

Zeitschrift für Säugetierkunde

Band 25

1960

Heft 1-2

Spielverhalten und vergleichende Ethologie

Beobachtungen zum Spiel von *Alopex lagopus* (L.)

(Aus dem Zoologischen Institut der Humboldt-Universität Berlin)

Von Günter T e m b r o c k

(Mit 5 Abbildungen im Text)

Einleitung

Zum Spielverhalten bei Säugetieren gibt es bereits zahlreiche Beobachtungen. Die hierauf basierenden Theorien und Deutungen hat Meyer-Holzappel (1956 a u. b) kritisch zusammengestellt und mit einer eigenen Interpretation verbunden. Seitdem wurden vor allem Beobachtungen zum Spielverhalten des Rotfuchses (T e m b r o c k 1958 a) und von Viverriden (R e n s c h u. D ü c k e r 1959) veröffentlicht. In der letztgenannten Arbeit werden auch vergleichende Gesichtspunkte unter phylogenetischen Aspekten diskutiert. Für die Mehrzahl der bei zwei *Herpestes*-Arten beschriebenen Bewegungsformen im Spiel wiesen R e n s c h und D ü c k e r nach, daß sie in den Bahnen normaler Instinktbewegungen verlaufen. Die größere Plastizität der Spiele läßt nach Ansicht der Autoren nur beschränkte Folgerungen für die Phylogenie zu. Immerhin konnten sie feststellen, „daß die Spiele der Herpestinen Teilhandlungen oder ganze Bewegungsfolgen zeigen, die auch bei Musteliden, Procyoniden, Ursiden, Feliden und Caniden vorkommen, daß sie aber von den Spielen der Feliden im ganzen stärker abweichen als von den Spielen der Musteliden“.

Die folgende Darstellung soll auf Grund eigener Erfahrungen an Caniden das Problem der Anwendung der Analyse des Spielverhaltens für phylogenetisch-taxionomische Untersuchungen prüfen. Hierbei können Beobachtungen über die Spiele eines Polarfuchs-Paares (*Alopex lagopus* (L.)) neu mitgeteilt werden. Nach den vorliegenden Erfahrungen sind diese Spiele ähnlich zu beurteilen wie bei *Vulpes* (T e m b r o c k 1958 a). Sie unterliegen bei den erwachsenen Tieren einem typischen Jahresrhythmus, korreliert mit dem Sexualzyklus. Die Ranz fällt in die Zeit von etwa Mitte April bis Mitte Mai.

Damit beziehen sich die folgenden Angaben ausschließlich auf Sozialspiele erwachsener Polarfüchse. Es wird versucht, auf Grund von Beobachtungen und Filmstreifen die Verhaltenskomponenten zu analysieren

und die Voraussetzungen und Möglichkeiten phylogenetischer Folgerungen zu überprüfen.

1. Material, Methoden

Zur Verfügung stand ein Paar des Polarfuchses (*Alopex lagopus*), das mir freundlicherweise von Herrn Professor D a t h e am 8. 11. 1956 überlassen wurde, wofür ich auch hier herzlich danke. Es stammt aus dem Moskauer Zoologischen Garten. Die Tiere werden in einem Freigehege von ca. 8×10 m gehalten. Hier wurden auch Filmaufnahmen durchgeführt, welche neben Direktbeobachtungen für die Analysen ausgewertet wurden.

2. Allgemeine Kennzeichnung der Spiele

Als Sozialspiele werden Spielformen bezeichnet, die auf einen Sozialpartner (im Normalfall den Artgenossen) bezogen sind. Sie können in drei Formen auftreten:

Ohne Körperkontakt, mit Bewegungen des Verfolgens oder Verfolgtwerdens: Rennspiele.

Mit Körperkontakt: Kontaktspiele.

Verhaltensweisen, welche beiden Spielformen vorangehen oder sie unterbrechen, jedoch gewöhnlich zu weiteren Verhaltensweisen des Spieles führen: Initialspiele (vgl. T e m b r o c k 1958 a).

Prinzipiell soll das Spielverhalten von anderen Funktionskreisen des Verhaltens durch folgende Kennzeichen abgegrenzt werden:

„Spiele sind Verhaltensabläufe, deren Funktion weder aus den Handlungen noch ihren Effekten unmittelbar abgelesen werden kann. Sie führen nicht zu einer prinzipiellen Veränderung des Umfeldes des betreffenden Individuums“ (T e m b r o c k 1958 a).

Die folgende Darstellung bezieht sich ausschließlich auf die Sozialspiele. Solitärspiele (objektbezogen) wurden zwar als Beutespiele ebenfalls beobachtet, doch genügt das vorliegende Material zu einer Auswertung noch nicht. Beim Polarfuchs kommen sowohl Kontakt- als auch Rennspiele vor.

