz ähnlich erging es den Jungtieren am Futtertrog. So bleibt die Frage offen, ob das, was das Männchen während des Treibens zeigt, das Harnspritzen nämlich, wirklich eine ausgesprochen männlich-sexuelle Verhaltensweise wäre. Denn gerade im Vergleich mit dem Verhalten der Mara-Jungtiere bei Versagung des Futters sehen wir, daß erstens sowohl männliche als weibliche Jungtiere daraufhin mit Harnspritzen reagieren und dies außerdem noch lange vor dem Erreichen der Geschlechtsreife.

3. Zusammenfassung der Befunde.

Die Verhaltensweise Harnspritzen tritt beim Großen Mara im männlichen Geschlecht vom ersten Lebensmonat ab, im weiblichen später (beobachtet im

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

vierten) auf. Sie erfährt zweierlei Ausbildungen: a) Aufrichten auf die Hinterbeine (Männchen: Fersen; jungfräuliche Weibchen: Zehen) und Spritzen nach vorne. b) Aus dem normalen Stehen Spritzen nach hinten, zwischen den leicht gegrätschten Hinterbeinen durch (nur geschlechtsreife Weibchen). Beide Arten sind durch den besonderen Bau und die besondere Lage der Genitalorgane in beiden Geschlechtern möglich. Obwohl ich noch nie ein Männchen nach hinten spritzen sah, so wäre es doch denkbar. Denn der Marapenis ist, wie der anderer hystricomorpher Nagetiere, im Normalzustand gekniet, so daß seine Spitze nach hinten zeigt (D a t h e 1937). Männchen harnen daher, so wie auch die Weibchen, retromeningent (M o h r 1949), d. h. schräg nach hinten abwärts (allerdings immer nur im Sitzen). Wird der Penis ausgeschachtet, weist seine Spitze, wie bei anderen Säugetieren, nach vorne, beim Sitzen auf den Fersen nach schräg aufwärts und ermöglicht so das beobachtete Spritzen nach vorne.

Bei den Weibchen scheint, nach nur äußerlicher Betrachtung (genaue morphologische Daten stehen bei dieser Art noch aus), die Urethra getrennt von der Vagina zu münden, so wie das W e b e r (1928) für Weibchen anderer hystricomorpher Nager angibt. Denn die Clitoris, das dem Penis homologe weibliche Organ, zeigt eine eigene Öffnung. Diese liegt vor der Geschlechtsöffnung und etwas erhaben. Steht nun das Weibchen normal auf allen Vieren, weisen beide Körperöffnungen nach hinten. Richtet es sich auf die Zehen der Hinterbeine hoch und drückt den Rücken durch, vermag es sie in eine Lage zu bringen, die ebenfalls ein Harnspritzen nach vorn ermöglicht. Warum das jungfräuliche Weibchen nur nach vorne, das erwachsene nur nach hinten spritzt, vermag ich vorläufig noch nicht zu sagen.

Das Harnspritzen wurde bisher sowohl beim gemeinsamen Fressen am Futtertrog, als auch während der Brunst beobachtet. Die widernatürliche gemeinsame Fütterung führt zu außerordentlich spannungsgeladenen Konfliktssituationen. Da verteidigen sich die erwachsenen Weibchen durch Ausschlagen und Harnspritzen, und die rangniederen Jungtiere fordern, wenn auch sehr fluchtgestimmt, durch Harnspritzen die Zulassung zum Futter.

Durch Anbieten von Futter an einer einzigen Stelle kann man dieses Verhalten auch experimentell jederzeit auslösen.

In der Sexualphase des „Treibens" tritt das Harnspritzen sowohl beim Männchen, als auch beim Weibchen auf. Beim Männchen erscheint es wieder als Ergebnis widerstreitender Stimmungen. Es läßt sich seinem aggressiv fordernden Charakter nach gut mit dem gleichartigen Verhalten der Jungtiere vergleichen. Es tritt hier wie dort nach einer „Versagung" auf. Beim Weibchen hat das Harnspritzen auch in dieser Situation eindeutig Abwehrcharakter.

