

Zum Sozialverhalten der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus, *Macroscelides proboscideus*

Von E. G. FRANZ SAUER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig und Universität Bonn

Eingang des Ms. 12. 10. 1972

Einleitung

Hinter meiner Frage nach dem System des Sozialverhaltens der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus stehen biologische, ökologische und phylogenetische Interessen. Voraussetzung für letztere ist die Kenntnis der Stellung der Elefantenspitzmäuse oder Rüsselspringer (Macroscelididae Bonaparte, 1838) im natürlichen Verwandtschaftssystem der Säugetiere. Ihre Einordnung ist eine Geschichte von Irrtümern und unterschiedlichen Auffassungen (siehe auch SAUER und SAUER 1971).

HAECKEL (1866) wertete das Vorhandensein eines Blinddarmes bei Macroscelididae und Tupaiidae als Familienmerkmal der Menotyphla. SHORTRIDGE (1934) gebrauchte diesen Begriff als Ordnung mit den ‚Macroscelidae‘ im Rang einer Familie. Heute ist das Wort Menotyphla als systematischer Begriff fragwürdig geworden.

FITZINGER (1867) stellte die Elefantenspitzmäuse entgegen der zu seiner Zeit verbreiteten Auffassung aus der Gruppe der Spitzmäuse (Sorices) heraus und nannte sie die natürliche Familie der Rohrrüßler (Macroscelides). FLOWER (1870, 83) vertrat die These, daß Schädelmerkmale auf eine Verwandtschaft zwischen Elefantenspitzmäusen, Spitzhörnchen und Lemuren hinweisen. CARLSSON (1909, 22) und SABAN (1954, 56/57) betrachteten dagegen die Macroscelididae als Verwandtschaftsgruppe der Erinaceidae, und FRECHKOP (1931) vermutete irrtümlich eine Affinität zu den Ungulaten. Nach WINGE (1941) stammen die Macroscelididae gemeinsam mit den Tupaiidae von primitiven Insektivoren ab. EVANS (1942) unterstrich die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser beiden Familien und forderte, daß bei einer Einbeziehung der Tupaiidae in die Ordnung der Primaten auch die Macroscelididae darin aufzunehmen seien. Nach ROUX (1947) sind sich die Chondrocrania von *Elephantulus* und *Tupaia* außerordentlich ähnlich.

Auf der Basis von Schädelmerkmalen schlug BUTLER (1956) eine neue Klassifikation insektivorer Säugetiere vor. Danach bilden die Macroscelididae mit den Tupaiidae, Lemuroidea und Dermoptera eine natürliche Verwandtschaftsgruppe, die er im Sinne von GREGORY (1910) zur Über-Ordnung Archonta erhebt. Ihre Wurzel sieht er in der Nähe der Erinaceomorpha, von denen sich andererseits die Soricomorpha (Tenrecoidea, Soricoidea und Chrysochloroidea) als eine spezialisierte Gruppe absonderen. BUTLER unterstreicht erneut die Verwandtschaft der Elefantenspitzmäuse mit den Spitzhörnchen und damit mit den Primaten und sieht in ihrer Ähnlichkeit mit den Erinaceidae das Resultat einer parallelen Evolution. Innerhalb der Archonta führt er die Elefantenspitzmäuse als Ordnung Macroscelidea neben den Dermoptera und Primates (einschließlich der Tupaiidae) auf. Damit hat BUTLER eine Vorstellung der phylogenetischen Aufspaltung des Insektivoren-Primaten-Komplexes entwickelt, die er chronologisch in die Kreidezeit legt. Seiner Auffassung folgen PATTERSON (1965) und THENIUS (1969). Dagegen gibt VAN VALEN (1967) den Macroscelidea den

Rang einer Unterordnung in der Ordnung Insectivora, womit er einschneidende Umstellungen vermeidet, ohne die stammesgeschichtlichen Vorstellungen zu verändern.

Befunde vergleichend-anatomischer Untersuchungen veranlaßten STEPHAN (1958) zur Darstellung einer Stufenleiter der Cephalisationsgrade insektivorer Säugetiere, die in ansteigender Folge von *Tenrec*, *Erinaceus*, *Sorex*, *Potamogale*, *Talpa*, *Chlorotalpa*, *Rhynchocyon* und *Elephantulus* zu *Tupaia* führt. Nach seinen Berechnungen ist das Gehirn der Macroscelididae, auf gleiche Körpergröße bezogen, dreimal größer als das der Tenreks und $2\frac{1}{2}$ mal größer als das der Igel. Damit stehen die Elefantenspitzmäuse im „Übergangsfeld“ zu den Primaten (THENIUS 1969). MARTIN (1968) kommt dagegen auf Grund ethologischer Untersuchungen zu dem Schluß, daß die Spitzhörnchen und Elefantenspitzmäuse sich von der Hauptlinie der Evolution der Plazentalier vor der Abzweigung der Liptotyphoea und Primates abspalteten.

Schließlich sei bemerkt, daß CORBET und HANKS (1968) mit einem gewissen Erfolg Ordnung in das systematische Durcheinander der Arten und Unterarten der Elefantenspitzmäuse brachten und eine Grundlage für die weiteren Bearbeitungen der Familie schufen. Aber noch sind nicht alle systematischen Fragen gelöst.

Unter Würdigung der morphologischen, anatomischen und physiologischen Besonderheiten der Elefantenspitzmäuse, nach denen man sie je nach Auffassung als eindeutig begrenzte Ordnung oder Unterordnung kennzeichnen kann, hat sich die Vorstellung ihrer verwandtschaftlichen Beziehung zu den Tupaiidae und damit zu den Primates gefestigt. Neben allen Reizen eines rein biologischen Interesses an diesen terrestrischen „rikoschettierenden“ Formen, um BUTLER's bildhafte Charakterisierung zu gebrauchen, gewinnt die Erforschung ihres Sozialverhaltens eine Bedeutung im Rahmen der Frage nach den stammesgeschichtlichen Grundlagen der Sozialsysteme der Primaten.

Über das Verhalten von Elefantenspitzmäusen ist nur wenig bekannt; die Literaturangaben beruhen im wesentlichen auf vereinzelten Gelegenheitsbeobachtungen. Darstellungen artspezifischer Aktionssysteme und Artvergleiche liegen nicht vor. Der Bericht von RANKIN (1965) über *Nasilio b. brachyrhynchos* ist ein Ansatz zu einer gründlichen Verhaltensuntersuchung der Art. Ein Verständnis der Verhaltensorganisation der Elefantenspitzmäuse kann auch aus der Untersuchung von TRIPP (1971, 1972) über ihre Fortpflanzungsphysiologie abgeleitet werden.

Wir verfolgen im Zusammenhang mit anderen zoologischen Studien in der Namib eine Darstellung der Biologie von *Macroscelides proboscideus*. Wenn in den nachstehenden Ausführungen die Lebensweise dieser Kurzohrigen Elefantenspitzmaus als typisch solitär beschrieben wird, ist das nicht gleichbedeutend mit einer schlechthin „primitiven“ Sozialorganisation. Der Grad ihrer Primitivität ist an der Struktur der Sozialsysteme verwandter Arten zu messen, und im übrigen ist das Sozialverhalten von *M. proboscideus* unter einem langen und harten Selektionsprozeß ausdifferenziert und den Lebensbedingungen im ariden Biotop angepaßt. Die Umweltfaktoren, die das Verhalten dieser Tiere beeinflussen und modifizieren sind erst ungenügend bekannt und können nur durch langfristige ökologische und physiologische Untersuchungen in ihren Wirkungen verstanden werden.

Material und Methode

Unsere feldbiologischen Studien an Kurzohrigen Elefantenspitzmäusen führten wir in der Namibwüste Südwestafrikas im Dezember 1969, Juli und August 1970 (SAUER und SAUER 1971) und vom Dezember 1971 bis März 1972 durch (SAUER 1972). Bei unseren Tieren handelte es sich um die gegenwärtig als *M. p. melanotis* gekennzeichnete Unterart; eine Erörterung der rassenspezifischen Unterteilung der Art und ihre Unsicherheiten siehe bei SAUER und SAUER (1971).

Gelegentliche Beobachtungen an Tieren der Gattung *Elephantulus* machten wir auf früheren Forschungsreisen in Südwestafrika in den Jahren 1957, 1958 und 1964. Ergänzend zu den Feldbeobachtungen haben wir *Elephantulus intufi* und *Macroscelides proboscideus* im Laboratorium gehalten; Hinweise darauf sind als Käfigbeobachtungen gekennzeichnet.

Dieser Beitrag beruht auf Ergebnissen der jüngsten Forschungsreise, während der ich im Namib-Wildschutzgebiet die Struktur und Nutzung von 69 Wohnarealen von *M. proboscideus* untersuchte, 45 der Tiere eingehend beobachtete und das innerartliche wie zwischenartliche Verhalten einer Anzahl individuell bekannter Tiere täglich und nächtlich in langen Beobachtungssequenzen registrierte. Zur Durchführung der Untersuchungen waren ein geländegängiger Land-Rover, ein Fernglas (10×40), eine Kopflaterne (für Beobachtungen in mondlosen Nächten), Kameras, Tonbandgerät, Thermo-Element und Feuchtemesser meine wichtigsten Geräte. Die Untersuchungen erbrachten auch weitere Nachweise zur Verbreitung der Art in der Namib.

Die Biotope der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus im Untersuchungsgebiet, einige Verhaltensweisen dieser überwiegend nachts aktiven Tiere, sowie deren Setzdistanz und Mutterfamilie wurden bereits beschrieben (SAUER und SAUER 1971; SAUER 1972). Den geomorphologisch verschiedenenartigen Biotopen ist gemeinsam der aride Ökotyp, der als ein starker Selektionsfaktor das Individual- und Sozialverhalten dieser Tiere beeinflußt.

Ich betrachte die vorliegende Arbeit als ein fragmentarisches Ergebnis eines ersten Versuches, unter schwierigen Bedingungen einen Einblick in das bisher weitgehend unbekannte Leben wilder Kurzohriger Elefantenspitzmäuse zu erhalten. Die Befunde gelten für die Tiere im Beobachtungsgebiet und können angesichts der spezifischen ökologischen Situation nicht ohne Prüfung auf die übrigen Populationsgruppen der Art in anderen Biotopen übertragen werden.

Das Wohnsystem und Sozialverhalten

1. Gliederung und Nutzung des Lebensraumes

In der Namib ist die Verbreitung der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus vielerorts disjunkt. Die wesentlichen Gründe dafür sind die oft extrem ariden Lebensbedingungen mit anhaltender Futterknappheit, die zu Reduktionen der Populationen durch Tod und Abwanderung führt, und die diskontinuierliche Verteilung adäquater Unterschlupfe, von denen die Tiere angesichts der am Tage oft extrem hohen Hitzegrade und der im Tag-Nacht-Zyklus beträchtlichen Temperaturschwankungen für ihre Thermoregulation sowie zum Schutz vor Feinden abhängig sind. Zum generellen Verständnis der folgenden Beschreibungen ist festzuhalten, daß die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse weitgehend solitär leben und sich nur kurzfristig vergesellschaften, das adulte ♂ und ♀ zur Balz, die Mutter mit den Jungen zur Zeit ihrer infantilen Abhängigkeit, und die Jungen eines Wurfes zur Geschwistergemeinschaft.

Den Lebensraum einer Population bezeichne ich als *Wohnbezirk*. Darin leben benachbarte Tiere sehr verträglich. Je nach den vorherrschenden ökologischen Bedingungen (Trocken- und Regenzeit) variieren die Wohnbezirke nach Größe und Siedlungsdichte. Mitunter werden sie von kleinen oder kleinsten Populationen bevölkert, die in anhaltenden Trockenzeiten lange voneinander isoliert sein können. Das beeinflußt das Verhalten der Tiere und fördert genetische Variabilität (z. B. Farbvarianten).

Der Wohnbezirk ist in unverteidigte *Wohnareale* individueller Tiere aufgeteilt, die sich überschneiden können. Es ist unbekannt, ob die Tiere unter starkem Populationsdruck territorial werden. Unter ungünstigen Lebensbedingungen können Wohnareale leer stehen, bis sie nach Regenfällen bei erneut günstigen Futterlagen von Rückwanderern aus Überdauerungsgebieten wieder aufgesucht oder von Einwanderern, insbesondere jungen Tieren, besiedelt werden.

In der Namib ist das Wohnareal (Abb. 1) oft über 1 km² groß. Es setzt sich aus meistens mehreren *Wohnquartieren* mit einer Anzahl von *Unterschlupfen* (Abb. 2) und aus den umliegenden oder abseits gelegenen *Jagdgebieten* zusammen. Die Unter-

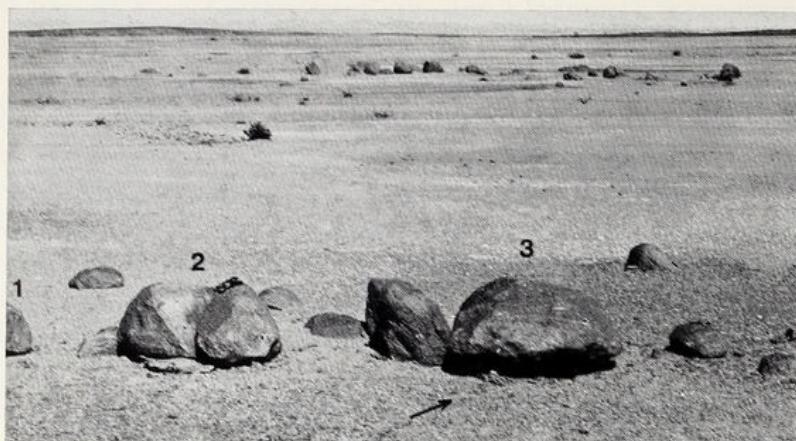


Abb. 1. Teilansicht eines Wohnareals von *Macroscelides proboscideus* auf dem Granit-Pediment in der Namib, Südwestafrika. Nordquartier (NQ) von $S\delta$; im Vordergrund Unterschlupfe (1–3) unter Granitblöcken. $S\delta$ ruht überwiegend im Schatten des Unterschlupfes 3 am Ende des durch einen Pfeil markierten Wechsels. Am W-Horizont sich auflösende Schwaden eines nächtlichen Nebeleinbruchs (Alle Aufn. u. graph. Darst. v. Verf.)

schlupfe werden unter Granit- oder Kalkgestein, mitunter in Erdlöchern unter Büschen, sowie in verlassenen Bauten von Gerbilliden und Surikaten angelegt (Abb. 3). Im nicht zu festen Untergrund können Kurzohrige Elefantenspitzmäuse ihre Unterschlupfe mit erstaunlicher Behendigkeit und Schnelle selbst graben. Je nach den lokalen Gegebenheiten hat ein Unterschlupf einen bis mehrere Eingänge, und seine Tiefe kann von wenigen Zentimetern bis zu mehreren Metern variieren. Die verschiedenen Unterschlupfe in einem oder mehreren Wohnquartieren werden von ihrem Bewohner abwechselnd bezogen, mitunter auch nur inspiziert. Zum Umzug wird die Kurzohrige Elefantenspitzmaus bei Störungen durch Feinde, durch ihre soziale Kontaktsuche in der Fortpflanzungsphase, je nach Ortslage auch durch veränderte Wetterbedingungen (vor allem hohe Temperaturen und starken Wind) und durch andere Gründe bewogen; Beispiele siehe Abbildungen 4 und 5.

