

Zum Liegeverhalten des Weißschwanzgnus (*Connochaetes gnou* Zimmermann, 1780)¹

Von FRITZ WALTHER

Aus dem Zoologischen Garten Zürich — Direktor: Prof. Dr. H. Hediger

Eingang des Ms. 6. 10. 1964

Der m. W. zuerst von HEDIGER (1954) nachdrücklich betonte Grundsatz, in der Tierpsychologie vom „Prinzip der Sparsamkeit“ nicht erst bei der Interpretation, sondern bereits bei der Fragestellung Gebrauch zu machen, hat sich seither stets aufs neue bewährt. So führte auch die nähere Untersuchung eines so selbstverständlich, ja geradezu langweilig erscheinenden Verhaltens, wie es das Liegen der Horntiere ist, zu ganz überraschend vielseitigen Ergebnissen. Im Rahmen von Schilderungen des Verhaltens vom Dibatag (WALTHER, 1963) und von *Tragelaphus*-Arten (WALTHER, 1964) habe ich dazu bereits einiges mitgeteilt. Die folgende kleine Studie soll dieses Material bestätigen, ergänzen und weiterführen. Die Weißschwanzgnus erschienen mir dazu besonders geeignet, weil bei ihnen – namentlich in den Liegestellungen und im Demutliegen – einige interessante Besonderheiten auftreten und sie zu den verhältnismäßig wenigen Hornarterarten zählen, die sich wälzen. Gerade das Wälzen, ein Komfort-Verhalten, weist aber enge Beziehungen zum Liegen auf und sollte daher einmal im Zusammenhang damit betrachtet werden.

Die folgenden Befunde stützen sich auf Beobachtungen an den 1,3 Weißschwanzgnus des Zürcher Zoologischen Gartens vom Mai bis Juli 1964. Hinzu kommen ergänzend Beobachtungen an 1,8 Weißschwanzgnus im Münchener Tierpark Hellabrunn im Juli und August 1958 und an 1,4 Tieren im Frankfurter Zoo im Mai und Juli 1959.

Mein aufrichtiger Dank gilt Herrn Prof. Dr. H. HEDIGER (Zoo Zürich) und der Schweizer Gertrud-Rüegg-Stiftung, die mir meinen Aufenthalt und meine Arbeit am Zürcher Zoo ermöglichen.

Ich habe ferner zu danken den Herren Dir. Prof. Dr. B. GRZIMEK und Dr. R. FAUST (Frankfurt a. M.), Dir. H. HECK und Dir. M. ZOLL (München) und Herrn F. BUCHER (Zürich), sowie dem Personal aller genannten Zoologischen Gärten, das mich stets aufs freundlichste unterstützte.

1. Hinlegen und Aufstehen

Die Einleitung zum Niederlegen kann in der Intensität und Ausführlichkeit recht unterschiedlich sein. Ich schildere zunächst den ausgeprägten Fall.

Dabei senkt ein Weißschwanzgnu den Kopf zu Boden und versammelt die Läufe unter dem Leib. Die Nase berührt die Erde oder bleibt 10 bis 20 cm davon entfernt. Manchmal bläst das Tier dann Atem in heftigem Stoß gegen den Grund, so daß der Staub aufwirbelt. Es tritt um die eigene Achse, steht wieder still und hebt stampfend ein Vorderbein. Schließlich scharrt es mehrfach mit einem Vorderlauf und wiederholt das eventuell nach einer Pause.

Das Hinlegen selbst geht hier sehr rasch. Fast gleichzeitig bricht das Gnu auf beiden Vorderbeinen zum Stütz auf die Carpalgelenke nieder und zieht die Schnauze zur Brust hin an. Die Nüsternregion kann dabei den Boden berühren, ebenso die nach vorn aus-

¹ Mit Unterstützung der Gertrud-Rüegg-Stiftung

schwingende Rundung der Hörner. Dies kann zum Bodenforkeln führen, wobei das Gnu nicht selten noch 1 bis 2 m auf den Carpalgelenken nach vorn rutscht. Dann greift ein Hinterlauf rasch zwischen die Metacarpalen, und das Tier läßt sich hinten schnell, fast fallend, nieder. Zuletzt knickt es in den Vorderläufen vollständig ein, so daß die Brust zu Boden kommt.

Wie bereits gesagt, gibt es zu diesem „Grundschemata“ zahlreiche Variationen.

Wirklich obligatorisch sind an Initialhandlungen nur Kopf-tief-Halten und Versammeln der Läufe. Fakultativ sind Herumtreten um die eigene Achse, Stampfen und Scharren. Letzteres ist in der Mehrzahl der Fälle üblich, jedoch — wie beschrieben — meist nur einseitig. Aufeinanderfolgendes Scharren mit beiden Vorderläufen sah ich vor dem Liegen nur ganz ausnahmsweise. Ferner können beim Niederlegen die Berührung des Bodens mit Nase und Hörnern und erst recht das Bodenforkeln und Nach-vorn-Rutschen fehlen.

Während längerer Ruheperioden stehen die Tiere manchmal kurzfristig auf und tun sich dann erneut unter Seitenwechsel nieder. Dabei können sämtliche „Präliminarien“ fehlen.

Beim Aufstehen stemmt sich ein Gnu hinten voll hoch und erhebt sich fast gleichzeitig vorn zum Stütz auf die Carpalgelenke. Es zieht einen Vorderlauf nach vorn heraus und setzt den Huf auf. Während es sich so vorn aufrichtet, tritt es gleichzeitig mit dem zweiten Vorderfuß auf.

Erheben sich die Tiere nach längerem Liegen, so strecken und/oder schütteln sie sich meistens. Anschließend putzen und kratzen sie sich und geben Harn oder Kot ab.

Im Liegen können sie wiederkauen, sämtliche Handlungen der Körperpflege ausführen und auch gegebenenfalls durch Kopfwerfen drohen.

2. Wälzen

Die Einleitungshandlungen zum Sich-Wälzen gleichen völlig denen zum Niederlegen, nur verlaufen sie ganz überwiegend gemäß der höchsten Intensitätsstufe (S. 1). Auch scharren die Tiere dabei meist abwechselnd mit den Vorderläufen, z. B. erst mehrfach rechts, dann mehrfach links, eventuell noch einmal mehrfach rechts usw. Auch das Niederlegen geschieht in der gleichen Weise wie zum Ruhen, auch hier aber meist mit der größtmöglichen Heftigkeit, also unter Aufsetzen von Nase und Hörnern, Bodenforkeln und Vorrutschen auf den Carpalgelenken.

Bei einiger Übung kann man stets, während ein Gnu sich niederlegt, eine Prognose stellen, ob es sich anschließend wälzen oder ruhen wird. Diese Voraussage trifft ungefähr in 90% der Fälle zu. Beim Rest, bei dem also das Gegenteil des Erwarteten eintraf, hatte ich den sehr bestimmten Eindruck, daß nicht die Prognose falsch war, sondern daß es sich das Tier im letzten Augenblick „anders überlegt“ hatte. Besonders deutlich war das dann, wenn man auf Grund der Initialhandlungen die Diagnose „Niederlegen, um zu ruhen“ gestellt hatte. Wälzte sich das Gnu dann doch, so geschah das nämlich nicht — wie sonst — sofort nach dem Niedergehen, sondern nachdem es ein paar Sekunden oder sogar ein paar Minuten zunächst ruhig gelegen hatte.

Hat sich ein Gnu zum Wälzen niedergelassen, so wirft es sich anschließend auf die Seite und wälzt sich unter schnellenden Bewegungen der Extremitäten, vor allem der Hinterläufe, richtet sich wieder zur normalen Liegestellung („Sitzen“) auf, wirft sich auf die andere Seite und wälzt sich erneut. Es liegt dabei also vorwiegend auf der Seite. Nur bei sehr intensivem Wälzen können die Gnus völlig auf dem Rücken liegen und alle vier Beine in die Luft strecken (Abb. 1). Dann bohren sie auch u. U. die Spitzen der krummen Hörner in die Erde und stoßen sich damit ab. Ein Überrollen über den Rücken, z. B. von der linken auf die rechte Seite, aber habe ich nie gesehen, vielmehr

ging der Seitenwechsel stets über das Sitzen vonstatten.

Gewissermaßen eine „Abkürzung“ des Wälzens ist das Halsreiben. Dabei streckt ein liegendes Tier Hals und Kopf lang nach vorn, so daß Kinn, Kehle und die Unterseite des Halses auf dem Boden liegen, und reibt diese dann mit fegenden Bewegungen nach links und rechts hin und her. Den Kopf kann es dabei drehen und so auch die



Abb. 1. Sehr intensives Wälzen (Zoo Frankfurt a. M.)

