

- HUTTERER, R. (1976): Beobachtungen zur Geburt und Jugendentwicklung der Zwergspitzmaus, *Sorex minutus* L. (Soricidae-Insectivora). Z. Säugetierkunde 41, 1—22.
- (1977): Haltung und Lebensdauer von Spitzmäusen der Gattung *Sorex* (Mammalia, Insectivora). Z. angew. Zool. 64, 353—367.
- HUTTERER, R.; VOGEL, P. (1977): Abwehrlaute afrikanischer Spitzmäuse der Gattung *Crocidura* Wagler, 1832 und ihre systematische Bedeutung. Bonn. zool. Beitr. 28, 218—227.
- JENKINS, P. D. (1977): Water shrew *Neomys fodiens*. In: The Handbook of British Mammals. Ed. by G. B. CORBERT and H. N. SOUTHERN, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne. p. 57—61.
- KOSCHNIK, K. (1974): Beobachtungen zur Ethologie einheimischer Soriciden. Staatsexamensarbeit Bielefeld (unveröffentlicht).
- PETERSON, G. D. (1956): *Suncus murinus*, a recent introduction to Guam. J. Mamm. 37, 278—279.
- PITT, (1945): Mass movement of water shrew. Nature 156, 247.
- SALES, G.; PYE, D. (1974): Ultrasonic communication by animals. London.
- SANDEN, W. VON (1949): Die Wasserspitzmaus. In: GUJA, Leben am See der Vögel. Marburg.
- SCHÜTZ, H. (1932): Die Wasserspitzmaus. Kosmos 29, 83—86.
- SETON, LADY (1945): The water shrew — a mass migration. J. Soc. Preserv. Faun. Empire (Hertford) N. S. 51, 18—19.
- SORENSEN, M. W. (1962): Some aspects of water shrew behavior. Am. Midl. Nat. 68, 455 to 462.
- TEMBROCK, G. (1973): Untersuchungen zur supraindividuellen Lautgebung. forma et functio 6, 69—92.
- (1977): Tierstimmenforschung. Die neue Brehm-Bücherei 250. Wittenberg, Lutherstadt.
- VOGEL, P. (1972): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen *Sorex*, *Neomys* und *Crocidura* (Soricidae). Verh. Naturf. Ges. Basel 82, 165—192.
- WILLIAMS, H. W.; SORENSON, M. W.; THOMPSON, P. (1969): Antiphonal calling of the tree shrew *Tupaia palawanensis*. Folia primat. 11, 200—205.

Anschrift des Verfassers: Dr. RAINER HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1

Daten zum Territorial-, Sexual- und Sozialverhalten von *Tupaia glis* Diard, 1820^{1,2}

VON K. RICHARZ UND H. SPRANKEL

Zentrum für Neurologie (Neuropathologie) der Justus-Liebig-Universität, Gießen

Eingang des Ms. 31. 8. 1978

Abstract

Data on territorial, sexual, and social behaviour of Tupaia glis Diard, 1820

Recording quantitatively the interactions and the territorial behaviour of sexual partners of *Tupaia glis* (9 pairs for about 6 years) caged under constant conditions, sex-specific roles were revealed. Measured elements of behaviour were scent marking, sniffing the partner, sexual behaviour, ritualised fighting, lying in bodily contact, mutual grooming, and agonistic behaviour. The main differences in the roles of sex partners in all parameters are a quanti-

¹ Herrn Prof. Dr. Dr. h.c.mult. WULF EMMO ANKEL zum 80. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

² Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (SFB 47, Virologie).

tative phenomenon with a great dominant active part of the male. Females, however, show greater flexibility in selection of parameters. The posting of territory by rubbing the jugulo-sternal scent-gland field is more important than using the abdominal glands or urine and is mainly restricted to males with great individual differences. Function of marking the territory becomes evident in experimental fusing the territories of sex partners. Then the male follows a spatial pattern by preferring sites which were used for locomotion (traces, entry to the branches) respectively frequently frequented as individual resting places in the branches and/or actively or passively marked before. The pair bonding phenomenon consists of permanent sexual attractivity and of identification with the territory. A distinct criterium for intensive pair bonding is lying in bodily contact. For this the animals prefer their individual resting places in common (synlocalization) during a phase of drowsiness around noon (synchronization). In this respect females contribute a much greater appetitive behaviour. The type of social organization in *Tupaia* — the family group — is defined by a permanent pair bonding. Its significance for the species is discussed.

Einleitung

Gegenüber einer vorausgegangenen quantifizierten Untersuchung über nichtreproduktives Verhalten (SPRANKEL und RICHARZ 1976) wurden Anzahl der kontrollierten Individuen, Beobachtungszeitraum und Umfang des Datenmaterials erheblich erweitert. Ziel ist die quantifizierte Erfassung der für *Tupaia*s charakteristischen Zweierbeziehung, also die Rollendefinition der Geschlechtspartner. Die Paarbeziehung wird als Sender-Empfängersystem verstanden. Weit mehr als beim Individualverhalten bildet bei den Partnerbeziehungen ihre Verschränkung mit dem Raum-Zeitsystem eine feste Größe. Es wird also versucht, Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen Sozialstruktur und Topographie von Umweltangeboten (KUMMER 1975, S. 69) aufzudecken. Bei einer sonst nur schwer durchführbaren multifaktoriellen Analyse sind bei der untersuchten Spezies mit ihrer relativ einfachen Sozialform, zumal hier die Jungenaufzucht nur gestreift wird, und in Anbetracht des bei Gefangenschaftshaltung stark abstrahierten, aber definierten „Territoriums“ quantifizierbare Resultate zu erwarten. Der Aussagewert beruht auf über Jahre sich erstreckende individuelle Verhaltenslängsschnitte bzw. denjenigen von Paaren und ihren Nachzuchten (RICHARZ 1976).

Material und Methoden

Material

In die Untersuchung sind mit unterschiedlichem Umfang der Beobachtungszeit insgesamt 58 Tiere eingegangen, darunter 19 Wildfänge und 39 Nachzuchten unter definierten und vergleichbaren Bedingungen (16 eigene Zucht, 8 MPI f. Hirnforschung in Frankfurt, 15 Battelle-Institut)³.

Die Einheitlichkeit des Untersuchungsgutes ist über die Herkunft aller Wildfänge aus der Umgebung von Bangkok gegeben. In Übereinstimmung mit der kritischen Auseinandersetzung von FRAHM und STEPHAN (1976) mit dem einschlägigen taxonomischen Schrifttum betrachten wir unsere Tiere zur Spezies *T. glis* gehörig (vgl. auch SPRANKEL und RICHARZ 1976).

Haltung⁴

Abgesehen von den bei SPRANKEL und RICHARZ (1976) mitgeteilten Details über Käfiggrößen und Inventar erscheint uns bei der Haltung wegen der Vergleichbarkeit der Ergebnisse die Konstanz eines bestimmten „Milieus“ wesentlich. Es ist durch die Besetzung eines Raumes

³ Frau Dr. A. SCHWAIER und Herrn Dr. H. STEPHAN sei an dieser Stelle für ihre Unterstützung sehr herzlich gedankt.

⁴ Herrn Prof. Dr. U. SCHAEFER danken wir für die Bereitstellung der Räume und das entgegengebrachte Interesse.

(ca. 8 m²) mit maximal 10 Individuen gegeben, verteilt auf Einzel-, Paar- und Familienkäfige. Grundsätzlich besteht Sichtkontakt; soll nur olfaktorischer Kontakt gegeben sein, wird dies durch Austausch von Maschendrahtwänden gegen solide Blenden erreicht. Innerhalb dieses im einzelnen nicht definierbaren Informationsflusses spielt der sich so einstellende artspezifische „Raumduft“ offensichtlich für das Wohlbefinden der Tiere die wesentlichste Rolle. Etwa kann das Verbringen eines Tieres mit seinem unverändert belassenen Käfig in einen anderen Raum zu erheblichen Ausfällen in seinem Verhalten bzw. zu einer Verunsicherung führen, die sich neben extremem Meideverhalten in lebensbedrohender Nahrungsverweigerung äußert. Unter Konstanz der Haltungsbedingungen verstehen wir nicht das Festhalten an einem starren Pflegeplan, sondern die ununterbrochene Betreuung durch die (nur wenigen) Beobachter selbst und die zeitliche Orientierung der Verabreichung von Nahrung (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976) sowie der Reinigung am „Lebensrhythmus“ der Versuchstiere, insbesondere das Unterlassen jeglicher Manipulation um die Zeitpunkte gehäufter Kopulationen, ferner bei Geburten und während kritischer Phasen der Integration von Jungtieren. Die überschaubaren und unvermeidlichen Betriebsgeräusche einer Tierhaltung können dagegen als Störgrößen vernachlässigt werden.

Beobachtungsmethoden

Trotz des jahrelangen Umganges mit zahlreichen Einzelindividuen bzw. Familiengruppen zeigen die Tiere einen im einzelnen nicht erklärbar sehr unterschiedlichen Grad von Zahmheit. Für eine schlüssige Befunderhebung blieb also nur die Möglichkeit, außerhalb der Tierräume sitzend durch ein kleines Fenster zu beobachten. Protokolliert wurden jeweils alle meßbaren Verhaltensweisen zusammen mit den örtlichen und zeitlichen Bezügen. Dies gilt nicht für die als Maß der spontanen lokomotorischen Aktivität herangezogenen allgemeinen Bewegungsformen (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, auch zu Einzelheiten des Protokollmodus).

Im Mittelpunkt der Untersuchungen standen ein etabliertes Paar ($P_1 \text{♂}/P_1 \text{♀}$) und zwei Einzeltiere ($M_1 \text{♂}/W_1 \text{♀}$), die unter Vereinigung der Reviere miteinander verpaart wurden. Als Vergleichstiere wurden 6 weitere Paare sowie eine Familiengruppe herangezogen. Nachdem sich herausgestellt hat, daß die für das Verständnis der Partnerbeziehungen wesentlichen Interaktionen an das „Geäst“ gebunden sind, ist eine detaillierte Darstellung dieser Raumstruktur notwendig. Hierzu gehört eine kodifizierte Unterteilung der Kletteräste entsprechend der vorgegebenen Verzweigung (Abb. 1).

$P_1 \text{♂}/P_1 \text{♀}$ und $M_1 \text{♂}/W_1 \text{♀}$ standen zusammen etwa 200 Stunden unter Beobachtung. Die Beobachtungszeit für die Vergleichstiere beläuft sich auf ca. 1500 Beobachtungsstunden.