Interessant ist vor allem der Form- und Funktionswechsel dieser Verhaltensweise im weiblichen Geschlecht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

IV. Vergleich und Diskussion der zitierten und neugewonnenen Befunde über das Harnspritzen bei Lagomorphen und Hystricomorphen

Faßt man alle hier angeführten Beobachtungen zusammen, so ergibt sich folgende, vorläufige Übersicht:

a) Das Harnspritzen (Anharnen), eine an sich auffällige Verhaltensweise, wurde bisher nur an sechs Arten der Glires beobachtet: Lagomorpha: Fam. Leporidae-*Lepus europaeus, Lepus californicus, Oryctolagus cuniculus* (auch bei der domestizierten Form beobachtet). Rodentia: Fam. Cavioidae — *Cavia porcellus, Dolichotis patagonum.* Fam. Erethizontidae — *Erethizon dorsatus.* Die letzteren zwei Familien gehören der Unterordnung der Hystricomorpha an (System nach Simpson 1945, deutsche Bezeichnungen nach Müller-Using 1954).

b) Die Verhaltensweise wird nur dem Artgenossen gegenüber angewendet.

c) Sie kann in beiden Geschlechtern auftreten. Mit Sicherheit beobachtet bei *Oryctolagus, Cavia, Dolichotis.*

d) Sie ist in verschiedene Verhaltensbereiche eingebaut und hat verschiedene Funktion. So tritt sie als Element der Werbung im männlichen Geschlecht bei *Lepus, Oryctolagus, Cavia, Erethizon* und *Dolichotis* auf und dient möglicherweise der Stimulierung des Weibchens. Im weiblichen Geschlecht beobachten wir es als Abwehrverhalten des geschlechtsreifen, aber paarungsunlustigen Weibchens brünstigen Männchen gegenüber: *Lepus, Oryctolagus, Cavia, Dolichotis,* oder in der Freßsituation als Verteidigung anderen Artgenossen gegenüber: *Cavia, Dolichotis.* Schließlich finden wir es als eine Art Angriffsverhalten rangniedriger *Dolichotis*-Jungtiere beiderlei Geschlechtes vorwiegend der Mutter gegenüber. Das ist seiner Funktion nach eine aggressiv getönte Aufforderung nach Zulassung zum Futter.

e) Das Harnspritzen ist mit verschiedenen Bewegungsweisen gekoppelt. Sie sind vor allem funktionell abhängig von Bau und Lage der Geschlechtsorgane und stehen damit in engem Zusammenhang mit dem arttypischen Gesamtbauplan. So spritzt das *Lepus*-Weibchen nach hinten und schlägt immer gleichzeitig mit den Hinterbeinen aus, auch das *Lepus*-Männchen spritzt nach hinten. Auch *Oryctolagus* spritzt in beiden Geschlechtern nach hinten, mit oder ohne Ausschlagen der Hinterbeine. *Cavia* spritzt ebenfalls in beiden Geschlechtern nach hinten, aber ohne auszuschlagen. Das *Erethizon*-Männchen spritzt, nur auf den Hinterbeinen stehend, nach vorne. Junge und alte *Dolichotis*-Männchen tun dies auch so, dabei auf den Fersen sitzend, junge *Dolichotis*-Weibchen auf den Zehen der Hinterbeine stehend. Erwachsene *Dolichotis*-Weibchen aber spritzen bei gegrätschten Beinen nach hinten, mitunter schlagen sie gleichzeitig mit den Hinterbeinen aus.

Während das nach hinten Spritzenkönnen in irgendeiner Form bei allen untersuchten Arten, unabhängig ihrer systematischen Zugehörigkeit ausgebildet ist,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

scheint das aufgerichtet stehend nach vorne Spritzenkönnen nur auf die Hystricomorphen beschränkt.