3. Allgemeine Beziehungen der Sozialspiele zu anderen Funktionen

Die Spiele mit dem Artgenossen zeigen eindeutige Beziehungen zur Rangordnung zwischen den beiden Spielpartnern in Hinblick auf die „Verteilung der Rollen“. Da uns nur ein Paar des Polarfuchses zur Verfügung stand, konnten weiterreichende Beobachtungen zur Soziologie nicht durchgeführt werden. Doch ist aus Freilandbeobachtungen ersichtlich, daß sie zu Vergesellschaftungen neigen. Einzelheiten dazu sind jedoch nicht bekannt. N o w o k o w (1956) schreibt über die Fortpflanzung des Polarfuchses, daß sie von erbitterten Raufereien der Männchen sowie Spielen zwischen Männchen und Weibchen begleitet wird. Die Brunft dauert 12 bis 14 Tage, und bisweilen sollen sich die Weibchen mehrfach paaren, was mit der ungleichen Reifung der Follikel in Zusammenhang

gebracht wird. Unter natürlichen Bedingungen soll sich eine Monogamie ausbilden. Die Wurfzahl ist sehr hoch (7 bis 10 Junge im allgemeinen). Das Männchen beteiligt sich an der Aufzucht der Nachkommenschaft. Es soll die Jungen zuerst verlassen, später auch das Weibchen, und die Jungengesellschaft selbst löst sich spätestens im September auf. Während der Aufzucht sind die Polarfüchse nach Nowokow ausgesprochen territorial, so daß die Baue gewöhnlich 3 bis 10 km voneinander entfernt liegen, wobei der Einzelbau sich über eine Fläche von 150 bis 180 m² ausdehnen kann.

Während beim Rotfuchs im allgemeinen bei erwachsenen Tieren zwischen verschiedengeschlechtlichen Exemplaren kein eindeutiges Rangverhältnis zustande kommt (ausgenommen sehr schwächliche Männchen, die von Weibchen „tyrannisiert“ werden können), ist dies bei unserem Polarfuchspaar anders. Bei ihnen läßt sich bei der Fütterung ein typisches Rangordnungsverhältnis nachweisen, das auch in anderen Situationen deutlich wird. Als wir die Tiere zusammensetzten, entwickelte sich sehr bald eine Rangordnung mit Dominanz des Rüden (Mitte November). Bereits im Dezember kam es zu einem Dominanzwechsel, der bis heute, also über zwei Jahre, beibehalten wurde. Während der Fortpflanzungsperiode (Ende April bis Anfang Mai) zeigte der Rüde in geringerem Ausmaß Verhalten des Ausweichens; es waren deutlich ambivalente Komponenten (Flucht und Annäherung) erkennbar. Eine erfolgreiche Ranz kam in beiden Jahren nicht zustande. Ob dies auf eine ungünstige Paar-Kombination zurückzuführen ist und die Unterlegenheit des Rüden mit dazu beigetragen hat, kann nicht sicher entschieden werden. Es kam jedenfalls mehrfach zum Aufreiten, meist nach vorangegangenen Spielen, auf die ja auch Nowokow hinweist.

Diese Sozialspele unterliegen in der Häufigkeit ihres Auftretens einem jahreszeitlichen Wechsel, der für den Rotfuchs bereits genauer analysiert wurde (Tembrock 1958a). Für den Polarfuchs reicht das Beobachtungsmaterial für eine genaue jahreszeitliche Quantifizierung des Spielverhaltens nicht aus. Doch kann auf Grund der bisherigen Erfahrungen an unserem Paar die Angabe von Nowokow bestätigt werden, daß während der Ranzzeit Spiele besonders häufig sind. Das intensivste Sozialspiel fällt danach in den April und Mai. Tendenzen hierzu werden jedoch schon im Dezember erkennbar, wenn es auch zu dieser Zeit noch recht selten ist. Dann folgt ein langsamer Anstieg bis zur Ranz hin. Danach wurden Spiele noch bis zum September beobachtet, doch zunehmend seltener.

Im ganzen scheinen die Spiele vor allem in der Zeit der Paarphase und der Familie aufzutreten, wobei der Kulminationspunkt fraglos in die Ranzzeit fällt. Es ist nicht bekannt, ob beim Polarfuchs das Paar über die Saison hinaus in irgendeiner Form weiter zusammenhält. Unsere Haltungsbedingungen schaffen die Situation ständigen Zusammenlebens. Daher können hier auch Wechselbeziehungen auftreten zu Zeiten, in

denen sie draußen zumindest nicht nachgewiesen sind. Obwohl die Tiere jederzeit miteinander spielen können, zeigt die Bereitschaft zum Sozialspiel (wie beim Rotfuchs) einen eigengesetzlichen Jahresverlauf. Dieser Jahresverlauf geht etwa parallel mit der allgemeinen Aktivität (vgl. T e m b r o c k 1958 b).

Das Spielverhalten zeigt ferner gewisse Beziehungen zur Intensität der Nahrungsaufnahme. Es ist am größten, wenn am wenigsten gefressen wird. Der Tiefpunkt der Spielbereitschaft liegt im Spätherbst. Zu dieser Zeit fressen sich die Polarfüchse eine kräftige „Speckschicht“ an. Diese Fettspeicherung geht im Stoffwechselzyklus der Keimdrüsenreifung voraus.

Die Sozialspiele zeigen im Jahreszyklus einen eindeutigen Zusammenhang mit dem Fortpflanzungszyklus (ähnlich wie beim Rotfuchs). Es besteht daher einiger Grund, diese Spielform dem Oberinstinkt der Fortpflanzung zuzuordnen. Während der Ranz wird das Spiel beim Rüden häufig durch Markierungsverhalten unterbrochen.