Je nach der Art des Substrates bilden sich durch den sehr ortssteten Lauf der Tiere

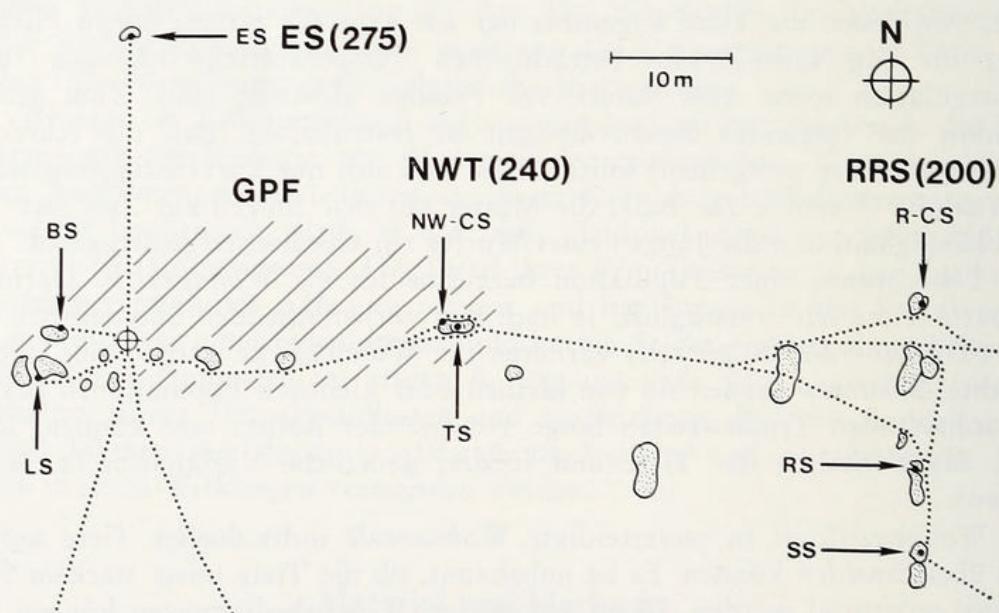


Abb. 2. *M. proboscideus*. Aufbau eines Wohnquartieres im Wohnareal von $S\varphi$. Die über die Oberfläche des Granit-Pediments herausragenden Granitbänke und -blöcke sind gepunktet; unter einigen sind die durch Pfeile angezeigten Unterschlupfe ES bis SS gelegen. Die Punktlinien entsprechen den häufig belauften Strecken und Wechseln. Die fett gedruckten Hinweise sind mit den Angaben in Abb. 9 zu vergleichen; alle Zahlenangaben in Metern. Die schraffierte Fläche ist das Jagdgebiet GPF mit dem Fadenkreuz als Maßpunkt 265 m vom Geburtsunterschlupf der Zwillinge $s\delta$ und $t\varphi$ (Abb. 9).



Abb. 3. *M. proboscideus*. Tiere in den Eingängen ihrer Unterschlüpfen. Links: unter exfolierendem Granit ($B\delta$) — Rechts: in einem verlassenen Gerbilliden-Bau ($S\delta$)

ausgeprägte Wechsel zwischen den Unterschlüpfen und Wohnquartieren; man findet sie auch als schnelle Verbindungsstrecken zwischen den Wohnquartieren und den Jagdgebieten (SAUER und SAUER 1971). Die Wechsel sind mitunter Hunderte von Metern lang, und besonders auf dem mit Gras bedeckten Granit-Pediment hebt sich deutlich ihr typisches Feldermuster ab (Abb. 6), das unter den Einflüssen verschiedener Verhaltensweisen zustande kommt (SAUER und SAUER 1971).

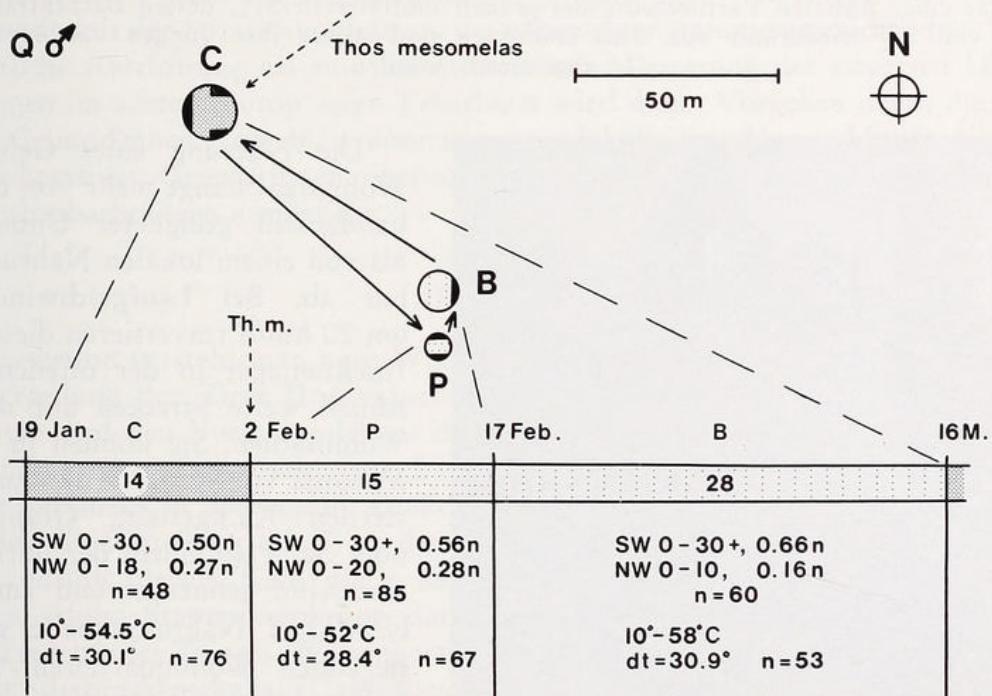


Abb. 4. *M. proboscideus*. Sequenz der Verlagerung der Tagesruhe von $Q\delta$ innerhalb seines bevorzugten Wohnquartieres vom Unterschlupf C nach P und B und zurück nach C, 19. Jan. bis 16. März 1972. Die Lage der Eingänge zu den Unterschlüpfen ist schwarz gekennzeichnet. Der erste Wechsel am 2. Febr. erfolgte auf eine Belästigung durch einen Schabrackenschakal. Für den Aufenthalt in B war wahrscheinlich die Wetterlage verantwortlich zu machen Sie war durch eine Zunahme starker SW-Winde, einen Temperaturanstieg am Tage und größer werdende Temperaturschwankungen gekennzeichnet. Angegeben sind die Minimum- und Maximum-Werte der vorherrschenden Winde in m/sec, die Anzahl der Messungen (n), die tiefsten Nacht- und höchsten Tagestemperaturen sowie die Mittelwerte aller Temperaturmessungen (n) in den entsprechenden Zeitintervallen

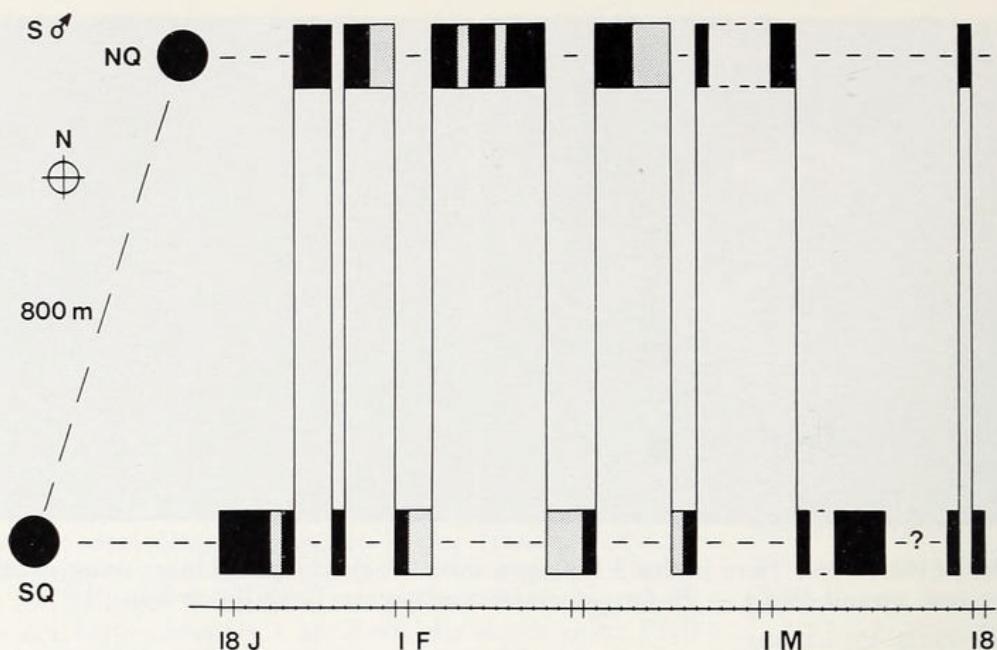


Abb. 5. *M. proboscideus*. Sequenz der Verlegung der Tagesruhe von $S\delta$ zwischen den 800 m entfernten Wohnquartieren SQ und NQ (s. Abb. 1 u. 7), 18. Jan. — 18. März 1972. Eingezeichnet sind die Tage direkter (schwarz) und indirekter Beobachtung (gepunktet) sowie des unsicheren Nachweises (gestrichelt) und der temporären Abwesenheit (?) von $S\delta$. Die indirekten Beobachtungen basierten auf einem Wegräumen aufgestellter Hindernisse durch $S\delta$ und seinen hinterlassenen Spuren. Der erste Wechsel von SQ nach NQ war durch die Belästigung durch eine Sandschlange (*Psammophis leightoni*) bedingt. Die übrigen Wechsel waren das Resultat einer unsteten Partnersuche des sexuell motivierten $S\delta$, dessen Balzanträge in der Nähe von SQ wiederholt von dem trächtigen und später ihre Jungen versorgenden $S\varphi$ abgewiesen wurden

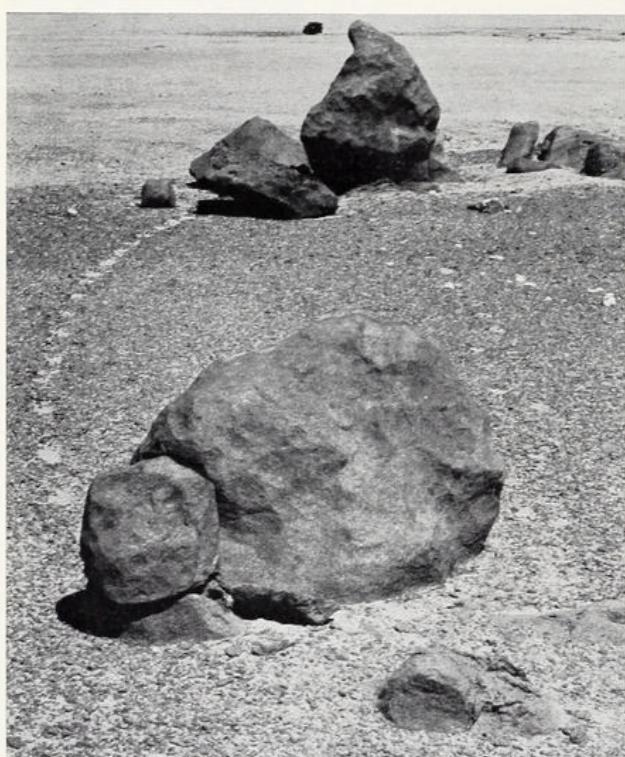


Abb. 6. *M. proboscideus*. Wechsel zwischen zwei Unterschlüpfen unter Granitblöcken, links stark und rechts wenig sowie doppelspurig belauft (Wohnareal MCR)

Die Nutzung eines Gebietes als Wohnareal hängt mehr von dem Vorhandensein geeigneter Unterschlüpfen als von einem lokalen Nahrungsangebot ab. Bei Laufgeschwindigkeiten um 20 km/h traversieren diese flinken Insektenjäger in der offenen Namib schnell weite Strecken auf den öden Wohnflächen. Sie können in wenigen Minuten von einem Wohnquartier im sterilen Kalkgestein, Granit, Grus oder Sand zu einem der übrigen, abwechselnd genutzten und zur augenblicklichen Nahrungsquelle günstiger liegenden Wohnquartieren wechseln. Diesem Verhalten, das überwiegend an die Phase der nächtlichen Aktivität gebunden ist, liegt eine beachtliche Orientierungsleistung zugrunde. Neben tierischer Nahrung nehmen die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse auch pflanzliche Kost auf.

Die *Wohndistanz* benachbarter Tiere ist die Entfernung zwischen ihren mo-

mentan benutzten Wohnquartieren. Sie kann sich von einem zum anderen Tag oder in gewissen Intervallen ändern und mitunter auch langfristig konstant bleiben. Aus den fluktuierenden Wohndistanzen läßt sich unter Bezugnahme auf die bevorzugten Wohnquartiere zweier Nachbarn deren *mittlere Sozialdistanz* errechnen. Im Untersuchungsgebiet variierten die Wohndistanzen je nach der Anzahl und Verteilung passender Wohnquartiere in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot und der Fortpflanzungstätigkeit der Tiere von ausnahmsweise wenigen Metern über Distanzen von einigen hundert Metern, ein und zwei Kilometern, und im Extrem bis zu mehreren Kilometern. Im günstigen Falle lagen die Wohndistanzen zwischen 200 und 800 m; im Wohnbezirk GP 70 war der Modus 300 m (S. 75).

Unterschlupfe und Wechsel benachbarter Tiere wurden verschiedentlich auch abwechselnd von diesen benutzt, vorausgesetzt daß die Nachbarn annehmbare Ausweichmöglichkeiten für ihre Tagesruhe und Tagesaktivitäten unter Wahrung einer zufriedenstellenden Sozialdistanz mit Sichtschutz voneinander hatten.

Die Grenzen der Wohnareale und Wohnbezirke waren im allgemeinen nur in den Randzonen des Biotopes durch Bodenkonturen festgelegt; sonst waren sie offen, flexibel und nur durch die Gewohnheiten der ortskundigen Bewohner fixiert. Bei Bedarf, so in Notzeiten, konnten die Tiere aus den Wohnarealen abwandern.

2. Dispersion

Für eine Beurteilung des Verhaltenssystems der solitär lebenden Kurzohrigen Elefantenspitzmaus schafft die Kenntnis des Dispersionsmusters der Tiere einer Population eine ausgezeichnete Grundlage. Insbesondere gewinnt man mit dieser Methode ein gutes Verständnis der Sozialorganisation, die neben ihrer stammesgeschichtlichen Norm eine deutliche Ausrichtung als eine Lebensform zur Meisterung der adversen Lebensbedingungen im ariden Biotop zeigt. Erleichtert wird dieses Vorgehen durch die weitgehende Gebundenheit von *M. proboscideus* an lokalisierte Unterschlupfe, die von Tieren sukzessiver Generationen übernommen werden. Damit werden langfristige Vergleichsbeobachtungen ermöglicht.

a. Allgemeines

Unter Dispersion versteht man nach WYNNE-EDWARDS (1962) den Zustand der räumlichen Verteilung der Tiere (Individuen oder Gruppen) einer Population in ihrem Lebensraum und den Vorgang, der zu dieser Verteilung führt. Wegen der zeitlichen Begrenzung unserer Untersuchungen kann das Dispersionsmuster der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus in der Namib zunächst nur angedeutet werden. Als Beispiel beschreibe ich die Verteilung der Tiere des Wohnbezirkes GP 70 (Abb. 7). Der Dispersionszustand gilt für die Tiere, die in der Zeit vom 4. Januar bis 18. März 1972 die stationäre, adulte Stammpopulation darstellten. Davon wanderte nur ein einziges, sehr isoliert lebendes Tier ab (Wohnquartier OS). Ein zweites Tier (Wohnquartier BB) fiel einem Schabrackenschakal (*Canis mesomelas*) zum Opfer.