In der Literatur wurden bisher vor allem Herkunft und Funktion dieser Verhaltensweise diskutiert, doch scheinen mir die Interpretationen kaum mehr auf die Gesamtheit des vorliegenden Materials anwendbar. So will ich versuchen, die Diskussion darüber nochmals in Gang zu bringen.

Ich will dabei zunächst von den Überlegungen Southern's ausgehen. Er betrachtet das Harnspritzen als eine primär männliche Verhaltensweise, obwohl er auch harnspritzende *Oryctolagus*-Weibchen beobachtete. Dabei stützt er sich auf seine Untersuchungen, die das männliche Harnspritzen bei Kaninchen viel häufiger erscheinen lassen als das weibliche. Ferner darauf, daß die männliche Harnblase in Anpassung an dieses Spritzen viel größer entwickelt ist, als die weibliche. Nach den neueren Befunden kann diese Meinung zumindest nicht verallgemeinert werden. Denn sowohl *Lepus-, Cavia-* wie auch *Dolichotis*-Weibchen verteidigen sich mittels dieses Verhaltens. Es tritt nicht zufällig, sondern gesetzmäßig bei den genannten Arten auf und gehört bei ihnen so zum weiblichen Verhalten, wie es oben für das männliche beansprucht wurde. Dazu kommt noch, daß es die *Dolichotis*-Jungtiere schon in beiden Geschlechtern zeigen. So kann man wohl mit Recht sagen, daß zumindest ontogenetisch betrachtet, die Verhaltensweise sowohl männlich als auch weiblich sein kann. Ob sie sich im Verlauf der Stammesgeschichte zuerst im männlichen Geschlecht und erst später im weiblichen entwickelt hat, diese Frage muß wohl offen bleiben. Vielleicht kann aber die Beobachtung der ontogenetischen Entwicklung des Harnspritzens im weiblichen Geschlecht bei *Dolichotis* einen Hinweis geben. Denn interessanterweise tritt diese Verhaltensweise im weiblichen Geschlecht später auf als im männlichen. Zusätzlich ist das Verhalten des jungfräulichen Weibchens dem der jungen und der erwachsenen Männchen formähnlich und funktionsgleich! Erst nach Erreichen der Geschlechtsreife tritt ein Formwechsel ein und gleichzeitig erhält es Abwehrfunktion. Es erscheint also, verglichen mit dem männlichen Verhalten weiter entwickelt, umgekehrt könnte man sagen, das männliche Verhalten, weil eher auftretend und gleichbleibend, wäre das primäre Verhalten. Soviel ich aber weiß, hatte Southern das Problem noch nicht unter diesem Gesichtspunkt betrachtet.

Die ebenfalls von Southern und anderen Autoren, vornehmlich auch von Eibl-Eibesfeldt vertretene Meinung, daß es sich um eine männliche Werbe-Verhaltensweise ausschließlich aus dem Sexualbereich handle, kann m. E. nur mehr als teilweise richtig angesehen werden. Denn erstens zeigen sie einige Weibchen ebenfalls in diesem Funktionskreis, doch hat dieses Verhalten bei ihnen keinerlei Werbefunktion, sondern eindeutig Abwehrcharakter. Man könnte beinahe von einer Funktionsumkehr im weiblichen Geschlecht sprechen. Denn ist dieses Verhalten bei den Männchen Begleiterscheinung höchster sexueller Erregung, so ist es bei den Weibchen Ausdruck von geringer (oder gar keiner) sexuellen Erregung, also von Paarungsunlust. Dazu kommt noch die Verwendung dieses Verhaltens bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Dolichotis für Angriff oder Abwehr in der Freßsituation. Wobei das erwachsene *Dolichotis*-Weibchen Männchen wie Junge auf diese Art behandelt, ohne Rücksicht auf Geschlecht oder Rang. Während die jungen *Dolichotis* beiderlei Geschlechtes ihre Attacken vorwiegend auf die Mutter richten, also auf ein Weibchen. Auch hier fällt es schwer, eine Beziehung zu sexuellem Werbe-Verhalten zu finden.