4. Die Spielformen

a) Initialspiele

Die besonderen Bedingungen der Rangordnung führen dazu, daß die Einleitung zu den Sozialspielen fast stets von der Fähe ausgeht. Nur während der Ranz, und damit der Zeit der höchsten Spielbereitschaft, kann auch der Rüde die Spieleinleitung vornehmen. Doch auch dies meist nur dann, wenn Spiele vorangegangen sind und er sich bereits voll in „Spielstimmung“ befindet. Die Spieleinleitung zeigt einige Varianten. Sie besteht gewöhnlich in einem spielerisch gelockerten Anlaufen mit nach vorn gerichteten Ohren und leicht geöffnetem Maul. Der Partner kann entweder sofort darauf eingehen oder aber auch durch andere Beschäftigung in Anspruch genommen sein. Im ersten Fall läuft er entweder spielerisch fort, und es entwickelt sich ein Rennspiel, oder er bleibt am Ort und wartet die weiteren Handlungen ab. Diese bestehen gewöhnlich in einem Anspringen, wobei eine oder auch beide Vorderpfoten von der Seite her auf den Rücken gelegt werden. Die Fähe hat während dieser Spieleinleitung das Maul halb geöffnet und den Schwanz erhoben. Reagiert der „angesprochene“ Partner nicht, dann packt sie ihn am Fell (gewöhnlich im Nacken) und schüttelt kräftig. Dies kann sogar geschehen, während er zum Schlafen eingerollt liegt oder frißt. Nähert sich die Fähe von hinten her, oder kehrt ihr der Rüde durch eine Wendung das Hinterteil zu, dann kann es zum Aufreiten kommen. Die Fähe preßt die Vorderbeine fest in seine Flanken und versucht dann, ins Rückenfell zu beißen, wiederum unter schleudernden Kopfbewegungen. Solche vollen Aufreibbewegungen („sexuelle Initiative“, wie sie S c h e n k e l auch vom Wolf beschreibt und wir sie vom Rotfuchs kennen) führt die Fähe nur zur Ranzzeit aus. Der Rüde kann dann den Kopf wenden, so daß sich

die geöffneten Mäuler gegenüberstehen. Gelegentlich erfolgt die Spieleinleitung auch durch ein Umtänzen des Partners, wobei der Vorderkörper angehoben ist. Schließlich kann der Körperkontakt als Einleitung der Kontaktspiele auch durch Schwanzzerren erreicht werden. Dabei wird stets die Schwanzwurzel quer mit dem Maul erfaßt. Der Partner macht einen Abwehrbuckel, er „zieht den Körper zusammen“, knickt auch häufig hinten ein und wendet sich dann gewöhnlich. Er versucht meist, mit dem Maul so weit vorn wie möglich zuzufassen. Da er selbst am Schwanz festgehalten wird, kann er allenfalls bis zum Hals des Spielpartners kommen (also bei unserem Paar zumeist der Fähe), gelegentlich noch bis zum Hinterkopf. Da die Fähe, ohne den Schwanz loszulassen, auszuweichen sucht, kommt es zu einem „Karussell“, oft auch zum Überkugeln. Auch beim Schwanzzerren werden wieder schleudernde Kopfbewegungen ausgeführt („Beißschütteln“). Mitunter packt der Rüde auch den Schwanz der Fähe (wiederum nur an der Wurzel) und dann drehen sich beide im Kreis, bis einer losläßt.

In diesem Stadium handelt es sich freilich nicht mehr um ein Initialspiel, sondern schon um echtes Kontaktspiel, weil der Partner bereits die Einleitung beantwortet hat. Lediglich wenn er nicht in Spielstimmung ist, reagiert er mit Abwehrbewegungen, Buckel, Herumbeißen, versucht loszukommen und bricht das Spiel dann sofort ab. Meist gelingt es jedoch der Fähe, durch wiederholte Spieleinleitungen den Rüden so weit „aufzuschaukeln“, bis er auf die Spiele eingeht. Die Spieleinleitung (wie auch das Spiel selbst) ist stumm. Nur Abwehrverhalten wird von Knurren oder knätschenden Lauten begleitet.

b) Das Rennspiel

Die Rennspiele sind relativ einfach, da sie nur aus Verfolgen und Fliehen bestehen. Der dominante Fuchs ist gewöhnlich der Verfolgende, doch kann er selbst aus eigener Initiative auch fortlaufen und den Partner damit zum Folgen veranlassen. Beim Rennspiel werden gern Hindernisse mit einbezogen und übersprungen. Gegen die Mauer, welche die Anlage an drei Seiten begrenzt (vierte Seite: Trennzaun zu den Rotfüchsen), kann ein Prallsprung ausgeführt werden, durch den eine plötzliche Richtungsänderung im Lauf ermöglicht wird. Das Rennspiel wird im Galopp ausgeführt, jedoch durch den für die Polarfüchse so typischen „hoppelnden Lauf“ (langsamer Galopp) eingeleitet. Zur Einleitung der Rennspiele gehört auch das Vorniedergehen als mimisch übertriebene Intentionsbewegung zum Fortlaufen, oft mit einem Hin- und Herspringen am Ort. Manchmal gehen sie aus dieser Haltung, bei welcher der Vorderkörper ohnehin den Boden berührt, ganz in Bauchlage über, besonders, wenn der Partner nicht recht mitmacht.

c) Das Kontaktspiel

Renn- und Kontaktspiele können miteinander abwechseln, doch nimmt die Häufigkeit der Kontaktspiele mit der Ranzzeit zu. Bei vollem Ablauf des Kontaktspieles (wenn also beide Partner gleiche Spielstimmung

aufweisen) lassen sich folgende Hauptelemente des Verhaltens unterscheiden:

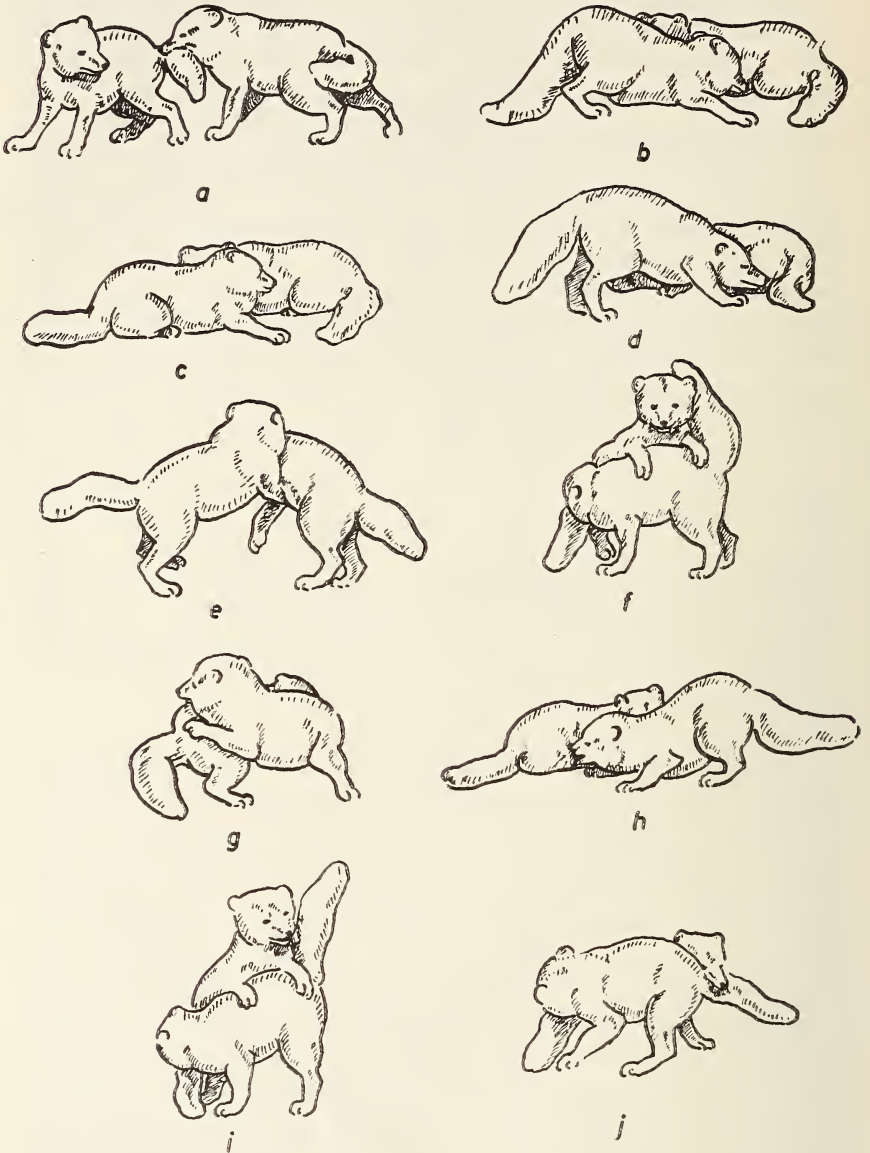


Abb. 1. Phasen des Kontaktspiels bei *Alopex* (Zeichn. n. Film): (a) Schwanzzerren (rechts die Fähe). (b u. c) Niedergehen mit Kopfkontakt bis zur Bauchlage. (d) Fähe richtet sich (zuerst hinten) wieder auf. (e) Beißkontakt (Nacktenbiß, kurze Tendenz zum Aufstellen). (f) Aufreiten (quer) des Rückens, während die Fähe seinen Schwanz an der Wurzel gepackt hat. (g) Kreisen bei Schwanzzerren durch Fähe. (h) Vorniedergehen (Flankenbiß). (i) Fähe wieder Schwanzzerren, Rüde erneutes Aufreiten. (j) Beide Schwanzzerren.

1. **Beißkontakt**: Der Spielpartner wird mit dem Maul gepackt und unter schleudernden Kopfbewegungen geschüttelt. Dieser Beißkontakt kann bei verschiedenen Stellungen zustandekommen (Stellungen unter 4 bis 7).
2. **Kopfkontakt**: Der Kopf berührt seitlich die Schulter-Kopfregion des Spielpartners. Dabei Antiparallelstellung.
3. **Körperkontakt**: Beide Spielpartner berühren sich mit den Körperseiten. Dieses kann sowohl in Parallel- wie auch in Antiparallelstellung geschehen. Hierbei oft schiebendes Gegeneinander-Drängeln.
4. **Vornniedergehen**: Die Vorderbeine werden tief eingeknickt, so daß der Vorderkörper gesenkt wird. Im Extrem werden die Vorderbeine seitlich geschoben (wobei das dem Partner zugewandte unter dem Vorderkörper zu liegen kommt), und der Vorderkörper liegt dem Boden auf. Diese Stellung kann in einem völligen Niedergehen enden (Bauchlage, gestreckt).
5. **Aufstellen**: Der Kopf wird über die Horizontale angehoben, dann ein Vorderbein erhoben, schließlich beide Vorderbeine gegen den Partner gestemmt, wenn dieser das gleiche tut. Damit kommt es zu einem Gegeneinander-Aufstellen. Die Mäuler sind in Beiß-Stellung geöffnet, doch kann hier kaum ein Beißkontakt zustande kommen, weil sie sich gewöhnlich Kiefer gegen Kiefer gegenüberstehen.
6. **Aufreiten**: Aus dem Körperkontakt kann es zum Aufreiten von der Seite her oder auch von hinten kommen. Dabei werden im ersten Fall die Vorderbeine auf den Rücken des Partners gelegt, im zweiten in die Flanken gepreßt. Das Aufreiten wird zur Ranz hin im Spiel häufiger. Es ist zunächst relativ ungerichtet (meist irgendwie von der Seite her), später erfolgt es gewöhnlich in der typischen sexuellen Form von hinten her.
7. **Bauch- und Wälzlage**: Der Polarfuchs liegt auf dem Bauch und geht aus dieser Haltung in eine Wälzlage über, er liegt auf der Seite oder auf dem Rücken und stemmt alle Beine gegen den Spielpartner.