Die Verteilung der Tiere ist an Hand ihrer primären, d. h. bevorzugten Wohnquartiere dargestellt (vgl. S. 68). Nur für S ♂, der regelmäßig zwei Wohnquartiere im Abstand von 800 m frequentierte (Abb. 5), sind beide Wohnplätze (Südquartier SQ und Nordquartier NQ) eingetragen. Für ergänzende Bemerkungen zeichnete ich in der Skizze auch die Wohnquartiere der in dieser Zeit geborenen drei immaturen Tiere und die primären Wohnquartiere der leerstehenden Wohnareale ein. Bei letzteren handelte es sich um ungenutzte individuelle Wohnareale, die auf Grund der Reduktion der Population leer standen. Sie wurden von den ansässigen Tieren nicht als Ausweichquartiere benutzt. So waren z. B. die Wohnareale, die durch P und Q gekenn-

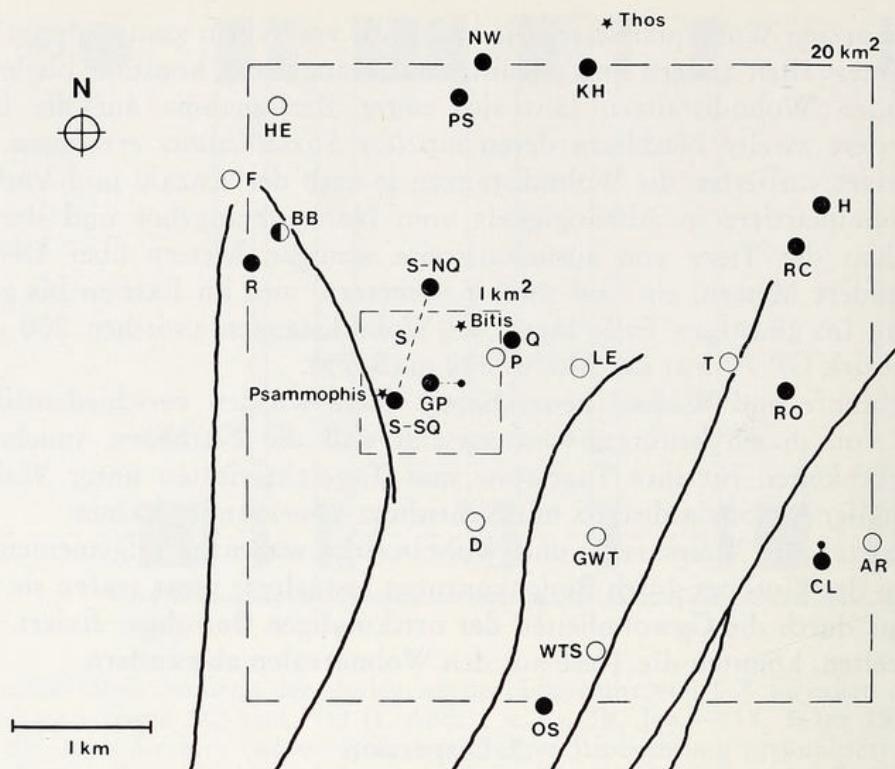


Abb. 7. *M. proboscideus*. Wohnbezirk GP 70 mit den bevorzugten Wohnquartieren in den belegten (●), unbelegten (○) und durch Verlust frei gewordenen (◎) Wohnarealen sowie die Quartiere der neugeborenen Tiere (●) und die Wohnplätze der Raubfeinde (*). Die dicken Linien kennzeichnen die großen flachen Talungen mit ihrem nach S und SW gerichteten schwachen Gefälle

zeichnet sind (Abb. 7), im Jahre 1970 von je einem ♀ bewohnt; 1972 war P vakant und Q von Q ♂ belegt, der trotz der Nähe des ausgezeichneten Wohnquartieres P dieses nie bezog.

Die Wohnquartiere der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse sind in der Namib generell von jeweils einem einzelnen Tier belegt. Davon ausgenommen sind folgende Situationen: Erstens, ein Wohnquartier kann gleichzeitig von zwei Tieren unter Wahrung einer Sozialdistanz bewohnt werden, besonders wenn in einem Gebiet eine Wohnungsnot vorherrscht oder wenn die Tiere durch Verwandtschaft und Ortstreue an einen Platz gebunden sind. Im angeführten Wohnbezirk GP 70 war dieser Fall nicht zutreffend (Beispiel siehe SAUER 1972, Abb. 1). Zweitens, in der Balzphase kann ein Wohnquartier und oft auch ein einzelner Unterschlupf kurzfristig von ♂ und ♀ gemeinsam bewohnt werden (z. B. S ♂ und S ♀ in GP, Abb. 2). Drittens, Zwillinge werden im gleichen Unterschlupf geboren; sie bewohnen in der Phase ihrer Abhängigkeit von der Mutter das gleiche Wohnquartier, zuerst gemeinsam in einem Unterschlupf, dann zeitweilig auf Zwillingsdistanz in verschiedenen Unterschlupfen (z. B. s ♂ und t ♀ in TS zur Zeit ihrer Versorgung durch S ♀; Abb. 9).

Die Lage der in der Zeichnung (Abb. 7) angeführten Wohnquartiere sagt nichts über die Größe der einzelnen Wohnareale oder die Lage der nächtlichen Jagdgebiete der jeweiligen Bewohner aus. Je nach Terrain, Wohn- und Futterlagen nehmen die Wohnareale die verschiedensten Formen an.

Die Grundlage unserer feldbiologischen Untersuchungen war zunächst die Beobachtung ungestörter wildlebender Tiere. Es wurde deshalb nur das Geschlecht jener Tiere bestimmt, die für langfristige Beobachtungen eingestuft waren; auf einen Fang und eine Markierung aller Tiere wurde zugunsten der Klärung anderer Fragestellungen verzichtet. Bei intensiver Beobachtung aus der Nähe war die Geschlechtszugehörig-

keit der Tiere auch ohne Fang mit guter Sicherheit anzusprechen, wobei die morphologischen Unterschiede durch differenzierte Verhaltensindikationen ihre Bestätigung fanden. Das Verhältnis ♂♂:♀♀ im Wohnbezirk GP 70 befand sich danach nahezu im Gleichgewicht.

Der Forderung nach einer idealerweise ‚geschlossenen‘ Population zur Charakterisierung des Dispersionszustandes war soweit Rechnung getragen, als in der angeführten Zeitspanne keine adulten Tiere zuwanderten und nur das isoliert lebende Tier aus OS abwanderte. S♀ (GP) verlagerte ihr Wohnquartier, als ihr Sohn s♂ bereits selbständig war, aber sie bei jeder Gelegenheit noch immer ungestüm um Futter anbettelte. Somit war die Wohnsituation der adulten Stammpopulation weitgehend stationär, d. h., der Dispersionszustand war stabil.

b. Ökologische Isolation des Wohnbezirkes GP 70

Ostlich des Wohnbezirkes GP 70 war das mit Sand und Grus in dünner Auflage bedeckte flache bis leicht wellige Granit-Pediment ab Entfernung um 1800 m von den nächsten Tieren des benachbarten Wohnbezirkes besiedelt. In Jahren starker Propagation kann mit einer Fusionierung dieser beiden Populationen gerechnet werden. In der Beobachtungszeit wurde keine Kontaktnahme festgestellt, was durch die Trockenheit und Nahrungsarmut des Gebietes und die fehlende Propagation der Tiere bedingt war.

Die vom Wohnbezirk GP 70 aus leicht abfallende Ebene in südlichen Richtungen war extrem trocken und nahrungsarm. In einer Zeit idealen Nahrungsangebotes und optimaler Fortpflanzung dürfte sie als wichtiges Einwanderungsgebiet für die junge Generation von GP 70 dienen. Während der angegebenen Zeit lebten die nächsten Tiere des südwärts folgenden Wohnbezirkes 7 km und mehr von der GP 70 Population entfernt. Die wenigen dazwischen liegenden Wohnareale standen leer.

Ebenso trocken, nahrungsarm und unbewohnt war das sich nach W und NW anschließende Gebiet. In günstigen Jahren findet die Kurzohrige Elefantenspitzmaus auch hier weitere Wohnlagen. In diesen Richtungen lebten die Tiere des nächsten Wohnbezirkes jenseits eines stark erodierten Terrains 4 km und mehr (Luftlinie!) von der GP 70 Population entfernt.

Nach N und NE hatten die Tiere wegen des sehr erodierten und zunehmend zerklüfteten Geländes bei einem äußerst mangelhaften Nahrungsangebot nur eine begrenzte Ausbreitungsmöglichkeit und keinen Kontakt mit einer anderen Population. Unter den vorherrschenden ökologischen Bedingungen war die Population des Wohnbezirkes GP 70 weitgehend isoliert, wobei die geringe Populationsdichte die Inselstruktur begünstigte.

c. Anzahl und Verteilung der adulten Tiere

Die Verteilung der solitär lebenden Tiere auf dem nach S und SW leicht abfallenden, vornehmlich mit Grus und Sand dünn bedeckten Granit-Pediment war ungleichmäßig und durch Ballungen gekennzeichnet. Letztere waren in diesem Gebiet vor allem durch die von den Kurzohrigen Elefantenspitzmäusen bevorzugten Wohnlagen auf den mit Grus bedeckten flachen Granitrücken zwischen den weiten sandigen Talungen (Omu-ramben) bedingt, wo die Tiere ihre begehrten Unterschlüpfen unter exfolierendem, durch Kernsprünge gespaltenem und durch Wabenerosion zerklüftetem Granit fanden.

Für die Beurteilung des Wohnsystems und der sozialen Toleranz der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse unter den Gegebenheiten ihrer solitären Lebensweise und den vorherrschenden ökologischen Bedingungen erscheint mir der Vergleich zwischen dem empirisch festgestellten Fassungsvermögen des Wohnbezirkes an Tieren und dem tatsächlichen Bestand der Stammpopulation Aufschluß gebend zu sein. Der vorhandene

stabile Tierbestand sollte unter den augenblicklichen Lebensbedingungen einer optimalen Nutzung des Lebensraumes bei einem ausgewogenen oder verträglichen Nebeneinander- und Zusammenleben der Tiere entsprechen.

Die Anzahl der bewohnten (13) und unbewohnten (9) Wohnareale entspricht der empirisch festgestellten maximalen Nutzung dieses Wohnbezirkes durch eine gleiche Anzahl ortsansässiger erwachsener Tiere (22) unter den gegebenen Parametern. Bei einer Größe des gesamten Wohnbezirkes von ungefähr 22 km² bedeutet das theoretisch eine Nutzungsfläche von 1 km² / adultem Tier. Dieser Wert entspricht angenähert den tatsächlichen Gegebenheiten; die Tiere unterhielten auf dem Granit-Pediment auch unter den Verhältnissen geringer Populationsdichten bevorzugt individuelle Wohnareale in der Größe von etwa 1 km².

Auf Grund seiner geomorphologisch und ökologisch unterschiedlichen Strukturierung kann der Wohnbezirk von den Tieren jedoch nicht gleichmäßig, d. h. nicht vollständig genutzt werden. Die wirkliche Nutzungsfläche ist kleiner als die wirkliche Größe des Wohnbezirkes. Bei einer fixierten oder gar mit der Größe des Nahrungsangebotes umgekehrt proportional korrelierten Anforderung der Tiere an die Größe des Wohnraumes kommt es zwangsläufig zu einer Überschneidung der Wohnareale. Dieser Zustand, der Anlaß zu intraspezifischen Auseinandersetzungen sein kann und unter bestimmten Bedingungen auch ist, wird durch die vorherrschende soziale Toleranz benachbarter Tiere ausgeglichen. Erforderlichenfalls nutzen sie abwechselnd ihre Wohnflächen, Jagdgebiete und selbst einzelne Unterschlupfe, und bei Begegnungen gehen sie sich allgemein friedlich aus dem Wege. Dagegen kommt es zwischen den sich unbekannten Tieren einer Population zu agonistischen Auseinandersetzungen, die unter Vermeidung eines exzessiven Energieverbrauchs schnell zu Ende laufen und nur zur Wahrung einer Individualdistanz eingesetzt werden (s. u.).

Von den 22 Wohnarealen im Wohnbezirk GP 70 waren 13 bewohnt. Nach obigen Überlegungen bedeutete das eine Reduktion der Stammpopulation auf 59,1 % ihres möglichen Bestandes unter den gegebenen Parametern. Die Hauptursache dieser Reduktion lag in dem durch die lange Trockenheit hervorgerufenen Nahrungsmangel, wobei vornehmlich Raubfeinde und eine geringe oder fehlende Fortpflanzung die Bestandsabnahme hervorriefen. Beim Rückgang des Nahrungsangebotes ist die Schwächung der Population nicht gleichzusetzen mit einer Abnahme der intraspezifischen sozialen Spannung. Vielmehr bedarf es einer Untersuchung, ob und wie die Art der Veränderung des Futterangebotes (reduziert und eng lokalisiert) das Sozialsystem der Tiere beeinflußt. Im Wohnbezirk GP 70 führte die Nahrungssuche hungernder Tiere in den noch relativ günstigen Jagdgebieten ihrer Artgenossen zu vermehrten sozialen Spannungen mit agonistischem Verhalten, wenn sie sich begegneten. Ihre Aggressivität war jedoch nur zur Wahrung einer Individualdistanz und nicht im Sinne einer Revierverteidigung eingesetzt, so daß beide Rivalen ohne große Energievergeudung bereits auf 20 bis 30 m Entfernung ihre kritische Begegnung überwunden hatten und gelassen ihrer Futtersuche nachgehen konnten. Insgesamt war die Ortstreue der Tiere des Wohnbezirkes GP 70 mit Ausnahme der von OS trotz der kritischen Futterlage noch soweit erhalten, daß auch die gelegentlich auf Futter- und Partnersuche herumwandernden Individuen ihren ursprünglichen Wohnarealen treu blieben. Die sich vertrauten benachbarten Tiere wahrten unter den gegebenen Lebensbedingungen noch überwiegend ihre Nachbarschaftstoleranz. Begünstigt wurde dies durch Nachbarschaften von ♂ und ♀, die wahrscheinlich selektiv entstanden waren.