Wange am Boden reiben. Anschließend an das Wälzen stehen die Tiere häufig auf und schütteln sich, wobei sie den Kopf ein wenig vorstrecken, im übrigen aber keine besondere Haltung einnehmen. Um das einleitende Bodenforkeln und das Rutschen auf den Carpalgelenken ein wenig besser zu verstehen, sei bereits hier darauf hingewiesen, daß die Gnus sich noch in einem 3. „Funktionskreis“ in gleicher Weise vorn niederlassen wie beim Hinlegen und Sich-Wälzen, nämlich beim Kampf. Bodenforkeln und Nach-vorn-Rutschen sind dort autochthon als Drohform und Angriffsintention.

3. Liegestellungen

An Liegestellungen finden sich die bei Boviden übliche „Sitzstellung“ (WALTHER 1964) sowie das seitliche Rückwärtswenden des Halses und Kopfes, wobei die Schnauze neben den Hinterlauf oder in die Schenkelbeuge zu liegen kommt. Auf die Kruppe oder oben auf den Schenkel legen erwachsene Gnus das Haupt nicht. Wie die meisten anderen Horntiere strecken sie im Liegen auch Hals und Kopf nach vorn, wobei sie Hals und Kehle voll auf die Erde legen können, ebenso oft sich aber auch nur mit dem Kinn aufstützen (Abb. 2 a). Während z. B. *Tragelaphus*-Arten (WALTHER 1964) ausgesprochen selten flach — also auch mit Hals und Kopf — auf der Seite liegen, ist dies bei Weiß-



Abb. 2. Liegestellungen und -formationen (Zoo Zürich) — a. Liegen auf der Seite (links) und mit vorgestrecktem Hals (rechts), b. Aufstützen der Schnauze und Vorstrecken eines Vorderlaufes, c. Kettenformation. „Sitzstellung“ (links), Seitwärts-Wenden des aufgestützten Kopfes (Mitte), d. Pulkformation. Die beiden hinteren Tiere im 90°-Stern

schwanzgnus im Zoo gang und gäbe (Abb. 2 a). Dazu müssen die Tiere sich allerdings völlig sicher fühlen. Nach Beobachtungen an Weißbartgnus (*Connochaetes taurinus*) ist das in Freiheit bei Erwachsenen recht selten, häufiger aber bei Jungtieren.

Liegen die Gnus in Sitzstellung, so strecken sie oft den Vorderlauf der im Ruhen konvex gebogenen Körperseite lang nach vorn aus. Gleichzeitig können sie auch Hals und Kopf lang vorstrecken. Endlich setzen liegende Weißschwanzgnus noch die Schnauze senkrecht oder zur Brust angezogen auf den Boden auf (Abb. 2 b). ♂♂ und ♀♀ tun das gleichermaßen. Es ist eine bei Horntieren verhältnismäßig seltene Ruheform. Nur beim Gnu findet sich noch eine Variante dieser Stellung, bei der das Tier die Nase mit der Nüsternregion unmittelbar vor der Brust aufsetzt, dann die Stirn zur konkav gebogenen Körperseite dreht und so stark nach vorn überkippen läßt, daß schließlich die Hörner mit der Rundung den Boden fast oder wirklich berühren (Abb. 2 c). Die Ohren hängen bei ruhenden Gnus noch stärker seitlich herab, als sie dies sonst ohnehin tun.

4. Liege- und Wälzplätze

Ein Gnuterritorium im Zoo hat eine bestimmte Gliederung. Daß der Stall ein „Heim“ im Sinne HEDIGERS (1949) ist, ist nicht weiter verwunderlich. In den Zoologischen Gärten ist es üblich, den Tieren das Futter — mindestens das Kurzfutter — im Stall zu reichen. Sie finden hier Schutz vor Sonne und Regen und im Winter vor der Kälte. Endlich gewähren die Einzelboxen des Stalles den rangtiefen Rudelmitgliedern Schutz vor eventuellen Belästigungen durch Ranghöhere. Bemerkenswert ist eher wie verhältnismäßig gering die „Stalltreue“ der Gnus ist. Während z. B. die Hartmann-Zebbras, die in Zürich zusammen mit den Weißschwanzgnus in einem Gehege sind, sich während der Ruheperioden vorzugsweise in der Nähe des Stalles aufhalten, haben die Liegeplätze im Gehege für die Gnus mindestens die gleiche Anziehungskraft wie der Stall.

Bäume und Büsche im Gehege oder außerhalb am Rande des Geheges spielen im Hinblick auf die Wahl dieser Plätze eine gewisse Rolle. Jedoch ist die Baum- und Strauch-„Kulisse“ für die Gnus offensichtlich nicht so wichtig wie z. B. für Sitatunga und Kudu (WALTHER 1964), da Gnus sich auch häufig auf völlig freier Fläche niederlegen, was die genannten anderen Arten nicht tun, solange sie irgendeine andere Möglichkeit haben.

Liegeplätze gibt es in einem Gnugehege von entsprechender Größe stets mehrere. Im Zürcher Zoo waren es fünf, bei denen sich deutlich eine Reihenfolge nach der Häufigkeit des Aufsuchens ergab (Abb. 3). Der Liegeplatz 1. Ordnung war identisch mit dem Wälzplatz. Wälzen kam zwar auch auf den anderen Liegeplätzen vor, dann aber fast stets erst, nachdem die Tiere zuvor beträchtliche Zeit gelegen hatten. Sie suchten also diese Plätze nicht direkt auf, um sich dort zu wälzen, wie es am Wälz- und Liegeplatz 1. Ordnung sehr häufig geschah. Ferner hatte der Zürcher Bulle unmittelbar neben diesem Liegeplatz seinen Kotplatz, der auch die sonst diffus kotenden ♀♀ mitunter anregte, sich hier zu entleeren. (Gnus schnuppern oft an bereits vorhandenem Kot und können dann ihre Exkremente an der gleichen Stelle abgeben.) Dieser Liegeplatz lag, durch Gehegelänge entfernt, gegenüber dem Stall zwischen zwei Bäumen und in einem Abschnitt des Geheges, an dem außen ein weniger begangener Besucherweg vorbeiführte.

Auch die Liegeplätze 2. und 4. Ordnung waren in diesem Gehegeteil, jeweils 10 bis 20 m näher zum Stall. Der 2. war um einen liegenden Baumstamm herum, an dem die Tiere — vor allem der Bulle — oft mit den Antorbitaldrüsen markierten. Der 4. war wieder unter einem Baum. Der Liegeplatz 3. Ordnung lag frei, also ohne „Baumdeckung“, mitten im Gehege, ungefähr 15 m vor einem stark begangenen Besucherweg und ca. 30 m vor den Liegeplätzen 1., 2. und 4. Ordnung. Noch näher zum Besucher-

weg befand sich der 5. Platz unter dem Stalldach, der jedoch nur bei starkem Sonnenschein oder bei heftigem Regen aufgesucht wurde. Bei Regen legten sich die Gnus dort allerdings nur selten nieder.

An den Liegeplätzen 1., 2. und 4. Ordnung lagen die Tiere oft im Pulk (Haufen ohne besondere Ordnung) bzw. im „Stern“ (S. 6), an den Liegeplätzen 3. und 5. Ordnung meist in Kettenform, d. h. eines neben dem anderen, alle zum Besucherweg hin orientiert.

Ein wichtiger Faktor für die Wahl des Liegeplatzes ist also die Sicherheit bzw. Ungestörtheit. Ferner zeigt sich hier deutlich, wie die Gnus die Umgebung außerhalb des Geheges beachten und in ihr Aktionssystem mit einbeziehen. (Das trat übrigens auch noch bei anderen Gelegenheiten hervor. Der Zürcher Bulle reagierte z. B. auf das Erscheinen bestimmter Personen in der Umgebung des Geheges, sowie auf das Auftauchen einiger Fahrzeuge prompt mit dem „Bullenruf“, einem schmetternden, 7- bis 14mal wiederholten „höüüt“.)