Der Beißkontakt kann in den verschiedensten Stellungen auftreten, vor allem bei Kopfkontakt, Körperkontakt und dem Aufreiten. Beißziele sind vornehmlich der Nacken, der Hinterkopf, der Rücken und die Schwanzwurzel. Bisse in die Halsregion gehen oft in Beknabbern über.

Die Tendenz zum Niedergehen ist häufiger als jene zum Aufstellen. Auch werden Stellungen des Niedergehens oft relativ längere Zeit (manchmal bewegungslos) beibehalten, während das Aufstellen gewöhnlich nur kurzdauernd ist, oft auch unvollkommen bleibt, weil ein Partner gleich wieder abspringt.

Das Spiel wirkt auf den Beobachter zunächst recht ungerichtet, und es bedarf einiger Zeit, die hier beschriebenen Verhaltenselemente herauszusehen. Die Gründe hierfür liegen im häufigen Wechsel sowie in den ver-

schiedenen Übergangsformen zwischen den einzelnen Spielphasen. Daher ist es wesentlich, auch die Beendigung der einzelnen Komplexe zu untersuchen. Das Niedergehen kann, vorn beginnend, zur Bauchlage führen. In dieser Stellung verharren die Partner mitunter längere Zeit. Wird das Spiel nicht abgebrochen (bei längerem Liegen kann die Stimmung abklingen, die Partner stehen auf und gehen einfach auseinander), so kann ein „rückläufiges“ Verhalten auftreten: beide Füchse richten sich hinten wieder auf und kommen damit in die typische Stellung mit gesenktem Vorderkörper. Geht ein Partner nicht mit, dann zeigt der andere trotzdem dieses Verhalten, schiebt sich dann aber parallel weiter (weil das Gegenstemmen fehlt), und es kommt zum Körperkontakt in Antiparallelstellung. Durch Initialkomponenten („Spielaufforderung“) wird der noch liegende Partner wieder animiert (oft durch Schwanzzerren) und damit eine neue Spielphase eingeleitet. Gewöhnlich wechseln sich die Phasen ab, doch wird das Niedergehen häufiger wiederholt als das Aufstellen. Beißkontakt von der Seite her (meist in den Nacken) kann zum Parallelstellen beider Spielpartner und damit gleichzeitigem Körperkontakt führen. Dabei werden dann typische Tendenzen des Niederdrückens erkennbar und das Verhalten kann wieder in das Niedergehen einmünden. Das Aufstellen

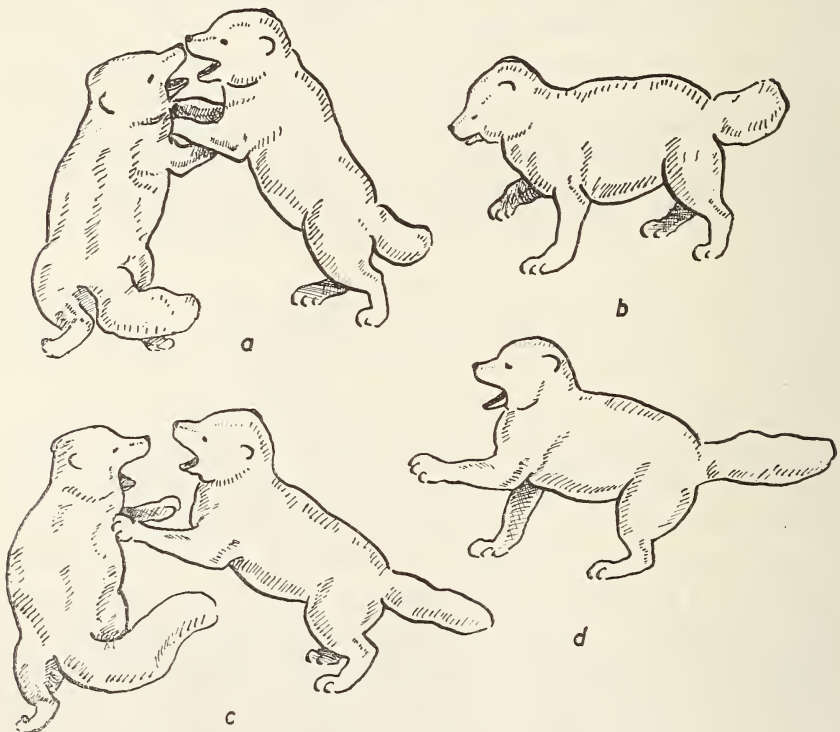


Abb.2. Aufstellen (a), dann Rüge nach dem Ablösen vom Partner (b): rechte Pfote noch angehoben. (c und d): dasselbe nochmals.

wird (wenn nicht vorher abgebrochen, weil der Partner nicht voll darauf eingeht) im Normalfall mit denselben Bewegungen beendet, die es einleiteten. Läßt man an dieser Stelle den Film rückwärts laufen, wirkt das Verhalten durchaus normal. Stets bleibt nach dem Trennen noch ein Vorderbein kurze Zeit erhoben (genau wie bei der Einleitung zum Aufstellen). Dadurch kann in dieser Phase das Aufstellen auch wieder neu eingeleitet werden. Erst wenn der Partner sich entfernt, wird das noch erhobene Vorderbein gesenkt.