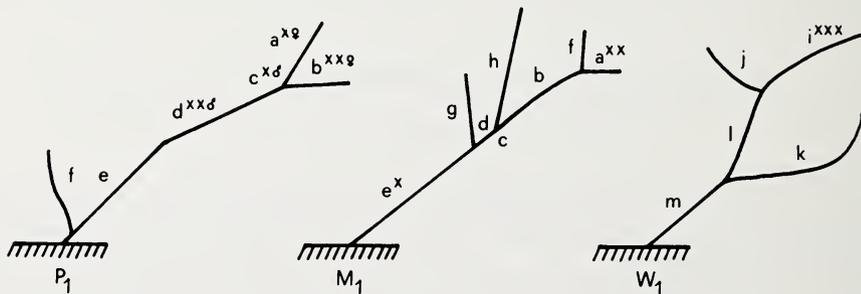


Abb. 1. Schemata der Kletteräste des integrierten Paares P_1 , des solitären $M_1 \text{♂}$ und $W_1 \text{♀}$. (Kleine Buchstaben = Astabschnitte, x = 1. Kotplatz, xx = 1. Ruheplatz)

Territoriales Verhalten

Markieren

Tupaias markieren ihr Revier mit dem Sekret aus Duftdrüsen und mit ihrem Urin (SPRANKEL 1960, 1961 a, 1961 b). Das jugulo-sternale Duftdrüsenfeld (SPRANKEL 1961 b) wird bevorzugt eingesetzt. Übereinstimmend mit Ergebnissen von KAUFMANN (1965),

MARTIN (1968) und v. HOLST (1973) markieren unsere ♀♀ im eigenen Revier kaum, während die ♂♂ täglich ihre Duftmarken erneuern. Die ♂♂ verstreichen ihr Sekret an bestimmten Aststellen, an Deckeln von Schlaf- und Wurfkisten, an deren Eingang, an Käfigecken, außerdem an Fichtenhölzern (als Laufstege) auf dem Boden und an der Bedienungsklappe (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, S. 78). Gelegentlich werden auch die Futternäpfe und Metallrohre der Wasserflaschen markiert. Neben dem Käfiginventar reiben die verpaarten ♂♂ ihre ♀♀ mit der jugulo-sternalen Region auf dem Rücken ein (Abb. 2, vgl. SPRANKEL 1961 b). Dieses Verhalten ist nach MARTIN (1968, S. 442) „strongly correlated with pair-bonding phenomena“.

Bei den ♀♀ ist das Markieren weitgehend beschränkt auf neue Gegenstände im Revier und das Einreiben der Jungen im Nest (SPRANKEL 1961 a; AUTRUM und v. HOLST 1968; v. HOLST 1969). Unsere ♀♀ markierten normalerweise nie aktiv ihre Partner.

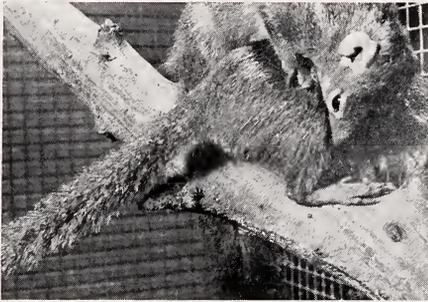


Abb. 2. P: ♂ markiert sein ♀ mit dem Sternalfeld auf dem Rücken

Das Sternalmarkieren kann auf zwei Arten erfolgen. Bei geringer Intensität wischen die Tupaia aus der Bewegung heraus mit der Brust über das Substrat. Dieses Verhalten kann gesteigert ablaufen, indem die Tiere flach aufliegend aus einer Stemm- bewegung der Hinterextremitäten heraus mit der Sternalregion auf dem Substrat vor- und zurückrutschen.

Entsprechend der Topographie dieses Hautdrüsenorganes und nach den Lage- beziehungen bzw. der Körperhaltung müssen etwa beim Ruhen oder Kontaktliegen, schließlich bei der Kopulation, auch automatisch Duftstoffe übertragen werden. Die Häufigkeit solchen Markierens läßt sich aus den genannten Verhaltensweisen erschließen, einer weiteren Quantifizierung steht jedoch die im einzelnen schwer meßbare individuelle Breite der Sekretion entgegen (v. HOLST und LESK 1975).

Eine weitere Form des Duftmarkierens wird von SPRANKEL (1961 a) im Abreiben der Perinalregion vermutet und von MARTIN (1968) durch das Vorhandensein von „abdominal glands“ als gesichert angesehen. Bei der von ihm als „sledging“ bezeichneten Bewegung rutschen die Tiere mit der abdominalen Region schräge Äste hinunter. Übereinstimmend mit MARTIN (1968) kommt diese Verhaltensweise hauptsächlich bei ♂♂ vor, und zwar wesentlich seltener als das Sternalmarkieren.

Daneben setzen Tupaia Duftmarken mit Urin. Bevorzugt werden von allen Tieren in beiden Geschlechtern die glatten Fichtenhölzer durch „Einknicken bei der Miktion“ markiert (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, Tab. 4). Eine Abnahme dieser Verhaltensweise bei verpaarten ♀♀, wie von MARTIN (1968) beschrieben, ist bei unseren Tieren nicht festzustellen. Häufig wird der frische abgesetzte Urin des ♀ vom ♂ be- rochen, das anschließend den Urinflleck mit dem Sternalfeld übermarkiert (SPRANKEL 1960).

Für die Markierfunktion des Kotes liefern unsere Haltungsbedingungen keine zwingenden Hinweise. Die Kotplätze dagegen besitzen meßbare Qualitäten, die sie als wichtige Fixpunkte im räumlichen Beziehungssystem der Partner erscheinen lassen. Gewisse stereotype und konservative Elemente bei Intensionsbewegungen, End- und Folgehandlungen des Defäkierens zeigen, daß das Koten auch ohne unmittelbare Markierfunktion eine feste Größe im Territorial-, Sexual- und Sozialverhalten darstellt (vgl. RICHARZ 1976). Kotplätze werden offensichtlich nach den Kriterien Sicherheit und Bequemlichkeit ausgewählt. In Anbetracht fehlender Synchronisation des Kotens kann daher ein Kotplatz von allen Gruppenmitgliedern benutzt werden. Die hierbei zwangsläufig einheitlich fixierte charakteristische Körperhaltung (SPRANKEL und RICHARZ 1976, Abb. 13) kann als kurzfristig gegebene Gelegenheit zu einer Identitätskontrolle des Kotenden von anderen Gruppenmitgliedern wahrgenommen werden (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, S. 89).

Tabelle 1

Häufigkeiten des Sternalmarkierens der einzelnen Tiere pro Tag
(gemittelt; P_1 : 80 h, M_1 ♂ und W_1 ♀: 50 h, P_2 1. Tag der Verpaarung:
10 h, P_2 ab 2. Tag: 40 h)

P_1 ♂	P_1 ♀	M_1 ♂	W_1 ♀	P_2 ♂ 1. Tag der Verpaarung	P_2 ♀ ab 2. Tag	P_2 ♂ ab 2. Tag	P_2 ♀ ab 2. Tag
5,62±3,85*	1,37±1,30	31,80±6,14	0,60±0,89	60	9	20,00±8,28	1,00±0,81

* Mittelwert ± Standardabweichung.

Tab. 1 gibt eine Übersicht der Häufigkeiten des Sternalmarkierens pro Tag. P_1 ♀ und das einzeln gehaltene W_1 ♀ liegen im Niveau dicht beieinander. Die Werte der ♂ ♂ liegen mit großen individuellen Unterschieden weit über denen der ♀ ♀. Am

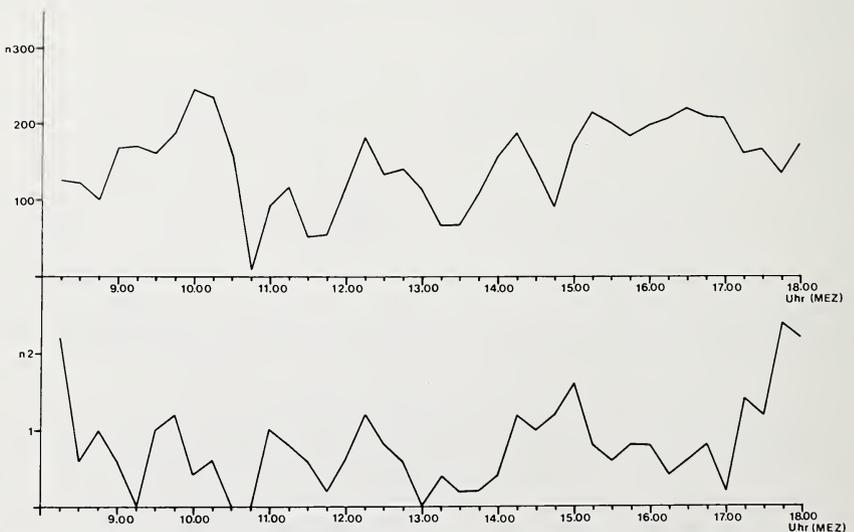


Abb. 3. Verteilung der Markierhäufigkeiten von M_1 ♂ über den Tag, gemittelt (50 h);
oben: Kurve der spontanen lokomotorischen Aktivität

ersten Tag der Verpaarung mit $W_1\text{♀}$ steigert $M_1\text{♂}$ seine Markiertätigkeit fast auf das Doppelte. Auch das ♀ markiert im neuen Revier zunächst häufiger, fällt aber ab 2. Tag auf das alte Niveau zurück, während $M_1\text{♂}$ von diesem Zeitpunkt an um etwa $\frac{1}{3}$ weniger markiert als bei seiner Einzelhaltung. Die Verteilung der Markierhäufigkeiten von $M_1\text{♂}$ über den Tag (Abb. 3) weist Maxima zu Beginn und Ende der Aktivität auf, was den territorialen Bezug unterstreicht. Während der vor- und nachmittäglichen überwiegend durch Nahrungsaufnahme ausgefüllten Aktivität dagegen spielt Markieren eine untergeordnete Rolle.

In Tab. 2 ist ebenfalls von $M_1\text{♂}$ die prozentuale Verteilung des Markierens verschiedener Örtlichkeiten vor und nach seiner Verpaarung aufgetragen. Von den in beiden Revieren durchlaufend mit kleinen Buchstaben gekennzeichneten Astabschnitten (vgl. Abb. 1) sind nur die, die einen Bezug zum Markieren haben, in die Tabelle

Tabelle 2

Prozentuale Verteilung des Markierens von $M_1\text{♂}$ vor und nach der Verpaarung.
Markierungsfrequenz von $M_1\text{♂}$ in %

Zeichenerklärung: M = Markieren mit der Abdominalregion + Urinmarkieren durch Trippeln, kleine Buchstaben = Astabschnitte, K = Kasteneingang, KD = Kastendeckel, Bo = Bodenwechsel (Fichtenhölzer), G = Gitter, FS = Frontscheibe, x = 1. Kotplatz, xx = 1. Ruheplatz

		solitär 1.Tag verp. ab 2.Tag			
Sternalm. geringerer Intens.	Revier ♂	e ^x	4	3	4
		f	2	—	—
		g	41	—	11
		h	3	—	—
		K	2	—	—
		G	15	—	2
	Revier ♀	i ^{xxx}		10	17
		j		2	4
		k		5	7
		m		—	3
		K		2	4
		KD		3	—
		Bo		8	17
		G		2	5
		FS		—	1
	♀		—	3	
			67	35	78
Sternalm. höherer Intens.	Revier ♂	e ^x	19	5	1
		h	1	—	—
		KD	1	—	—
		Bo	8	—	1
	Revier ♀	i ^{xxx}		18	4
		j		2	—
		k		3	1
		l		8	1
	m		12	4	
	KD		—	1	
	Bo		13	8	
			29	61	21
M. Revier ♂			4	2	—
Revier ♀			—	2	—
			4	4	1
Summe			100	100	100

eingegangen. Hier sind vertreten: Das Markieren mit dem jugulosternalen Drüsenfeld in den beiden Intensitätsstufen [(geringere, höhere Intensität), das Markieren mit der abdominalen Region und das Urinmarkieren in Form des Trippelns, beide zusammengefaßt (M.)]. Nicht aufgenommen wurde hier das Urinieren mit Einknicken, da es wegen Beobachtungsschwierigkeiten quantitativ nicht erfassbar war (Kriterium: Urinfleck!).