Soweit wir also vorläufig wissen, hat das Harnspritzen im weiblichen Geschlecht nichts und im männlichen nicht immer etwas mit sexueller Erregung zu tun.

Schließlich bleibt mir noch übrig, mich mit der Annahme von Eibl-Eibesfeldt auseinanderzusetzen, daß das Harnspritzen ein „symbolisches Besitzergreifen" des Geschlechtspartners wäre und als eine Weiterbildung des männlichen Reviermarkierens mittels Harn aufzufassen wäre. Für diese Deutung führt er die Befunde über *Cavia*, *Oryctolagus* und *Erethizon* an.

An sich ist diese Überlegung außerordentlich bestechend, doch sprechen, glaube ich, einige Tatsachen dagegen. So liegen wohl bei den genannten Arten genaue Hinweise über das Harnspritzen selbst vor, doch nichts über ein eventuelles Reviermarkieren. Die einzige Angabe, die ich selbst kenne, stammt von Frühling (1955). Doch auch sie ist nicht eindeutig, denn Frühling sagt gleichzeitig, daß ihre *Cavia*-Männchen nicht eigentlich Grenzen markierten, auch nicht in erster Linie ihre eigenen Baue, sondern vorwiegend die ihrer Nachbarn, und zwar nur der männlichen Nachbarn. Die Autorin schließt daraus, daß die Harnmarken vorwiegend dem Nebenbuhler gelten. Southern, der sehr genau beobachtet, sagt über diesen Punkt gar nichts aus und von meinen *Dolichotis* weiß ich genau, daß sie nicht harnmarkieren. Die Paare haben wohl eigene Baue, verteidigen aber kein eigenes Revier mehr. Aber selbst der Bau wird nicht auf diese Weise markiert. Weiter scheint mir die Tatsache dagegen zu sprechen, daß die Weibchen eben auch harnspritzen. Zusätzlich ist ebenfalls von keiner der genannten Arten bekannt, daß die Weibchen harnmarkieren. Die Weibchen von *Cavia* zumindest tun es nach Frühling nicht, die *Dolichotis*-Weibchen ebenfalls nicht. Auch die harnspritzenden *Dolichotis*-Jungtiere sprechen gegen diese Ausdeutung, denn ihr Verhalten steht überhaupt in keinerlei Zusammenhang mit irgendeinem Markierungsverhalten.

Ich selbst möchte keine weitere Deutung dieser Phänomene versuchen, da ich der Meinung bin, daß noch immer zu wenig genaue und eingehende Untersuchungen vorliegen. Doch drängt sich mir die Überlegung auf, daß es mit dieser Nagerverhaltensweise eine ähnliche Bewandtnis haben könnte, wie mit vielen anderen Säugetierverhaltensweisen auch: Säugetiere scheinen mehr als andere Wirbeltiere in ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung in der Lage gewesen zu sein, ein- und dieselbe Verhaltensweise mit verschiedenen Funktionen zu belegen und in verschiedenen Verhaltensbereichen zu verwenden. Daher ist es hier wohl besonders schwierig, umfassende und befriedigende Ableitungen zu geben. In unserer speziellen Fragestellung könnte man z. B. noch von einer ganz besonderen Beobachtung ausgehen, die m. E. näher an der „Wurzel" liegt: Koenig (1957) beobachtete, wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

