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

Z. Säugetierkunde 54 (1989) 111–122
© 1989 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468

Zu Funktionen des Duftdrüsenmarkierens beim Warzenschwein *(Phacochoerus aethiopicus)*

Von R. Radke und C. Niemitz

Arbeitsgruppe Humanbiologie, Freie Universität Berlin

Eingang des Ms. 4. 9. 1987

Abstract

Contribution to the Functions of Scent Marking Behaviour in the Warthog (Phacochoerus aethiopicus)

Scent marking activities of free ranging warthogs *(Phacochoerus aethiopicus)* were studied in the Masai Mara National Reserve, Kenya. In addition to ad lib.-sampling focal animals were followed continuously and marking events, their social context and the spatial distribution of marks were recorded. Marking frequencies of females increase in peripheral regions of their home ranges, while marking of males correlates more with their social activities. Males mark frequently in fights, and especially during the rut their marking activity increases drastically. They regularly mark the sleeping dens of matriarchal sounders, and cover the urine of estrous females with their own urine.

Einleitung

Die Suiden werden nach ihrer Lebensweise und Anatomie als stark olfaktorisch ausgerichtet betrachtet, aber bis auf Beobachtungen an *Sus scrofa* (Beuerle 1975; Meynhardt 1980, 1981, 1987) sind kaum Freilandbeobachtungen ihres Markierverhaltens erfolgt. Cumming (1975) und Estes et al. (1982) beschreiben einige Markierweisen beim Warzenschwein *(Pacochoerus aethiopicus),* aber auch hier fehlen bisher längere Beobachtungen freilebender Tiere.

Im Rahmen einer Untersuchung der sozialen Organisation des Warzenschweins zeigte sich, daß diese einzige in offenen Habitaten vorkommende rezente Suiden-Art eine weitgehende Übereinstimmung der Markierweisen mit dickichtbewohnenden Formen wie dem Riesenwaldschwein *(Hylochoerus meinerzhageni)* (Radke unveröff.) und dem europäischen Wildschwein *(S. scrofa)* aufweist (vgl. Beuerle 1975; Cumming 1975; Radke 1985). Mit *Ph. aethiopicus* findet sich somit eine Art, die einerseits offensichtlich noch das stammesgeschichtlich annähernd „vollständige" Markierrepertoire der Dickichtbewohner zeigt, andererseits aber eine relativ verläßliche Erfassung dieser Verhaltensweisen ermöglicht, da sie im offenen Grasland tagaktiv ist.

Material und Methode

Die Untersuchungen fanden vom Mai 1983 bis April 1984 und im April/Mai 1986 in Kenia im Masai Mara Nationalreservat statt. 1983/84 wurden die Arbeiten in einem Studiengebiet von ca. 12 km^2 durchgeführt, welches überwiegend aus *Eragrostis*-Kurzgrasland bestand. Das Areal wurde nach Warzenschweinbauten abgesucht und mit Hilfe von Luftaufnahmen kartiert. Eigene Orientierung in dem merkmalsarmen Grasland erfolgte u. a. anhand von Farbringen und Höhlennummern, die auf verstreuten *Balanites aegyptiaca*-Bäumen angebracht wurden. Lokalisierungen von Individuen oder Gruppen konnten meist nur auf 100-150 m genau vorgenommen werden, so daß eine Rasterung der Karte mit Quadraten von 200 m Seitenlänge erfolgte.

Einzeltiere konnten mit einer Fotokartei anhand spezifischer Körpermerkmale identifiziert werden. Markierereignisse wurden mit Angaben über Markierform, Ort, Kontext, Alter und Geschlecht der Tiere aufgenommen. In der Auswertung werden nur die adulten Tiere, d. h. älter als 2 Jahre,

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/89/5402-0111 $ 02.50/0

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

berücksichtigt. Markierereignisse wurden bei kontinuierlichen Beobachtungen von 8 Fokustieren aufgenommen und durch Gelegenheitsbeobachtungen ergänzt. 1983/84 konnten hierbei auch die Wanderwege der Tiere dokumentiert werden. Hierzu wurde in 3-Minuten-Abständen die Belegung eines jeweiligen Planquadrates notiert, so daß die Nutzungsintensitäten der einzelnen Streifgebietflächen während des Protokollzeitraumes dargestellt werden konnten.

Wegen veränderter hochwachsender Grasgesellschaften in diesem Gebiet mußten die Arbeiten 1986 auf einem anderen Areal fortgesetzt werden, das nicht detailliert kartiert wurde, da in dieser Zeit die Beobachtung des Sexualverhaltens von Fokustieren im Vordergrund stand.

Die Arbeiten erfolgten über einen Zeitraum von ca. 1500 Feldstunden, wobei 514 Fokus-Tier-Stunden aufgenommen wurden. Insgesamt wurden dabei 664 Markierereignisse erfaßt (594 von adulten Männchen, 70 von adulten Weibchen); statistische Methoden nach Weber (1980).

Ergebnisse

Markier-Verhaltensmuster

Zum Markierverhalten des Warzenschweins wurde ein Film hergestellt (Radke 1988a), so daß auf eine detaillierte Darstellung der Bewegungsabläufe hier verzichtet werden kann und nur ein Überblick der Markierformen gegeben wird. Nach den Beschreibungen von Beuerle (1975) und Meynhardt (1980, 1981) wird das gleiche Verhaltensrepertoire mit geringen Abweichungen auch bei *S. scrofa* gefunden. Gelegenheitsbeobachtungen des Erstautors an Riesenwaldschweinen im Aberdare Nationalpark in Kenia ergaben ebenfalls die unten aufgeführten Verhaltensmuster.

Labialdrüsen-Markieren: Hierbei tritt das Tier nach einleitendem Beriechen des zu markierenden Objekts leicht vor und schiebt dabei die Hauttasche an der Basis der Eckzähne mehrmals reibend über das Objekt. Hierbei wird nach Estes et al. (1982) eine weiße, cremige Flüssigkeit aus den Drüsen gepreßt.