Das solitäre $M_1\text{♂}$ bevorzugt mit 67 % das Sternalmarkieren geringerer Intensität. Räumlich ist es mit großem Abstand auf den Astabschnitt g konzentriert. Er ist das erste aus der Bewegung heraus leicht zu markierende „Hindernis“, das sich ihm bei dem häufig belauften Wechsel „Aufstieg ins Geäst“ entgegenstellt. [Bei $P_1\text{♂}$ z. B. fehlt beim Einstieg in das Geäst eine solche natürliche Wegmarke; er verwendet dann das in entsprechender Höhe in den Käfig hineinragende Rohr (Übergang e/d) der Trinkflasche als Substrat für das Sternalmarkieren geringerer Intensität]. Neben dem an erster Stelle stehenden Weg innerhalb des Territoriums, nämlich dem zu dem wichtigen Ruheplatz (a), erreicht das Markieren der künstlich vorgegebenen Reviergrenze, des Gitters (G), mit 15 % den nächst höheren Wert.

Beim Sternalmarkieren höherer Intensität des solitären $M_1\text{♂}$ ragen

der unmittelbare Einstieg ins Geäst (e) und die auf dem Boden liegenden Fichtenhölzer (Bo) als vorgegebene Wechsel mit 19 bzw. 8 % heraus. Die zusammengefaßten Anteile von Markieren mit der abdominalen Region und Urinmarkieren durch Trippeln sind demgegenüber sehr gering. Für das erste werden die ineinander übergehenden Astabschnitte h und d in Anspruch genommen, während für das Trippeln nur der längere, wenig geneigte Abschnitt e, die horizontalen Fichtenhölzer bzw. der Kasten- deckel in Frage kommen, denn die hierbei stark ritualisierte Bewegungsform mit teilweise synchronem „Ausrutschen“ mit der Hinterextremität erfordert ein flaches Aufliegen von Hand- und Fußsohle, läßt also Krallenklettern nicht zu.

Nach der Vereinigung der Reviere beschränkt sich das ♂ am 1. Tag in seinem angestammten Revier auf das Sternalmarkieren des Einstiegs (e) seines Astes, wobei die geringere Intensitätsstufe fast gleichbleibt (auch später) und die stärkere sowie das Markieren der Bodenwechsel durch Trippeln reduziert werden. Das „sledding“ wird im eigenen Revier als auch in dem des ♀ selbst nach dem 2. Tag (Ende der Beobachtung am 8. Tag) nicht mehr beobachtet. Das Trippeln am 1. Tag der Vereinigung ist insgesamt höher als während des solitären Status und verteilt sich anteilig gleich auf beide Reviere. Unter Beibehaltung dieser Verteilung sinkt das Markieren der Bodenwechsel durch Trippeln ab dem 2. Tag unter das Ausgangsniveau.

Am ersten Tag der Verpaarung verhalten sich die Anteile der beiden Intensitätsstufen des sternalen Markierens fast reziprok. Im Geäst des ♀ zielt die Markiertätigkeit insbesondere mit der hohen Intensitätsstufe auf den 1. Ruheplatz (i), der hier gleichzeitig (zufällig?) 1. Kotplatz ist. Ihm folgen mit geringem Unterschied der dorthin führende „Stamm“ (m) und die Wechsel auf dem Boden (Bo). Das zuvor völlig fehlende Sternalmarkieren geringerer Intensität von Bodenwechseln steigert sich ab dem 2. Tag auf mehr als das doppelte im Revier des ♀. Selbst wenn auch die höhere Intensität wieder abfällt auf das Niveau des angestammten Reviers, sind diese Zahlenverhältnisse Hinweis dafür, daß auch außerhalb des Geästes eine neue partnerbezogene Markiertätigkeit aufgetreten ist. Bekanntlich kontrollieren ♂♂ den bevorzugt auf den horizontalen Wechsellagen abgesetzten Harn der ♀♀ olfaktorisch, um diesen sternal zu markieren. Offensichtlich ist die Markiertätigkeit des ♂ von dem neuen Sexualpartner sogar über den 8. Tag hinaus so sehr in Anspruch genommen, daß er die olfaktorische Kennzeichnung seines Territoriums im vorgegebenen Grenzbereich Gitter (G), die bei solitärer Haltung den hohen Wert von 15 % erreicht, insgesamt nur auf 7 % steigert. Das einzige was in seinem alten Revier ab 2. Tag eine gewisse Attraktivität zurückgewinnt, ist der „bequem“ zu bereibende Astabschnitt g. Erst ab dem 2. Tag wird der neue Sexualpartner mit dem jugulo-sternalen Drüsenfeld aktiv berieben.

Fortpflanzungsverhalten

Sexualverhalten

Bei *Tupaia*s mit kaum entwickeltem Sexualdimorphismus lassen sich die Geschlechterrollen abgesehen von den physiologisch festgelegten, nur durch eine möglichst weitgehende Aufgliederung des Sexualverhaltens in Einzelelemente abgrenzen. Man darf bei *Tupaia*s von einer beim ♂ permanent vorhandenen sexuellen Appetenz ausgehen (SPRANKEL 1961 a; KAUFMANN 1965; CONAWAY und SORENSON 1966; SORENSON 1970).

Methodischer Ansatzpunkt für die Kennzeichnung aller sexuellen Kontakte bildet die Balz mit rasch wechselndem und sich überlagerndem affinen (kohäsiven) und dif-fugen (agonistischen) Verhalten. So kommt es häufig nach der Kontaktaufnahme zu ritualisierten, lautlosen Kämpfen (SPRANKEL 1961 a; Abb. 4), die mit Fliehen des ♀

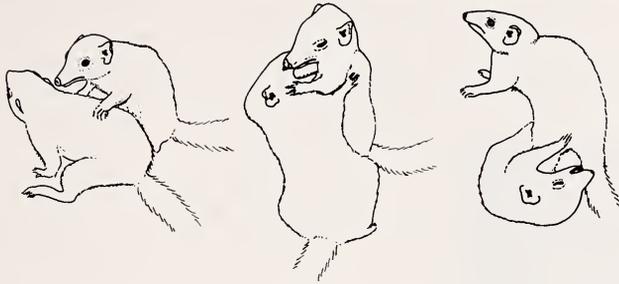


Abb. 4. *Tupaia*-Paar. Phasen eines ritualisierten Kampfes; entwickelt sich aus engem Umkreiseln bei hoher Erregung, wechselseitigem Kontrollieren der Genitalregion und/oder nasonasalem Kontakt bzw. Koitusversuchen. *Links*: das ♀ den Partner mit den Vorderextremitäten berührend. *Mitte*: Sich-gegeneinander-Aufrichten, Maulaufreißen mit Beißhemmung beim ♂, dabei Pfotenschlagen und vor allem „Betrillern“ von seiten des hochaktiven ♀. *Rechts*: Das ♂ hat sich auf den Rücken geworfen, wälzt sich um das katzbuckelnde ♀, setzt das Pfotenspiel fort, zuweilen den Schwanz mit Kieferbewegungen leicht fixierend. (Fotovorlage: W. B. SPATZ)

dem Folgen-Lassen des ♂, dem Treiben, und schließlich der Kopulation enden. Beim Treiben berichtet das ♂ immer wieder die Genitalregion des ♀ und beginnt sie zu belecken, sobald das ♀ seinen Lauf verlangsamt. In einer intensiven Treibphase stemmt das ♂ oft den Hinterkörper seiner Partnerin durch Stoßen mit der Schnauze hoch (Abb. 5 d). Ein schließlich paarungswilliges ♀ erstarrt gelegentlich im Lauf, katzbuckelt, das ♂ beleckt dann mit großer Intensität die Genitalien (Abb. 5 e). Intermittierend beleckt das ♂ seinen Penis und zieht ihn durch den Mund; durch Flucht animiert das ♀ den Partner zu erneutem Treiben. Im weiteren Verlauf des Treibens kommt es endlich zu gehäuften Auftreitversuchen des ♂, wobei es die Lumbalregion des ♀ umklammert. Nach erfolgreicher Kopulation lecken ♂ und ♀ ihre Genitalien. Nach unseren Beobachtungen zum Ablauf der Begegnung der Partner (vgl. SCHLOETH 1956) in der nichtreproduktiven Phase entspricht diese den initialen sexuellen Kontakten. Diesem Verhalten raum-zeitlich vorausgehende Komponenten sind im Abschnitt

Tabelle 3

Prozentanteile aller sexuellen Kontakte der Partner eines eingespielten Paares (P_1) und eines experimentell vereinigten (P_2) im Vergleich bzw. zeitlichen Ablauf

Beobachtungszeitraum: P_1 : 80 h, P_2 1. Tag der Vereinigung: 10 h, P_2 ab 2. Tag: 40 h; in Klammern absolute Häufigkeiten

	P_1 ♂	P_1 ♀	P_2 ♂ 1. Tag der Verpaarung	P_2 ♀	P_2 ♀ ab 2. Tag	P_2 ♀
sexuelle Begegnung	73,32 (948)	0,0 (0)	7,20 (27)	4,88 (2)	44,84 (343)	56,92 (37)
Treiben	17,40 (225)	0,0 (0)	42,13 (158)	0,0 (0)	21,83 (167)	0,0 (0)
ritualisierte Kämpfe	5,80 (75)	100,0 (75)	10,40 (39)	95,12 (39)	3,66 (28)	43,08 (28)
Kopulationsversuche + Kopulation	3,48 (45)	0,0 (0)	40,27 (151)	0,0 (0)	29,67 (227)	0,0 (0)
	94,52 (1293)	5,48 (75)	90,14 (375)	9,86 (41)	92,17 (765)	7,83 (65)

Territoriales Verhalten angedeutet. Eine detaillierte Analyse optischer Signale aus Körperhaltung, Bewegung, Mimik, eventuell Schwanzsträuben (vgl. Begegnungssituation, Kontaktliegen, Kothaltung), muß in Ermangelung apparativ aufwendiger Aufzeichnungsmöglichkeiten vorerst offen bleiben.