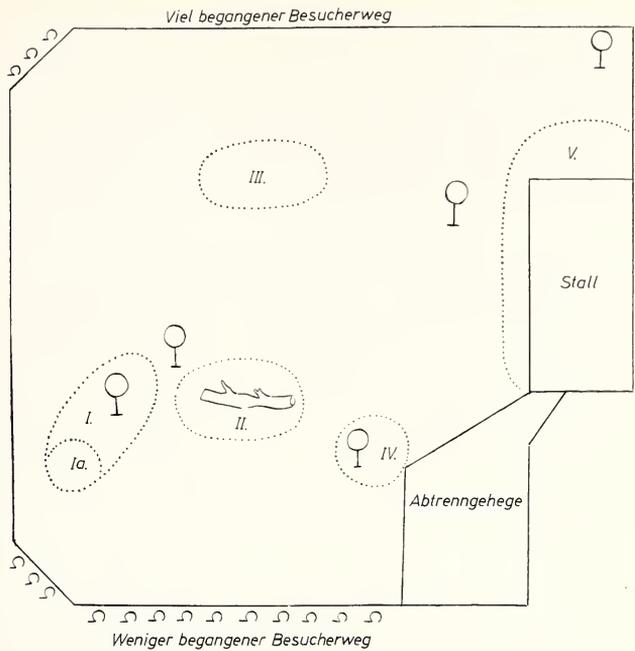


Abb. 3. Skizze des Zürcher Gnugeheges. = Grenzen der bevorzugten Liegeplätze. I. Liegeplatz 1. Ordnung; Ia. Wälzplatz 1. Ordnung; II. Liegeplatz 2. Ordnung; III. Liegeplatz 3. Ordnung; IV. Liegeplatz 4. Ordnung; V. Liegeplatz 5. Ordnung

5. Orientierung zum Kumpanen

Noch stärker als zur Umgebung orientieren sich liegende Gnus zum Kumpanen. Im Zürcher Zoo mußte aus tierärztlichen Gründen ein ♀ für einige Tage abgesperrt werden. Es befand sich hinter einem Trenngitter in Sichtföhlung mit den anderen. Nahe am Trenngitter war der Liegeplatz 4. Ordnung, während sich der Liegeplatz 1. Ordnung am anderen Ende des Geheges befand. In der Zeit nun, da das ♀ abgesperrt war, lagen die übrigen Rudelmitglieder so gut wie ausschließlich auf dem Ruheplatz 4. Ordnung, nahe am Trenngitter. Nachdem sie wieder zugelassen worden war, ruhten alle Tiere wieder ganz vorwiegend auf dem Liegeplatz 1. Ordnung.

Die Liegedistanz ist — *ceteris paribus* — kleiner als die Distanz beim freien Weidengang und reicht von 2 m bis zur Beröhrung am Analpol, während die Distanz beim Weiden zwischen den einzelnen Tieren meist 5 bis 15 m betrögt. Ein äsendes Rudel zieht sich auseinander, ein ruhendes ballt sich zusammen.

Die „Sternformation“ (WALTHER 1958 und 1964) tritt hier vor allem beim Bullen und seiner Favoritin, bei der Mutter und dem (öleren) Kind sowie sonst bei Individuen, die aus irgendwelchen Gründen „enger miteinander liiert“ sind, zutage (Abb. 2 d).

Gerade Gnus ruhen häufig im „funktionalen Stern“ (Abb. 4 c). Das ist ein Sonderfall der Sternformation, insofern sich die Tiere dabei nicht mit dem Analpol zum Körper des Kumpanen hin orientieren, wohl aber so liegen, daß jedes in eine andere Richtung blickt. Sie können also z. B. umgekehrt-parallel nebeneinander liegen oder rechtwinklig bzw. spitzwinklig mit dem Kopf zum Analpol eines anderen Herdenmitgliedes orientiert sein. Nie aber sah ich ein Tier in kurzer Entfernung z. B. frontal zum anderen liegen. Auch rechtwinkliges Liegen mit dem Kopf zum Kopf oder zur Körpermitte eines Partners kommt nur ausnahmsweise einmal vor. Der Kumpan wird also beim „funktionalen Stern“ insofern berücksichtigt, als jedes Tier offensichtlich bestrebt ist, freien Ausblick zu haben und nicht in der Sicht durch ein liegendes Herdenmitglied behindert zu sein. Anlehnung hinten, wie bei der eigentlichen Sternformation aber suchen sie nicht.

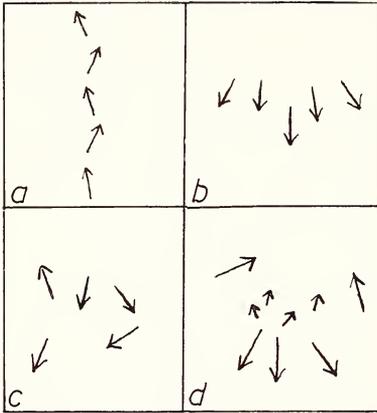


Abb. 4. Schematische Darstellung einiger Liegeformationen. — a. Reihenformation, b. Ketten- („Fächer“-) formation, c. Pulk (funktionaler Stern), d. ♀♀-Verband mit Jungen in der Mitte.

Haben sie dagegen zuvor längere Zeit an einem Ort, z. B. um den Wälzplatz herum, gestanden, so legen sie sich im Pulk nieder (Abb. 4 c). Dabei treten dann funktionaler und eigentlicher Stern auf.

Man kann also aus der Formation eines liegenden Verbandes erkennen, ob dieser unterwegs oder am Standort ist.

Sind Mütter mit ungefähr gleichaltrigen Kälbern zusammen, so nehmen sie diese beim Liegen oft in die Mitte oder schließen sogar einen Ring darum (Abb. 4 d).

Beunruhigt bilden Gnus eine Kette (Abb. 4 b), eines neben dem anderen, Gesicht zur Gefahrenquelle. Typischerweise zieht dann der Bulle vor die Front der ♀♀. Ruhen sie nun an einer Stelle, an der sie aus einer bestimmten Richtung von vornherein Beunruhigungen erwarten müssen, so tritt die Kette — mit 1 bis 2 m Distanz zwischen den einzelnen Tieren — auch im Liegen auf. Bei den Zürcher Gnus war das vorwiegend an den Liegeplätzen 3. und 5. Ordnung der Fall, wo der viel begangene Besucherweg die Unruhequelle bildete (S. 5). Der Bulle lag dann stets zwischen den ♀♀, oft gegenüber diesen um eine halbe Körperlänge vorgeschoben. Man könnte diese Kettenformation auch „Fächerformation“ nennen, denn es macht sich auch hierbei ein wenig die Tendenz zum Stern geltend, und die Tiere liegen mit den Analpolen enger zusammen als vorn. Legt sich eines um oder kommt eines neu hinzu, so passieren manchmal „Unachtsamkeiten“, d. h. es legt sich so, daß es mit dem Kopf näher zum Partner kommt. Dann fängt dieser sofort an, betont mit dem Kopf zu werfen. Auch derjenige, der sich dazu gelegt und den Anlaß gegeben hat, droht oft so dagegen. Entweder korrigiert dann einer seine Lage im Sinne des Parallel- oder Fächerliegens, oder er steht auf und geht weg bzw. macht den anderen hoch.

Manchmal liegen auch zwei Gnus ganz eng parallel nebeneinander. Nach meinen Beobachtungen ist dann stets das eine davon subadult oder noch jünger, das andere aber ein älteres Tier, meist die Mutter. Da Gnu-Kälber recht häufig so neben der Mutter liegen, dürfte es sich hier um eine „kindliche Reminiszenz“ handeln.

Auf Wanderungen, die im Zoo den Umständen entsprechend nur kurz sind, aber immerhin vorkommen, bilden die Gnus Reihen (Abb. 4 a), wobei der Bulle als letzter oder in der Mitte, nie aber zu Anfang geht. Kommen sie in dieser Formation zum Stehen und anschließend zum Liegen, so ruhen sie hintereinander in Zick-Zack-Reihe.

Sind zwei Rudelmitglieder in Rangstreitigkeiten oder sonstige Auseinandersetzungen verwickelt, so achtet der Unterlegene darauf, daß er ein Herdenmitglied zwischen sich und dem Gefürchteten hat, möglichst eines, das ranghöher ist als dieser. Nur bei wirklich ganz schwerer Unterdrückung distanziert sich ein Gnu vom Überlegenen und damit meist auch vom Rudel. Ist ein Herdenmitglied über mehrere stark dominant, so ist die Distanz, welche die anderen zu diesem halten, geradezu ein Gradmesser für die „Angst“, die die einzelnen Individuen vor dem Starken haben, und man kann dann aus der Liegeordnung die Rangfolge ablesen.

Es sei hier vermerkt, daß bei Verbänden, wie sie im Zoo üblicherweise gehalten werden, also ein erwachsener ♂ mit mehreren ♀♀, der Altbulle stets dominant über die ♀♀ ist, daß aber die soeben geschilderten „Angst“- und Rangordnungsverhältnisse nur für die Kühe gelten. Der Bulle ist sozusagen „außer Konkurrenz“. Die ♀♀ akzeptieren ihn als Sehr-Dominanten, aber sie fürchten ihn nicht wie u. U. eine überlegene Geschlechtsgenosin. (Ausnahmen gibt es dann, wenn der Bulle individuell ein bestimmtes ♀ „haßt“ oder in seinem Verhalten abnorm ist, was z. B. bei Tieren, die mit der Flasche von Menschen hochgezogen oder sehr lange allein bzw. als einzige Vertreter ihrer Art unter fremden Tieren gehalten wurden, vorkommen kann.)