Die Verteilung der adulten Tiere im Wohnbezirk GP 70 (Abb. 7) läßt sich an Hand der Darstellung der mittleren Sozialdistanz zum nächsten Nachbarn numerisch erfassen (Tab. 1). Entfernungen um 300 m (= Modus) waren die häufigsten Sozialdistanzen und wiesen meistens auf aktive oder latente Partnerschaften zwischen ♂ und ♀ hin. Soziale Kontaktnahmen über Entfernungen um 1000 m lagen noch im Bereich

Tabelle 1

Verteilung der adulten *M. proboscideus* im Wohnbezirk GP 70, 4. Januar bis 18. März 1972
Mittlere Sozialdistanzen zu den nächsten Nachbarn

Wohnareal	Mittlere Sozialdistanz	Nächster Nachbar	Partner
BB	300 m	R (R ♀)	vermutet
R (R ♀)	300 m	BB	vermutet
S (S ♂)	270 m	GP (S ♀)	verifiziert
GP (S ♀)	270 m	S (S ♂)	verifiziert
Q (Q ♂)	660 m	GP (S ♀)	
PS (G ♀)	300 m	NW	vermutet
NW	300 m	PS (G ♀)	vermutet
KH (K ♂)	740 m	NW	
H	340 m	RC	vermutet
RC	340 m	H	vermutet
RO	1 000 m	RC	vermutet
CL (CL ♀)	1 220 m	RO	vermutet
OS	2 230 m	CL	

Modus: 300 m; Minimum: 270 m; Maximum: 2 230 m.

des allnächtlich Möglichen, wie die regelmäßigen Streifzüge von S ♂ und Q ♂ und die vermutete Partnerschaft RO – CL andeuteten. Dagegen wies die maximale Entfernung von 2230 m auf das einzige, sozial völlig isolierte Tier, das während der Beobachtungszeit aus seinem einsam gelegenen Wohnareal abwanderte. Dabei wurde es sicher auch von der zunehmenden Nahrungsnot zum Verlassen seines Wohnortes bewegt. Demgegenüber blieb Q ♂ bei einer mittleren Sozialdistanz von 660 m und einem noch ausreichenden Futterangebot ortstreu, obgleich er keinen Partner fand und von S ♀ bei wiederholter Annäherung resolut abgewiesen wurde.

3. Organisation und Formen des Sozialverhaltens

Die Wohnweise der adulten Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse in der Namib deutete das System ihrer Sozialbeziehungen an: Die Tiere leben solitär in unverteidigten Wohnarealen und beschränken ihre sozialen Kontakte auf einige zeitlich begrenzte Verhaltenssituationen. Ein Gruppenleben, wie es beispielsweise bei Prosimiern auftritt, gibt es bei *M. proboscideus* in der Namib nicht. Zu Assoziationen kommt es a. kurzfristig zwischen ♂ und ♀ in der Balz, b. zwischen Mutter und ihren ein bis zwei Kindern und c. zwischen Geschwistern (Zwillingen) in der Zeit ihrer gemeinsamen Abhängigkeit von der Mutter. Die Familienorganisation beschränkt sich auf eine spezialisierte Mutterfamilie während der kurzen Zeit, in der die bei der Geburt sehr weit entwickelten Jungen von der Versorgung mit Nahrung von der Mutter abhängig sind (SAUER 1972). Darüber hinaus kommt es gelegentlich zu kurzen Sozialkontakten ohne Kooperation.

a. Das Verhalten adulter Tiere außerhalb der Fortpflanzungsphase

In der Zeit sexueller Ruhe leben die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse solitär in ihren individuellen Wohnarealen oder gegebenenfalls auf Wanderschaft. Die gelegentlichen Kontakte zwischen Artgenossen sind im wesentlichen das Ergebnis zufälliger Begegnungen und beschränken sich vornehmlich auf kurze agonistische Aktionen zur Wahrung der Individualdistanz während der nächtlichen Jagd nach Futter. Als über-

wiegend nachtaktives Tier verbringt die Kurzohrig Elefantenspitzmaus den Tag zu meist mit etwas Komfort- und Räkelverhalten, Ruhen und ausgedehntem Schlafen am und im bevorzugten Unterschlupf und vermeidet dabei den Kontakt mit Artgenossen. Hungrige Tiere nehmen am Tage gelegentlich Nahrung auf, die sie in der Nähe des Unterschlupfes erjagen oder im geeigneten Augenblick aus der Ruhelage heraus am und im Unterschlupf aufnehmen. Wird ein Tier bei seiner Tagesruhe am bestimmten Ort anhaltend gestört, z. B. durch eine Gehörnte Puffotter (*Bitis caudalis*) oder eine Sandschlange (*Psammophis leightoni*), verlegt es in schnellem Lauf auch am Tage seinen Aufenthalt in einen anderen Unterschlupf oder in ein anderes Wohnquartier. Q♂ wechselte einmal seinen Unterschlupf, als ein Schabrackenschakal (*Canis mesomelas*) ihn belästigte und nach echter Schakalmanier auf seinen bevorzugten Unterschlupf kotete (Abb. 4).

Wenn es beim Wechsel des Unterschlupfes zu einer Begegnung mit einem Artgenossen kommt, weicht das ankommende Tier auf Sichtweite vor dem andern aus. Ein bereits besetzter Unterschlupf wird auch nicht von einem Partner bezogen, wenn er nicht gerade in Balzstimmung ist. Beispiel: In einem mit Unterschlupfen spärlich versehenen Gebiet in der Außennamib bewohnten B♂ und B♀ in ihren sich überschneidenden Wohnarealen das gleiche Wohnquartier (s. SAUER 1972, Abb. 1). Ihre Tagesruhe verbrachten sie außer Sicht voneinander in verschiedenen Granitunterschlupfen. In der Zeit ihrer sexuellen Ruhe bezogen sie nie gemeinsam einen Unterschlupf. B♂ wurde in seinem bevorzugten Tagesunterschlupf wiederholt von einem großen schwarzen Skorpion gestört und lief dann stracks zum nächstgelegenen, etwa 7 m entfernten Unterschlupf, in dem B♀ bevorzugt ihre Tagesruhe verbrachte. War sie zu Hause, bremste B♂ jedesmal bei Sichtung des Weibchens seinen schnellen Lauf ab und rannte zum nächsten freien Granitunterschlupf weiter. War B♀ nicht anwesend, machte es sich B♂ an dem angestrebten Platz bequem. Wenn B♀ dann später am Tage und gewöhnlich aus thermoregulatorischen Gründen diese Deckung aufsuchte und B♂ darin gewahrte, wich sie unverzüglich aus, auch wenn keiner der übrigen Unterschlupfe bei der momentanen Wetterlage für sie angenehm war. Es kam bei derartigen Manövern zwischen den beiden vertrauten Partnern zu keinen agonistischen Auseinandersetzungen, da keiner Anspruch auf des anderen augenblicklichen Besitz erhob.

Im Wohnbezirk hatten die Tiere ihre individuell bevorzugten, überwiegend von einander isolierten Jagdgründe, und so kam es selten zu direkten Begegnungen während der nächtlichen Futterjagd. Die Suche nach Nahrung war generell ein solitäres Unternehmen ohne Kooperation mit Artgenossen, auch nicht mit dem bekannten Partner. Bei gelegentlichen Begegnungen liefen vertraute und fremde Tiere meistens ohne Aufsehen aneinander vorbei, allenfalls jagte hin und wieder ein ortsansässiges Tier den fremden Ankömmling in kurzem, schnellem Verfolgungslauf von seiner gerade genutzten Nahrungsquelle 20 bis 30 m weg. Der Fremde, der sich dann unter Schreckrufen absetzte, hatte damit die genügende Individualdistanz zur Befriedigung des Anwohners erreicht. Vertraute Nachbarn, besonders wenn sie sich als zeitweilige Partner kannten, duldeten sich meistens am gleichen Futterplatz auf nächster Nähe, ohne ihre Nahrungssuche zu koordinieren oder miteinander zu kooperieren. Auch bei einer dabei auftretenden Verfolgung eines fremden Tieres durch einen der beiden „Partner“ wahrte der andere sein individuelles Interesse. Bei Tieren in Balzstimmung wurde die solitäre nächtliche Futtersuche entscheidend beeinflußt.

b. Das Verhalten adulter Tiere während der Fortpflanzungsphase

Solitäre männliche und weniger oft weibliche Tiere, die geschlechtlich erregt waren, liefen nachts aus ihren eigenen Wohnarealen in die ihrer Nachbarn. Dieses Kontakt-

suchen, eine *Partnersuche*, war besonders bei männlichen Tieren ausgeprägt, wobei eine hervorragende Ortskenntnis und Orientierung sowie die Bekanntschaften unter den ortsansässigen Tieren schnell zu dem angestrebten Kontakt mit dem weiblichen Tier führten. Das Herumstreifen auf nächtlicher Kontaktsuche stellten auch weibliche Tiere zur Schau, besonders jüngere Adulte, wenn sie in Ostrus kamen und nicht rechtzeitig in ihren eigenen Wohnarealen von einem ♂ aufgesucht wurden. In einer Nacht inspizierte beispielsweise G♀ das Nordquartier (NQ) von S♂, als dieser sich gerade in seinem Südquartier (SQ) aufhielt. G♀ blieb hier den nächsten Tag über und zog sich in der kommenden Nacht wieder in ihr eigenes Wohnareal (PS) zurück (Abb. 7). Als S♂ danach seinen Aufenthalt wieder nach seinem Nordquartier verlegte, versetzte ihn der von G♀ hinterlassene Duft in gewaltige Erregung.

Nach den bisherigen Feststellungen in der Namib strebten die ♀♀ mehr einen indirekten Kontakt mit ihren männlichen Partnern an, indem sie deren Wechsel und freien Unterschlupfe begingen, wenn sie selbst nicht zur rechten Zeit von einem ♂ aufgesucht wurden. Nach den Reaktionen der danach auftauchenden ♂♂ zu schließen, hinterließen die inspizierenden ♀♀ ihre Duftmarken. Die männlichen Tiere, durch den weiblichen Duft sehr erregt, waren mehr auf eine direkte soziale Kontaktnahme mit ♀♀ eingestellt. Dabei gingen sie balzlustig das erste ♀ an, dessen sie gewahr wurden, gleichgültig, ob sich dieses im Ostrus oder Anostrus befand oder trächtig war. Unter den Gegebenheiten der solitären Lebensweise, der dünnen Besiedlung der Wohnbezirke, der Schnelligkeit der nachts herumstreifenden Tiere sowie ihrer stark umweltbeeinflußten und damit zeitlich oft variierenden Fortpflanzungstätigkeit ist das ein sehr adaptiver Verhaltensmechanismus, der einerseits Sozialdistanzen schafft, andererseits die Fortpflanzung sichert. Wenn ein ♂ bei seiner Annäherung an ein nicht sexuell motiviertes ♀ abgewiesen wurde, ließ es unverzüglich ab und ging seiner Futtersuche nach. Wenn es zum geschlechtlichen Kontakt kam, nahmen die Dinge ebenso schnell ihren Lauf. Es ist bemerkenswert, daß sich auch das ♂ eines vertrauten, benachbart wohnenden „Paares“ in Balzstimmung dem ♀ unabhängig von dessen Motivation und selbst wenn es trächtig war im Sinne einer Versuch-und-Irrtum-Methode näherte und je nach Stimmung abgewiesen oder angenommen wurde.

Kam es zwischen zwei Tieren zu einem heterosexuellen Kontakt, assozierten sich die Partner für die Zeit der Balz und Paarung vornehmlich im Wohnquartier des Weibchens und gewöhnlich für einige Nächte und Tage. Es ist möglich, daß es vereinzelt auch zu einer spontanen Balz und Begattung kommen kann, nach der die beiden Tiere wieder ihre getrennten Wege gehen. Die *Balz* verlief nach anfänglichen naso-nasalen Kontakten im wesentlichen in einem ungleichmäßigen Laufen im Kreise, bei dem das ♂ in naso-genitalem Kontakt dem ♀ nachlief. Diese Balzsequenz konnte unterbrochen und wiederholt werden, bis es schließlich zur Kopulation kam. Das ♂ bestieg das ♀ von hinten, wobei es trotz seiner runden Körperform außerordentlich behend war und mit seinem bauchständigen, langen und fadenförmigen Penis schnell die Vagina fand.

Bei einer Verpaarung verbrachten die Partner die Tage in nächster Nähe zueinander, in nahe beieinander gelegenen Wohnquartieren, im gleichen Wohnquartier und oft im gleichen Unterschlupf. Nach erfolgreicher Begattung und nachfolgender Abweisung des Männchens durch das ♀ trennten sich die Paare wieder. Das ♀ lebte damit wieder solitär, und das ♂ wurde für sukzessive Paarungen mit anderen partnerlosen ♀♀ frei. Unter den gegebenen Lebensbedingungen in der ariden Namib kann dieses Fortpflanzungssystem von großer adaptiver Bedeutung sein, die das Überleben einer Population und damit der Art sichert.

In allen beobachteten Fällen, sowohl bei den wilden als auch bei den gekäfigten Tieren, leitete das ♂ mit seiner Annäherung an das ♀ in dessen Wohnareal die Balz ein. Es ist jedoch zu erwarten, daß es auch in dem Wohnareal eines Männchens zur

Paarung kommt, wenn ein ♀ unter dem Druck sozialer Isolation dort einwandert und das ♂ herausfordert.

Eine dauerhafte aktive Paarbindung wurde nicht festgestellt. Wenn einzelne ♂♂ und ♀♀ über einen Balzzyklus hinaus mehr oder weniger eng benachbart blieben, waren dafür ihre Ortsbindung, die Isolation und Kleinheit des Wohnbezirkes, die geringe Anzahl geeigneter Unterschlupfe oder ein lokal begrenztes Futterangebot ausschlaggebend. Die Tiere lebten dann als sich bekannte Nachbarn nebeneinander, ohne miteinander im Ablauf ihrer nächtlichen und täglichen Aktionen assoziiert zu sein. Ich bezeichne dieses Verhalten als ein *System der latenten Partnerschaft*. Selbst in Wohnquartieren, die sich erheblich überschnitten, wahrten derartige „latente Paare“ ihre Sozialdistanz und führten außer zur Balzzeit in der Nacht und am Tage ein solitäres Leben.

Die solitäre Einstellung der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse kam auch während der Verpaarung von ♂ und ♀ dadurch zum Ausdruck, daß zwei Partner während der Annäherung und Verfolgung von fremden Artgenossen keine Kooperation zeigten. Vielmehr ging jeder seiner individuellen Beschäftigung nach, selbst wenn dadurch für den Rest der Nacht der soziale Kontakt unterbrochen war.

c. Organisation der Familie

Unter der Familienorganisation der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus verstehe ich insgesamt die Vorkehrungen des trächtigen Weibchens für die Geburt seiner Jungen, die mütterliche Betreuung des Nachwuchses sowie die sozialen Beziehungen der Jungen zur Mutter. Die Organisation beginnt mit der Suche des trächtigen Weibchens nach einem Unterschlupf für die Geburt seiner ein oder zwei Jungen. Bis jetzt haben die Beobachtungen in der Namib gezeigt, daß das Familiensystem der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus eine Mutterfamilie ist und das Weibchen für die Geburt seiner Jungen einen Unterschlupf abseits seiner eigenen Wohnung aufsucht. Damit sind zwei Begriffe zur Charakterisierung der Familienstruktur der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus anzuführen:

Die *Setzdistanz* ist im Sinne der Sozialdistanzen HEDIGERS (1941) die Entfernung zwischen dem Geburts- und damit Aufenthaltsort der Jungen und dem Wohnort der Mutter. Die beiden Wohnungen können im gleichen oder in verschiedenen Wohnquartieren (S. 84) liegen. In allen bisherigen Fällen wurden die Jungen außerhalb der Wohnung der Mutter gesetzt und dort von ihr nur nachts zu bestimmten Zeiten zur Fütterung aufgesucht. Der Begriff *Mutterfamilie* bedeutet, daß die Versorgung der Jungen mit Futter und ihre weitere Betreuung allein von der Mutter ohne Beteiligung des Vaters oder eines anderen Tieres (z. B. Amme) durchgeführt wird.