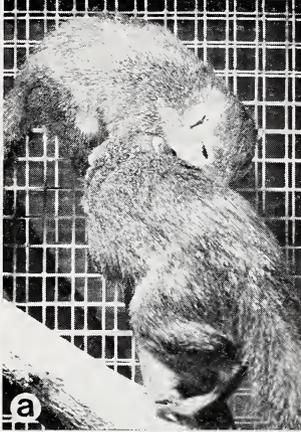
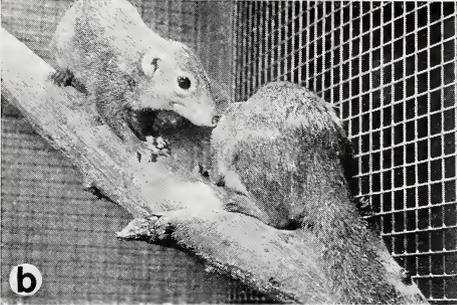


Abb. 5. P₁ sexuelle Kontakte. a—c: „sexuelle Begegnung“. a: Wechselseitiges Beriechen in der Halsregion während der Lokomotion (P₁ ♂ vorn, Initiator). Beachte den „passiven Gesichtsausdruck“ des ♀, erkennbar an der Lidverengung; b: Olfaktorische Kontrolle des ruhenden ♀ bei seitlicher Annäherung; c: Wie vor, „Anstoßen“ des ♀ mit leicht geöffnetem Mund an der Schwanzwurzel. d—e: Treibphasen. d: P₁ ♀ duldet mit gespreizter Hinterextremität teils vom ♂ durch Schnauzenstoßen angehoben das Belecken der Genitalien; e: P₁ ♀ später katzbuckelnd verharrend in der Präkopulationsphase, das ♂ riechend und intensiv leckend



Nach dem Bewegungsablauf beim ersten körperlichen Kontakt muß es sich um eine olfaktorische Kontrolle handeln, auf der in erster Linie das wechselseitige Sich-Erkennen (Identität, Zustand) beruht. Dies ist ein Rückschluß aus den ethologisch deutbaren Folgehandlungen, wie hier, Balz oder Kontaktliegen.

Bei sich wenig kennenden Tieren ist aus der Bewegung heraus der naso-nasale Kontakt häufig, der bis zum wechselseitigen Beriechen der Halsregion gehen kann (Abb. 5 a). Bei vertrauten Partnern duldet der sich in Bewegung befindliche meist sofort eine naso-genitale Kontrolle ohne eine vorausgegangene optische Zuwendung.

Der Kontakt zum ruhenden Partner läuft ebenfalls über den Hals und/oder weiter zu einem Anstoßen der Schwanzwurzel bzw. Beriechen der Genitalregion (Abb. 5 b, c). Diese Ableitung der Begegnung aus dem Sexualverhalten liefert der Vergleich des etablierten Paares P₁ mit dem experimentell vereinigten P₂ (M₁ ♂ und W₁ ♀).

Bezüglich der Situation von Paar P₂ kann man erfahrungsgemäß von einem sexuellen Stau ausgehen, der sich sofort entlädt und keine anderen als die zuvor geschilderten Elemente bis zur Kopulation enthält. Sie entsprechen auch vollkommen denjenigen des Paares P₁, das nicht einem solchen „sexuellen Druck“ unterliegt. Beim Zahlenvergleich fällt der nahezu übereinstimmend hohe prozentuale Gesamtanteil der ♂♂ an den Kontakten auf (Tab. 3). Der aktive Anteil der ♀♀ am Sexualverhalten beschränkt sich auf die Verhaltensweisen ritualisierte Kämpfe und sexuelle Begegnung. Bei dem gut eingespielten Paar P₁ ist ritualisiertes Kämpfen die einzige Strategie des ♀, mit der es aktiv die Annäherung des ♂ beantwortet. Bei den Interaktionen von P₂ gehen ab dem 2. Tag die Elemente Treiben, ritualisierte Kämpfe, Kopulationsversuche bzw. Kopulationen deutlich zugunsten der sexuellen Begegnung zurück und nähern sich so im männlichen Geschlecht den Verhältnissen bei P₁ ♂. Hier fällt allerdings auf, daß das P₂♀ seinerseits ab dem 2. Tag seinen Anteil an sexuellen Begegnungen erheblich steigert. Damit und im ganzen ist gezeigt, daß die Begegnung von Partnern auf der wechselseitigen sexuellen Attraktivität beruht. Wie bereits dargestellt, verschiebt sich im Laufe des Kennenlernens die aktive Rolle im Sexualverhalten nahezu vollständig zum männlichen Geschlecht hin. Das Sexualverhalten beschränkt sich schließlich auf die sexuelle Begegnung, die damit die Bedeutung permanenter Identitätskontrollen erlangt.

Sozialverhalten

Nachdem seither die Herkunft von Signalen aus dem Konflikt zwischen Annäherung und Meidung (affines und diffuges Verhalten) an den Phänomenen Territorialität und Sexualität aufgezeigt wurde, stehen noch die Elemente aus, die herkömmlich dem sozialen Bereich zugerechnet werden.

Bei *Tupaia glis* gehören hierher Belecken und/oder Fellkämmen des Partners (soziale Körperpflege) und Ruhen in Körperkontakt.

Über wechselseitige Körperpflege bei adulten Tupaias liegen nur wenige Angaben vor: SPRANKEL (1961 a) und ANDREW (1964) stellen bei ihren Tieren keine soziale Körperpflege fest. SORENSON (1970, S. 176–177) findet „mutual grooming between males and females, males and males, and females and females...“, „although it is rarely reciprocal“ (vgl. auch SORENSON und CONAWAY 1966). MARTIN (1968) berichtet, daß die ♂♂ häufig vor dem gemeinsamen Ruhen mit ihren unteren Incisivi über das Nackenfell der ♀♀ kämmen. Dieses Verhalten findet auch unabhängig vom Ruhen statt und ist zu flüchtig, um Reinigungsfunktion zu besitzen VANDENBERGH (1963) sah nur zweimal bei *Tupaia glis* Fellpflege, während die Tiere nebeneinander lagen. Einmal beleckte ein ♀ das Maul eines ♂, um dann bei geöffnetem Mund mit den unteren Incisivi dem Partner über den Kopf und das Ohr zu kämmen. Im zweiten Fall beleckte das ♂ den Mund des ♀.

Das flüchtige Belecken und Anstoßen der ♀♀ mit geöffnetem Mund durch die ♂♂ steht den „sexuellen Kontakten“ näher, eine echte soziale Körperpflege liegt diesem Verhalten nicht zugrunde (vgl. Tab. 7, P₁ ♂). Entsprechend Tabelle 3 wäre es eine auf die „sexuelle Begegnung“ folgende Stufe. Auch SORENSON (1970) stellt fest, daß ♂–♀ grooming „sex-directed“ (S. 177) ist und die ♂♂ aller untersuchten Species außer *T. minor* an den ♀♀ immer dann Fellpflege versuchen, wenn diese sich dem Östrus nähern. Neben dieser sexuell gefärbten flüchtigen Körperpflege, dann häufig

ausgeführt, wenn beide Tiere in Bewegung sind, findet diese Behandlung des Partners im entspannten Feld in intensiverer Form statt. Meist ist es ein ♀, das seinen Partner während des gemeinsamen Ruhens in der Kopfregion und auf dem Rücken beleckt. Bei zwei unserer ♀♀, die zusammen gehalten wurden, kam diese Verhaltensform häufiger vor als bei heterosexuellen Paaren. Solcher Sozialkontakt konnte häufig beobachtet werden zwischen einer Mutter und dem heranwachsenden Jungen nach Abliegen der Mutter auf das Jungtier (hier ein ♂) zum gemeinsamen mittäglichen Ruhen. Für ein Paar ist weitaus wichtiger als soziale Körperpflege das Phänomen des gemeinsamen Ruhens in Körperkontakt, das Kontaktliegen (nach TEMBROCK).

Hierzu findet sich eine charakteristische Abbildung eines Paares von *Urogale* bei POLYAK (1957). SPRANKEL (1961 a) beschreibt das gemeinsame Ruhen eines Paares auf der Schlafkiste im Verlauf der täglichen Ruheperioden. Auch SORENSON und CONAWAY (1964) sprechen von einer „pairing tendency“ (S. 80) in der mittäglichen Ruheperiode. MARTIN (1968) beobachtet ebenfalls eine „mutual resting posture“ (S. 461) bei Paaren in großen Käfigen auf flachen, erhöhten Unterlagen. SORENSON (1970) beschreibt das Aufeinanderliegen von 2 bis 5 Individuen, sogar von verschiedenen Spezies, und die Abnahme dieses „piling phenomenon“ (S. 175) in Perioden zunehmender Temperatur. Hierzu gilt im einzelnen für *T. chinensis*: „During rest periods as many as six females slept on top of another in a pile. These piles sometimes contained the dominant male (at the bottom of the pile) but never subordinate males.“ (HASLER und SORENSON 1974, S. 300). v. HOLST (1974) findet das Kontaktliegen bei gut züchtenden, also harmonisierenden Paaren häufig.