Wühl-Markieren: Eine Abwandlung des Markierens mit Labialdrüsen scheint eine bestimmte Form des Wühlens mit den Stoßzähnen im Boden zu sein, die sich deutlich von den üblichen Grabbewegungen unterscheidet: Während beim Graben der Kopf sagittal gehoben wird, winkelt ihn das Tier beim Wühlmarkieren stark seitlich an. Der jeweils beteiligte Eckzahn wird dabei in den Boden gebohrt. Hierbei kann Drüsensekret auf den Boden übertragen werden.

Präorbitaldrüsen-Markieren: An das Lippenmarkieren schließt sich fast immer ein Scheuern des Kopfes, besonders der Region unter den Augen, gegen das gerade markierte Substrat an. Dabei wird Sekret der Präorbitaldrüsen übertragen (Estes et al. 1982). Bei langen Markiersequenzen wechseln die Tiere auch zwischen beiden Drüsenfeldern mehrmals ab. In einigen Fällen war im Feld eine klare Trennung des Markierens mit Labial- und Präorbitaldrüsen nicht möglich; wir fassen daher beide im folgenden als „Kopfdrüsenmarkieren" zusammen.

Scharren: Beim „Scharr-Markieren" werden die Vorderläufe alternierend im Stand vor den Körper gesetzt, die Hufe flach gegen den Boden gedrückt und nach hinten gezogen. Nach Cumming (pers.Mitt.) konnte beim Warzenschwein keine Karpaldrüse nachgewiesen werden, so daß durch das Scharren möglicherweise Sekrete von Interdigitaldrüsen übertragen werden. Da eine Markierfunktion noch nicht definitiv erwiesen ist, wird die Verhaltensweise hier vorläufig als „Scharren" bezeichnet.

Harn-Markieren: Harn-Markieren wurde nur bei Männchen sicher beobachtet. Hierbei werden wahrscheinlich auch Sekrete der Präputialdrüse abgegeben. Häufig ist das stoßartige Harnspritzen (im Gegensatz zur sonst üblichen gleichmäßigen Harnabgabe) von Scharren begleitet. Nach bisherigen Beobachtungen scheinen Weibchen ihren Harn nicht gezielt an bestimmten Stellen abzusetzen. Das Weibchen W15 harnte jedoch einmal auf den von ihr mehrmals aufgesuchten und gefressenen Mageninhalt eines toten Gnus. W13, W20 und W23 wurden zwar bei der Harnabgabe unmittelbar neben von ihnen inspizierten

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

Höhlen beobachtet; dabei gaben die Weibchen aber jedesmal größere Mengen Harn kontinuierlich ab, so daß ein normales Urinieren vorlag.

Markierfrequenzen

Für einen geschlechtsspezifischen saisonalen Vergleich der Markierfrequenzen wurden die Markierereignisse aus Gelegenheitsbeobachtungen in den 8 Beobachtungsperioden vom September 1983 bis April 1984 auf je 100 „Feldstunden" bezogen (224 Ereignisse bei Männchen, 21 bei Weibchen, s. Abb. 1). Hieraus lassen sich also nur Aussagen über die relativen Häufigkeiten des Markierens der Geschlechter ableiten, wobei Beobachtungen an Weibchen tendenziell stärker repräsentiert sind, da immer mehr Weibchen als Männchen im Gelände angetroffen wurden. Trotzdem wurden in jeder ausgewerteten Beobachtungsperiode häufiger Männchen als Weibchen beim Markieren gesehen. Auch bei den Fokustieren waren die Frequenzen der Männchen um ein Mehrfaches größer als die der Weibchen (Tab. 1). Besonders auffällig ist die hohe Markierfrequenz der Männchen während der Paarungszeit (Abb. 1).

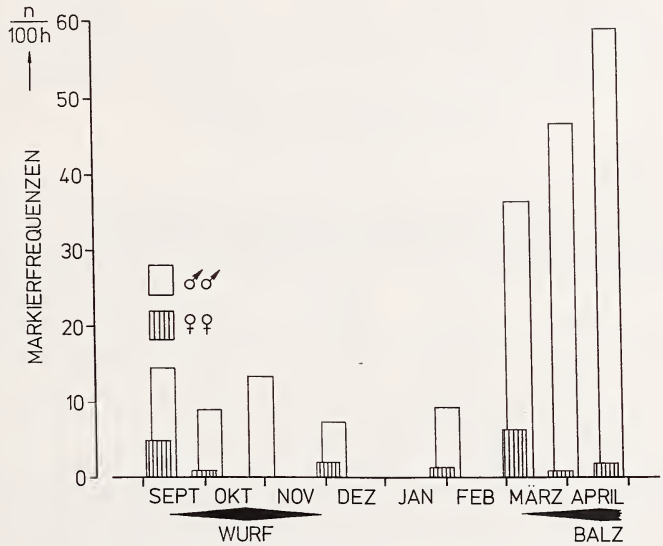

Abb. 1. Saisonale geschlechtsspezifische Markierfrequenzen

Tabelle 1. **Markierfrequenzen bei Fokustieren**

Tier	Zeitraum (Std)	Markierungen (n)	n/100 Std	Bemerkungen
W13	83,2	11	13,2	–
W15	47,4	2	4,2	Werbung
W23	42,0	1	2,4	nach Wurf
W23	82,2	18	21,9	–
W24	14,5	7	28,6	eingewandert
M7	53,8	34	63,2	Werbung
M40	147,3	101	68,6	Werbung
M43	12,1	11	90,9	Werbung
M49	31,9	24	75,2	Werbung

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

Da insgesamt relativ wenig Markierbeobachtungen von Weibchen vorliegen, sind nur vorläufige Aussagen über eventuelle saisonale Einflüsse möglich. Während der Brunst scheint es zu keiner Veränderung der Markieraktivität von Weibchen zu kommen, aber in der Wurfzeit markierten sie noch seltener als sonst: W23 markierte z. B. in den ersten 3 Wochen nach der Geburt ihrer Jungen in 42 Stunden nur einmal, während in den folgenden Monaten ihre Markierfrequenz fast 10mal so hoch war (vgl. Tab. 1).