Im folgenden sei das in einer vorläufigen Mitteilung bekannt gegebene Beispiel (SAUER 1972) weiter erörtert, das sich auf die Familie von S♀ (Abb. 7, Wohnareal GP) und ihre Zwillinge s♂ und t♀ (Abb. 9, G.: Geburtsunterschlupf TS) bezieht. S♀ wurde vom 4. Januar an regelmäßig beobachtet und war nach kurzer Zeit so an meine behutsame Anwesenheit in ihrem Wohnareal gewöhnt, daß ich sie bei Vermeidung rascher und geräuschhafter Bewegungen nicht störte. Auf den deckungsarmen Grus-Flächen ging S♀ nachts bei Störungen durch Eulen sogar in meinem Körperschatten und zwischen meinen Schuhen in Deckung. Der Partner von S♀ war S♂ (Abb. 7, Wohnareal S mit S-SQ und S-NQ), dessen Wohnareal sich mit dem ihrigen überschnitt (siehe SAUER 1972).

S♀ bewohnte ein etwa 1 km² großes Wohnareal, in dem sie mehrere Wohnquartiere mit einer Anzahl von Unterschlupfen unter Granitblöcken, exfolierendem Granit und in einem verlassenen Gerbillidenbau hatte. Die Tage verbrachte sie hauptsächlich in dem Erdbau (Abb. 9, G.: EB), an dem während der drei Beobachtungs-

monate keine Störung vorkam. Zum Ende der Tagesruhe räkelte sich S♀ gewöhnlich noch im letzten warmen Sonnenstrahl. Nach Sonnenuntergang gähnte sie noch einige Male und streckte, scheuerte und kratzte sich, bis sie nach kurzem Sichern zu Beginn der Bürgerlichen Dämmerung in schnellem Zickzack-Lauf regelmäßig 80 m zum Futterplatz GPF (Abb. 2 und 9) rannte. Dort jagte sie unverzüglich nach den um diese Zeit aktiven hellhäutigen Ameisen. Unterbrochen mit Eß- und Ruhephasen sowie Inspektionen von Unterschlupfen und Sicherungsmanövern, streifte S♀ in einer Reihe von ausgedehnten Jagdzügen je nach Futterangebot mehr oder weniger weit durch ihr Wohnareal. Mitunter verbrachte sie die ganze Nacht in GPF und in unmittelbarer Nähe davon. In der frühen Morgendämmerung zog sie sich für die Tagesruhe zu ihrem Erdbau zurück. Dort döste sie und räkelte sich zunächst in der warmen Morgensonnen, bis es ihr zu heiß wurde und sie in der Tiefe des Baues verschwand. Vom 4. bis 19. Januar war dieses Verhalten die Norm; am 19. Januar war S♀ bis um 11.00 unruhig und rannte noch im vollen Sonnenlicht bei ihrem Erdbau nach Insekten. Alle Anzeichen sprachen dafür, daß sie spät in der Nacht vom 18. zum 19. Januar ihre Jungen zur Welt gebracht hatte. Da S♀ alle Vorkehrungen dazu sehr heimlich getroffen und ihre Zwillinge s♂ und t♀ 240 m von ihrer eigenen Wohnung gesetzt hatte, fand ich diese erst nach systematischen Beobachtungen und vorsichtigem Suchen am 21. Januar im Geburtsunderschlupf TS (Abb. 9).

1. Merkmale des Geburtsortes

In meiner ersten Mitteilung über die Familienorganisation der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus schilderte ich die Merkmale des Unterschlupfes, den S♀ für die Geburt ihrer Zwillinge bezog. Die Befunde sind hier unter dem Aspekt der Sozialstruktur kurz zusammengefaßt.

Der Geburtsunderschlupf lag innerhalb des Wohnareals von S♀ und somit in einem ihr vertrauten Gebiet. Die Setzdistanz (S. 78) betrug 240 m. S♀ konnte von ihrer Wohnung (EB) den Geburtsunderschlupf (TS) nicht sehen. Sie kannte jedoch dessen Lage zur Lage ihrer eigenen Wohnungen und Futterplätze. Ebenso war ihr der Unterschlupf DS bekannt, den die Jungen während ihrer ersten selbständigen Erkundung des Geburtsortes aufgefunden und zeitweilig bezogen hatten. Damit war S♀ in der Lage, auch in finsterer Nacht zielgerichtet, auf dem kürzesten Weg und schnell ihre Jungen mit Nahrung zu versorgen. Ihre Laufgeschwindigkeit lag bei 5,5 m/sec (S. 82).

Der Geburtsunderschlupf lag in einer von S♀ selten begangenen sterilen Grusfläche zur Peripherie ihres Wohnareales, an die sich direkt kein bewohntes Wohnareal anschloß. Der Unterschlupf befand sich auf einer öden Granitbank unter einer abgewitterten Granitklippe; die Umgebung war nahezu vegetationslos und ohne Nahrung. Abgesehen von zwei Geckos (*Rhoptropus afer*) war dieser Ort von keinem anderen Wirbeltier bewohnt. Optisch und olfaktorisch orientierte Raubfeinde fanden hier keine Anhaltspunkte zur Nahrungssuche. Aus den gleichen Gründen waren intraspezifische Kontakte auf Begegnungen zwischen S♀ und ihren Jungen beschränkt. Weder S♂ noch die benachbarten Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse hielten sich im Gebiet des Geburtsortes auf.

Auf der Granitbank hinterließen die drei Tiere keine Spuren. Das Gewicht der Granitdecke hätte einem Raubfeind wie dem Schabrackenschakal ein Aufscharren des Unterschlupfes unmöglich gemacht. Die drei Zugänge waren sehr klein und eng; damit war ein Eindringen von Raubfeinden auf kleinwüchsige Tiere wie Sandschlangen (*Psammophis*) und Viperiden (*Bitis*) beschränkt. Bei einer derartigen Gefahr hätten die Jungen jedoch durch die freien Ausgänge entweichen können. Da sie bei Gefahr individuell flüchteten, wäre die Chance ihres Überlebens groß gewesen. Zusätzliche Sicherheit brachte ihre frühe Erkundung des Geburtsortes mit der Ent-

deckung des Unterschlupfes DS; damit verbrachten die Jungen die Tagesstunden oft auf Zwillingsdistanz (Abb. 9).

Für die erforderliche Thermoregulation der Jungen war der Geburtsunterschlupf sehr günstig gelegen. Bei den über Tag und Nacht großen Temperaturwechseln milderte das Gestein an den heißen Tagen die Wärmeeinstrahlung; in den kühlen Nächten temperierte die langsame Wärmeausstrahlung des am Tage erhitzen Granits den Unterschlupf. Durch die drei Öffnungen brachte der in den heißen Tagesstunden regelmäßig aufkommende Wind den Zwillingen eine Kühlung, die für ihr Überleben außerordentlich wichtig war, zumal sie die Tage ohne Hilfe der erfahrenen Mutter allein verbringen mußten. In den windigen, kühlen Nächten konnten die ortssteten Säuglinge bei Abwesenheit der Mutter ein Auskühlen verzögern, indem sie sich aneinander, in Gesteinsvertiefungen und in eingewehtes Pflanzenmaterial kuschelten. Einen Nestbau kennen diese Tiere nicht.

Die aufgezählten Merkmale und Vorzüge des Geburtsunterschlupfes weisen darauf hin, daß die wichtigsten selektiven Vorteile der Setzdistanz und des isoliert gelegenen Unterschlupfes in der Feindvermeidung und vielleicht auch in der Isolation der Jungen vor fremden Artgenossen liegen. Dabei ist unter den gegebenen Lebensbedingungen die geruchliche Isolation von besonders adaptivem Wert.

2. Betreuung der Jungen

Meine Beobachtungen zur Betreuung von $s\delta$ und $t\varphi$ durch $S\varphi$ beschränken sich auf die nächtlichen Fütterungen. Die Tage verbrachte $S\varphi$ stets in ihrer eigenen Wohnung abseits von der der Zwillinge. In den Nächten tat sie für die Jungen wenig mehr, als sie zu stillen und sie mit fester Nahrung zu versorgen. Bei Gefahr wurden die Jungen durch ihre Schreckreaktion gewarnt.

Der Übergang von der ausschließlichen Selbstversorgung zum eingeschobenen Stillen und Füttern ihrer Kinder zeigte bei $S\varphi$ das typische Muster der Anbahnung bzw. Umstimmung (Abb. 8). Vor der Geburt ihrer Zwillinge war $S\varphi$ regelmäßig um den Beginn der Bürgerlichen Dämmerung am Futterplatz GPF (Abb. 2, 8 und 9) erschienen, wo sie eine geraume Zeit nach Ameisen und gelegentlich anfallenden Nachschmetterlingen jagte. Sie verzehrte ihre Kost am Ort und unterbrach ihre Jagd hin und wieder mit einer kurzen Ruheperiode an bevorzugten Plätzen im Schutz von Granitbänken. Je nach Größe des Futterangebotes erstreckte sich ihr Aufenthalt bis zu mehreren Stunden, ehe sie zu weiteren Jagdunternehmungen in angrenzende Gebiete ihres Wohnareales davonrannte. Oft kam sie von dort schon nach kurzer Zeit wieder nach GPF zurück, und mitunter blieb sie die ganze Nacht hier. An diesem Ort fand sie das ergiebigste Futter vor, und das war der Grund für ihren ausgedehnten Aufenthalt.

Nach der Geburt der beiden Jungen blieb der Beginn der nächtlichen Aktivität von $S\varphi$ zunächst unverändert, wenn man von der kleinen Verspätung absieht, mit der das Tier seinen Erdbau (E in Abb. 8; EB in Abb. 9) verließ. Die erste Futteraufnahme (Abb. 8, Phase I) bestand weiterhin aus der ausgedehnten Selbstversorgung mit Insektenkost, wobei sie noch intensiver als zuvor durchgeführt wurde. Überraschend und auffallend verschieden von ihrem früheren Verhalten, bei dem eine Ruheperiode auf die erste Futteraufnahme folgte, waren die plötzlichen, ostwärts zielgerichteten Läufe am 19. und 20. Januar, mit denen $S\varphi$ die Phase I der Futteraufnahme beendete und mir auch den Weg zur Entdeckung ihrer Jungen wies. Es bestand kaum ein Zweifel, daß $S\varphi$ an diesen beiden Abenden nach ihrer ersten eigenen Sättigung zu TS lief und dort ihre Jungen stillte. Nach meinem Auffinden der Zwillinge am 21. Januar konnte ich dieses Verhalten selbst sehen. Den Zwillingen schien an diesem Abend der Rhythmus der Fütterung und die bisherige Art und Menge der Nahrung ungenügend zu sein. Bereits von 19.03 an waren sie sehr un-

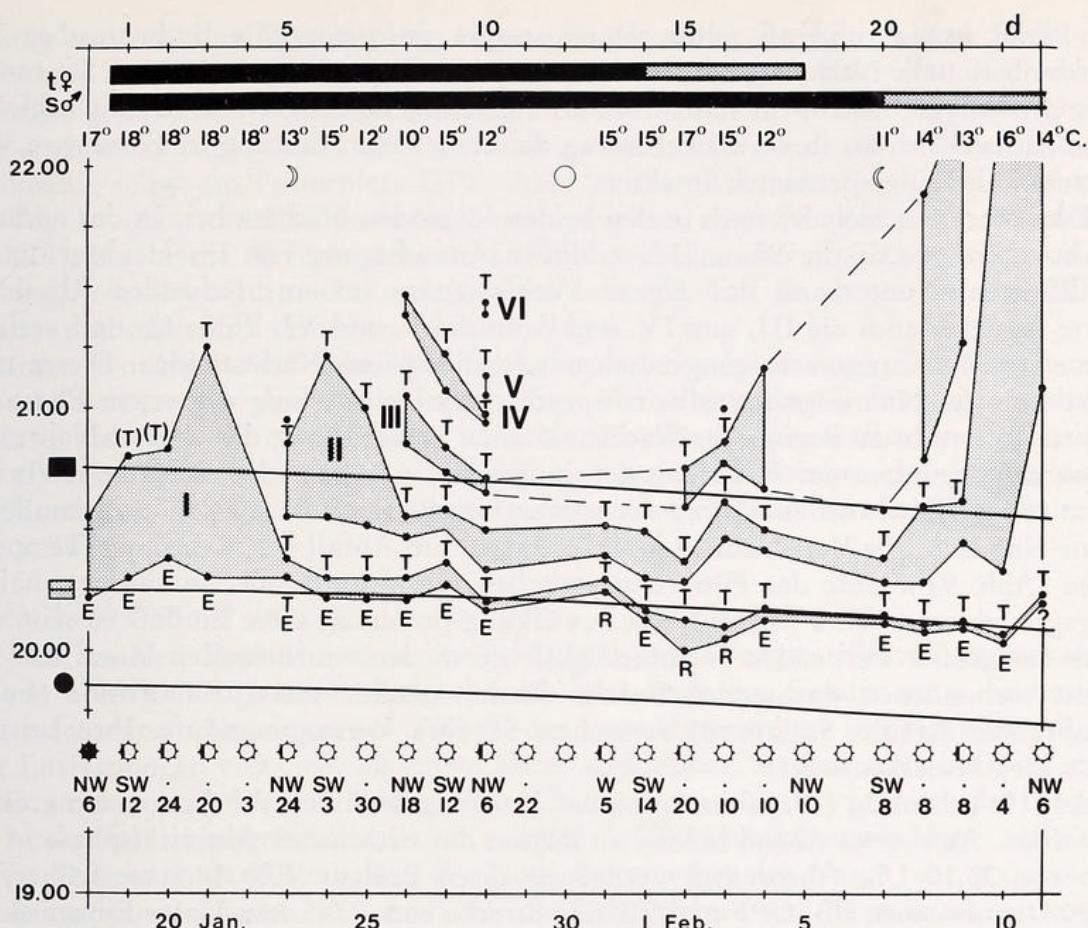


Abb. 8. *M. proboscideus*. Sequenz der abendlichen Futteraufnahme von S♀ zur Selbstversorgung und Fütterung ihrer Jungen s♂ und t♀ (T), 18. Jan. — 11. Febr. 1972. Ordinate: Lokalzeit. Abszissen (unten nach oben): Datum; Stärke (m/sec) und Richtung des Windes sowie Grad der Bewölkung vor Sonnenuntergang; Verlauf des Sonnenuntergangs ●, der Bürgerlichen ☻ und Nautischen Dämmerung ■; Mondphasen; tiefste Nachttemperaturen und Lebenstage (d) der Zwillinge s♂ und t♀. Verhalten von S♀: Ende der Tagesruhe in E (= Unterschlupf EB, s. Abb. 9) oder in R (= Unterschlupf R-CS [s. Abb. 2] in Komplex RRS [200], s. Abb. 9) mit der unmittelbaren Ankunft und später wiederholten Aufenthalt im Jagdgebiet GPF (Phasen I—VI) sowie Fütterung der Jungen (T) in den Unterschlupfen TS oder DS (s. Abb. 9). Entwicklungsstand und Alter der Zwillinge s♂ und t♀. Perioden der unbedingten (schwarz) und bedingten (gepunktet) Abhängigkeit

ruhig und rannte in ihrem Unterschlupf ein und aus und suchend um ihn herum. S♀ kam jedoch erst um 21.15, nachdem sie sich selbst 57 min lang am Futterplatz GPF mit Nahrung verköstigt hatte.