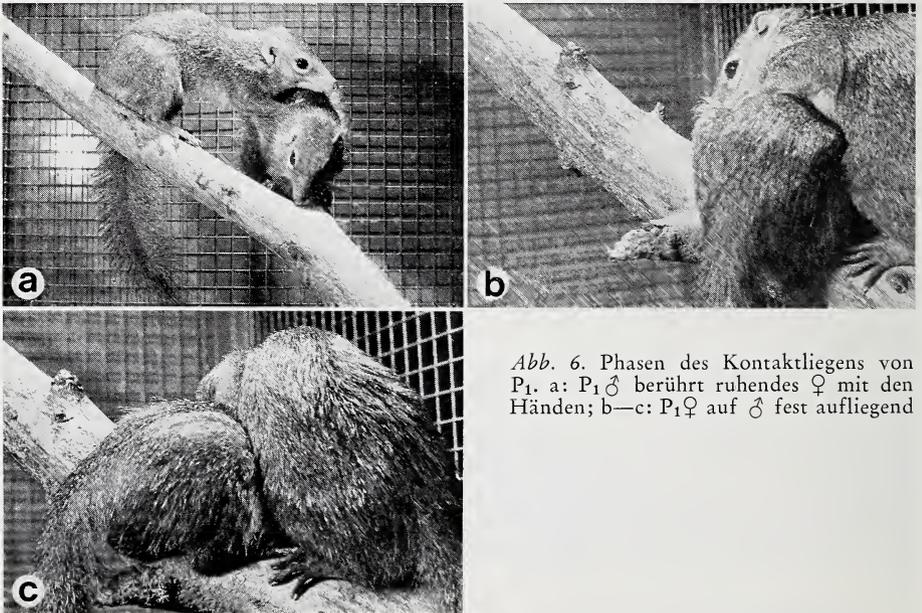


Abb. 6. Phasen des Kontaktliegens von P_1 . a: P_1 ♂ berührt ruhendes ♀ mit den Händen; b—c: P_1 ♀ auf ♂ fest aufliegend

Bei unseren Tieren kommt es bei dem eingespielten Paar P_1 regelmäßig zum Kontaktliegen: z. B. P_1 ♂ ruht auf seinem bevorzugten Platz Ad (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, Tab. 6), P_1 ♀ nähert sich vorsichtig, verharrt einen Moment und stützt sich zunächst mit den Händen auf dem Rücken des Ruhenden ab. Erfolgt keine abweisende Reaktion, legt sich das Tier fest mit dem Vorderkörper auf das ruhende ♂ (Abb. 6). Der auf einem Platz bestimmter Wertigkeit ruhende Partner

hat also Auslösecharakter. Von den visuellen Signalen, deren Klassifizierung und Quantifizierung nicht Gegenstände dieser Untersuchung waren, sind in diesem Zusammenhang ferner, neben der entspannten Körperhaltung insgesamt, sicher der auf dem Substrat abgestützte Kopf und eventuell das Dösgesicht mit halbgeschlossenen Augen von Bedeutung (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, Abb. 14, 15). Zu der vorsichtigen Annäherung gehört eine ebenso sich steigernde Skala von abweisenden Ausdrucksbewegungen von seiten des Ruhenden. Kopfheben und Zuwenden, also Anstarren, führen zum stationären Status, der durch kurzes Maulsperrn und/oder damit verbundenem Drohlaut schon zum diffugen werden kann, auch ohne weitere Änderung der Körperhaltung.

Tabelle 4

Verteilung der Häufigkeiten der Appetenz zum Kontaktliegen bei P₁ über den Tag, aufgeschlüsselt nach dem sich aufliegenden Partner
(gemittelt; Beobachtungszeitraum: 80 h; AM = Aktivitäts-Maximum)

	8.00—10.30 AM	10.30—13.00 Ruhephase	13.00—15.30	15.30—18.00 AM
P ₁ ♂	0,75 ± 1,03	0,50 ± 0,92	1,25 ± 1,38	0,50 ± 0,75
P ₁ ♀	1,87 ± 2,99	3,12 ± 3,79	2,37 ± 2,06	1,00 ± 0,92

Zur Klärung des Stellenwertes des Kontaktliegens innerhalb des Sozialverhaltens der Tupaia verglichen wir das eingespielte Paar P₁ mit dem neuverpaarten Paar P₂: Entsprechend Tab. 4 besitzt das ♀ die mehr als doppelt so hohe Appetenz zum Sich-Auflegen als das ♂ im Durchschnitt des Tagesablaufes, was in der streng fixierten mittäglichen Ruhepause besonders deutlich wird.

Diese ♀-Rolle läßt sich gemäß Tabelle 5 weiter differenzieren, indem es nur in einem Siebentel der Fälle in der Position ♂ auf ♀ den Partner abweist und bei umgekehrter Lagebezeichnung etwa in der Hälfte seiner deutlich häufigeren Versuche nicht zum Abliegen kommt.

Abgesehen vom Geschlecht der Tiere hängt das positive Ergebnis von dem Stellenwert der Ruheplätze ab. Hierbei ist auffällig, daß die größte Erfolgsquote in der

Tabelle 5

Häufigkeit des Kontaktliegens von P₁ an verschiedenen Ruheplätzen, aufgeschlüsselt nach den Lagebeziehungen der Partner

($\frac{\ominus}{\ominus}$ = ♀ oben, $\frac{\ominus}{\oplus}$ = ♂ oben), erfolgreiches Kontaktliegen (+) und abgewiesene Versuche (—); Ruheplätze (kleine Buchstaben = Astabschnitte, KD = Kastendeckel, Bo = Fichtenholz), Rangordnung der Ruheplätze für die beiden Geschlechter, einschließlich bei getrenntem Ruhen (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, Tab. 6)

Ruheplätze	Rangordnung für $\frac{\ominus}{\oplus}$	Lagebeziehungen				Summe	
		$\frac{\oplus}{\oplus}$		$\frac{\oplus}{\ominus}$		+	—
		+	—	+	—		
a	2/2	22	5	4	2	26	7
b	3/1	7	7	2	—	9	7
c	4/4	4	—	1	—	5	—
d	1/3	9	9	14	1	23	10
KD	7/6	2	—	—	—	2	—
Bo	5/7	—	2	—	—	—	2
Summe		44	23	21	3	65	26

1. Kategorie (♀ auf ♂) nicht an die jeweiligen 1. Ruheplätze der Tiere gebunden ist. Der in beiden Geschlechtern an 2. Stelle stehende Platz (a) weist mit Abstand den höchsten Wert auf; der beiderseits den 4. Rang einnehmende Platz (c) ist dadurch ausgezeichnet, daß das ♀ nicht abgewiesen wird. An den ersten Ruheplätzen von ♂ (d) und ♀ (b) wird das ♀ jeweils in der Hälfte der Fälle abgewiesen, allerdings besitzt das ♂ für das ♀ eine geringfügig größere Attraktivität, wenn es auf seinem 1. Platz ruht, gegenüber der Inanspruchnahme des 1. Platzes des ♀. Bei der 2. Möglichkeit der räumlichen Partnerbeziehung (♂ auf ♀) steht dagegen mit großem Abstand vor dem gemeinsamen Platz (a) nach Frequenz und Erfolg der 1. Ruheplatz des ♂ (d).

Der hohe Wert des Kontaktliegens als Phänomen der Partnerbindung muß bei der Gegenüberstellung von P₁ und dem Verhalten von P₂ in den ersten 4 Tagen nach der Vereinigung besonders deutlich werden. Bei beiden Paaren demonstrieren die ♀♀ die größere Bereitschaft zum Kontaktliegen, auch wenn sie im Gegensatz zu den ♂♂ mehr Mißerfolge erfahren (Tab. 6). Die maximale Ruhezeit ohne Positionswechsel

Tabelle 6

Vergleich der Häufigkeiten der Appetenz zum Kontaktliegen pro Tag zwischen einem harmonisierenden Paar (P₁, Beobachtungszeitraum: 80 h) und einem neuen Paar (P₂, Beobachtungszeitraum: 40 h) ab 2. Tag der Verpaarung, aufgeteilt in erfolgreiches Kontaktliegen auf dem Partner und durch diesen abgewehrte Versuche

	P ₁ ♂	P ₁ ♀	P ₂ ab 2. Tag	
			♂	♀
erfolgreich	2,62 ± 1,99	5,00 ± 3,92	0 ± 0	0 ± 0
abgewehrt	0,37 ± 0,74	3,37 ± 3,11	0,50 ± 1,00	2,00 ± 3,36

betrug beim Paar P₁ 13 min. Bezeichnenderweise lag dabei das ♀ auf dem ♂. In umgekehrter Haltung ruhten die Tiere maximal 9 min 40 sec lang. Unter Einschluß von Positionswechseln betrug die gemeinsame Ruhedauer von P₁ höchstens 15 min. P₂ dagegen erreicht in dem Beobachtungszeitraum diesen Grad der Partnerbindung noch nicht, es bleibt bei abgewehrten Versuchen (Tab. 6). Die Initiativen hierzu gehen, wie nicht anders zu erwarten, überwiegend vom ♀ aus und erreichen vergleichsweise nur geringe Werte. Erfolgreiches Kontaktliegen kommt erst am 47. Tag nach der Verpaarung zustande. Es fand auf Fichtenhölzern statt und erreichte auf diesem breiten Substrat die Dauer von 15 min. unter Beibehaltung der Eingangsposition. Nach dem seither Gesagten ist es charakteristisch, daß das ♀ auf dem ♂ ruhte.

In der Tabelle 7 sind alle von uns geprüften Interaktionen unserer beiden Versuchspaare nach ihrer prozentualen und absoluten Zusammensetzung miteinander verglichen. Dies unterstreicht, daß das Zusammenspiel von Partnern mit weitem Abstand auf sexuellen Komponenten beruht, die im wesentlichen die Aktivität des ♂ ausmachen. Die Anteile aus Körperpflege, Kontaktliegen und agonistischem Verhalten spielen eine untergeordnete Rolle. Unter den stark zurücktretenden Aktivitäten der ♀♀ hat für P₁♀ Kontaktliegen das größte Gewicht. Innerhalb der experimentellen Vereinigung ist auch für das P₂♀ diese soziale Leistung erkennbar. Gleichzeitig aber ist im Gegensatz zu P₁♀ sein agonistisches Verhalten auffällig als mögliche Reaktion auf die hohe Aktivität seines Partners im sexuellen Bereich, insbesondere in bezug auf die große Zahl von Kopulationsversuchen und Kopulationen.

Tabelle 7

Prozentuale Verteilung aller Kontakte auf die Partner eines Paares

(in Klammern: absolute Häufigkeit; + = ausschließlich abgewiesene Versuche; Beobachtungszeitraum: vgl. Tab. 3)

	P ₁ ♂	P ₁ ♀	P ₂ ♂ 1. Tag der Verpaarung	P ₂ ♀ 1. Tag der Verpaarung	P ₂ ♂ ab 2. Tag	P ₂ ♀ ab 2. Tag
sexuelle						
Begegnung	69,25 (948)	0,0 (0)	7,12 (27)	4,00 (2)	43,53 (343)	35,24 (37)
Treiben	16,44 (225)	0,0 (0)	41,69 (158)	0,0 (0)	21,19 (167)	0,0 (0)
ritualisierte						
Kämpfe	5,48 (75)	51,37 (75)	10,29 (39)	78,00 (39)	3,55 (28)	26,67 (28)
Kopulations-						
versuche +						
Kopulationen	3,29 (45)	0,0 (0)	39,84 (151)	0,0 (0)	28,81 (227)	0,0 (0)
soziale						
Körperpflege	3,80 (52)	0,68 (1)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,25 (2)	4,76 (5)
Kontaktliegen	1,75 (24)	45,89 (67)	0,0 (0)	4,00 (2) ⁺	0,25 (2) ⁺	7,62 (8) ⁺
agonistisches						
Verhalten	0,0 (0)	2,05 (3)	1,06 (4)	14,00 (7)	2,41 (19)	25,71 (27)
	90,36 (1369)	9,64 (146)	88,34 (379)	11,66 (50)	88,24 (788)	11,76 (105)

Tabelle 8

Gesamtinteraktionen von Geschlechtspartnern pro Tag

(Beobachtungszeitraum: vgl. Abb. 7)