So sind — Kenntnis der einzelnen Tiere und ein nicht zu zahlreicher Verband vorausgesetzt — aus der Formation eines liegenden Trupps abzulesen:

- a. Einflüsse der Umgebung
- b. Sicherheit bzw. Unsicherheit (Beunruhigung)
- c. ob auf Wanderschaft oder am Standort
- d. Rangordnungsverhältnisse
- e. individuelle Zu- und Abneigungen
- f. u. U. Verwandtschaftsverhältnisse

6. Soziale Funktionen und Folgen des Liegens

Die auffälligste soziale Funktion des Liegens ist, daß es als Demutverhalten auftritt (Abb. 5). Bei den Weißschwanzgnus kommt dies in vier verschiedenen Intensitätsstufen vor, von denen eine, die Stufe geringster Intensität, allerdings gar nicht zum Liegen führt, wohl aber davon ableitbar ist. Daß es sich jedesmal um das gleiche Verhalten handelt, bzw. die gleiche Stimmung vorliegt, ist gerade hier ganz deutlich, da nämlich alle vier Stufen vom gleichen Laut begleitet sind oder wenigstens begleitet sein können. Dieser Unterlegenheitslaut, „mööaaauuuw“, variiert vom kurzen und relativ leisen Ruf bis zum langgezogenen, weithin schallenden „Angst- und Notschrei“. Er wird durch den Mund hervorgebracht. (Diese Bemerkung ist nicht überflüssig, da Gnus bestimmte Rufe, z. B. den dröhnenden Alarm- und Erregungslaut, durch die Nase hervorbringen.) Er wird beim Einnehmen der Demutstellung oder während des Demutliegens ausgestoßen; letzteres dann, wenn der Angreifende trotz der Demutstellung von seinem Opfer nicht abläßt.

Die Beobachtung des Demutverhaltens war in Zürich besonders gut möglich. Eine Kuh (W1), die bisher die α -Stellung unter den ♀♀ innehatte, war durch Trächtigkeit und Fehlgeburt von Zwillingen stark geschwächt. Man trennte sie zunächst für einige Tage von den anderen Tieren ab. Als sie wieder zum Rudel gelassen wurde, griff die bisherige β -Kuh (W2), die schon in den letzten Tagen der Trächtigkeit von W1 aufsässig geworden war, sie sofort an. Die immer noch etwas schwache W1 leistete keinen Widerstand, sondern reagierte sofort mit Demutverhalten. Das blieb zwei Wochen lang so, und diese Zeit bot hinreichend Gelegenheit, das Demutverhalten in allen Variationen zu studieren. Danach normalisierten sich die Verhältnisse. W2 blieb zwar dominant, griff aber W1 nicht mehr an. Die Situation war insofern tiergärtnerisch

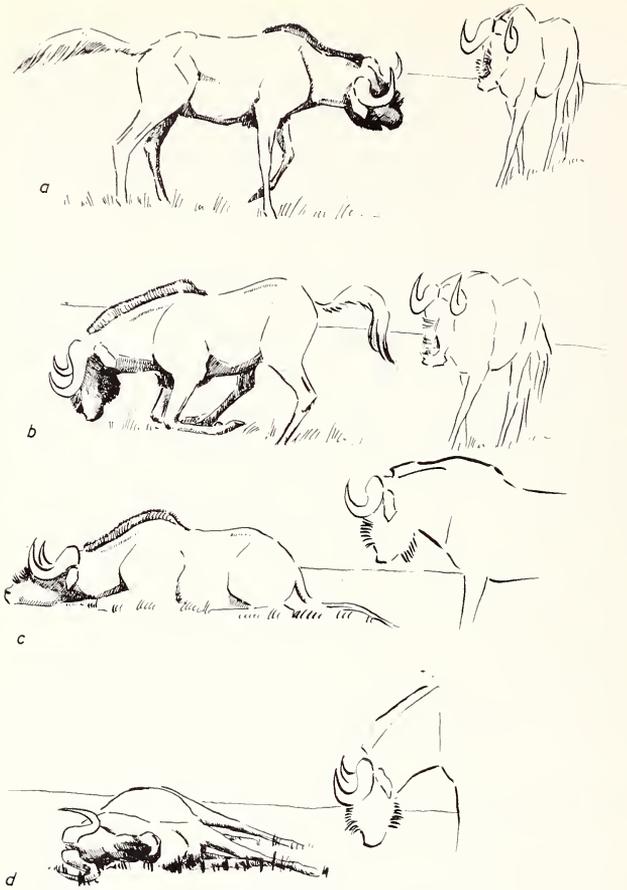


Abb. 5. Demutverhalten. — a. Demutstellung im Gehen oder Stehen, b. Niederlegen (mit Gebrüll), c. Kopf-Hals-Vorstrecken im Liegen, d. Liegen auf der Seite

der ersten Woche — aus jeder beliebigen Entfernung und sofort im Trab oder Galopp herbei. Er griff W2 nie an, sondern schob sich zwischen sie und ihr Opfer und drängte sie so ab. W2 blieb daraufhin entweder stehen oder sie ging weg, auf alle Fälle griff sie W1 nicht weiter an.

Bei der 1. Stufe der Demutstellung bleibt das Gnu, wie gesagt, auf den Läufen, streckt im Gehen oder Stehen lediglich Hals und Kopf waagrecht nach vorn und den Schwanz waagrecht nach hinten ab (dieser bildet dann einen Bogen, da das Tier die langen Haare des Schwanzendes natürlich nicht waagrecht halten kann). Kommt, was sehr oft der Fall ist, der Angreifer von der Flanke oder halbschräg von vorn bzw. von hinten, so dreht der Unterlegene die Hörner vom Dominanten weg, wendet ihm also die Kehle zu (Abb. 5 a). Dabei kann bereits der „Angstschrei“ ertönen. Auf der 2. Stufe wirft sich ein Weißschwanzgnu unter lautem Gebrüll auf die Erde nieder (Abb. 5 b). Wird es weiter bedrängt, so streckt es zunächst Hals und Kopf lang nach vorn aus (3. Stufe, Abb. 5 c). Hört der andere dann immer noch nicht auf oder hat das Tier aufgrund übeler Erfahrungen sehr große Angst vor ihm, so legt es sich vollständig auf die Seite; Leib, Unterseite des Halses und Läufe zum Bedränger hin gewandt (4. Stufe, Abb. 5 d).

(und ethisch) vertretbar, als einmal W2 in ihren Aggressionen doch deutlich durch das Unterlegenheitsverhalten von W1 gebremst wurde, wenn auch nicht absolut. Ferner war W3, die zweijährige Tochter, von W1, ständig bei dieser und verteidigte sie durch Dazwischentreten und Kämpfen gegen W2; meist allerdings nicht sehr erfolgreich, da W2 auch ihr überlegen war. Zum Glück griff aber außerdem noch der Bulle von Anfang an zugunsten von W1 ein (Abb. 6). Er ließ zwar im Laufe der Zeit in seiner „Einsatzfreudigkeit“ etwas nach, aber da war auch bereits die Angriffslust von W2 erheblich abgeflaut.

Interessanterweise reagierte der Bulle nicht auf die Demutstellung, sondern auf den „Notschrei“. Nahm W1 die Demutstellung in höchster Intensität stumm ein, so kümmerte er sich überhaupt nicht darum. Rief sie aber, so kam er — wenigstens in



Abb. 6. Eingreifen des Bullen zugunsten des Bedrängten (Zoo Zürich). — a. (links): W 1 (vorn; Kopfhaltung zeigt Intention zur Demuthaltung) angegriffen und gejagt von W 2 (Mitte: im Haarwechsel). Der Bulle (hinten) kommt auf den Angstruf im Galopp herbei; b. (rechts): Der Bulle (Mitte) drängt sich zwischen W 1 (rechts) und W 2 (links) und bringt so W 2 zum Weichen.