Markierformen und ihr Verhaltenskontext

Weibchen markieren fast ausschließlich mit ihren Kopfdrüsen (65 von 70 Ereignissen), während sie Wühlmarkieren und Scharren nur sehr selten im agonistischen Kontext zeigten (s. Tab. 2). Männchen markieren dagegen mit Sekreten der Drüsen am Kopf, mit Harn – bzw. Präputialsekret – sowie durch Wühl- und Scharrsequenzen (Tab. 3).

Tabelle 2. **Markierform und -kontext bei Weibchen**

Form	Kontext					gesamt
	Komfort	Werbung	Kampf	HI*)	Sonstige	
Kopfdrüsen	26	2	–	13	24	65
Scharren	–	–	3	–	–	3
Wühlen	–	–	2	–	–	2
Harn	keine Markierfunktion anzunehmen					

*) Höhleninspektion

Tabelle 3. **Markierform und -kontext bei Männchen**

Form	Kontext					gesamt
	Komfort	Werbung	Kampf	HI*)	Sonstige	
Kopfdrüsen	32	32	–	127	104	295
Scharren	1	33	29	37	11	111
Wühlen	–	2	25	8	2	37
Harn	–	128	1	11	11	151

*) Höhleninspektion
$G = 462$; $f = 12$; $p < 0{,}001$, d. h. Markierform und -kontext sind signifikant voneinander abhängig.

Als Kontext wurden folgende Situationen unterschieden: „Komfort“: Markieren unmittelbar vor oder nach Scheuersequenzen; „Werbung“: Markieren unmittelbar vor, bei oder nach Werbeverhalten; „Kampf“: Markieren unmittelbar vor, bei oder nach einer Kampfsequenz; „Höhleninspektion“: Markieren unmittelbar bei einer Höhle; „Sonstige“: Markieren bei den Wanderungen oder beim Grasen. Markierform und -kontext sind bei Männchen nicht unabhängig (Tab. 3); bestimmte Markierformen treten in einigen Handlungszusammenhängen signifikant häufiger auf, als es der statistischen Erwartung entsprochen hätte ($G = 462$, $f = 12$, $p < 0{,}001$). Harn-Markieren ist z. B. meistens in eindeutig sexuellem Zusammenhang zu bemerken, während Wühl- und Scharrsequenzen besonders oft im agonistischen Kontext auftreten: In nahezu allen Auseinandersetzungen, bei denen markiert wurde, wühlte und/oder scharrte mindestens einer der Kontrahenten.

Für einen Vergleich der geschlechtsspezifischen Markieraktivitäten in den verschiedenen Handlungszusammenhängen erscheint es nicht sinnvoll, alle Markierereignisse zu berücksichtigen. Wie oben aufgeführt, fanden sich keine Hinweise für eine Markierinten-

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

tion bei der Harnabgabe von Weibchen, und außerdem zeigten Weibchen sehr selten ritualisierte Kämpfe mit Markiersequenzen, wie sie bei Männchen regelmäßig zu beobachten sind (Radke 1985, 1988b). In Tab. 4 sind daher Harn-Scharrsequenzen und Markierereignisse im Kampfkontext nicht aufgeführt, da hierdurch von vornherein die Markierfor-

Tabelle 4. **Markierfrequenz und -kontext**

Kontext	Markierereignisse bei Männchen	Weibchen	gesamt
Komfort	33	26	59
Werbung	34	2	36
Höhleninspektion	161	13	174
Sonstige	106	24	130

(ohne Berücksichtigung von Kämpfen und Harn/Scharrsequenzen)
chi-Quadrat = 46,8; f = 3; $p < 0{,}001$, d. h. Geschlecht und Markierfrequenz in den verschiedenen Handlungszusammenhängen sind signifikant abhängig.

men von Männchen in einigen Handlungszusammenhängen überrepräsentiert würden. Die verbleibenden 399 Markierereignisse zeigen trotzdem einen signifikanten Zusammenhang zwischen Geschlecht, Markierfrequenz und Kontext (chi-Quadrat = 46,8, f = 3, $p < 0{,}001$).

Markierfunktionen

Da beim Markierverhalten der Männchen mehrere soziale Aspekte überlagert sind, spiegelt die räumliche Anordnung ihrer Marken kaum territoriale Aspekte wider. Die räumliche Verteilung von Marken im Streifgebiet einzelner Tiere ist daher eher nach den Beobachtungen an Weibchen zu beurteilen.

Warzenschweine sind standorttreu; sie besitzen aber keine Territorien, weder im Sinne von exklusiven, verteidigten noch von anders monopolisierten Gebieten. Eine Territorialmarkierung findet bei ihnen somit nicht statt, und wir verwenden hier den Begriff „Orientierungsmarkieren". Dabei bleibt offen, ob auch Informationen an fremde Tiere übermittelt werden, oder nur eine „Eigenorientierung" vorliegt. Markieren von Weibchen im Kontext „Sonstige" dürfte größtenteils der Orientierung der Tiere zuzurechnen sein. Die ausgedehnten Verfolgungen der Weibchen W13 und W23 zeigten hierfür klare Hinweise. In Abb. 2 sind die Planquadrate, in denen W23 im Verlaufe der Studie 1983/84 jemals angetroffen wurde, weiß dargestellt, womit das Streifgebiet des Tieres größtenteils erfaßt sein dürfte. Die schraffierten Quadrate geben die Häufigkeit der Lokalisierungen auf den entsprechenden Flächen in 3minütigen Abständen bei Dauerbeobachtungen wieder. Angegeben sind ferner die benutzten und inspizierten Höhlen sowie die Markierereignisse für die einzelnen Quadrate im protokollierten Zeitraum.

Bei Weibchen findet sich eine auffällige Häufung des Markierens in peripheren Teilen der Streifgebiete (Abb. 2). Das Weibchen W23 zeigte an den Tagen nach der Geburt ihrer Jungen weiterhin ihre üblichen Tageswanderungen; ihr genutztes Gebiet war aber deutlich kleiner und entsprach etwa ihrem zentralen Streifgebiet. An 8 protokollierten Tagen markierte sie jetzt nur einmal. Dies geschah ca. 1,5 km von der Wurfhöhle entfernt. Bei den 9 Tagesbeobachtungen mit älteren Jungen markierte sie dagegen 18mal (vgl. Tab. 1).