P ₁ ♂	P ₁ ♀	P ₂ ♂ ab 2. Tag	P ₂ ♀ ab 2. Tag	P ₂ ♂ 1. Tag	P ₂ ♀ 1. Tag
171,12 ± 35,79	18,25 ± 7,53	197,00 ± 35,86	26,25 ± 8,50	379	50

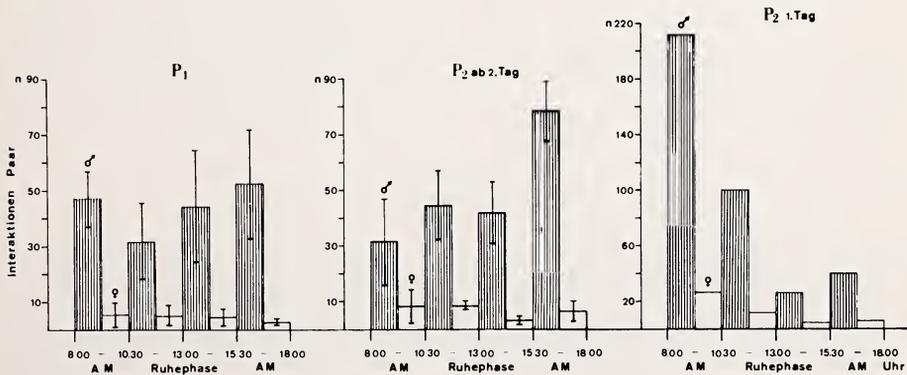


Abb. 7. Verteilung aller Interaktionen über den Tag. Paar P₁: Beobachtungszeitraum 80 h; Paar P₂: 1. Tag der Vereinigung, Beobachtungszeitraum 10 h; Paar P₂: ab 2. Tag, Beobachtungszeitraum 40 h. (AM = Aktivitätsmaximum)

Die Gültigkeit dieser Gesetzmäßigkeiten in der Rollenverteilung der Geschlechter findet sich im Zahlenvergleich aller Interaktionen bezogen auf einen Tag bestätigt (Tabelle 8): Sie wird noch nicht einmal tangiert durch eine Neuverpaarung; lediglich am Tag der Erstbegegnung sind die Absolutwerte für die beiden Geschlechter linear verdoppelt. Die bis jetzt am Tagesdurchschnitt abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten werden auch nicht durchbrochen durch die von der Tagesperiodik bestimmten Aktivitätsschwankungen (Abb. 7, P₁ und P₂ ab 2. Tag). Lediglich bei den ♂♂ scheint die Tendenz vorzuliegen, während des abendlichen Aktivitäts-Maximums verstärkt mit den ♀♀ zu interagieren. Bei dem ab dem 2. Tag der Vereinigung bei weitem noch nicht eingespielten Paar P₂ ist der herausragend hohe Wert des ♂ am Abend sicher dahingehend zu deuten, daß die Benutzung eines gemeinsamen Unterschlupfes zum Schlafen das ♂ zu verstärkten Interaktionen aktiviert. Die Werte für das ♂ an der morgens installierten Erstbegegnung (P₂ 1. Tag) sprechen für sich; die Komplexität der Interaktionen bei einer solchen experimentellen Vereinigung werden im folgenden in einer 10-stündigen Chronologie im einzelnen abgehandelt.

Synchronisation eines Paares im Vereinigungsversuch

Nach der Kennzeichnung der Elemente der Begegnung von Paaren teilweise mit den räumlichen Bezügen, ist deren Verbindung mit der lokomotorischen Aktivität (SPRANKEL und RICHARZ 1976) bei Erstbegegnungen besonders aufschlußreich, dargestellt am Paar P₂. Nach Aufnahme der Ethogramme von M₁♂ und W₁♀ als Einzeltiere, die zwar Sicht- und sicher auch Geruchskontakt hatten, verband der Beobachter ihre benachbarten Reviere durch Hochziehen der seitlichen Schieber miteinander. Die jeweiligen angestammten Käfiginventare und die individuelle Futterverbreicherung wurden beibehalten.

Nach Abb. 8 ist beider Aktivitätsverlauf von Beginn des Zusammentreffens an über weite Strecken synchron. Die Tiere laufen sofort sehr erregt aufeinander zu und treffen sich im Revier des ♀ an dessen Grenze. Es kommt nach kurzem nasalen Kontakt („sexuelle Begegnung“) zu dem völlig lautlosen ritualisierten

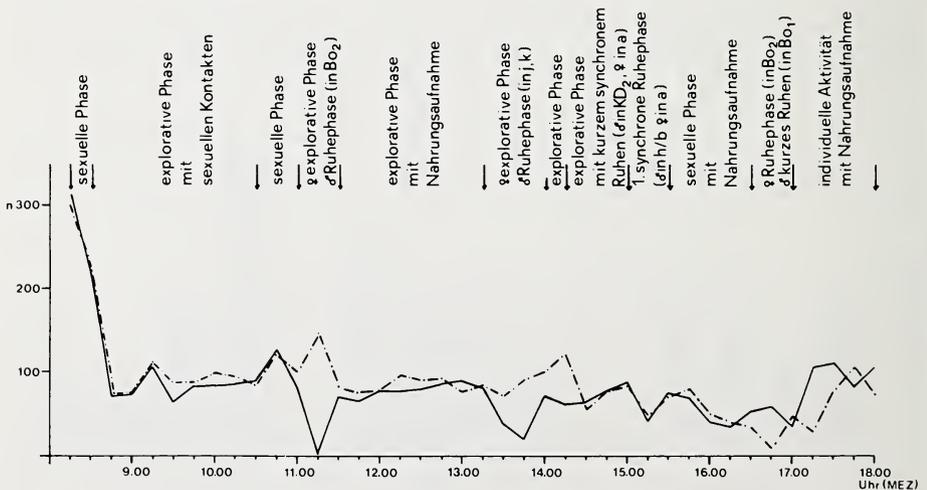


Abb. 8. Aktivitätskurven von M₁♂ und W₁♀ (P₂) am 1. Tag der Verpaarung (♂: —; ♀: -.-.-). Zeiteinheit: 15 min. (Kleine Buchstaben = Astabsschnitte, KD = Kasten-
deckel, Bo = Fichtenholz, 1 = ♀-Revier, 2 = ♂-Revier)

Kampf, bei dem die Tiere auf dem Rücken liegend, die Mäuler weit aufgerissen, mit Händen und Füßen aufeinander einschlagen (Abb. 4). Er ist intermittierend eingeschlossen in Treiben mit Beriechen und Belecken der Genitalien und schließlich häufigen Koitusversuchen. Während des Treibens frißt das ♀ immer wieder und wird vom ♂ sogar am Futternapf bestiegen. Diese Phase sexueller Kontakte erstreckt sich über die ersten 30 Minuten; es ergibt sich also zwangsläufig eine strenge Synchronisation der Aktivität. Erst danach laufen die Kurven auseinander, da die Tiere wechselseitig das Revier des Partners erkunden und markieren.

In dieser explorativen Phase fressen die Tiere jeweils aus den Näpfen der Partner. Beim Zusammentreffen unternimmt das ♂ sofort wieder Kopulationsversuche. Gegen 11.00 Uhr, nach einer vorausgegangenen gemeinsamen Strecke sexueller Kontakte beginnt das ♂ die erste Ruhephase, die gegenüber seiner früheren nur um 30 Minuten verschoben ist (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, Abb. 2). Es wählt aber als Platz nicht seinen seitherigen 1. Ruheplatz (a), sondern ein Fichtenholz in seinem Territorium. Das ♀ nutzt diese Zeit zum weiteren Erkunden vorzugsweise des ♂-Reviers und zur Nahrungsaufnahme; seine Aktivitätskurve weist an dieser Stelle einen Gipfel auf. Ab 11.30 Uhr verlaufen die Kurven wieder dicht beieinander. Die Tiere sind von diesem Zeitpunkt an bis 13.30 Uhr mit Nahrungssuche, Nahrungsaufnahme und Markieren bzw. olfaktorischer Kontrolle beschäftigt, was von sexuellen Kontaktaufnahmen unterbrochen wird. Eine zweite Ruhephase des ♂ (13.45 Uhr) ist mit einer erneuten Aktivitätssteigerung des ♀ verbunden (vergleichbar der 1. explorativen Phase). Hier ruht das ♂ auf Plätzen des ♀ (j, k), die für dieses einen niedrigen Stellenwert besitzen (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, Tab. 6). Der seitherige Verlauf ist also von dem normalen Aktivitätsmuster abweichend, wobei der halbstündige 1. Anstieg als anders motiviert unberücksichtigt bleiben kann, bis auf die nur vom ♂ beibehaltene zeitlich fixierte Ruhephase um 11.00 Uhr. Das wechselseitige Kennenlernen der Territorien findet in der bezeichnenden Auswahl der Ruheplätze seitens des ♂ Ausdruck. Als danach wiederum in einer Phase des Explorierens auch das ♀ neben dem ♂ zum ersten Male zur Ruhe kommt, liegt es in a, dem seitherigen 1. Ruheplatz des ♂ ab. Das ♂ benutzt den Kastendeckel in seinem Revier. Allerdings handelt es sich hier um kurze synchron eingeschaltete Pausen, die dann mit dem Eintritt in die normalerweise folgende nachmittägliche Aktivität in eine längere synchrone Ruhephase übergehen. Jetzt finden sich die Tiere zum 1. Mal auf dem Ast des ♂-Reviers zusammen: das ♀ wiederum auf dem 1. Platz des ♂ (a), das ♂ dicht daneben in der Gabelung h/b.

Die weitere Aktivität beschränkt sich dann auf durch Nahrungsaufnahme unterbrochene sexuelle Kontakte, bis die Tiere gegen 17.00 Uhr nochmals ruhen und zwar getrennt jeweils in den eigenen Revieren auf den Fichtenhölzern. Erst in dem normalerweise stark ausgeprägten abendlichen Aktivitätsgipfel gehen die Tiere individuell der Nahrungsaufnahme nach ohne sich (zum ersten Male) durch Interaktionen zu behelligen.

Diskussion

In neuerer Zeit zahlreich unternommene Versuche, Kausalbeziehungen zwischen ökologischen Gegebenheiten und Sozialverhalten bzw. einer bestimmten speziespezifischen Sozialform herzustellen, stoßen bei Primaten an dahingehend ausgewerteten Freilandbeobachtungen (CHARLES-DOMINIQUE 1977; DOYLE 1974; JOLLY 1975; KUMMER 1975; VOGEL 1975) in Anbetracht kaum auflösbarer kausaler Vernetzungen und nur schwer gegeneinander abwägbarer genetischer Determinanten und adaptiver Modifikationen — und schließlich aus methodischen Schwierigkeiten — an Grenzen. Der hier beschrittene Versuch einer experimentellen Analyse geht von

festen Eingangsgrößen aus: Es wird eine standardisierte künstliche Umgebung geboten, die nach früheren Untersuchungen (SPRANKEL und RICHARZ 1976) die elementaren Bedürfnisse von *Tupaia glis* abdeckt und für die einzelnen beobachteten Tiere auch in ihrer belebten Umwelt definierte Bedingungen liefert. Bei dieser innerhalb der Tupaiinae generalisierten Spezies ist das Sozialverhalten über die Beziehungen der Sexualpartner an einer überschaubaren (wenn auch nicht vollständig erfaßten) Zahl von Verhaltenselementen ablesbar, die beiden Geschlechtern zukommen und sich in den Geschlechterrollen als quantitatives — im wesentlichen nicht qualitatives — Phänomen darstellen.