Diese Demutstellung mindert die Aggressivität des Angreifers erheblich. Überwiegend steht er dann mit gesenkten Hörnern vor dem Liegenden und stößt nicht mehr zu. Geht er nach einer Weile weg, so richtet sich der Demütige wieder zur Sitzstellung auf, in der er dann meist noch lange bleibt. Die Angriffe gegen den Unterwürfigen, die ich trotz Einnehmens der Demutstellung sah, waren alle deutlich gebremst und mehr ein „gemütliches“ Hakeln als ein wirkliches Zustoßen. (Jedoch kann auch das unter Gefangenschaftsbedingungen verhängnisvoll werden, wenn das unterwürfige Tier z. B. in einer Ecke festgekeilt liegt.) Dieses Hakeln erinnerte sehr an die Methode, womit ein liegender Artgenosse hochgemacht wird (s. u.). Ich habe den Eindruck, daß das überlegene Tier den anderen dadurch wieder zum Aufstehen bringen will, damit es weiter mit ihm kämpfen kann. Intensität der Demutstellung und des Notrufes entsprechen sich oft, aber nicht immer. Die höchste Stufe des Demutliegens kommt manchmal ohne Laut vor und umgekehrt voller „Angstschrei“ bei geringster Intensität der Haltung.

Da Demutliegen die extreme Unterlegenheitsgebärde der Gnus (und einer ganzen Reihe anderer Horntierarten) ist, kann es nicht weiter verwundern, daß auch normales Liegen bzw. Sich-Liegen soziale Folgen hat. Durch Demutliegen nimmt das unterwürfige Tier dem Dominanten sozusagen den „Wind aus den Segeln“. Die im Stehen und Gehen aufragende Gestalt, das Ziel seiner Aggression, verschwindet von der Bildfläche, soweit das überhaupt möglich ist, und entzieht sich damit seiner Einflußnahme. Das gleiche gilt nun auch weitgehend vom ganz normalen Liegen. Hier wie dort versucht dann ein Ranghoher den Subdominanten wieder hochzubringen und so unter seinem Einfluß und seiner Kontrolle zu halten. Dies geschieht bei Gnus durch Anstoßen mit der Schnauze oder mit den Hörnern in geringer Heftigkeit (s. o.). Die Hornstöße richten sich nur selten gegen den Kopf bzw. die Hörner des anderen, wie das beim Kampf üblich ist, sondern meist gegen dessen Leib und Hinterteil (Abb. 7 a und b). Bei Weißschwanzgnus genügt es auch bereits, daß ein Tier gleichgerichtet unmittelbar hinter einen Liegenden tritt. Dieser fängt dann an, drohend mit dem Kopf zu werfen. Bleibt der andere trotzdem unbeirrt stehen, so erhebt sich das ruhende Tier schließlich.

Man nimmt also am Liegen eines Rangtieferen „Anstoß“, so lange man selbst steht. Bei sehr straffen Dominanzverhältnissen können die rangtieferen Gruppenglieder überhaupt nicht für längere Zeit ruhen bzw. sie versuchen das gar nicht mehr, so lange die Ranghöheren auf den Läufen sind. Im ausgeprägten Fall legen sich die Tiere eines Trupps zu Beginn der tagesrhythmisch gebundenen Ruheperioden eines nach dem anderen und entsprechend der Rangfolge nieder; das α -Tier zuerst, das ω -Tier zuletzt. Steht ein Ranghoher am Ende der Ruhezeit vor den anderen auf, so macht er diese hoch. Entsprechend der Rangfolge beteiligen sich die Aufgestandenen an dieser Aktion, und so sind alle Mitglieder eines liegenden Gnuverbandes in kürzester Zeit auf den Beinen.

Ganz so leicht zu durchschauen, wie ich es soeben beschrieb, sind die Verhältnisse in Wirklichkeit allerdings nicht. Es ist vielmehr noch eine gewissermaßen gegenläufige Tendenz zu berücksichtigen. Auch der Ranghohe erleidet nämlich in dem Augenblick, da er sich niederlegt, einen „kurzfristigen Rangverlust“ (WALTHER 1964). Das aber — man kann es nicht anders sagen — nützen rangtiefere Rudelmitglieder nicht selten aus, um ihn nun ihrerseits „anzustänkern“ (Abb. 7c), was sie, solange er steht, nicht so leicht wagen. Sie machen das in der bereits beschriebenen Weise, nur fangen sie viel häufiger an, frontal und spielerisch mit dem ruhenden Dominanten zu kämpfen, als dies Ranghohe beim Aufscheuchen der Rangniedereren tun. Namentlich jugendliche Tiere — ♀♀ mehr als ♂♂ — sind hier besonders aktiv. Voraussetzung ist, daß sie durch den Ranghöheren (noch) keine scharfe Zurechtweisung erfahren haben und daß sie sich selbst nicht gerade in Liegestimmung befinden. Steht der Ranghohe dann auf, so gehen sie weg. Verfolgt werden sie meist nicht, vielmehr tut sich der Dominante wieder nieder, nachdem der Störenfried verschwunden ist, worauf sich das Spiel wiederholen kann. Manchmal bleibt allerdings auch der „freche“ Subdominante stehen, und dann kann es zu einem meist nicht sehr heftigen Kampf kommen.

Man belästigt also nur den, gegenüber dem man „es sich leisten kann“. Im Zürcher

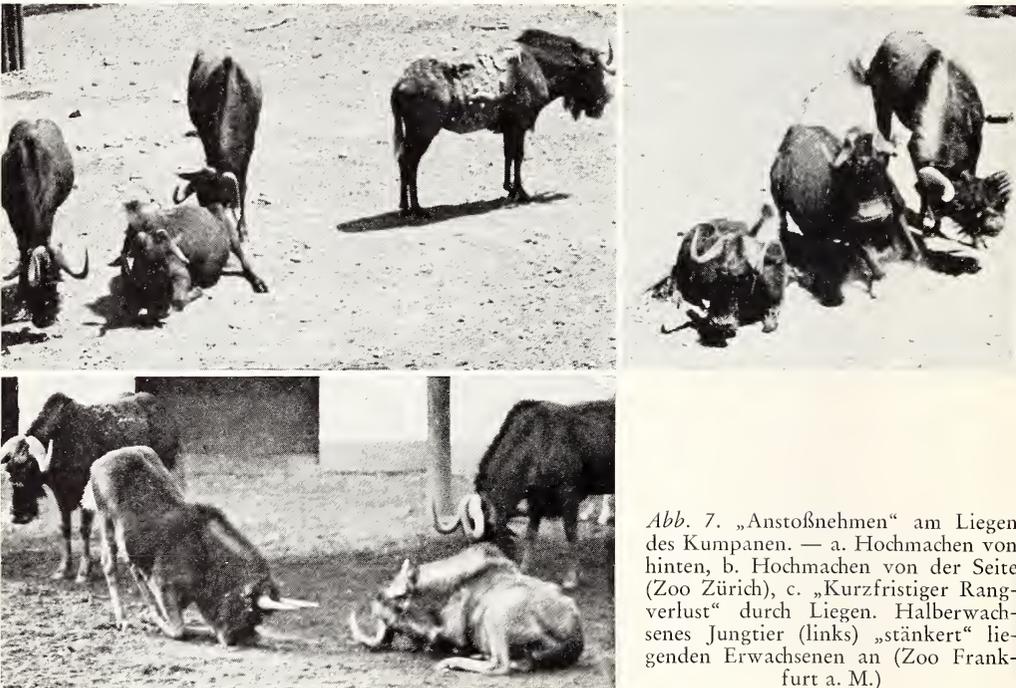


Abb. 7. „Anstoßnehmen“ am Liegen des Kumpanen. — a. Hochmachen von hinten, b. Hochmachen von der Seite (Zoo Zürich), c. „Kurzfristiger Rangverlust“ durch Liegen. Halberwachsenes Jungtier (links) „stänkert“ liegenden Erwachsenen an (Zoo Frankfurt a. M.)

Zoo betätigte sich z. B. die jugendliche W3 gegenüber dem Bullen so und „selbstverständlich“ gegenüber ihrer Mutter. Die „gefürchtete“ W2 aber ging sie nur ganz ausnahmsweise einmal an. Man kann übrigens auch am Aufstehen des Liegenden recht gut erkennen, ob er unterlegen oder dominant ist. In beiden Fällen wirft er drohend mit dem Kopf, so lange er liegt. Während aber der Rangtiefere hastig hoch wird und anschließend meist davonläuft, erhebt sich der Ranghohe langsam, gewissermaßen „ge-langweilt“, und bleibt danach stehen oder wendet sich dem ausweichenden Störenfried zu.

Außerhalb der Mutter-Kind-Beziehungen kommen soziale Körperpflege und „Zärtlichkeitsverhalten“ bei Weißschwanzgnus so gut wie nicht vor. Es fällt daher schon auf,



Abb. 8. Reiben am Widerrist des liegenden Kumpanen (Zoo Zürich). — a. (links): Reiben mit der Voraugenregion, b (rechts): Reiben mit dem Horn („Griff“ über die Schulter).

daß sich stehende Herdenmitglieder mit liegenden Kumpanen auch noch in anderer Weise als soeben geschildert beschäftigen.