Unabhängig vom Kontext wurden Markierungen bei Höhlen, Suhlen und im freien Grasland unterschieden. Die 65 Markierungen von Weibchen ohne Kampfkontext verteilten sich wie folgt: 19mal bei Höhlen, 13mal bei Suhlen, 33mal im Grasland. Bei der Bewertung dieser Verteilung ist aber zu berücksichtigen, daß leicht zu markierende, reich

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

strukturierte Objekte wie abgestorbene Büsche besonders häufig an Höhlen vorkamen (Anlage der Bauten meist durch Erdferkel auf Termitensuche). Außerdem waren Weibchen durch ihre regelmäßigen Höhleninspektionen häufig in deren Nähe. Die Markierun-

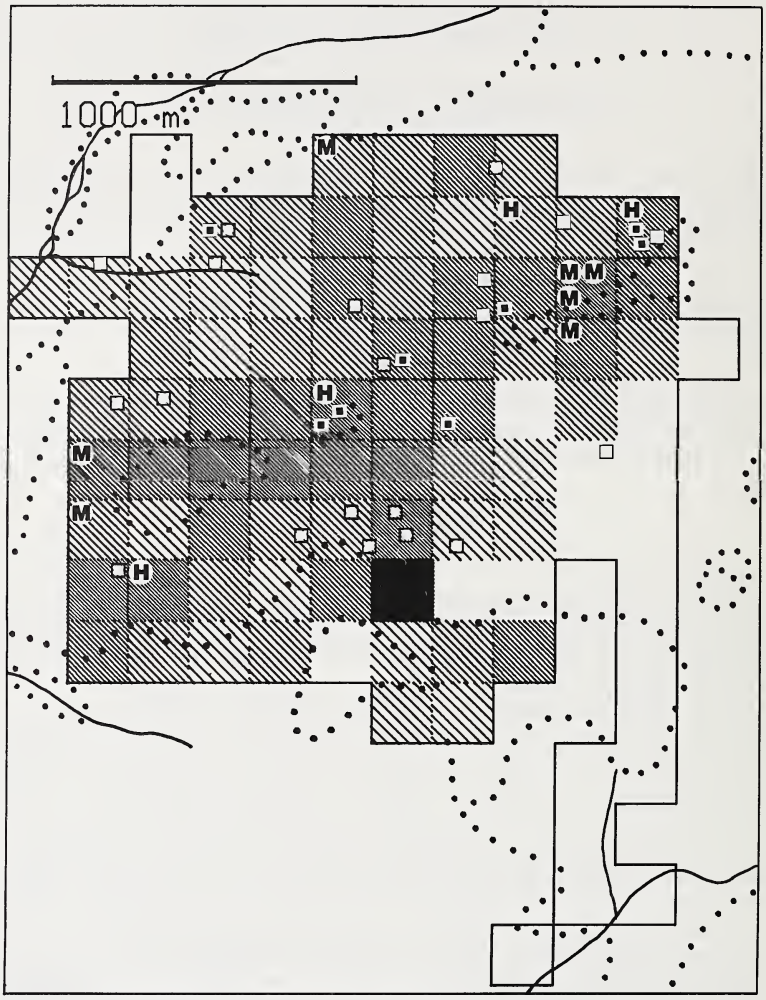

Abb. 2. Streifgebietnutzung und Markierereignisse bei W23 – Beobachtungsdauer: 9 Tage

Gesamtstreifgebiet
Sichtungen in 3-Minuten-Intervallen:
1– 5 Sichtungen
6– 20 Sichtungen
21– 50 Sichtungen
51–100 Sichtungen
mehr als 100 Sichtungen
Bachverlauf

Inspizierte Höhlen
Benutzte Höhlen (im Aufnahmezeitraum)

M: Markierung (allgemein)
S: Markierung (im sex. Kontext)
H: Markierung (bei Höhleninsp.)
A: Markierung (im agon. Kontext)
·····: Vegetationswechsel

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

gen in der Nähe von Suhlen kamen immer im Zusammenhang mit Scheuersequenzen vor, hierbei wurde also eher ein Scheuerobjekt als die Umgebung einer Suhle markiert. Obwohl rund 50 % der Marken an räumlich eng begrenzten, sozial wichtigen Orten abgesetzt