ihr zahmes Murmeltiermännchen (Marmota marmota L.) erregt drohimponierend (Revierverteidigung) Harn absetzte. Dieses Harnen ist vollkommen funktionsloser, begleitender Erregungsausdruck. Es ist weder gerichtet, noch dient es einer Markierung. Murmeltiere markieren mittels Drüsensekreten. Außerdem kümmerten sie sich um diese Harntröpfchen in keiner Weise. Nun ist Harnen bei Schreck und Aufregung auch bei anderen Säugetieren weit verbreitet. Zunächst, wie beim Murmeltier, ist es bloße Erregungsbegleitung ohne eigene Funktion. Es könnte aber sehr wohl eine solche im Verlauf der Stammesgeschichte bekommen haben! D. h. von einer rein physiologisch bedingten Begleiterscheinung verschiedener Erregungszustände zu „funktionsgeladenen" Verhaltensweisen entwickelt und nebeneinander in Verhaltensabläufe verschiedener Bedeutung eingebaut worden sein. So könnte man sich vielleicht das funktionsverschiedene Harnspritzen bei Männchen und Weibchen der besprochenen Glires auch entstanden denken. Daneben aber wäre ohne große Schwierigkeiten vorstellbar, daß auf die gleiche Weise das Markieren des Reviers mittels Harn daraus entwickelt wurde.

Trotzdem sind das vorläufig alles nicht mehr als Überlegungen. Feste Ableitungen und Einordnungen nach dem jetzigen Wissensstande geben zu wollen, wäre ein zweifelhaftes Unterfangen. Dies um so mehr, als die Verhaltensweise Harnspritzen ja in zwei systematisch fernstehenden Gruppen auftritt, was gleichzeitig die Annahme einer zweifachen, konvergenten Entwicklung nahelegt und die Verhältnisse zwar noch interessanter, damit aber auch noch komplizierter macht.

Literatur:

Boback, A. (1954): Zur Frage des „Harnspritzens" beim Feldhasen, *Lepus europaeus* Pallas, 1778. — Säugetierkundl. Mitt. **2**, 78—79.

Brehm (1914): Die Säugetiere II. Leipzig und Wien, Bibliographisches Institut.

Dathe, H. (1937): Über den Bau des männlichen Kopulationsorganes beim Meerschweinchen und anderen hystricomorphen Nagetieren. — Morphol. Jahrb. **80**, 1—65.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1958): Das Verhalten der Nagetiere. Handbuch d. Zool. **10**, 1—88.

Frühling, A. (1955): Über das „Harnspritzen" und ähnliche Verhaltensweisen beim Meerschweinchen, *Cavia porcellus* L. 1758. Säugetierkundl. Mitt. **8**, 168—171.

Hediger, H. (1941): Biologische Gesetzmäßigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. — Mittl. Naturf. Ges. Bern (1940).

— (1951): Jagdzoologie auch für Nichtjäger. — Basel.

Kirchshofer, R. (1960): Das Große Mara. Umschau **7**, 198—201.

Koenig, L. (1957): Beobachtungen über Reviermarkieren sowie Droh-, Kampf- und Abwehrverhalten des Murmeltieres *(Marmota marmota* L.). — Z. f. T. **14**, 110—121.

Lechleitner, R. R. (1958): Certain aspects of behavior of the black-tailed Jack Rabbit. — The Am. Midland Naturalist **60**, 1.

Louttit, C. M. (1927): Reproductive Behavior of the guinea pig. 1. Normal mating behavior. — Journ. comp. Psych. **7**, 247—263.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Mohr, E. (1949): Einiges vom Großen und vom Kleinen Mara *(Dolicholis patagonum* Zimm. und *salinicola* Burm.). — Der Zool. Garten **16**, 111—133.

Müller-Using, D. (1954): Simpsons Neuordnung der Mammalia in ihrer Bedeutung für die deutsche Säugetierkunde. — Säugetierkundl. Mitt. **2**, 116—121.

Simpson (1945): The Principles of Classification and a Classification of Mammals. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, New York.

Southern, H. N. (1948): Sexual and aggressive Behaviour in the wild rabbit. — Behaviour **1**, 173—195.

Weber, M. (1928): Die Säugetiere. — Gustav Fischer Verlag, Jena.

Anschrift des Verfassers: Dr. Rosa Kirchshofer, Zoologischer Garten, Frankfurt/Main, Brehmplatz 16.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1960

Band/Volume: 25

Autor(en)/Author(s): Kirchshofer Rosl

Artikel/Article: Über das "Harnspritzen" der Großen Mara 112-127