Dabei tritt ein Tier an den Ruhenden von der Seite heran und reibt sehr intensiv mit abwärts stoßender Bewegung Nasenrücken oder Antorbitalgegend an dessen Schulter und Widerrist, erhebt den Kopf etwas, greift über den Widerrist des Liegenden hinweg und reibt — wieder abwärts stoßend — Kinn und Kehle an der anderen, distalen Schulter (Abb. 8 a). Dies geht dann rhythmisch weiter. Gelegentlich reibt ein Tier auch mit der Kurve des Hornes am Widerrist des Liegenden und greift dann mit dem Horn in gleicher Weise auf die andere Seite hinüber (Abb. 8 b).

Nur selten rieb ein Herdenmitglied einmal so an der Kruppe eines Liegenden, worauf dieser regelmäßig aufstand, was beim Reiben am Widerrist nur ausnahmsweise geschieht. Manchmal streckte das geriebene Tier — stets nur ♀♀ auf das Reiben des ♂ hin — den Kopf lang nach vorn wie zur Demutstellung, manchmal reagierte es mit Kopfwerten. Überwiegend aber ließ es sich das Reiben ruhig gefallen. Bemerkenswerterweise rieben nur Tiere aneinander, die miteinander „befreundet“ waren. Im Zürcher Rudel rieben alle ♀♀ am Bullen und dieser an ihnen. Ferner rieben W1 und W3, Mutter und Tochter, aneinander. Beide rieben jedoch nicht an der 3. Kuh (W2), mit der beide „auf gespanntem Fuße“ standen, noch rieb diese an ihnen. Ernstliche Abneigung verhindert also das Reiben.

Dieses Verhalten mag für den Geriebenen eine Art Körperpflege darstellen. Für den Reibenden liegt aber sicher etwas anderes vor. Die Bewegungen, die er dabei ausführt, gleichen nämlich weitgehend dem Verhalten beim Markieren.

Die Zürcher Gnus — ♂ wie ♀♀, der Bulle jedoch häufiger — markierten vorzugsweise an den Enden eines im Gehege liegenden Baumstammes. Gelegentlich rieben sie

auch hier mit Kinn und Kehle oder mit den Hörnern, überwiegend aber mit der Voraugenregion (wo die Gnus nach SCHAFFER, 1940, Antorbitaldrüsen haben) und Nasenrücken und zwar mit den gleichen alternierenden (Griff über den Baumstamm hinweg) und abwärtsstoßenden Bewegungen und im gleichen Rhythmus wie am liegenden Kumpen.

Es wird also beim Weißschwanzgnu nicht nur das Territorium, sondern auch das „befreundete“ Herdenmitglied markiert und mit dem vertrauten Eigenduft versehen. Auffallenderweise muß es dazu liegen — wenigstens habe ich ein entsprechendes Verhalten im Stehen nie gesehen.

Vergleichende Besprechung

Die Vorgänge beim Niederlegen und Aufstehen verlaufen beim Gnu grundsätzlich nicht anders als bei den meisten Horntieren. Hervorzuheben ist beim Niederlassen die Schnelligkeit, mit der das geschieht. Ein Gnu bricht vorn geradezu nieder und wirft sich auch hinten recht abrupt zu Boden. Das ist z. B. bei Gazellenarten (WALTHER, 1963), beim Kleinen Kudu (WALTHER, 1964) u. a. nicht so. Diese Tiere tun sich vielmehr langsamer und umständlicher nieder. Samt und anders sind es Arten mit langen, grazilen Läufen. Das robuste Niedergehen der Gnus dürfte mit deren verhältnismäßig kurzen und stämmigen Beinen zusammenhängen. Ein Tier, das so niedrig steht, kann es sich auch auf hartem Boden „leisten“, sich einfach fallen zu lassen.

Unter den Initialhandlungen sind wieder Kontrolle des prospektiven Liegeplatzes mit gesenktem Kopf sowie Treten um die eigene Achse sehr weit verbreitet. Durchaus nicht alle Horntiere aber scharren vor dem Hinlegen. Tragelaphinae und Reduncinae tun es z. B. gar nicht und Gazellinae und Hippotraginae verhältnismäßig selten, Wildschafe und -ziegen sowie eben auch die Gnus dagegen viel häufiger, obgleich es nirgends obligatorisch ist.

Das Scharren der Gnus ist vorm Wälzen intensiver als vorm bloßen Hinlegen. Der Wälzplatz wird also stärker vorbereitet als der Liegeplatz. Wahrscheinlich soll er „im Idealfall“ leicht muldenförmig beschaffen sein. Eine Ableitung des Scharrens vorm Liegen vom Scharren vorm Wälzen halte ich nicht für möglich, da alle die anderen genannten Arten, die vorm Hinlegen scharren, sich nicht wälzen.

Von keinem zweiten Horntier ist mir das Aufsetzen der Nase auf den Boden, das Bodenforkeln und Nach-vorn-Rutschen auf den Carpalgelenken im Zusammenhang mit dem Vorn-Niedergehen bekannt, wie es bei Gnus gelegentlich vorkommt. Wie beschrieben, ist es beim Niedergehen zum Sich-Wälzen häufiger als beim Niederlassen zum Liegen. Das Aufsetzen der Nase dürfte anatomisch bedingt sein. Beim Gnu strebt in Normalhaltung der Hals nicht nach oben oder nach vorn-oben wie z. B. bei Gazellinae, Reduncinae, Tragelaphinae u. a., sondern wird in Widerristhöhe waagrecht nach vorn gehalten oder sogar etwas zu Boden gesenkt. Der schwere Kopf zeigt ständig mit der Nase annähernd senkrecht zur Erde. Im Verein mit der relativen Kurzbeinigkeit der Gnus ist also das Aufsetzen der Nase aus anatomischen Gründen recht gut zu verstehen, nicht aber das Bodenforkeln und Nach-vorn-Rutschen. Besonders im Hinblick auf das Bodenforkeln könnte man natürlich an eine zusätzliche Vorbereitung des Wälzplatzes denken. Jedoch ist zu beachten, daß Gnus beides auch noch vorm Kampf tun, wo es viel sinnfälliger ist und wo es offensichtlich ursprünglich hingehört (S. 9). Vorn-Niedergehen zum Kampf, zum Wälzen und zum einfachen Liegen sind bei den Gnus gleich. In solchen Fällen ist es stets möglich, daß sich „Elemente“, die zu einem Verhalten gehören, bei anderen mit hineinschieben, daß sozusagen die nervöse Erregung ein Stück weit im anderen Gleis fährt oder gänzlich darin einmündet. Sehr gut paßt in dieses Bild, daß sich Gnus gelegentlich beim (spielerischen) Kampf vor dem Gegner voll hin-

legen und sich dann wälzen. Auch hier scheint die nervöse Erregung vom Niedergehen aus in einem „anderen Gleis“ weitergefahren zu sein („Einschieben“ einer Handlung), was ein Spezialfall der „Übersprungbewegung“ (TINBERGEN, 1940) ist. Ob dieses Sich-Wälzen vorm prospektiven Kampfpartner eine Droh- bzw. Imponierfunktion hat, ist schwer zu sagen. Dafür spricht die Situation und die allgemeine Erkenntnis, daß Handlungen, die mit der Territoriums-Markierung und/oder -Gliederung zu tun haben, in Kampfsituationen häufig im Sinne von Imponierverhalten auftreten (WALTHER, im Druck). Andererseits hat Sich-Wälzen bei Gnus mit der Rangfolge sicher nichts zu tun. So wälzte sich z. B. im Zürcher Zoo die Kuh W 1 auch in der Zeit ihrer schärfsten Unterdrückung durch W 2 vollkommen ungestört auf dem gemeinsamen Wälzplatz, wann immer es ihr gefiel. Auch kann man keine einschüchternde oder herausfordernde Wirkung auf den Gegner feststellen. Daß im Frankfurter Zoo einmal ein junges, temperamentvolles ♀ einem jungen ♂, mit dem sie des öfteren spielerisch kämpfte, bei solcher Gelegenheit beide Hinterhufe mit voller Wucht ins Gesicht schlug, mag Zufall gewesen sein.

Wie eingangs gesagt, ist Sich-Wälzen bei Horntieren keineswegs häufig. Wir finden es bei einigen, aber nicht allen Rinderarten (SCHLOETH, 1961). Beim Camargue-Rind, das sich nicht wälzt, hat SCHLOETH ein entsprechendes Verhaltensrelikt überzeugend nachgewiesen. Auch beim Mähnschaf (HAAS, 1959) und bei der Schneeziege (GEIST, schriftl. Mitt.) gibt es Verhaltensweisen, die Anklänge erkennen lassen. Außerdem aber sind es unter den Cavicornia nur die Gnus, die sich wirklich wälzen.