In der Untersuchung konnte schrittweise die Rolle der Umwelt bis zu ihrer Funktion als Informationsträger aufgezeigt werden. Verlässliche Meßgröße ist hier das Sternalmarkieren in beiden Geschlechtern, das zwar als Territorialverhalten abgehandelt wird, aber genauso der Rollenspezifität unterliegt wie die Interaktionen der Sexualpartner. Unsere Einzelbefunde zu den kausalen Beziehungen zwischen Individuum (seiner Rolle), Raum und Gruppe (hier Sexualpartner) sind in Abb. 9 zusammengefaßt.

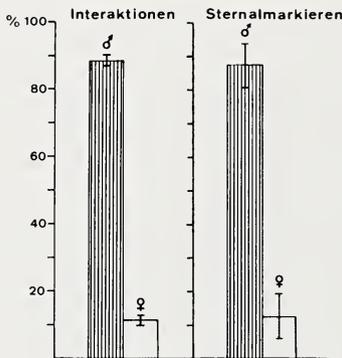


Abb. 9. Prozentuale Verteilung der Interaktionen und des sternalen Markierens von Raumstrukturen auf die Geschlechtspartner nach Befunden an 5 bzw. 4 Paaren

In der Menge und in der äußerst geringen Standardabweichung bei den Interaktionen ist mit großer Konstanz die dominante Rolle des ♂ ausgedrückt. Dies hat eine Entsprechung in seinem territorialen Anspruch, der in der Frequenz des Sternalmarkierens seinen Ausdruck findet, allerdings mit einer größeren Streuung.

Ebenso geben die Partneranteile in beiden Meßgrößen ein Sender-Empfänger-System wieder, das trotz des starken Gefälles zum Weibchen hin sich in seiner Richtung umkehrt im Sinne einer Rückkopplung. Bei den stationären Duftmarken zeigt sich über die größere Standardabweichung mehr Komplexität an, in der mit Sicherheit eine vorerst nicht weiter auflösbare individuelle Komponente eine Rolle spielt. In Übereinstimmung mit den systematischen Untersuchungen von v. HOLST und BUEGEL-GOODWIN (1975 a, b) und v. HOLST und LESK (1975) zeigen unsere Beobachtungen, daß Tupaias zwischen männlichem und weiblichem Sternaldrüsensekret individuell differenzieren können.

Die Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen Raumstruktur und Sozialverhalten manifestieren sich am augenfälligsten in der Auswahl, (chemischen) Kennzeichnung und wechselseitigen Inanspruchnahme der individuellen Liegeplätze im Geäst. Jede Tupaia sucht in Abhängigkeit vom Grade ihrer Zahmheit und den vorgegebenen Raumstrukturen zum mittäglichen Dösen einen nach der Überschaubarkeit der Umgebung und nach ihrer stammesgeschichtlich vorgegebenen Ruhehaltung optimalen Platz. Der mit dem Tagesablauf sich ändernde Lichteinfall und damit die Temperatur sind im Freileben bei der Platzwahl sicher mitbestimmend, wurden aber hier nicht

experimentell ausgetestet. Die Wertigkeit solcher Plätze bleibt bei unverändertem Inventar und Käfigstandort in allen Fällen während der gesamten Beobachtungszeit erhalten, darüber hinaus bei Besitzerwechsel und bei Wiederbesetzung mit einem früheren Territoriums inhaber in jahrelangem zeitlichen Abstand (RICHARZ 1976; LORENZ-SCHULTZ 1977).

Die Kriterien der Ortswahl und das im Zuge der circadianen Periodizität festgelegte Entspanntsein („Dösen“) um die Mittagszeit kanalisieren Synlokalisierung und Synchronisation der Partner. Als Regulative der Appetenz zum Kontaktliegen werden dann aber die durch die individuelle Frequenz der Inanspruchnahme festgelegte Wertigkeit der Liegeplätze sowie geschlechtsspezifische Rollenanteile (größere Appetenz des ♀) und Dominanz (des ♂) wirksam. Angesichts dieser großen Zahl subtil wirkender Faktoren sind die Werte für diese Art Sozialkontakt nach Frequenz und Dauer nur gering und können als Meßgröße für den Grad der Bindung von Geschlechtspartnern verwendet werden.

Diese unmittelbare Beziehung zwischen Territorialverhalten und sozialer Bindung innerhalb des Geästes, also der 3. Dimension, wobei die Kennzeichnung des Raumes nahezu Signalcharakter besitzt, löst sich nach der Peripherie zu auf. Das solitäre ♂ markiert mit relativ hoher Frequenz seine künstliche Territoriumsgrenze (Gitter), liefert also ungerichtete Informationen über sich selbst. Solange ihm physische Sozialkontakte vorenthalten werden, liegt er in der Frequenz konstant über dem Durchschnitt. Nach der Begegnung ist seine Markiertätigkeit wenigstens anfangs eng auf das Zentrum des Raumsystems des Sexualpartners ausgerichtet. Des weiteren haben Experimente von LORENZ-SCHULTZ (1977) gezeigt, daß bei solitären ♂♂ Sicht- und Geruchskontakt mit ♀♀ zu lang dauernder hoher Markierfrequenz und gegenüber ♂♂ zu einem Gewöhnungsniveau führt.

Diese Beispiele für die Bedeutung des Sternalsekretes für das Sozialgefüge ließen sich über die Sexualpartner hinaus innerhalb der Jungenaufzucht beliebig vermehren, bei der auch phobische Komponenten deutlich werden.

Durch die Territorialidentifikation über den Geruchssinn in beiden Geschlechtern ist ein guter Teil der Paarbindung abgedeckt. Durch die vorläufige Beschränkung auf die in Einzelkomponenten aufgeschlüsselten Interaktionen von Sexualpartnern ergeben sich indessen bessere Einsichten in den Ursprung sozialer Bindungen als bei in größeren Verbänden lebenden anderen Primatenarten. Das Pflegesystem erweist sich für die Entwicklung sozialer Signale bei Spitzhörnchen als unergiebig; es wird zuweilen innerhalb der Primaten als aberrant gewertet (vgl. MARTIN 1968).

Grundlage ist hier in beiden Geschlechtern die permanente wechselseitige sexuelle Attraktivität. Auch eine weitere Variable, die als Antrieb für die Ausbildung von Sozialverhalten angezogen wird, der gemeinsame Nahrungserwerb, wird von unserer Spezies als Allesfresser, der sich bei der Nahrungssuche verstreut und keinen Futterneid kennt, nicht in Anspruch genommen (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976). Für wechselseitigen Schutz und Verteidigung insbesondere der Jungen durch physischen Einsatz liegen zwar keine Beobachtungen vor, indessen muß die Inanspruchnahme eines festen Liegeplatzsystems in der Phase mittäglicher Entspantheit in dieser Richtung gewertet werden. Die Auswahlkriterien, physischer bzw. enger Sichtkontakt vermitteln schnellen Informationsfluß und damit Sicherheit. Dasselbe gilt für die Jungen unmittelbar nach dem Verlassen des Nestes und der sich anschließenden Integrationsphase, indem sie lange bevor die eigene Sekretion des Sternaldrüsensekretes einsetzt, sich an der chemischen Kennzeichnung der Liegeplätze orientieren, so in das Liegeplatzsystem integriert werden und damit über die Raumkenntnis am Sicherheitssystem der Adulten partizipieren (RICHARZ 1976).

Mit der Geburt und dem Auftreten der Jungen nach der Nestlingsphase zeigt das seither statisch erscheinende Rollenverhältnis der Geschlechtspartner seine Flexibilität

(vor allem im weiblichen Geschlecht) und gleichzeitig die Grenzen der Belastbarkeit eines auf die Paarbindung (Sexualsystem) begründeten Sozialsystems. Nach Langzeituntersuchungen über maximal 3 ein Territorium nutzende Generationen wendet das ♂ seine sexuell gesteuerte Aufmerksamkeit allen weiblichen Tieren zu, wobei geschlechtsreifer Nachwuchs besonders attraktiv ist. Sein ♀ seinerseits kanalisiert dieses Interesse, indem es den Töchtern gegenüber nach der Art der Interaktionen ♂-Verhalten entwickelt und diese damit in Abhängigkeit von ihrer Anpassungsfähigkeit integriert und/oder deren Fortpflanzung hemmt, oder sie aber vertreibt. Aus der Alternative Integration kann ein Vater-Tochter-Inzest resultieren. Das Rollenverhalten des ♀ bedingt allerdings ein abweisendes Verhalten auf Initiativen des ♂ hin und damit ihre temporäre Isolierung von der Fortpflanzung. Das ♂ reagiert dagegen bei der Behandlung des gleichgeschlechtlichen Nachwuchses weniger flexibel, die Interaktionen führen eher zu einer Vertreibung (vgl. RICHARZ 1976). Diese Inanspruchnahme des ♂ entspricht in seiner Unverträglichkeit dem Verhalten gegenüber Rivalen, eine Situation, die wir nicht herbeiführten, die jedoch anderweitig eingehend dargestellt wurde (v. HOLST 1969, 1972). Im ganzen ergibt sich, daß die dem Nachwuchs gegenüber entwickelten geschlechtsspezifischen Strategien, selbst wenn sie bei jungen ♀♀ zu vorübergehender Integration führen können, gleichzeitig die Kontinuität der Bindung des parental Paars sichern. Eine Erweiterung seiner Kommunikationsmöglichkeiten, die im wesentlichen ritualisiertes Sexualverhalten darstellen, deutet sich fallweise über das Kontaktliegen an. Hier in der Dösphase kann das ♀ die Individualdistanz zum ♂ unterschreiten, es ist also die einzige Situation im Tagesablauf, in der der aktive Anteil an den Interaktionen bei ihr überwiegt.⁵

Die Paarbindung kommt bei Tupaia zustande durch eine geschlechtsspezifische nicht umkehrbare Ungleichheit im ausgewogenen Verhältnis, woraus ein permanentes Spannungsfeld zwischen den Geschlechtern resultiert. Bei dem Versuch einer Wertung der Paarbindung vor dem Hintergrund Erhaltung und Ausbreitung der Art bzw. einer optimalen Ausnutzung vorgegebener ökologischer Nischen bildet bei *Tupaia* der permanente Zusammenhalt die Voraussetzung für eine maximale Reproduktionsrate, d. h. hier, daß die Geburtsabstände mit der Tragzeit identisch sind, also postpartum Konzeptionen stattfinden und die Jungenaufzucht nicht durch soziopsychischen Stress beeinflusst wird. Diese tatsächlichen Eingangsgrößen sind bei einem über die Territorialidentifikation synchronisierten Paar gegeben. Die Optimierung der Reproduktionsrate durch die feste Paarbindung erweist sich aber gleichzeitig als limitierender Faktor für die Gruppengröße. Daneben hat sich gezeigt, daß die der Paarbindung zugrunde liegenden Signale die temporäre Bildung einer Familiengruppe ermöglichen. Dieser auch über die Gruppe hinausgehende distanzregulierende Mechanismus wirkt umgekehrt stimulierend auf die Paarbindung mit einem entsprechenden Abflachen des Spannungsfeldes zwischen Sexualpartnern beim Fehlen solcher Reizgrößen. Ursache dieser Beschränkung der Gruppengröße ist letztlich das bescheidene, aus dem Sexualverhalten stammende Repertoire sozial wirksamer Signale, wobei die Bindung an bestimmte Raumstrukturen beim Informationsfluß sowie bei der Reproduktion zusätzliche limitierende Faktoren darstellen.