Am 23. Januar, dem 5. Lebenstag der Jungen, änderte sich das abendliche Verhalten von S♀. Entgegen ihrer Gewohnheit rannte sie von ihrem Erdbau zuerst die 240 m zu den Zwillingen (Abb. 9, Strecke EB – TS), stillte, und sauste sofort über ihre zur Zeit unbenützten Unterschlupfe RRS die 265 m nach GPF. Hier sammelte S♀ hastig Ameisen auf, die sie hörbar zerknackte und im Gegensatz zu ihrer früheren Futteraufnahme ohne zu schlucken in ihren immer dicker werdenden Backentaschen anreicherte. Nach einem pausenlosen Einsammeln jagte S♀ schon nach 5 min mit vollen Backentaschen ostwärts von einer zur anderen Granitbank, und jenseits von RRS überquerte sie in schnellem Zickzack-Lauf auf der offenen Fläche die 200 m zu den Zwillingen in TS. Diesen übergab sie den Insektenbrei von Mund zu Mund. Bereits nach 10 min gelangte S♀ wieder am Futterplatz GPF an, wo sie ohne Verzug die Phase II der Futteraufnahme begann. Zunächst holte sie das Versäumnis aus

der Phase I nach und aß selbst. Dann stopfte sie wieder die Backentaschen mit Insektenbrei voll. Nach insgesamt 18 min war die Phase II beendet, und S♀ rannte zum drittenmal die 265 m nach TS zur Fütterung der Zwillinge. Damit erhielten diese nachweislich an ihrem 5. Lebenstag die erste feste Nahrung in Form von vorgekauten und eingespeichelten Insekten.

Diese Sequenz hielt S♀ auch in den beiden folgenden Nächten bei. In der nächsten Nacht reduzierte sie die Phase II zur bloßen Anreicherung von Insektenbrei für die Zwillinge und unterband ihre eigene Verköstigung. Im entsprechenden Rhythmus setzte sie dafür auch die III. und IV. und dann die V. und VI. Phase ein und verlegte ihre eigene Nahrungsversorgung zusehends in die späten Nachtstunden. Dieser neue Rhythmus des Nahrungssammelns entsprach einer Unterteilung der ersten Phase des Nahrungserwerbs zu Beginn der Nacht und einer Verschiebung der eigenen Nahrungsaufnahme zugunsten der Fütterung der Jungen mit mundgerecht vorbereiteter Insektennahrung. Dabei trat auf Grund der großen Setzdistanz und der damit verbundenen Läufe eine deutliche Verschiebung in der Zeit ein. Ein Abfall der nächtlichen Temperaturen (Abb. 9) könnte das Fütterungsverhalten beschleunigt oder intensiviert haben. Dagegen schienen Wind (Sturm) und Bewölkung (minimal) ohne Einfluß zu sein, und trotz der größer werdenden Nachthelligkeit durch den zunehmenden Mond und der damit verbundenen wachsenden Gefahr durch nächtlich aktive Raubfeinde (Eulen, Schabrackenschakale, Schlangen) vermehrte S♀ ihre Versorgungsläufe. Ihre Leistungen waren bemerkenswert!

Am 10. Lebenstag (28. Januar) war das Nahrungsbedürfnis der Jungen am größten geworden. An diesem Abend lief S♀ zu Beginn der nächtlichen Aktivitätsphase in der Zeit von 20.10 Uhr (theoretisch verließ sie ihren Erdbau (EB) 14,5 sec früher) bis 21.30 Uhr zwischen EB, GPF und TS eine Strecke von 2,745 km. Unter Einbeziehung ihrer energetischen Sammelläufe auf dem Futterplatz GPF und der Abweichungen von der Geraden bei ihren im Zickzack durchgeführten Streckenläufen sind schätzungsweise noch weitere 500 bis 600 m dazuzurechnen. Damit betrug die gesamte Laufleistung von S♀ in 80 min 3,245 bis 3,345 km, das sind im Mittel 2,5 km/h.

Bei einer mittleren Laufgeschwindigkeit von 5,5 m/sec konnte S♀ die Strecke von ihrer eigenen Wohnung zu der ihrer Zwillinge in 43,6 sec, und die Entfernung vom Futterplatz GPF nach TS in 48,2 sec zurücklegen. In Wirklichkeit brauchte sie wegen der Zickzack-Läufe und den wiederholten Unterbrechungen des Laufes zum kurzen Sichern und zur zusätzlichen Nahrungsaufnahme auf dem Weg meistens zwei bis fünf min.

Vom 6. Lebenstag der Jungen an lief S♀ nach dem Verlassen ihres Tagesunterschlupfes (überwiegend EB, selten R in RRS; siehe Abb. 2, 8 u. 9) wieder stets zuerst zur Futteraufnahme nach GPF, ehe sie nach kurzem Einsammeln und Anreichern des Futters in ihren Backentaschen zu den Zwillingen lief (Abb. 8). Dabei steuerte S♀ von den beiden Unterschlüpfen TS und DS jeweils den an, in dem sie in der Nacht zuvor die Jungen gefüttert bzw. zuletzt zurückgelassen hatte, ehe sie in ihr eigenes Tagesquartier ging. Ihre nächtliche Zielorientierung zu dem einen oder anderen der beiden Unterschlüpfen der Zwillinge war bereits auf 200 m Entfernung vom angesteuerten Ort deutlich entschieden. Ohne den Unterschlupf zu sehen, war sie richtungsmäßig bereits genau darauf orientiert; dabei lief S♀ nicht auf einem Wechsel, sondern frei im Gelände, bis sich unter ihrem ortsgebundenen Lauf von und zum Futterplatz GPF ein neuer Wechsel auszuformen begann.

Vom 17. Lebenstag der Jungen an zeigte S♀ einen erneuten Wechsel in der Fütterungsfrequenz und Selbstversorgung mit Nahrung. Bereits in der Phase III der Futteraufnahme, und vom 21. Lebenstag der Jungen an auch in der Phase II (t♀ hatte sich zu dieser Zeit bereits abgesetzt), nahm S♀ ihre eigene Verköstigung auf. Dieser Wechsel stand im Einklang mit dem veränderten Verhalten der Jungen. Am 15. Le-

benstag hatte $t\varphi$ ihre Wanderphase begonnen und damit auch ihre eigene Suche und Aufnahme von Nahrung eingeleitet; 18 Tage alt, verließ sie die Mutterfamilie und war selbständig (Abb. 9). Vom 21. Lebenstag an hatte dann $s\delta$ die Wanderphase erreicht und erschien zunächst nach der ersten und zweiten, dann nach der ersten Fütterung regelmäßig selbst am Futterplatz GPF (Abb. 9). Damit konnte $S\varphi$ die III. und vom 23. Tag an schon die II. Phase der Futteraufnahme ausgedehnt in GPF verbringen (Abb. 8), bis ihr die Aufdringlichkeit des selbständigen, aber weiterhin stürmisch um Futter bettelnden $s\delta$ zuviel wurde, sie ihn vom 25. Tag an immer unregelmäßiger fütterte und schließlich ihre eigene Jagd verlegte.

Unter den gegebenen Arbeitsbedingungen und der bemessenen Zeit wurde nicht versucht, weitere Einzelheiten des mütterlichen Verhaltens von $S\varphi$ zu ermitteln, wengleich es auf Grund ihrer sonstigen, von mir fortwährend kontrollierten Aktivitäten nur sehr geringfügig sein konnte. Ein Hinweis auf das Eintragen der Jungen durch die Mutter ist im folgenden Abschnitt gegeben; das Stillen und die Futterübergabe sind S. 86 erwähnt.

3. Das Verhalten der Jungen

Nach unseren Beobachtungen an gekäfigten Kurzohrigen Elefantenspitzmäusen können kräftige neugeborene Junge bereits kurz nach der Geburt unter Stimmführungsrufen, einem hochfrequenten Zirpen, der vom Unterschlupf weggehenden Mutter über Entfernungen von mehr als einem Meter nachlaufen. Sie sind dazu befähigt, noch ehe sie trocken sind. Das Verhalten veranlaßt das φ , den Nestflüchter mit den Zähnen am Nackenfell aufzunehmen und ihn wieder in den Geburtsunderschlupf zurückzutragen. Dieses spontane Verhalten des Neonaten wird in der Natur sehr wahrscheinlich dadurch unterbunden, daß das φ für die Geburt einen von ihr wenig begangenen, an artspezifischem Duft sehr signalarmen Unterschlupf abseits ihrer eigenen, sehr frequentierten Wohnung wählt, von dem es durch rasantes Weglaufen schnell außer Riech-, Hör- und Sichtweite der Jungen kommt. Damit wird deren Nachfolgereaktion unterbunden. Das Nachlaufen kann in der frühen Kindheit auch durch die oft markante Schwelle zwischen der Temperatur innerhalb und außerhalb des Unterschlupfes unterdrückt werden.

Abgesehen von den kurzen intensiven Kontakten mit der Mutter während der Nahrungsaufnahme hat die junge Kurzohrige Elefantenspitzmaus ein geringes soziales Bedürfnis. Nachstehend ist das Kindheitsverhalten der Zwillinge $s\delta$ und $t\varphi$ als ein charakteristisches Beispiel beschrieben.

Ihre ersten sechs Lebenstage verbrachten $s\delta$ und $t\varphi$ gemeinsam im Geburtsunderschlupf (Abb. 9), den sie nur hin und wieder nach Sonnenaufgang und vor Sonnenuntergang auf Entfernungen unter einem Meter und nachts zu Erkundungsläufen darum herum verließen. Alle beobachteten Abgaben von Kot und Urin fanden dabei außerhalb des Unterschlupfes statt. Die nach der Tagesruhe aufkommende abendliche Unruhe bekundete Hunger und stellte den Beginn der Nachtaktivität und wahrscheinlich eine im Tag-Nacht-Rhythmus zeitgebundene Erwartung der ersten Nachfütterung dar.

In der Nacht vom 6. zum 7. Lebenstag entdeckte $t\varphi$, die in ihrer körperlichen Entwicklung und in ihrer Reaktivität auf Umweltreize von Anfang an ihrem männlichen Geschwister voraus war, den 20 m südwärts des Geburtsunderschlupfes gelegenen tiefen Unterschlupf DS (Abb. 9, G.). In diesem verbrachte $t\varphi$ die folgende Tagesruhe, während $s\delta$ wie bisher den Aufenthalt im Geburtsunderschlupf TS vorzog (Abb. 9, C., 25. Januar). Beide Tiere blieben diesen Tag über erstmals getrennt und zeigten kein Kontaktbedürfnis. Erst bei Sonnenuntergang kam es zur nächsten Begegnung. In diesem Augenblick wechselte $s\delta$ von TS nach DS über, wo beide Geschwister ohne gegenseitiges Begrüßen, Beschnuppern, Putzen oder sonstiges Aufmerksamkeitsverhal-

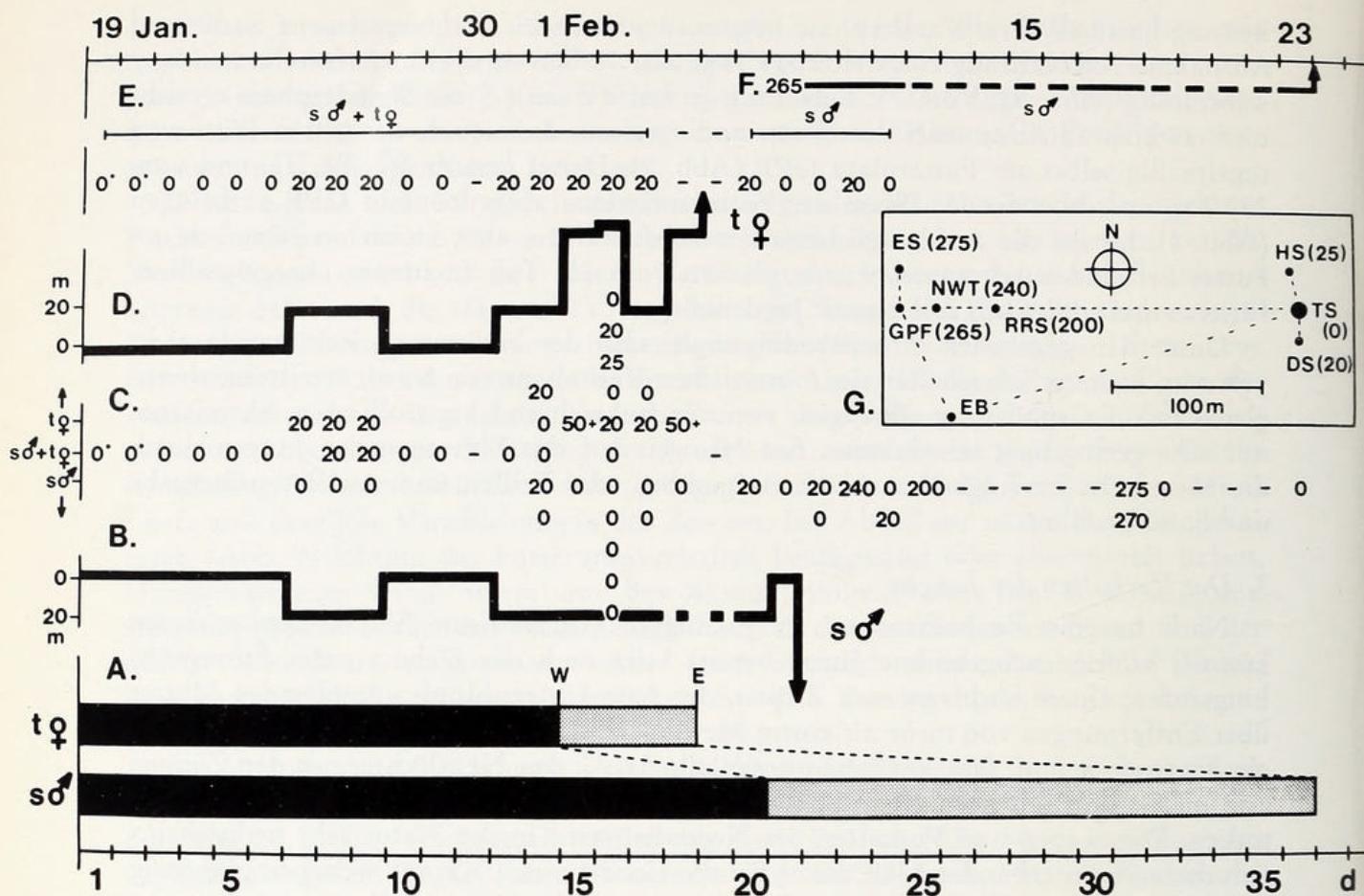


Abb. 9. *M. proboscideus*. Entwicklung der Zwillinge $s\delta$ und $t\varphi$; 19. Jan. — 23. Febr. 1972.
 A. = Perioden der unbedingten (schwarz) und bedingten (gepunktet) Abhängigkeit von $S\varphi$ mit Beginn der Wanderphase (W) und Ende des Familienkontaktes (E). B. = Verlauf des Erkundungsverhaltens von $s\delta$; Maß der Stärke in Meterentfernung vom Geburtsunterschlupf. C. = Sequenzen der gemeinsam oder getrennt verbrachten Tagesruhe der Zwillinge in verschiedenen Unterschlupfen; 0 = Geburtsunterschlupf TS; alle übrigen in Meterentfernung von TS angegeben. Die wichtigsten sind in der Skizze G. angeführt. D. = Erkundungskurve von $t\varphi$ (vgl. mit B.). E. = Orte der ersten Nachtfütterung in den Unterschlupfen TS und DS von $s\delta$ und $t\varphi$ (19. Jan. — 4. Febr.) und $s\delta$ (bis 11. Febr.). F. = Abendlicher Aufenthalt von $s\delta$ im Jagdgebiet GPF (265) vom 8.—23. Febr. G. = Wichtigste Ortsangaben mit ihren Entfernungen vom Geburtsunterschlupf TS (0) in Metern (vgl. auch Abb. 2). Anm. = Die Angaben des Aufenthaltes der Zwillinge am 1. und 2. Lebenstag (0*) beruhen auf Rückschlüssen und nicht auf direkter Beobachtung

ten gelassen ihre erste nächtliche Fütterung von $S\varphi$ erwarteten und erhielten (Abb. 9, E., 25. Januar). Für die ganze Zeit ihrer gemeinsamen Abhängigkeit von $S\varphi$ fanden sich die Zwillinge jeweils zur ersten nächtlichen Fütterung zusammen in oder vor einem der beiden Unterschlupfe (in TS oder dem 20 m entfernten DS) ein. Das geschah unabhängig davon, ob sie am Tage gemeinsam oder getrennt schliefen und wieviele Ortswechsel jeder vollzog.