Verbreiteter ist dagegen wieder das Hals-Reiben im Liegen. Gelegentlich kommt es wohl überall vor. Da diese Tiere fast alle mit vorgestrecktem Hals liegen können, ergibt sich sehr leicht die Möglichkeit zu einer reibenden Bewegung. Jedoch bestehen hier beachtliche Häufigkeitsunterschiede. So reiben z. B. Dorkas-, Thomson- und Kropfgazellen nur ganz ausnahmsweise und gelegentlich einmal den Hals, während z. B. Grant- und Soemmeringgazellen das ziemlich oft tun. Ich glaube nicht, daß man darin ein „Relikt“ sehen darf, sondern eher die Vorstufe des Wälzens. Das Relikt, das SCHLOETH von Camargue-Rindern beschrieb, sieht anders aus. Da lassen sich die Tiere auf die Carpalgelenke nieder, um dann in dieser Stellung den Hals bzw. die Kehle zu reiben. Das gleiche sah ich vom Jackson-Hartebeest.

Überhaupt hat die den Gnus nahestehende Gattung *Alcelaphus* ein „Zeremoniell“, das offensichtlich vom Wälzen abzuleiten ist. BACKHAUS (1959) beschrieb es von der Lelwel-Kuhantilope, ich kenne es vom Kongoni. Die Tiere stehen dabei mit tiefem Kopf und scharren. Dann lassen sie sich auf die Carpalgelenke nieder und reiben Stirn und Hörner am Boden. Anschließend springen sie wieder auf, wenden den Kopf nach rechts und links zur Schulter und reiben dort mit der Wange. Diese letzte Handlung sah ich beim Weißschwanzgnu nur ganz selten (in diesem Zusammenhang), sehr häufig dagegen beim Weißbartgnu (*Connochaetes taurinus*), dessen Wälzverhalten dem des Weißschwanzgnus sonst gleich ist. Es ist also bei *Alcelaphus* die gesamte Handlungskette vorhanden bis auf das „Mittelstück“, das eigentliche Wälzen. Bei *Damaliscus*, der dritten Gattung der Alcelaphinae, kommen nur Scharren mit tiefem Kopf, Niedergehen auf die Carpalgelenke und Bodenforkeln vor (beobachtet beim Topi, nicht bisher beim Bleßbock). Das ist hier eindeutiges Drohverhalten. Bei *Alcelaphus* weiß man dagegen nicht recht, wozu das beschriebene Zeremoniell „gut sein“ soll. Die Kongonis, die ich dabei sah, machten alles so „trance-artig“, „mit so wenig Überzeugung“, daß ich mich des gewiß sehr subjektiven Eindrucks nicht erwehren konnte, sie „wüßten“ selbst nicht genau, wozu sie das eigentlich tun.

Neben phylogenetischen Problemen erhebt sich hier die Frage nach dem taxonomischen Wert solcher Verhaltensweisen. Die Weißschwanzgnu und ihre Verwandten haben eine ganze Reihe von Verhaltensweisen – Scharren, Sich-Wälzen bzw. entsprechende Reliktformen, Bodenforkeln und Kampf auf den Carpalgelenken, Neigung zum

umgekehrt-parallelen Stehen, Aufstützen des Kopfes vom Bullen auf dem Rücken des ♀ vorn Ansprung usw. – mit Vertretern der Bovinae gemein. Man könnte vom Verhalten her zu der ketzerischen Meinung kommen, daß hier engere Zusammenhänge bestünden. Weitere Untersuchungen – nicht nur ethologischer Art – müssen dies erhärten oder widerlegen.

Taxonomisch sind beim derzeitigen Stande unseres Wissens einzelne Verhaltensmerkmale nur mit Vorsicht zu gebrauchen, dagegen läßt sich recht gut mit der Kombination von Merkmalen operieren. So ist z. B. innerhalb der Cavicornia die Gattung *Connochaetes* ethologisch eindeutig zu charakterisieren durch Paßgang, Sich-Wälzen und Kampf auf den Carpalgelenken. Diese Kombination kommt unter Horntieren nur bei Gnu vor.

Unter den Liegestellungen fiel beim Weißschwanzgnu vor allem das Aufstützen der Nase vor der Brust aus dem Rahmen des Üblichen heraus. Wenn wir das gleiche Verhalten z. B. beim Bleßbock (*Damaliscus dorcas*) finden, so ist das sicher eine Homologie. Wir finden es aber z. B. auch beim Steinbock, und das ist ebenso sicher eine Konvergenz. Da es beim Steinbock vor allem die alten ♂♂ tun, könnte man daran denken, hier die Schwere des Gehörns bzw. das Ausbalancieren der Hörner damit in Verbindung zu bringen. Für Gnu und Bleßbock aber trifft das ganz sicher nicht zu, denn diese haben keine schweren Hörner.

Eine eindrucksvolle Demonstration gibt das Demutverhalten der Weißschwanzgnus. Sich-Niederlegen ist bei vielen Horntierarten eine Unterlegenheitsgebärde. Ich kenne es von Oryxantilopen, verschiedenen Gazellenarten, von Kudu und Sitatunga. Stets neigen ♀♀ und Jungtiere mehr dazu als alte ♂♂. Die Tendenz, sich so klein wie möglich zu machen, gewissermaßen von der Bildfläche zu verschwinden und dem Gegner keinen Anlaß zum Angreifen mehr zu geben, ist überall deutlich. Da ganz junge Tiere besonders oft – normalerweise – so flach hingestreckt liegen, ist die Ableitung von einem Kindlichkeitsverhalten möglich. BURCKHARDT (1958) hat ein gleiches Verhalten von Rothirsch-♀♀ in diesem Sinne gedeutet. Bestärkt wird man in dieser Auffassung durch das „Angstgebrüll“, das bei Oryx und Gnu das Sich-Niederwerfen begleitet. Das ist nämlich nichts anderes als die verstärkte Form des „kindlichen Notrufes“, den man hören kann, wenn man z. B. Jungtiere solcher und anderer Arten einfängt, festhält oder hochhebt. Ob dieser Notschrei allein – also unabhängig vom Einnehmen der Demuthaltung – die Aggression des Angreifers zu blockieren vermag, war nach den beobachteten Fällen nicht zu sagen, da wohl Demuthaltung ohne Notschrei, nie aber Notschrei ohne Demutstellung vorkam. Deutlich aber war die Wirkung auf die anderen Rudelmitglieder, insbesondere auf den Bullen (S. 9). Dieser Ruf löst bei unbeteiligten Tieren Herbeieilen und eventuell Schutz des Rufenden aus.

Die Unterlegenheitsgebärde geringsten Grades sieht bei manchen – wahrscheinlich den meisten – Horntieren anders aus als bei den Gnus. So halten z. B. Gazellen den Hals U-förmig gebogen nach vorn-unten und den Kopf in Höhe der Carpalgelenke waagrecht nach vorn. Oryxantilopen und andere halten den Kopf tief (WALTHER, 1958). In beiden Verhaltensweisen steckt noch eine gewisse – inferiore und defensive – Drohung. Gleichzeitig aber ist Kopf-tief-Halten die Intentionsbewegung zum Sich-Hinlegen und damit auch zur Demutstellung. Unterwürfige Gnus können sich das „nicht leisten“. Wie bereits gesagt, tragen Gnus schon normalerweise den Kopf oft ziemlich tief, und weiter ist bei ihnen die Intention zum Niedergehen auch Intention zum Kampf (auf den Carpalgelenken) oder kann es wenigstens sein. Die Gefahr einer Verwechslung wäre also hier ziemlich groß und hätte für den Unterwürfigen sehr unangenehme Folgen. Waagrechtes Kopf-Hals-Vorstrecken aber tritt in der Demutstellung 3. Grades auf, ist von dieser Liegehaltung sozusagen ins Stehen übernommen und unverwechselbar. Ein Gnu mit Kampfab sicht tut das gewiß nicht. Bei anderen Arten aber, z. B. beim Nilgau (*Boselaphus tragocamelus*), ist waagrechtes Kopf-Hals-Vorstrecken

als Intention zum Halskampf (WALTHER, 1958), der bei Gnu nicht vorkommt, die extremste Imponierstellung. Schlagend zeigt dieser Vergleich, wie sich eine expressive Haltung stets nur aus dem Gesamtverhalten einer Art verstehen läßt. Ferner wird deutlich, daß das Demutverhalten nicht an eine bestimmte Haltung oder Bewegung gebunden ist, die für alle oder viele nahverwandte Arten gültig wäre, sondern nach dem Prinzip „In allem das Gegenteil der Kampf- bzw. Droh- oder Imponierhaltung, insbesondere der aggressiven, sicheren Drohstellung“ aufgebaut ist. Noch deutlicher wird das beim Abwenden der Hörner – Tendenz „Waffe weg“ – in der Demutstellung 1. Grades und schließlich der extremen Demutstellung 4. Grades. Gazellen und Oryxantilopen drehen in vergleichbaren Situationen dem überlegenen Gegner den Anuspol zu und legen sich in dieser Orientierung zum Angreifer nieder. Die gleiche Tendenz ist also auch hier vorhanden. Daß sich aber ein Horntier auf die Seite legen und dem Gegner den Bauch zuwenden kann, habe ich beim Weißschwanzgnu zum ersten Male erlebt. Hier ist zweifellos das Extremste erreicht, was überhaupt möglich ist. Vielleicht hängt dies damit zusammen, daß Gnu mehr als viele andere Horntiere dazu neigen, den anderen – nicht sehr heftig, aber immerhin – mit Hornstößen gegen den Leib zu traktieren und die Demutstellung bei allen diesen Tieren die Angriffsbereitschaft des anderen zwar stark, aber nicht absolut hemmt. Unter diesen Voraussetzungen mag sich dieses außergewöhnliche Verhalten entwickelt haben.