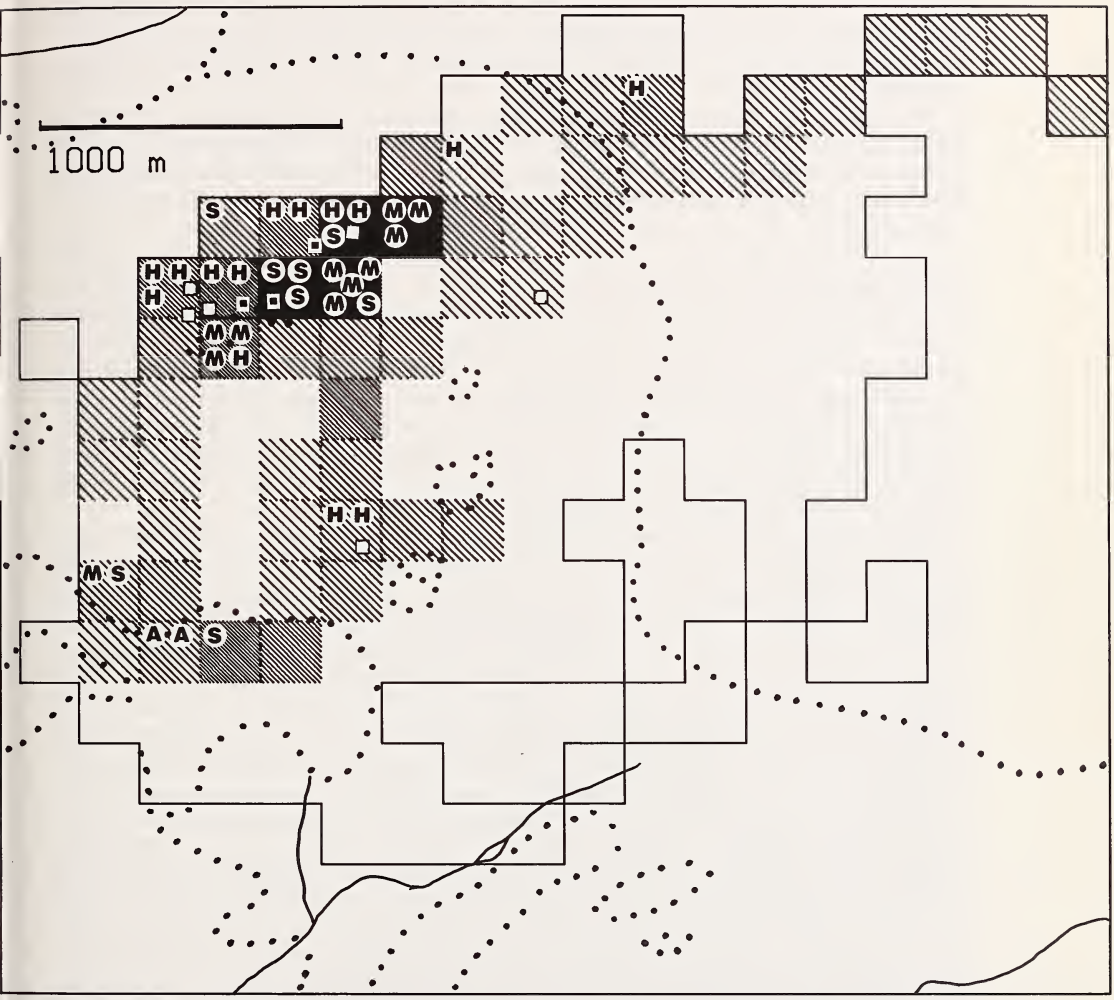

Abb. 3. Streifgebietnutzung und Markierereignisse bei M7 – Beobachtungsdauer: 5 Tage

Gesamtstreifgebiet
Sichtungen in 3-Minuten-Intervallen:
1– 5 Sichtungen
6– 20 Sichtungen
21– 50 Sichtungen
51–100 Sichtungen
mehr als 100 Sichtungen
Bachverlauf

Inspizierte Höhlen
Benutzte Höhlen (im Aufnahmezeitraum)

M: Markierung (allgemein)
S: Markierung (im sex. Kontext)
H: Markierung (bei Höhleninsp.)
A: Markierung (im agon. Kontext)
·····: Vegetationswechsel

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

wurden, läßt sich hieraus also nicht mit Gewißheit auf ein gezieltes, häufigeres Markieren an diesen Stellen schließen.

Bei Kämpfen markierten Weibchen 5mal; sie zeigten dabei Wühl-Markieren und Scharren. Das Markieren im Kontext „Werbung" (s. Tab. 1) besagt nach den eingangs gegebenen Kriterien nur, daß ein zeitlicher Zusammenhang mit einer Werbesequenz bestand; ein kausaler sexueller Zusammenhang ist dadurch nicht zwingend. Die Paarungsaktivitäten scheinen sich nicht in einer Veränderung der Markierfrequenz der Weibchen auszudrücken (vgl. Abb. 1).

Während bei Weibchen das Markieren mit Kopfdrüsen wahrscheinlich überwiegend der Eigenorientierung im weiteren Sinne dient, sind bei Männchen den Duftmarken aus diesen Drüsen weitere Funktionen zuzuschreiben. Allein aus den unterschiedlichen Häufigkeiten des Kopfdrüsenmarkierens der Geschlechter läßt sich ableiten, daß die hohe Markierfrequenz der Männchen nur zum Zweck der Orientierung nicht notwendig ist.

Das Weibchen W15 wurde 5 Tage vom Keiler M7 verfolgt. An allen Tagen zeigte M7 Werbeverhalten, und an 3 Tagen kam es zu jeweils einer Kopulation. Die Abb. 3 zeigt die Aufenthaltsschwerpunkte des Keilers und die Markierereignisse an den zugrundegelegten 5 Tagen (Schlüssel wie zu Abb. 2). Während W15 nur zweimal und jeweils in Randgebieten markierte, sind die 35 Marken von M7 räumlich weiter verstreut und eher nach den Aufenthaltsschwerpunkten verteilt. Auffällig ist ferner die hohe Markierfrequenz von M7 bei Höhlen. Hierbei war es immer W15, welche die Höhlen aufsuchte und teilweise minutenlang inspizierte, während M7 oft nur flüchtig die Eingänge prüfte, aber dann ausgiebig Sekrete der Präorbital- und Labialdrüsen absetzte (in Abb. 3 sind daher nicht alle von M7 aufgesuchten Bauten als „inspiziert" ausgedruckt).

Bei morgendlichen und abendlichen Beobachtungen eines ausgedehnten Höhlenkomplexes fiel in der Paarungszeit immer wieder auf, daß Männchen, die diese Höhlen nur sehr selten zum Übernachten benutzten, die Löcher geradezu patroullierten. Hierbei waren die Männchen offenbar sexuell gestimmt, denn sie scharrten und harnmarkierten dabei relativ oft – Markierweisen, die typisch für den Werbekontext sind (s. Tab. 3). Wurden Weibchen in einer Höhle angetroffen, wartete der Keiler meist, bis die Gruppe den Bau verließ und prüfte dann durch Geruchskontrolle den Östruszustand der Weibchen. 1986 konnte in 2 Fällen beobachtet werden, daß Männchen die Fährten von Gruppen an Höhlen aufnahmen und sie bis zu den Weibchen verfolgten. Regelmäßig benutzte Höhlen sind für Keiler offensichtlich relativ verläßliche Treffpunkte mit potentiellen Geschlechtspartnern.

In keinem Fall war eine abweisende Wirkung von Duftmarken festzustellen. Bestimmte Äste an einigen Höhlen wurden in kurzen Abständen von verschiedenen Männchen markiert. Der Geruch wirkte zumindest auf junge Tiere und Weibchen eher anziehend: Mehrmals wurden Weibchen und Juvenile beim Beriechen von Marken älterer Männchen beobachtet, wobei anschließend eigene Marken darüber gesetzt werden konnten, oder die Tiere die markierte Stelle zum Scheuern benutzten. Mehrmals reagierten auch jüngere Männchen auf von alten Keilern frisch abgesetzte Marken, indem sie diese berochen oder übermarkierten. Eine Reaktion von alten Männchen auf die Marken von jüngeren Tieren konnte nicht festgestellt werden, obwohl mehrmals starke Keiler neben jüngeren, markierenden Männchen standen.