Aufstellen ist stets ein „Distanzverhalten“, es vermeidet den Kopf- und Körperkontakt. Es kann nur zustande kommen, wenn die Partner einigermaßen frontal zueinander stehen und vor allem der Kopf angehoben wird. Dieses Kopfanheben ist stets die Voraussetzung für das Aufstellen. Erst dann folgt das Pfotenheben.

Während die Übergangsphasen im Spielverhalten variabel sind, erscheinen die Hauptkomplexe mit ihren speziellen Bewegungselementen recht konstant. Mit ihrem Auftreten wird das Verhalten in bestimmte Richtung „kanalisiert“. Zudem sind sie selbst durch häufige Wiederholung sowie eine gewisse Zeitdauer gekennzeichnet. Sie erweisen sich damit als Instinktbewegungen.

5. Spiel und vergleichende Ethologie

Sozialspiele finden sich in ähnlicher Ausbildung wie bei *Alopex* auch bei *Vulpes*. Der Rotfuchs ist hinsichtlich seines Spielverhaltens relativ eingehend untersucht (Tembrock 1958 a). Der Vergleich zwischen beiden Arten wird durch das ungleiche Material jedoch erschwert. Während beim Rotfuchs über 50 Exemplare von uns bisher beobachtet wurden, stand vom Polarfuchs bislang nur ein Paar zur Verfügung. Damit ist hier die

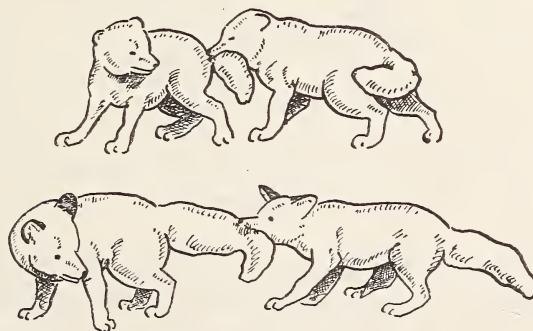


Abb. 3. Schwanzzerrn bei *Alopex* (oben) und bei *Vulpes* (unten).

Vergleichsbasis zu schmal, um Schlüsse auf prinzipielle Unterschiede zuzulassen. Im allgemeinen kann lediglich gesagt werden, daß alle wesentlichen Verhaltenselemente der Sozialspiele von *Alopex* auch bei *Vulpes* vorkommen. Ein Unterschied ist jedoch ebenso interessant wie auch auffallend: das Schwanzzerrn erfolgt beim Fuchs stets am letzten Drittel, beim Polarfuchs

an der Wurzel (Abb. 3). Ferner neigt der Polarfuchs mehr zum Niedergehen als der Rotfuchs, dafür ist bei ihm das Aufstellen wesentlich seltener. Außerdem ist das Schwanzzerrren beim Rotfuchs recht selten, bei unseren Polarfüchsen aber außerordentlich häufig.

Der Vergleich mit dem Rotfuchs läßt aber gewisse allgemeinere Rückschlüsse zu. Beim Rotfuchs finden sich fast alle Elemente der Kontaktspiele auch bei kämpferischen Auseinandersetzungen wieder, wobei der größere Anteil zu den Beschädigungskämpfen (Ernstkämpfen), der kleinere zu den Symbolkämpfen gehört. Symbolkämpfe sind bei monogamen Arten häufiger als bei polygamen. Im allgemeinen dürften die Verhaltenselemente der Beschädigungskämpfe die stammesgeschichtlich älteren sein. Symbolhandlungen (und Symbolkämpfe) sind dagegen im Rahmen der

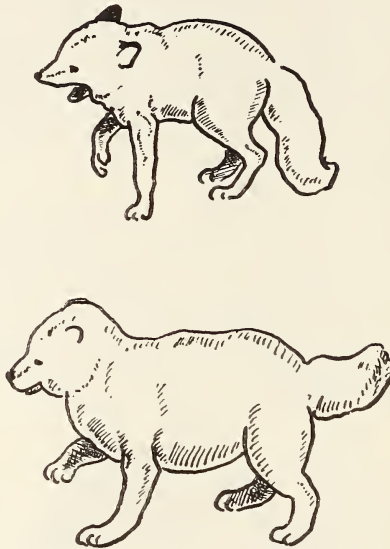


Abb. 4. Pfoteheben vor (oder nach) dem Gegeneinander-Aufstellen bei *Vulpes* (oben) und *Alopex* (unten).

Beziehungen der Fortpflanzungspartner wesentlich. Einzelne Verhaltensweisen sind jedoch nur aus dem Spiel bekannt. Für den Rotfuchs wurde angenommen, daß die Spiele Instinkthandlungen sind mit eigenem Appetenzverhalten, ihren Schlüsselreizen und autonomen Antriebsmechanismen, und im Sinne der Instinkt-Hierarchie bestimmten Oberinstinkten (major drives) zugeordnet. Beim Polarfuchs kann diese Folgerung zwar als wahrscheinlich angenommen werden, doch fehlt der Beweis, da das Kampfverhalten noch nicht beobachtet wurde; es tritt (wie beim Rotfuchs) zwischen einem Paar nicht auf. Allerdings kommen während der Ranzzeit gewisse Symbolkämpfe zwischen den beiden Fortpflanzungs-

partnern vor. Sie enthalten weitgehend Verhaltensformen, die auch im Spiel vorkommen (Komplex: Aufstellen).