Das „Anstoßnehmen am Liegen des Kumpanen“ sowie der „kurzfristige Rangverlust“ des liegenden Ranghohen sind unter Horntieren wieder allenthalben anzutreffen (WALTHER, 1964). Als neue Erkenntnis ist hier dazugekommen, daß eine gewisse Intimität oder sehr starke Überlegenheit dazu Voraussetzungen sind. Dies dürfte sicher auch für andere Arten gelten. Mit Sachkenntnis und Verstand gebraucht, bietet dieses Verhalten eine Möglichkeit, die Rangfolge innerhalb eines Verbandes ohne Experimente schnell und sicher zu bestimmen. SCHLOETH (1961) verwandte bei seinen Camargue-Rindern dazu das Kriterium des Verjagens. Das ist natürlich augenfälliger. Nicht selten aber sind die Tiere einer Gruppe – namentlich im Zoo – so sehr aneinander gewöhnt, daß Verjagungen nicht mehr oder nur noch sehr selten stattfinden. Das Hochmachen aber wird man stets beobachten können. Je mehr Horntiere und Horntiergruppen ich kennengelernt habe, desto größer sind meine Bedenken gegen die beliebte experimentelle Methode geworden, die Rangfolge durch Fütterungsversuche zu bestimmen. Immer wieder trifft man nämlich hier auf Individuen, die – schlicht gesagt – einfach gefräßiger sind als die anderen, so daß sie „in Ekstase geraten“, sobald es sich um Futter handelt, und dann auch die Ranghöchsten zum Weichen bringen. Bei einem sechsköpfigen Dorkasgazellenrudel, das ich jahrelang beobachtet habe, war dies ausgerechnet das ω -Tier. Dieses ♀ schlug alle anderen und auch den ranghöchsten Bock an der Futterkrippe in die Flucht. Hat man ein solches Tier in der Gruppe – auch bei Situations-Antilopen fand ich das gleiche – so muß man mit Fütterungsexperimenten einfach zu einer falschen Rangfolge kommen. Das „Anstoßnehmen am Liegen des Kumpanen“ ist ein einfaches und gutes Mittel, die experimentellen Ergebnisse auf die Richtigkeit zu prüfen. Die einzige Fehlerquelle bildet hier der „kurzfristige Rangverlust“ des liegenden Ranghohen. Weiß man um diese Fehlerquelle, so kann man sie aber auf Grund der angegebenen Kriterien (S. 10) stets ausschließen.

Markieren des Artgenossen beschrieben BACKHAUS und ich – unabhängig voneinander – zuerst (1958) vom Gerenuk. Ich fand mittlerweile Vergleichbares bei Dibatag (1963) und Grays Wasserbock. FRÄDRICH (1964) gab Entsprechendes vom Zebraducker, AESCHLIMANN (1963) vom Schwarzückenducker bekannt. Es ist unter Horntieren also anscheinend nicht ganz selten. Daß der Partner dazu liegen muß, sah ich erstmals beim Weißschwanzgnu. Außer der etwas dürftigen Interpretation, das Markieren werde damit für den Aktiven leichter, vermag ich vorläufig nichts weiter dazu zu sagen.

Zusammenfassung

Das Niederlegen und Aufstehen sowie verschiedene Liegestellungen des Weißschwanzgnus werden beschrieben, die Beziehungen des Liegeverhaltens zum Sich-Wälzen erörtert. Liegende Gnus orientieren sich in bestimmter Weise zur Umgebung und zum Kumpanen.

An sozialen Funktionen des Liegens sind zu nennen:

1. „Demutliegen“ als Ausdruck der Unterlegenheit.
2. Anstoßnehmen des stehenden Ranghöheren am Liegen des Rangniedereren.
3. Kurzfristiger Rangverlust eines dominanten Tieres während des Liegens.

Mißt man bestimmten Verhaltensweisen taxonomische Bedeutung bei, so läßt sich die Gattung *Connochaetes* kennzeichnen als Horntiere, die Paß gehen, sich wälzen und sich beim Kampf auf die Carpalgelenke niederlassen. Jedes einzelne dieser Merkmale findet sich auch noch bei anderen Horntieren; in dieser Kombination aber sind sie nur den Gnus eigen.

Summary

The present paper considers the phases of lying down and rising and the relation between lying and wallowing in Whitetailed Gnu. Lying wildebeest orientate in a certain manner to its environment and to the other members of the herd.

There are several social functions of lying:

1. Lying for appeasement as an expression of inferiority.
2. Taking offence of a standing dominant animal at the lying of a subdominant one.
3. Short period lost of rank of a dominant animal during resting.

If one considers certain behavioural patterns of taxonomic importance, than the genus *Connochaetes* represents a horned animal with a pacing stride, which rolls and lowers itself on the carpal joint when fighting. All of these characteristics can be found in other horned animals too. However, in this combination, they are to be found only in the Wildebeest.

Literatur

- AESCHLIMANN, A. (1963): Observation sur *Philantomba maxwelli* (Hamilton-Smith) une Antilope de la Forêt éburnéenne; *Acta tropica* 20, 341—368.
- BACKHAUS, D. (1958): Beitrag zur Ethologie der Paarung einiger Antilopen; *Zuchthyg.* 2, 281 bis 293.
- BACKHAUS, D. (1959): Beobachtungen über das Freileben von Lelwel-Kuhantilopen (*Alcelaphus buselaphus lelwel* Heuglin, 1877) und Gelegenheitsbeobachtungen an der Sennar-Pferdeantilope (*Hippotragus equinus bakeri* Heuglin, 1863); *Z. f. Säugetierkde.* 24, 1—34.
- BURCKHARDT, D. (1958): Kindliches Verhalten als Ausdrucksbewegung im Fortpflanzungszereoniell einiger Wiederkäuer; *Rev. Suisse de Zool.* 65, 311—316.
- FRÄDRICH, H. (1964): Beobachtungen zur Kreuzung zwischen Schwarzückenducker, *Cephalophus dorsalis* Gray, 1846, und Zebraducker, *Cephalophus zebra* Gray, 1838, *Z. f. Säugetierkde.* 29, 46—51.
- HAAS, G. (1959): Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen beim Mährenspringer (*Ammotragus lervia* Pall.); *Z. Tierpsychol.* 16, 218—242.
- HEDIGER, H. (1949): Säugetier-Territorien und ihre Markierung; *Bijdr. tot de Dierkde.* 28, 171—184.
- HEDIGER, H. (1954): Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus; Europa-Verlag. Stuttgart.
- SCHAFFER, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere; Verlag Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien.
- SCHLOETH, R. (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes; *Z. Tierpsychol.* 18, 574—627.
- TINBERGEN, N. (1940): Die Übersprungbewegung; *Z. Tierpsychol.* 4, 1—40.
- WALTHER, F. (1958): Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen; *Z. Tierpsychol.* 15, 340—380.
- WALTHER, F. (1963): Einige Verhaltensbeobachtungen am Dibatag (*Ammodorcas clarkei* Thomas, 1891); *Der Zoolog. Garten NF 27*, 233—261.
- WALTHER, F. (1964): Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus* De Blainville, 1816, in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens; *Z. Tierpsychol.* 21, 393—467.

Anschrift des Verfassers: Dr. F. WALTHERR, 6241 Eppenhain/Taunus

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Walther Fritz

Artikel/Article: [Zum Liegeverhalten des Weißschwanzgnus \(Connochaetes gnou Zimmermann, 1780\) 1-16](#)