Harnmarkieren ist regelmäßig in sexuellem Kontext zu bemerken. Männchen übersprühen Harn von Weibchen während der Brunft fast immer mit ihrem eigenen Harn; zusätzlich wird gelegentlich an der Stelle gescharrt. Die Harn- und Scharrbeobachtungen im Kontext „Sonstige" (vgl. Tab. 3) sind wahrscheinlich auf ältere Harnstellen von Weibchen zurückzuführen. Bei einer Gelegenheit harnte und scharrte ein Männchen z. B. an einer Stelle, an der vorher ein Männchen bei einem Weibchen gesehen worden war. Ein anderes Mal wurde der Liegeplatz eines östrischen Weibchens von einem begleitenden Männchen übersprüht.

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

Diskussion

In der Literatur wurde die räumliche Verteilung von Marken vor allem unter territorialen Aspekten untersucht, wobei eine Funktion des Markierens zur Erzeugung einer geruchlich vertrauten Umgebung angenommen wird. Es zeigen sich jedoch keine generellen Zusammenhänge von Markierverhalten und Besitz eines Territoriums (Zusammenfassung für afrikanische Ungulaten in LEUTHOLD 1977, s. a. WALTHER 1984). Die aufgeführte Markenanordnung beim Warzenschwein ist ebenfalls nicht unter territorialen Gesichtspunkten zu sehen: Die periphere Verteilung dient sicher nicht als „Grenzmarkierung". Näherliegend dürfte ein Vertrautmachen mit einer fremden Umgebung durch eigene Geruchsmarken sein. Dies war recht deutlich bei W24 zu erkennen, das im August 1983 in das Studiengebiet einwanderte. In der für dieses Tier noch „neuen" Umgebung markierte es an 3 Tagen in ca. 25 Stunden 7mal – die höchste beobachtete Markierfrequenz bei einem Weibchen (Tab. 1).

Der Abfall der Markierhäufigkeit während der Wurfzeit wäre nach den o. g. Kriterien auf den Aufenthalt der Weibchen in vertrauten Gebieten in der Nähe ihrer Wurfhöhlen zu erklären. Ferner können Marken auch Freßfeinden Hinweise auf die Anwesenheit potentieller Beute geben. Die Jungen, welche in den ersten Wochen für bis zu 5 Stunden alleine in der Wurfhöhle zurückgelassen werden, sind auch in den Höhlen durch eine Reihe von Predatoren gefährdet. Weibchen sollten jetzt also „vorsichtiger" im Anzeigen ihrer Gegenwart sein. Dies gilt in geringerem Maße auch für den Rest des Jahres, wenn die Jungen die Mutter begleiten, während die Männchen derartige „Rücksichten" nicht nehmen müssen.

Die Funktion des Markierens zum „Inventarisieren" zeigte sich sehr deutlich an folgendem Verhalten: Bei der Kartierung wurden Höhlen mit einem Holzpfahl versehen, der die Höhlennummer und einen weißen stark riechenden Lackstreifen trug. Diese Pfähle lösten anfänglich Fluchtreaktionen aus und wurden erst nach ausgiebigem Markieren nach 7–10 Tagen „akzeptiert". Danach benutzten die Schweine sie gelegentlich als Markierstellen, wie sie es auch mit Büschen in Höhlennähe taten.

Soziale Bedeutungen des Markierens lassen sich eher aus den Beobachtungen von Männchen ableiten, wie sich aus dem deutlichen Anstieg ihrer Markierfrequenzen während der Paarungszeit ergibt. Erschwert wird die Diskussion durch den Umstand, daß olfaktorische Reize auf mehreren Ebenen wirken und – je nach Rezipient – völlig verschiedene Funktionen haben können. So können die Marken für das markierende Tier ein „Geruchsfeld" bilden, das in Streßsituationen bestärkend wirkt (vgl. Diskussionen bei EISENBERG und KLEIMANN 1972; JOHNSON 1973). RALLS (1971) schließt aus Gefangenschaftsbeobachtungen am Maxwellducker *(Cephalophus maxwelli)* und an verschiedenen Kleinsäugern, daß eine hohe Markierfrequenz Ausdruck von Dominanz oder Angriffsbereitschaft sei. Bei Warzenschweinen ist eine derartige Korrelation nicht zu erkennen: junge, aber geschlechtsreife Männchen im Alter von ca. 30 Monaten markierten an Höhlen ebenso ausgiebig wie alte Keiler. Mit Kopfdrüsen wurde meist in Abwesenheit anderer Tiere markiert; keine Verhaltensreaktion auf Geruchsmarken läßt auf Dominanz- oder Subordinationsverhalten schließen. Auch bei Auseinandersetzungen ist eine Wirkung der Duftmarken auf den Kontrahenten bisher nicht zu erkennen: Die Männchen scharrten und wühlten mit Vorderläufen und Schnauzen den Boden, wobei sie gelegentlich das für intensives Riechen stereotype Kopfschütteln zeigten. Ein Beriechen der Markierspuren des Gegenübers konnte dabei jedoch nie beobachtet werden (vgl. RADKE 1988b).

WALTHER (1984) gibt einen sehr umfassenden Überblick ähnlicher Verhaltensweisen im agonistischen Kontext bei verschiedenen Huftiergruppen, wonach Scharr- und Wühlsequenzen weit verbreitet sind ('object aggression'). Diese „Erregungshandlungen" werden meist sehr formstarr ausgeführt und als weitgehend visuell wirksame Imponier- bzw. Drohsignale aufgefaßt (Zusammenfassungen in LEUTHOLD 1977 und WALTHER 1984). Es erscheint in diesem Zusammenhang von Bedeutung, daß dieses Verhalten schon bei den als

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

relativ ursprünglich eingeordneten Suiden vorkommt (vgl. auch Beuerle 1975). Nach den hier vorliegenden Befunden spielt bei ihnen die olfaktorische Komponente möglicherweise noch die wesentliche Rolle, während bei den moderneren Huftieren diese Bewegungsweisen zunehmend ritualisiert und visualisiert wurden. Da Kämpfe unter Warzenschweinkeilern oft nur durch Imponierauftritte (inklusive Markiersequenzen) entschieden werden (Radke 1985, 1988b), sind auch bei Warzenschweinen neben der geruchlichen „Selbstbestärkung" visuelle Imponierwirkungen der Markierbewegungen anzunehmen. Scharren und Wühl-Markieren sind im Kampfkontext besonders häufig, weil hierbei jederzeit Angriffe eines Gegners abgefangen werden können. Das übliche Markieren mit den Kopfdrüsen erfordert hingegen geeignete Objekte in der Nähe, sowie ein Abwenden vom Gegner.