Instinktbewegungen, welche im Spiel auftreten, reifen ontogenetisch recht früh. Die weitgehende Übereinstimmung in vielen Verhaltens-elementen zwischen den Gattungen *Alopex* und *Vulpes* läßt vermuten, daß es sich wenigstens teilweise um stammesgeschichtlich alte Bewegungsformen handelt. Es muß zudem die Möglichkeit erwogen werden, daß bestimmte Verhaltensnormen, welche nur im Spiel auftreten, altes Erbgut darstellen, das in den übrigen Funktionskreisen nicht mehr vorkommt. Dazu gehört das eigentümliche Schwanzzerren. Es könnte ursprünglich der Verhaltensbeziehung zwischen Jungen und Mutter (bzw. Eltern) entstammen. Phylogenetische Untersuchungen sind besonders erfolgversprechend, wenn sie an Strukturen (morphologisch wie ethologisch) durchgeführt werden können, welche nicht einem starken Umweltdruck unterworfen sind. Denn dieser kann leicht zu Konvergenzen führen, oder umgekehrt homologe Strukturen in gänzlich verschiedene Richtungen hin ausgestalten. Nun sind sich die Interpreten der tierischen Spiele wohl wenigstens in dem einen Punkte einig, daß die Spiele weitgehend aus dem Umfeld herausgelöst sind. Die Belange der Umwelt wirken anscheinend auf das Wesen der Spiele (fast) stets nachteilig. Daher die Vorstellung Ballys vom „entspannten Feld“, in welchem die Spiele ablaufen. Unabhängig von den Folgerungen, die sich aus derartigen Auffassungen für das Spielverhalten im einzelnen ergeben, scheint mir ein Gesichtspunkt auf jeden Fall bedeutsam:

Das Spielverhalten bedarf als *Sozialspiel* des Partners, auch wenn es aus eigenem Antrieb anläuft. Aber es ist dann, wenn der Artgenosse darauf eingeht und sich in der gleichen Spielstimmung befindet, gewissermaßen ein innerartliches Verhalten in „Reindarstellung“, wie es in anderen Funktionskreisen kaum vorkommt. Denn diese haben stets als integrierende Bestandteile gewisse Außenfaktoren des Umfeldes, die variabel sind und in jedem Falle mitgestaltend wirken. Und selbst das Fortpflanzungsverhalten steht unter einem (innerartlichen) Selektionsdruck, der die Verhaltensgestaltung erheblich beeinflußt. So scheinen die Verhaltenselemente der Sozialspiele für phylogenetische Betrachtungen besonders geeignet zu sein. Sie bieten die Voraussetzung für einen ausgesprochen konservativen Zug in der Evolution, für die Persistenz bestimmter Verhaltensbestandteile. Es wird freilich noch einer gründlichen Homologieforschung vorbehalten bleiben, die stammesgeschichtliche Verwandtschaft ähnlicher Verhaltensabläufe nachzuweisen, die im Spiel oder Kampf auftreten. Es wurde an anderer Stelle (Tembrock, im Druck) bereits auf einige vergleichbare Verhaltensformen bei Säugetieren hingewiesen. Hier sei zunächst die Gruppe des Niedergehens (über das Vorniedergehen bis zum Hinlegen) im Spiel (und Kampf) hervorgeho-

ben. Vergleichbare Bewegungen sind bei Raub- und Huftieren weit verbreitet (Abb. 5).

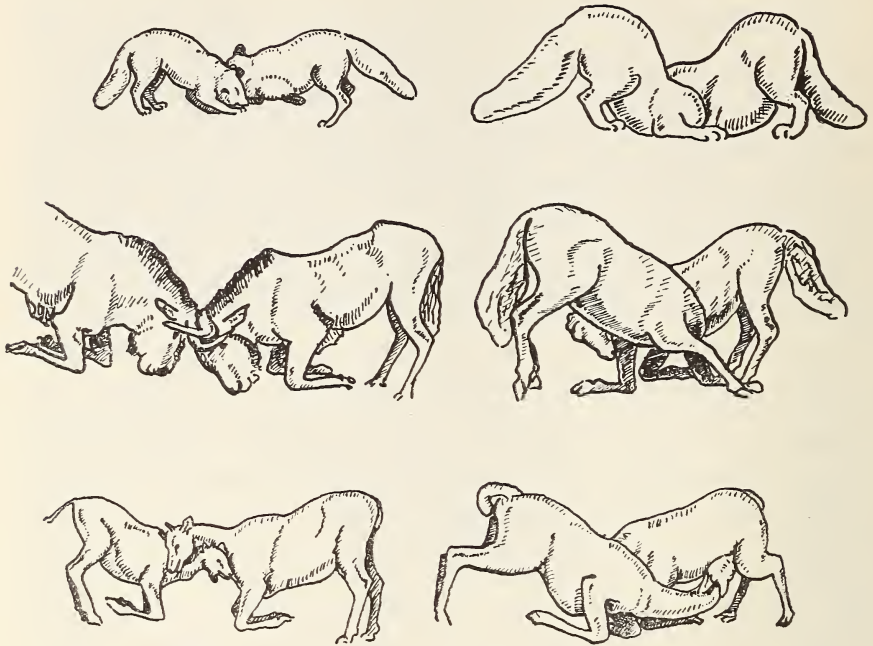


Abb. 5. Vorniedergehen im Vergleich: (oben) *Vulpes* und *Alopex*; (Mitte): *Connochaetes gnu* und Pferd; (unten): Nilgau (nach Walther) und Guanako.