Das zuletzt geschilderte Verhalten zeigte, daß beide Geschwister eine genaue Kenntnis der Lage des neu entdeckten Unterschlupfes DS hatten. Ihr *nächtliches Erkundungsverhalten*, das in der Nacht vom 6. zum 7. Lebenstag zur ersten selbständigen Entdeckung eines Unterschlupfes (DS) führte, war synchronisiert, d. h., es wurde unter *sozialer Koppelung* der beiden Tiere durchgeführt. Nachlaufen führte in diesem Alter zum gemeinsamen Erkundungsverhalten, bei dem hauptsächlich die sehr aktive und unternehmungslustige $t\varphi$ anführte. Dagegen liefen die Zwillinge bei Gefahr und im Schreck auseinander und duckten sich dann reglos an Steine gedrückt.

Wenig später begann die Phase des solitären Erkundungsverhaltens über die Grenze des gemeinsamen Wohnquartieres um den Geburtsunterschlupf hinaus.

Mit der am 7. Lebenstag in verschiedenen Unterschlupfen verbrachten Tagesruhe hielten die beiden Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse erstmals eine zeitlich dauerhafte *Zwillingsdistanz* ein, die sich über einen ganzen Funktionskreis im Tag-Nacht-Rhythmus erstreckte. Die Ereignisse am 15. und 16. Lebenstag sind besonders erwähnenswert. Um diese Zeit erfuhr das nächtliche, jetzt *solitäre Erkundungsverhalten* von $t\varphi$ einen beachtlichen Schub (Abb. 9, D.), der weit über das gleichzeitige Niveau des Erkundungsdranges von $s\delta$ (Abb. 9, B.) hinausging. Ohne Veränderung der äußeren Reizlage, besonders ohne Störungen, hatte $t\varphi$ mit ihren 15 Lebenstagen die innere Reife für die *Wanderphase* erreicht (Abb. 9, A., Zeitspanne W-E), die besonders durch die nächtlichen, zu selbständigen Erkundungen des weiteren Biotopes führenden Unruhen des Tieres und an dessen 16. Tag auch durch eine ausgesprochene Tagesunruhe mit 6 Ortswechseln gekennzeichnet war (Abb. 9, C. und Platz der ersten Nachtfütterung unter E.).

Von dieser Unruhe, die einen neu erreichten Reifegrad der jungen Kurzohrigen Elefantenspitzmaus charakterisierte, ließ sich der weniger weit entwickelte sechzehntägige $s\delta$ nicht anstecken. Er verbrachte den Tag stationär im gewohnten Geburtsunterschlupf und wechselte erst am Ende des Tages in Erwartung der ersten Nachtfütterung die 20 m zu DS nach Süden. Dabei kam die ortskundige $t\varphi$, die ihren letzten Tagesaufenthalt sehr wahrscheinlich in Erwartung der ersten Nachtfütterung nach TS gelegt hatte, ebenfalls mit. Nach einem kurzen Rückgang des Erkundungsdranges am 17. Lebenstag löste $t\varphi$ mit einem neuen Lokomotionsschub in der Nacht vom 18. auf den 19. Lebenstag die soziale Bindung zur Mutter und zum Geschwister und wanderte aus dem Wohnareal ihrer Kindheit ab. Sie war in diesem Alter bereits so weit entwickelt, daß ihr Überleben gewährleistet war. Ihr Geschwister $s\delta$ suchte weder nach ihr noch zeigte es die geringsten Anzeichen, daß es sie vermissen würde.

Am Ende des 20. Lebenstages setzte das Wanderverhalten von $s\delta$ ein (Abb. 9, D.), jedoch blieb er zunächst noch sehr ortstreu hinsichtlich seines Tagesaufenthaltes. Das erbrachte weitere interessante Befunde. In Übereinstimmung mit dem entsprechenden Verhalten anderer männlicher Junger stellte diese prolongierte Ortstreue von $s\delta$ möglicherweise eine geschlechtstypische Tendenz dar.

Aus dem bisher geschilderten sozialen Verhalten dieser Familie läßt sich entnehmen:
a. Die Jungen erwarteten die erste nächtliche Fütterung durch die Mutter überwiegend dort, wo sie in der vergangenen Nacht gefüttert wurden. Das geschah unabhängig von dem Ort oder den Orten ihres Tagesaufenthaltes und war Ausdruck einer Orientierungsleistung auf der Basis der nachts erworbenen Ortskenntnis.
b. Die Mutter zeigte abendlich eine zielgerichtete Orientierung zu jenem Unterschlupf, in dem sie die Zwillinge in der vergangenen Nacht zuletzt fütterte bzw. zurückließ. Die auf einer guten Ortskenntnis und Gedächtnisleistung basierende Orientierungsleistung der Mutter war beachtlich (S. 82). Hatten die Jungen von einem zum anderen Abend ihren Aufenthaltsort für die erste Fütterung gewechselt, fühlten sie sich unsicher. Sie spähten dann oft in Richtung des alten Platzes und liefen im letzten Licht der verblassenden Abenddämmerung vom „falschen“ zum „richtigen“ Unterschlupf der Mutter entgegen, wenn diese fütterungsbereit vor dem leeren Unterschlupf kurz verharrte. Besonders überzeugend war dieses Verhalten am Abend des 15. Lebenstages, als die Zwillinge nach einem getrennt voneinander verbrachten Tag in der späten Abenddämmerung von ihren jeweiligen Unterschlupfen aus verschiedenen Richtungen und unterschiedlichen Entfernung nach DS liefen, um dort gemeinsam gefüttert zu werden (Abb. 9, C. und E.).

Grotesk wirkte die Befolgung dieser sozialen Verhaltensregel durch $s\delta$ an seinem 23. Lebenstag. Er hatte den Tag 240 m vom Geburtsunterschlupf in NWT unmittel-

bar am Rande des Futterplatzes GPF verbracht (Abb. 9, F. und G.). Hier sammelte S♀ jeden Abend nach Sonnenuntergang Ameisen, Kleinschmetterlinge und andere Insekten für die erste Nachtfütterung ihres Nachwuchses, und s♂ war ihr hier seit zwei Nächten begegnet. Zu meiner Überraschung wartete er jetzt nicht bequem in NWT auf S♀. Vielmehr rannte er bei Sonnenuntergang die 240 m lange Strecke zum Unterschlupf DS, der allen drei Mitgliedern dieser Mutterfamilie bekannt und oft zur ersten Nachtfütterung benutzt worden war. Wäre s♂ in NWT geblieben, hätte er 17 min später die Ankunft von S♀ am Futterplatz GPF wahrnehmen und ausnützen können. Aber dafür nahm er in DS 21 min nach seinem Gewaltlauf die erste Abendmahlzeit von S♀ entgegen, und 33 min danach rannte er wieder die 240 m nach NWT zurück. Gleich darauf traf er sich mit S♀ am 25 m weiter westwärts gelegenen Ameisenplatz. Hier mußte er jedoch sein Futter selbst erjagen. So oft er auch S♀ anbettelte, so oft wies sie ihn entschieden ab und schluckte ihre Ameisenkost um so schneller. Nach der ersten sättigenden Anfütterung in DS war s♂ mittlerweile fähig, seine Kost mit Erfolg selbst zu sammeln, und nach den wiederholten Mißerfolgen beim stürmischen Anbetteln seiner Mutter machte er sich schließlich auch jetzt selbst auf den Fang. Dabei zeigte s♂ eine Vorliebe für Nachtfalter, die er wild, aber noch recht unbeholfen überwältigte und samt den Fügeln verzehrte.

Die Orientierungsleistung von s♂ in der Phase seiner Wanderschaft vom 21. bis 36. Lebenstag war erstaunlich. Sein Erkundungsverhalten führte ihn schließlich auch aus dem ursprünglichen Wohnareal hinaus. Dabei entzog er sich wiederholt meiner Beobachtung. Dennoch kam er vom 21. Lebenstag an jedem Abend zur Futtersuche nach GPF. Trotz seiner weiten Wanderungen kehrte er ortskundig auch immer wieder zum Geburtsunterschlupf TS zurück, in dem er dann zum letztenmal an seinem 36. Lebenstag schlief, ehe er sich für immer der längst sehr abgeschwächten mütterlichen Betreuung entzog und aus dem Wohnareal seiner Kindheit abwanderte. Damit war auch für ihn die zweite, unabhängige Wanderphase angebrochen. Zu dieser brachte er eine reiche Erfahrung in thermoregulatorisch schlechten bis guten Unterschlupfen für die Tagesruhe mit.

Das Familienleben der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse läßt sich nach den bisherigen Befunden in zwei Perioden einteilen. Die erste ist die Periode der *unbedingten Abhängigkeit* der Jungen von der Versorgung mit Nahrung durch die Mutter. Sie reicht von der Geburt bis zu Beginn der ersten Wanderphase. Die Jungen wohnen im Geburtsunterschlupf oder wahlweise in einem oder mehreren nahe gelegenen Unterschlupfen, die sie auf ihren noch sehr begrenzten nächtlichen Unternehmungen der Erkundung des Geburtsortes entdecken. In diesem Geburtsquartier (ein Wohnquartier im Sinne der Definition S. 67) werden die Jungen von der Mutter regelmäßig in der Nacht, frühestens in der Abenddämmerung gefüttert. Am Tage kümmert sich die Mutter nicht um ihre Jungen; sie ruht abseits in ihrem eigenen Unterschlupf, der mehrere hundert Meter vom Aufenthaltsort der Jungen entfernt sein kann.

Das *Bettelverhalten* der Jungen besteht aus einem Zulaufen auf die Mutter und dem Auslösen der Futterübergabe. Bei der *Milchfütterung* macht das Junge stochernde Bewegungen mit seinem Rüssel nach der Mammarregion der Mutter, wobei es dieser von vorn zwischen deren Vorderbeinen oder von seitwärts nahe kommt. Diesem Verhalten kann eine kurze naso-nasale Kontaktnahme vorausgehen. Die zur Nährung bereite Mutter richtet auf diese Aufforderung den Vorderkörper auf und erleichtert damit dem Jungen den Zugang zu einer der Mammarwarzen.

Bei der *Mund-zu-Mund-Fütterung* richtet das Junge als Aufforderung zur Übergabe fester Nahrung (breiige Konsistenz) seine stoßenden Rüsselbewegungen nach den Mundwinkeln der Mutter. Wenn diese zur Fütterung bereit ist, übergibt sie mit leicht gedrehtem und geneigtem Kopf das zerkleinerte, eingespeichelte und in den Backentaschen angereicherte Futter. Bei Ablehnung weicht sie seitwärts aus.

Da nach den bisherigen Beobachtungen an wildlebenden Tieren in der Namib die Jungen in dieser Frühphase der Mutterfamilie keine Begegnungen mit den väterlichen oder anderen Tieren der Art hatten, sei nachstehende Feststellung an unseren gekäfigten Tieren als ein bemerkenswertes Kuriosum erwähnt. Das im Käfig geborene Junge *Ombika* ♀ näherte sich in der Zeit ihrer Abhängigkeit von der Mutter B♀ wiederholt dem im gleichen Käfigareal wohnenden Vater B♂. Sie bettelte ihn um Futter an, wenn er in der Nähe und B♀ nicht in Sicht war. Das Junge stocherte dann in der üblichen Weise nach den Mundwinkeln des Vaters (auch männliche Tiere besitzen Backentaschen für die Aufbewahrung von Futter), der jedesmal in aller Friedlichkeit seitwärts auswich. Nach einigen ergebnislosen Bemühungen versuchte dann das Junge in der gewohnten, bei der Mutter erfolgreichen Methode die Mammarwarzen von B♂ zu erreichen. Für jeweils eine kurze Zeit duldet B♂ auch dieses Begehren, bis er schließlich vor dem lästigen Jungen ausriß. Offensichtlich konnte *Ombika* ♀ nicht zwischen B♀ und B♂ unterscheiden. Dieses Verhalten von *Ombika* ist ein wichtiger Hinweis auf die Bedeutung der Isolation der Neugeborenen von Artgenossen durch die Mutter (S. 79), zumal wir bei anderen Käfigtieren auch Kannibalismus feststellten.

An einer *selbständigen Nahrungsaufnahme* gewinnen die jungen Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse allmählich und zuerst ein spielerisches Interesse. Ein Weberknecht (Opiliones), der im Geburtsunterschlupf von s♂ und t♀ hauste, blieb genau so wie die gelegentlich auftauchenden Ameisen tagelang unbeachtet. Dann wurde er wiederholt mit zunehmender Neugier beschaut, besonders wenn er im Unterschlupf herumlief. Erst am 14. Lebenstag verfolgte s♂ den Weberknecht, fing ihn und fraß ihn endlich auf.

Die unterschiedlichen Längen der Periode der unbedingten Abhängigkeit der Zwillinge s♂ und t♀ erklären sich auf Grund der unterschiedlichen Entwicklungsgrade der beiden Geschwister und der schnelleren Entwicklung wie auch der größeren Reaktivität von t♀. Ihr Bruder s♂ zeigte mit seiner Ruhe und der starken Bindung an den Geburtsunterschlupf die typischen Merkmale eines gesunden „Nesthäkchens.“

Die Periode der *bedingten Abhängigkeit* ist die Zeit der ersten Wanderschaft der Jungen, in der sie noch eine Bindung an ihr Geburtsquartier und zu ihrer Mutter zeigen. In dieser Zeit geht die regelmäßige und intensive Fütterung durch die Mutter zusehends zurück und macht zunächst nach der ersten abendlichen Anfütterung einem sporadischen Nachfüttern Platz, bis die Futterübergabe nur noch zögernd und vereinzelt durchgeführt und schließlich ganz eingestellt wird. Die Kontaktnahme eines Jungen mit seiner Mutter kann noch über den Zeitpunkt der Erreichung der Selbstständigkeit eine Weile andauern, wie das bei s♂ zum Ausdruck kam. Das war im wesentlichen durch seine starke Ortsbindung bedingt, bis er schließlich in seiner zweiten, unabhängigen Wanderphase das ursprüngliche Wohnareal verließ. In diesem neuen Lebensabschnitt gründen die jungen Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse in der Nähe des Geburtsortes oder in Entfernung bis zu mehreren Kilometern davon ihre individuellen Wohnareale. Das Lernen und Erkennen von thermoregulatorisch adäquaten Unterschlupfen spielt in dieser Zeit eine große Rolle; ein „instinktives“ Erkennen des „richtigen“ Unterschlupfes gibt es nicht, und das Junge macht gewöhnlich eine Reihe schlechter Erfahrungen, bis es eine zufriedenstellende Wohnung findet.