Bei Hausschweinen wirkten die Sekrete der Präputialdrüse sowie Steroide der Submaxillardrüsen im Test als Attraktans (Hafez und Signoret 1969; Mykytowycz (1977). Meynhard (1987) fand zwar bei Tests mit dem künstlichen Eberpheromon „Suidor" keine anziehende Wirkung auf freilebende Wildschweinsauen, aber nach Mykytowycz (1977) waren die untersuchten Steroide nur bei Körpertemperaturen wirksam, was bei Meynhardts Tests nicht gewährleistet war. Warzenschwein-Weibchen wurden mehrmals beim Aufsuchen und Beriechen frisch mit Präorbital- und Labialdrüsensekret markierter Stellen beobachtet, so daß diese Marken möglicherweise auch beim Warzenschwein als Attraktans dienen. Die Schlafhöhlen der Weibchen sind besonders wichtige Treffpunkte der Geschlechter. Einzelne Weibchen-Gruppen benutzten bei 36 Übernachtungen bis zu 17 verschiedene Höhlen, d. h. sie haben Wahlmöglichkeiten zwischen mehreren Quartieren, so daß östrische Weibchen durchaus oft von Männchen aufgesuchte Bauten bevorzugen könnten.

Wie weiter oben aufgeführt, wäre eine intensive Markieraktivität von Weibchen zur Anlockung von Männchen mit Risiken durch Freßfeinde behaftet. Tatsächlich fanden sich keine Hinweise für erhöhte Markierfrequenzen der Weibchen während der Paarungszeit. Genau betrachtet kann auch die Markieraktivität der Männchen Predatoren auf besonders oft benutzte Bauten hinweisen, d. h. die Strategien der Geschlechter widersprechen einander auf diesem Gebiet.

Meynhardt (1980, pers. Mitt.) sah zu Beinn der Rauschzeit auch bei Wildschweinsauen eine erhöhte Markieraktivität; quantitative Vergleiche zu den Markierfrequenzen der Keiler fehlen aber bisher. Beuerle (1975) fand nur bei Keilern intensives Markieren während der Paarungszeit, wobei es sich allerdings um gegatterte Tiere handelte. Jones (1978) konnte beim Buschschwein *(Potamochoerus porcus)* nur an dem untersuchten Männchen eine Labialdrüse nachweisen, während bei einem Weibchen keine derartige Drüse gefunden wurde, so daß auch bei *P. porcus*-Männchen ein komplexeres Markiersystem als bei den Weibchen vorliegt. Bei Hirschen der Gattung *Odocoileus* fanden sich 7- bis 8fache Markierfrequenzen der Männchen (Müller-Schwarze 1977). Hier handelt es sich möglicherweise um ein allgemeines Phänomen polygyner oder promiskuitiver Arten (vgl. auch weitere Beispiele bei Johnson 1973).

Olfaktorische Reize wirken außerdem noch auf einer dritten Ebene. Wie durch die Hausschweinzucht bekannt ist, können sie bei Weibchen den Eintritt der Geschlechtsreife, den Östrusbeginn und die Einnahme der Kopulationsstellung (Lordosis) beeinflussen (Hafez und Signoret 1969; Brooks und Cole 1970; Überblick in Mykytowycz 1977). Eberpheromone werden in der Schweinezucht regelmäßig zur Weibchen-Stimulierung benutzt, und Meynhardt (pers. Mitt.) konnte durch Besprühen von freilebenden Wildschweinen mit dem Pheromon "Suidor" verläßlich den Östrusbeginn auslösen. Die während der Paarungszeit rapide ansteigende Markierfrequenz der Männchen spielt möglicherweise somit auch eine Rolle bei der Induzierung des Östrus sowie bei der Verbesserung der Synchronisierung der Brunst.

Warzenschweine sind promiskuitiv mit einer intensiven sexuellen Konkurrenz unter

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

den Männchen. Unter derartigen Umständen wird es für einen Keiler wichtig, potentielle Rivalen im unklaren über den Östruszustand des jeweils begleiteten Weibchens zu lassen. Der Zustand des Weibchens wird bei Säugern allgemein mittels Harnkontrollen durch die Männchen bestimmt (s. z. B. Estes 1972). Warzenschweinkeiler überdecken durch ihren eigenen Harn den weiblichen Urin und erschweren damit möglicherweise einem nachfolgenden Rivalen die Analyse. Hinweise für einen „Besitzanspruch" auf das Weibchen oder eine allgemein abschreckende Wirkung der Männchen-Harnmarken fanden sich auch hier nicht. Paarungspartner waren vielmehr regelmäßig von weiteren Männchen begleitet, die durch direkte Angriffe des jeweils stärksten Männchens vertrieben oder auf Abstand gehalten wurden (Radke, unveröff.). Das Übermarkieren des Weibchen-Harns wäre demzufolge als Anpassung zur Reduzierung des Verteidigungsaufwandes für Paarungspartner aufzufassen, indem Herausforderern der aktuelle „Paarungswert" des umstrittenen Weibchens verschleiert wird. Wie bei der Betrachtung des Markierens im agonistischen Kontext könnte das Harnmarkieren der Warzenschweine ebenfalls als stammesgeschichtlich alte Verhaltensweise im ursprünglichen Handlungszusammenhang gesehen werden. In den wesentlich stärker strukturierten Sozialsystemen moderner Huftiere, wo es im direkten Paarungszusammenhang selten zu Auseinandersetzungen unter paarungsberechtigten Männchen kommt, stellt dementsprechend Harn-Markieren im sexuellen Kontext nur noch ein Verhaltensrudiment dar, bzw. es ist auf andere Bereiche wie die Territorialmarkierung übertragen (vgl. Walther 1984).