Das Vorniedergehen findet sich bei reiner Frontalstellung im Stirnkampf (Gnu). Gewöhnlich kommt es aber zu einer geringen Verschiebung der Partner zueinander, so daß entweder die Köpfe oder auch der Hals, und schließlich Teile des Körpers mit entgegengesetzt gerichteten Köpfen (Antiparallel-Stellung) sich aneinander vorbeischieben. Dies kann zum Kopfschieben (Rotfuchs, Polarfuchs), zum Halskampf (Tylopoden, Nilgau) oder zum Beißkontakt (Rotfuchs, Polarfuchs, Pferd, Tylopoden) führen.

Da Hals- und Stirnkampf gegenüber dem Beißkampf als abgeleitet anzusehen sind, scheint wohl die ursprüngliche Aufgabe des Vorniedergehens im Schutz der Kehle (und der Vorderextremitäten) bestanden zu haben. Es ist bei manchen Formen dann zu einem „aktiven“ Verhalten geworden, indem es zum Niederdrücken des Gegners eingesetzt wird (Tylopoden, Nilgau, auch bei den Caniden).

Aus der Frontalstellung heraus kann es aber auch zu einem Distanztyp des Verhaltens kommen. Dann wird zunächst der Kopf angehoben, gewöhnlich das Maul geöffnet und zur Fernhaltung des Partners ein Vorderbein angehoben. Beides kommt bei *Vulpes* und *Alopex* im Spiel vor (Abb. 4).

daraus kann das Gegeneinander-Aufrichten hervorgehen, mitunter auch unter Aufgabe des Kontaktes. Beide Verhaltenskomplexe (Niedergehen, Aufstellen) können bei derselben Art vorkommen. Sie sind im Spiel bei *Alopex* und *Vulpes* vorhanden. An anderer Stelle wurde bereits auf weitere Beispiele hingewiesen (Tembrock, im Druck). Es bedarf noch gründlicher Untersuchungen, Homologie und Konvergenzen zu sondern. Doch scheinen die Sozialspiele aus den oben erwähnten Gründen besonders geeignet zu sein, phylogenetisch alte Bewegungsweisen zu ermitteln. Es darf erwartet werden, daß Säugetiere nicht nur je nach systematischer Stellung viele morphologische Kennzeichen gemeinsam haben, sondern auch ethologische. Für manche systematische Streitfrage, deren die Säugetiere zahlreiche bieten (schon innerhalb der Caniden!) können sich hier fruchtbare Ansatzpunkte ergeben. Es spricht manches auch im Verhalten dafür, daß die „Füchse“ innerhalb der *Canidae* recht ursprünglich sind, und *Alopex* vielleicht in manchen Eigenschaften weniger spezialisiert als *Vulpes*. Es ist überraschend genug, daß der ökologisch so einseitig an sein herbes (und relativ einförmiges) Verbreitungsgebiet angepaßte Polarfuchs in seinem Spielverhalten unbekümmert ein erstaunliches Verhaltensrepertoire zutage fördert, das völlig beziehungslos zur „rauen Wirklichkeit“ erscheint. Es muß in einer anderen Umwelt entstanden sein. So sollte man gerade diesen Verhaltenskomplex recht genau untersuchen; er könnte uns Einblick in Zusammenhänge gestatten, die im umweltgelösten Spiel offensichtlich werden.

Zusammenfassung

Es werden Beobachtungen über Sozialspiele an einem Polarfuchs-Paar mitgeteilt. Dabei werden folgende Verhaltenskomplexe herausgearbeitet: Der Beißkontakt, der Kopfkontakt, der Körperkontakt, das Vornniedergehen, das Aufstellen, das Aufreiten sowie die Bauch- und Wälzlage.

Bestimmte Verhaltensseinheiten werden mit denen des Rotfuchses und anderen Säugetieren verglichen. Hierbei sind besonders die Komponenten des Vornniedergehens und des Aufstellens erörtert. Schließlich wird die Vermutung vorgetragen, daß die instinktiven Verhaltensformen dieser Spiele — da kaum umweltbezogen — stammesgeschichtlich sehr konservativ seien und daher für vergleichende systematische und phylogenetische Untersuchungen besonders geeignet.

Literatur

- Bally, G. (1945): Vom Ursprung und den Grenzen der Freiheit: Eine Deutung des Spiels bei Tier und Mensch. — Basel.
- Meyer-Holzappel, M. (1956a): Das Spiel bei Säugetieren. — Handb. d. Zool. 8, Teil 10.
- (1956b): Über die Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen. — Z. Tierpsychol. 13, 442—462.

- Nowokow, G. A. (1956): Die Raubsäuger-Fauna der UdSSR. — Moskau-Leningrad (russ.)
- Rensch, B. u. G. Dücker (1959): Die Spiele von Mungo und Ichneumon. — Behaviour 14, 185—213.
- Schenkel, R. (1947): Ausdrucksstudien an Wölfen. — Behaviour 1, 1—49.
- Tembrock, G. (1957): Zur Ethologie des Rotfuchses unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens. — Zool. Gart., NF. 23, 289—532,
- (1958a): Spielverhalten beim Rotfuchs. Zool. Beitr., NF. 3, 423—496.
- (1958b): Zur Aktivitätsperiodik bei *Vulpes* und *Alopex*. — Zool. Jb., Abt. f, Allg. Zool. u. Phys. d. Tiere, 68, 297—324.
- (im Druck): Vergleichende Verhaltensforschung bei Säugetieren. — Zool. Gart., NF.

Anschrift des Verfassers: Dr. Günter Tembrock, Zoologisches Institut der Humboldt-Universität, Berlin N 4, Invalidenstr. 43.

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): Tembrock Günter

Artikel/Article: [Spielverhalten und Vergleichende Ethologie 1-14](#)