⁵ Nach Infektion von Paaren mit einem neurotrophen Virus (der Borna'schen Krankheit) ergibt sich als wesentliches Symptom eine Perversion in der Quantifizierung der geschlechtsspezifischen Interaktionen. Am deutlichsten ablesbar wird dies an um ein Vielfaches höheren Werten nach Häufigkeit und Dauer des Kontaktliegens, gleichzeitig verbunden mit ausgehnter sozialer Körperpflege (vgl. SPRANKEL et al. 1978).

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird der Versuch einer Rollendefinition bei Geschlechtspartnern von *T. glis* über eine quantifizierte Erfassung der Partnerbeziehungen in ihrer räumlich-zeitlichen Zuordnung vor dem Hintergrund standardisierter Haltungsbedingungen unternommen. Das soziale Beziehungssystem der Sexualpartner wird zunächst über Zahl und Art ihrer gerichteten Interaktionen erfaßt, wobei sich die geschlechtsspezifischen Unterschiede im wesentlichen als quantitatives Phänomen darstellen. Bei der zweiten Meßgröße, der Territorialkennzeichnung, steht Sternal- vor Abdominalmarkieren und dem Einsatz von Urin. Sternalmarkieren wird mit großen individuellen Unterschieden in der Frequenz vorwiegend von Männchen ausgeführt. Gesetzmäßigkeiten im Raummuster der Duftmarken werden ablesbar über die Markierfrequenz vor allem bei der Vereinigung der Reviere benachbarter Sexualpartner. Präferiert werden die jeweiligen Bodenwechsel, die Einstiege ins Geäst und vor allem die dortigen Ruheplätze, also Orte, die bevorzugt aufgesucht und/oder aktiv bzw. passiv markiert wurden. Der Paarzusammenhalt beruht auf der sich über eine Territorialidentifikation entwickelnden Raumbindung sowie auf einer wechselseitigen sexuellen Attraktivität, wobei die aktive Rolle nahezu vollständig dem männlichen Geschlecht zukommt. Die ♀♀ zeigen in ihren Interaktionen mit den ♂♂ bei geringerem Rollenanteil dagegen größere Flexibilität. Über die wechselseitige bzw. gleichzeitige Inanspruchnahme individueller Liegeplätze kann es bei Sexualpartnern in einer mittäglichen Döspase zum Kontaktliegen kommen, das sich als wichtiger Parameter einer Paarbindung erweist. Die größere Appetenz hierzu liegt bei den ♀♀. Ein aus der geschlechtsspezifisch ungleichen Rollenverteilung permanent resultierendes Spannungsfeld festigt die Paarbindung. Abschließend werden Ableitung, Möglichkeiten und Grenzen dieser Sozialform diskutiert.

Literatur

- ANDREW, J. (1964): The displays of the primates. In: Evolutionary and genetic biology of the primates. Ed. by J. BUETTNER-JANUSCH. New York, London: Academic Press. Vol. 2, 227—309.
- AUTRUM, H.; HOLST, D. v. (1968): Sozialer „Streß“ bei Tupajas (*Tupaia glis*) und seine Wirkung auf Wachstum, Körpergewicht und Fortpflanzung. Z. vgl. Physiol. 58, 347—355.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1977): Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates. Prosimians of Equatorial West Africa. London: Duckworth.
- CONAWAY, C. H.; SORENSON, M. W. (1966): Reproduction in tree shrews. In: Comparative Biology of Reproduction in Mammals. Ed. by I. W. ROWLANDS. New York, London: Academic Press. Symp. Zool. Soc. London 15, 471—492.
- DOYLE, G. A. (1974): Behavior of Prosimians. In: Behavior of nonhuman primates. Ed. by A. M. SCHRIER and F. STOLLNITZ. New York, London: Academic Press. Vol. 5, 155—353.
- FRAHM, H.; STEPHAN, H. (1976): Vergleichende Volumenmessungen an Hirnen von Wild- und Gefangenschaftstieren des Spitzhörnchens (*Tupaia*). Z. Hirnforschung 17, 449—462.
- HASLER, J. F.; SORENSON, M. W. (1974): Behavior of the Tree Shrew, *Tupaia chinensis*, in Captivity. Amer. Midland Naturalist 91, 294—314.
- HOLST, D. v. (1969): Sozialer Streß bei Tupajas (*Tupaia belangeri*). Die Aktivierung des sympathischen Nervensystems und ihre Beziehung zu hormonal ausgelösten ethologischen und physiologischen Veränderungen. Z. vgl. Physiol. 63, 1—58.
- (1972): Renal Failure as the Cause of Death in *Tupaia belangeri* Exposed to Persistent Social Stress. J. comp. Physiol. 78, 236—273.
- (1973): Sozialverhalten und sozialer Streß bei Tupajas. Umschau in Wissenschaft und Technik 73, 8—12.
- (1974): Social stress in the tree-shrew: its causes and physiological and ethological consequences. In: Prosimian Biology. Ed. by R. D. MARTIN, G. A. DOYLE and A. G. WALKER. London: Duckworth. 389—411.
- HOLST, D. v.; BUERGEL-GOODWIN, U. (1975 a): The Influence of Sex Hormones on Chinning by Male *Tupaia belangeri*. J. comp. Physiol. 103, 123—151.
- (1975 b): Chinning by Male *Tupaia belangeri*: The Effects of Scent Marks of Conspecifics and of Other Species. J. comp. Physiol. 103, 153—171.
- HOLST, D. v.; LESK, S. (1975): Über den Informationsinhalt des Sternaldrüsensekretes männlicher und weiblicher *Tupaia belangeri*. J. comp. Physiol. 103, 173—188.
- JOLLY, A. (1975): Die Entwicklung des Primatenverhaltens. Stuttgart: Gustav Fischer.
- KAUFMANN, J. H. (1965): Studies on the behavior of captive tree shrews (*Tupaia glis*). Folia primatol. 3, 50—74.
- KUMMER, H. (1975): Sozialverhalten der Primaten. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. Heidelb. Tabü 162.

- LORENZ-SCHULTZ, M. (1977): Experimentelle Untersuchungen zur Motivation des Sternalmarkierens beim Spitzhörnchen (*Tupaia glis* Diard, 1820). Staatsexamensarbeit, Gießen (unpl.).
- MARTIN, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in Tree-Shrews (*Tupaia belangeri*) with reference to their general behavior and taxonomic relationships. *Z. Tierpsychol.* **25**, 409—495, 505—522.
- POLYAK, S. (1957): *The Vertebrate Visual System*. Chicago: University of Chicago Press.
- RICHARZ, K. (1976): Öko-ethologische Analyse von *Tupaia glis* (Diard, 1820) unter besonderer Berücksichtigung des kommunikativen Verhaltens, der Gruppenbildung und -bindung sowie der Verhaltensontogenese. Ergebnisse einer Langzeitstudie unter Laborbedingungen. Diss. Gießen.
- SCHLOETH, R. (1956): Zur Psychologie der Begegnung zwischen Tieren. *Behaviour* **10**, 1—79.
- SORENSEN, M. W.; CONAWAY, C. H. (1964): Observations of tree shrews in captivity. *Sabah Soc. J.* **2**, 77—91.
- (1966): Observations on the social behavior of tree shrews in captivity. *Folia primatol.* **4**, 124—145.
- SORENSEN, M. W. (1970): Behavior of Tree Shrews. In: *Primate Behavior. Developments in Field and Laboratory Research*. Ed. bei L. A. ROSENBLUM. New York, London: Academic Press. Vol. 1, 141—193.
- SPRANKEL, H. (1960): *Tupaia glis* (Tupaiaidae), Duftmarkieren. *Encyclopaedia cinematographica*, Film E 299, Göttingen.
- (1961 a): Über Verhaltensweisen und Zucht von *Tupaia glis* (Diard, 1820) in Gefangenschaft. *Z. wiss. Zool.* **165**, 186—220.
- (1961 b): Histologie und biologische Bedeutung eines jugulo-sternalen Duftdrüsenfeldes bei *Tupaia glis* (Diard, 1820). *Verh. D. Zool. Gesell. Saarbrücken*, 198—206.
- SPRANKEL, H.; RICHARZ, K. (1976): Nicht-reproduktives Verhalten von *Tupaia glis* (Diard, 1820) im raum-zeitlichen Bezug. Eine quantitative Analyse. *Z. Säugetierkunde* **41**, 77—101.
- SPRANKEL, H.; RICHARZ, K.; LUDWIG, H.; ROTT, R. (1978): Behavior Alterations in Tree Shrews (*Tupaia glis* Diard, 1820) Induced by Borna Disease Virus. *Med. Microbiol. Immunol.* **165**, 1—18.
- VANDENBERGH, J. G. (1963): Feeding, activity and social behavior of the tree shrew, *Tupaia glis*, in a large outdoor enclosure. *Folia primatol.* **1**, 199—207.
- VOGEL, C. (1975): Soziale Organisationsformen bei catarrhinen Primaten. In: *Hominisation und Verhalten*. Ed. by G. KURTH und I. EIBL-EIBESFELDT. Stuttgart: Gustav Fischer. 159—200.

Anschrift der Verfasser: Dr. KLAUS RICHARZ und Prof. Dr. HEINRICH SPRANKEL, Zentrum für Neurologie (Neuropathologie), Universität Gießen, Arndtstraße 16, D-6300 Gießen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Richarz Klaus, Sprankel Heinrich

Artikel/Article: [Daten zum Territorial-, Sexual- und Sozialverhalten von Tupaia glis Diard, 1820 336-356](#)