Danksagung

Die kenianischen Behörden gaben die Forschungsgenehmigung und stellten Arbeits- und Unterkunftsräume im Masai Mara Nationalreservat; der Deutsche Akademische Austauschdienst und die Ständige Kommission für Forschung und wissenschaftlichen Nachwuchs (FNK) der Freien Universität Berlin unterstützten die Arbeiten durch ein Stipendium bzw. einen Sachmittelzuschuß; Prof. H. Klingel regte die Untersuchung an, stellte großzügig Teile seiner Ausrüstung zur Verfügung und begleitete die Arbeiten durch fachliche Anregungen; Dr. W. Pandikow und Fam. D. Burchard gewährten dem Erstautor in Nairobi freundliche Beherbergung; M. Bitzan und U. Sauter erstellten die Abbildungen. Ihnen allen sei herzlich gedankt.

Zusammenfassung

Markierereignisse bei freilebenden Warzenschweinen wurden im Masai Mara Nationalreservat in Kenia mit Angaben zu Markierform, Kontext, Ort und Geschlecht der Tiere aufgenommen. Von Fokustieren wurden zusätzlich die Wanderwege registriert und die Markierereignisse den verschiedenen Bereichen der Streifgebiete zugeordnet. Markiert wurde besonders in peripheren Teilen der Streifgebiete bzw. an fremdartigen Gegenständen. Da die Streifgebiete verschiedener Tiere einander vollständig überlappten, scheint es sich hier nicht um eine Grenzmarkierung, sondern um das Vertrautmachen einer Umgebung bzw. um eine Inventarisierung zu handeln. Markiert wird außerdem regelmäßig bei Kämpfen, wobei die Marken des Gegners nicht beachtet werden. Die Markierfrequenz der Männchen steigt in der Paarungszeit auf ein Mehrfaches an. Vornehmlich in der Nähe von Weibchen-Schlafhöhlen markieren Männchen besonders häufig, wobei derartige Marken als Attraktans für östrische Weibchen dienen dürften. Männchen überdecken Harn von östrischen Weibchen regelmäßig mit ihrem eigenen Harn und maskieren auf diese Weise die olfaktorische Information des weiblichen Urins.

Literatur

Beuerle, W. (1975): Freilanduntersuchung zum Kampf- und Sexualverhalten des Europäischen Wildschweines *(Sus scrofa)*. Z. Tierpsych. **39**, 211–258.

Brooks, P. H.; Cole, D. J. A. (1970): The effect of the presence of a boar on the attainment of puberty in gilts. J. Reprod. Fert. **23**, 435–440.

Cumming, D. H. M. (1975): A field study of the ecology and behaviour of warthog. Mus. Mem. **7**, Salisbury.

Eisenberg, J. F.; Kleimann, D. G. (1972): Olfactory communication in mammals. Ann. Rev. Ecol. Systems **3**, 1–32.

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

Estes, R. D. (1972): The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. Mammalia **36**, 315–341.

Estes, R. D.; Cumming, D. H. M.; Hearn, G. W. (1982): New facial glands in domestic pig and warthog. J. Mammalogy **63**, 618–624.

Hafez, E. S. E.; Signoret, J. P. (1969): The behaviour of swine. In: The behaviour of domestic animals. Ed. by E. S. E. Hafez. London: Balliere, Tindall & Cox. 349–390.

Johnson, R. P. (1973): Scent marking in mammals. Anim. behav. **21**, 521–535.

Jones, M. A. (1978): A scent marking gland in the bushpig, *Potamochoerus porcus*. Arnoldia **30**, 1–4.

Leuthold, W. (1977): African ungulates: A comparative review of their ethology and behavioural ecology. Berlin Heidelberg, New York: Springer.

Meynhardt, H. (1980): Untersuchungen zur akustischen, olfaktorischen und visuellen Kommunikation des Europäischen Wildschweins *(S. scrofa)*. Beitr. Forstwissensch. **2**, 72–82.

— (1981): Schwarzwild-Report. Melsungen: Neumann-Neudamm.

— (1987): Verhaltensbiologische Untersuchungen an Europäischen Wildschweinen sowie verwilderten Hausschweinen und Schlußfolgerungen für die praktische Schweineproduktion. Diss. Karl-Marx-Universität, Leipzig.

Müller-Schwarze, D. (1977): Complex mammalian behavior and pheromone bioassay in the field. In: Chemical signals in vertebrates. Ed. by D. Müller-Schwarze and M. M. Mozell. New York, London: Plenum Press. 413–433.

Mykytowycz, R. (1977): Olfaction in relation to reproduction in domestic animals. In: Chemical signals in vertebrates. Ed. by D. Müller-Schwarze and M. M. Mozell. New York, London: Plenum Press. 207–224.

Radke, R. (1985): Zur Ökologie und Ethologie des Warzenschweins *(P. aethiopicus)*. Diplomarbeit Freie Universität Berlin.

— (1988a): D 1659 Duftmarkieren beim Warzenschwein *(P. aethiopicus)*. IWF Göttingen.

— (1988b): D 1658 Kampfverhalten beim Warzenschwein *(P. aethiopicus)*. IWF Göttingen.

Ralls, K. (1971): Mammalian scent marking. Science **171**, 443–449.

Walther, F. (1984): Communication and expression in hoofed mammals. Bloomington: Indiana University Press.

Weber, E. (1980): Grundriß der biologischen Statistik. Jena: Gustav Fischer.

Anschrift der Verfasser: Dipl. Biol. Reinhard Radke und Prof. Dr. Carsten Niemitz, Freie Universität Berlin, FB 23, WE 1, Fabeckstr. 15, D-1000 Berlin 33

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: 54

Autor(en)/Author(s): Radke Reinhard, Niemitz Carsten

Artikel/Article: Zu Funkionen des Duftdrüsenmarkierens beim Warzenschwein (Phacochoerus aethiopicus) 111-122