Obgleich die soziale Form dieses Familienlebens der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus weitgehend auf der Übergabe und Annahme von Futter beruht, ist die Periode des Familienlebens nicht in jedem Falle einfach zu begrenzen. Das angeführte Beispiel wies einen enormen Unterschied in den Längen der Abhängigkeit der beiden Geschwister von der Mutter auf. Das junge Tier t♀ verschwand auch einmal für eine ganze Nacht und einen Tag, kam in der darauffolgenden Nacht wieder zurück und verließ sich erneut auf die mütterliche Betreuung, ehe es mit 18 Lebenstagen ganz seine

eigenen Wege ging (Abb. 9). Das Verhalten des jungen $s\delta$ zeigte dagegen, daß selbst nach Abschluß der Phase der Futterübergabe die Kontaktnahme mit der Mutter weiter anhielt, weil beide Tiere noch eine Zeitlang die gleiche Ortsbindung wahrten. Dabei kam es bei genügender Aufdringlichkeit des Jungen gegenüber $S\varphi$ noch gelegentlich zu einer Nahrungsübergabe, bis die sich belästigt fühlende Mutter es vorzog, ihr Jagdgebiet zu verlegen anstatt ihr Junges zu verjagen.

Im Futterareal GPF kam es in der Phase der bedingten Abhängigkeit wiederholt zu Begegnungen zwischen $s\delta$ und seinem Vater $S\delta$. Letzterer duldet meistens die Anwesenheit von $s\delta$ bei der Jagd nach Ameisen und anderen Insekten. Nur einmal sprang er $s\delta$ aus nächster Nähe an, worauf beide Tiere kurz auseinanderliefen. Sehr selten kam es zu einem flüchtigen, prüfenden naso-nasalen Kontakt zwischen den beiden Tieren. Eine soziale Bindung und Kooperation gab es nie; ihre sozialen Kontakte waren Gelegenheitsbegegnungen von kurzer Dauer.

Insgesamt werden die Periode und Intensität des sozialen Kontaktes zwischen den Mitgliedern der Mutterfamilie der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus durch eine Reihe von Faktoren beeinflußt, unter denen der variierende Entwicklungsgrad der Neonaten, die unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit der Jungen, ihre unterschiedliche Reaktivität auf Umweltreize, das unterschiedliche Fütterungsverhalten der Muttertiere und die alle diese Faktoren beeinflussenden ökologischen Bedingungen noch eingehend zu untersuchen sind.

Diskussion

Wohnsystem, Sozialverhalten und Familie

Die Wohnweise, das soziale Verhalten und die Familienstruktur der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus in der Namib sind harmonisch aufeinander abgestimmt und sehr adaptiv unter den Lebensbedingungen in dem ariden Biotop. Die solitäre Lebensweise im dünn besiedelten Lebensraum ermöglicht eine günstige Nutzung der oft kärglichen Nahrungsquellen und begünstigt die Feindvermeidung. Damit ist die Überlebenschance des Individuums positiv beeinflußt. Das Leben in unverteidigten individuellen Wohnarealen und die ausgesprochene Nachbarschaftstoleranz, die notfalls auch Überschneidungen in der Nutzung von Wohnarealen, Wohnquartieren und selbst Unterschlupfen einräumt, hält die intraspezifische Aggression und den damit verbundenen Energieverbrauch auf einem Minimum. Unter den genannten Lebensbedingungen ist das ein großer Vorteil für die Population. Die Struktur der Mutterfamilie ist in höchstem Maße adaptiv für eine ungestörte Entwicklung der Jungen, wobei die Isolierung vor Raubfeinden, besonders geruchlich orientierten Tieren, und wahrscheinlich auch vor fremden Artgenossen ein wichtiger Faktor ist. Damit wird die Propagation der Population und die Kontaktnahme (Genfluß) zwischen benachbarten Populationen gesichert.

Die spezialisierte Lebensweise der Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse wird durch eine Reihe adaptiver Differenzierungen begünstigt. Ihr Nahrungserwerb ist dem Wüstenbiotop angepaßt, in dem die Nahrungstiere in spärlicher Verteilung weit verstreut leben und überwiegend nachts aktiv sind. Energie einsparend ist die Synchronisierung der sozialen Kontaktsuche mit der nächtlichen Nahrungsaufnahme. Ein Nahrungsmangel, wie er durch lange Trockenzeiten häufig vorkommt, wird durch ein sehr flexibles thermoregulatorisches Verhalten ausgeglichen, und notfalls wandern die Tiere ab. Das thermoregulatorische Verhalten erlaubt den Tieren auch eine rasche Nutzung oder Vermeidung der oft extrem fluktuierenden Temperaturen bei hoher Einstrahlung am Tage und starker Ausstrahlung der Wärme in der Nacht. Die soziale Isolation der zerstreut lebenden Tiere wird durch ihre differenzierten, anpassungs-

fähigen und schnellen Lokomotionen, durch ausgezeichnete Orientierungsleistungen, durch ein rasches Erkennen des Artgenossen und durch ein gutes Erinnerungsvermögen hinsichtlich des Ortes, der Wohnstruktur und Wechsel, sowie fremder Artgenossen und bekannter Kumpane überbrückt. Ebenso beachtlich wie die schnelle und sichere Motorik sind die Leistungen dieser Tiere hinsichtlich des Geruchs-, Gesichts-, Tast- und Gehörsinnes, wie auch der akustischen Signalisierung, die hierbei in den Einsatz kommen.

Es ist festzuhalten, daß die Differenzierung des Sozialsystems der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus auf die ökologischen Bedingungen des ariden Lebensraumes ausgerichtet ist. Im Gegensatz hierzu können die Sozialsysteme anderer Tierarten, die in ihrer Existenz weniger umweltabhängig sind, mehr auf die Soziätät bezogen sein, so wie das beim heutigen Menschen die differenzierteste Ausbildung erfahren hat. Bei der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus gibt es keine Gesellschaftsordnung oder -form über dem Familiensystem.

Das Wohngefüge von *M. proboscideus melanotis*, eine Aufteilung des Wohnbezirkes in individuelle, etwa 1 km² große Wohnareale mit Wohnquartieren, Unterschlupfen und Wechseln, das wir auf den offenen Flächen der Namib vorfanden, war gleichartig bei den Tieren eines Wohnbezirkes im Vorgebirge der Großen Randstufe. Es ist mir unbekannt, ob es sich auch an anderen Stellen des von der Art besiedelten Gebietes in Südwestafrika so verhält und ob die Wohnweise von *M. p. proboscideus* und *M. p. bewitti* südlich des Oranje gleich- oder andersartig ist. Die Buschveld-Elefantenspitzmaus, *Elephantulus intufi*, trafen wir im Inland Südwestafrikas in Bergdistrikten der Bezirke Okahandja und Omaruru mancherorts in kleinen Aggregationen und in größeren Ballungen an als *M. p. melanotis* in unserem Beobachtungsgebiet in der Namib. Die Möglichkeit einer Fluktuation der Wohnweise letzterer unter abgeänderten ökologischen Bedingungen soll deshalb nicht von vornherein ausgeschlossen werden. Allerdings haben auch alle unsere gekäfigten *M. p. melanotis*, die paarweise nach vertrauten Partnern und begreiflicherweise in kleinen Arealen gehalten werden, eine solitäre Lebensweise gezeigt, die nur unter den gleichen Bedingungen wie bei den wildlebenden Tieren (S. 77) für kurze Zeiten aufgegeben wird. Bei einer längeren Assoziation zweier Tiere besteht stets der Verdacht einer unter Käfigbedingungen prolongierten Mutter-Kind-Beziehung. Man kann aus diesen Befunden vorläufig schließen, daß zumindest bei dieser Rasse die Tiere selbst unter drastischer Reduktion der Größe der Wohnareale eine solitäre Lebensweise wahren. Danach wäre diese wenigstens eine rassenspezifische Eigenart.

Außerhalb des Sexualzyklus folgt das Sozialverhalten der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus weitgehend der Regel: schnelles Erkennen und Vermeiden des Artgenossen und selbst des vertrauten ‚Partners‘ (s. S. 78) unter Beibehaltung einer Sozialdistanz und der individuellen Motivation. Damit sind intraspezifische Reibungen und Energieverluste weitgehend unterbunden, was bei den langen Trockenzeiten von beträchtlichem adaptivem Vorteil ist. Wenn es zu Konfrontationen kommt, etwa bei schlechter Ernährungslage nachts am gleichen Futterplatz, genügt den Tieren die Restaurierung der geringen Sozialdistanz von 20 bis 30 m. Wenn zwei Tiere sich zu nahe kommen, kann das dominante Tier aus nächster Nähe plötzlich und ohne warnende Schaustellung auf das fremde Tier springen, oder es jagt dieses unvermittelt davon. Mit der von einigen Furchtrufen begleiteten Flucht des Eindringlings ist dieses agonistische Verhalten in wenigen Augenblicken beendet. Wenn es wiederholt wird, läuft es eben so schnell wieder zu Ende. Das für die Macroscelididae charakteristische *Erregungs-* und *Warntrommeln* mit einem Hinterbein ist bei dieser Art reduziert und spielt nicht die Rolle, die es bei anderen Elefantenspitzmäusen einnimmt. Wenn es in intraspezifischen agonistischen Situationen überhaupt wirksam ist, kann es nur auf kürzeste Entfernung Signalwirkung haben. Verletzungen durch derartige innerartliche aggressive Aktionen

haben wir weder bei wildlebenden noch bei unseren gekäfigten *M. p. melanotis* festgestellt. Dagegen beobachteten wir bei unseren gekäfigten *E. intufi*, die in Aggregationen bis zu 6 Tieren überwiegend friedlich zusammen lebten, in gelegentlichen und wahrscheinlich unter dem Einfluß sexueller Motivation ausgelösten aggressiven Ausbrüchen Beißereien, die vornehmlich auf den Schwanz des Unterlegenen gerichtet waren. ERNA MOHR (pers. Mitt.), die unsere Tiere über mehrere Jahre hielt, als wir andere Aufgaben übernehmen mußten, fand schließlich in der Länge der zerstümmelten Schwänze einen direkten Ausdruck für die Rangstellung der Tiere in der Gruppe.

Die Beschränkung der Gruppenbildungen auf 1. *Paarung* während der im gesamten Jahreszyklus extrem kurzen Balzphase, 2. *Mutterfamilie* während der Aufzucht der als Nestflüchter geborenen Jungen und auf die zur gleichen Zeit auftretende 3. *Geschwistergemeinschaft* ist meines Erachtens ein Resultat einer langen und strengen etho-ökologischen Korrelation. Das Familiensystem und dessen Struktur lassen sich als stammesgeschichtliches Ergebnis (s. folgenden Abschnitt) deuten, das ökologisch beeinflußt ist. Letzeres kam in den Erörterungen der Vorteile der geruchlichen Isolation zur Feindvermeidung und zur Unterbindung einer zu frühen Konfrontation mit fremden Artgenossen (die Möglichkeit eines Kannibalismus ist durch entsprechende Befunde an Käfigtieren gegeben!) zur Sprache.

Die soziale Organisation der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus in phylogenetischer Sicht

Ein Vergleich der Sozialstrukturen wildlebender Kurzohriger Elefantenspitzmäuse mit denen verwandter Arten, insbesondere niederer Primaten, ist bis jetzt nur hinlänglich möglich. Bei den meisten Arten liegen keine oder keine ausreichenden Befunde an wildlebenden Tieren vor. Aus stammesgeschichtlich naheliegenden Gründen (siehe Einleitung) sei zunächst die Gruppenstruktur unserer *M. p. melanotis* mit der des Spitzhörnchens *Tupaia glis* (syn. *T. belangeri*) verglichen, von dem MARTIN (1968) eine umfangreiche Untersuchung an gekäfigten Tieren durchgeführt hat.

Die wichtigsten Übereinstimmungen in der sozialen Organisation dieser beiden Arten liegen in der Form und Größe der Gruppen. Bei beiden ist die Soziät adulter Tiere auf das *heterosexuelle Paar* beschränkt ($\text{♀} \text{♀}$ -Paare bleiben hier als wahrscheinliche Gefangenschafts-Artfakte unberücksichtigt), das bei *M. p. melanotis* nur kurzfristig zur Balzzeit zusammenhält, bei *T. glis* jedoch von dauerhaftem Bestand zu sein scheint. Bei der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus bleibt die Paarbindung mitunter trotz ausgeprägter Promiskuität insoweit latent erhalten, als die während der ungeschlechtlichen Phasen ortstreu bleibenden Tiere auf Nachbarschaftsdistanz wohnen, sich kennen und in der nächsten Balzphase wieder paaren. Diese Form des Paarungssystems von *M. proboscideus* kann man als das Ergebnis einer strengen Selektion für ein solitäres Leben unter den Bedingungen der extrem ariden Namib werten.

Die zweite Übereinstimmung beider Arten liegt in der *Mutterfamilie*, der *Setzungsdistanz* und des Systems des *Absentismus* der Mutter von den Jungen. Im Unterschied zur Vermeidung von Geruchsmarken im und am Geburtsunterschlupf der jungen Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse ist das Kindernest von *T. glis* sehr stark mit dem Kot und Urin der Jungen imprägniert. Für einen ausgesprochenen Nesthocker ist das eigenartig.

Die Andeutung einer Elternfamilie in der Zeit der Auflösung der Mutterfamilie bei *T. glis* könnte ein Gefangenschafts-Artfakt bei mangelnden Dispersionsmöglichkeiten der Tiere und damit ohne phylogenetische Bedeutung sein. Am ehesten läßt sich dieses Verhalten mit dem Kurzohriger Elefantenspitzmaus vergleichen, wenn das juvenile Tier gegen Ende seiner Abhängigkeit von der Mutter nachts auch dem Vater begegnet (S. 88).

Tabelle 2

Vergleich der sozialen Organisation wildlebender *Macrosceles p. melanotis*¹
mit der gekäfigter *Tupaia glis*²

Ergänzt mit einigen Befunden an gekäfigten Kurzohrigen Elefantenspitzmäusen

	<i>M. p. melanotis</i>	<i>T. glis</i>
1. Vorherrschende Lebensweise	solitär, überwiegend nachts aktiv	solitär oder gepaart; tagaktiv
2. Gruppe adulter Tiere: Paar	1,1 (♂—♀) Balz; wenige Tage	1,1 (♂—♀) gesamte Fortpfl.zeit
3. Familiengruppe		
a. Mutterfamilie	♀ + 1—2 inf.; 18—36 ^d System: ♀-Absentismus	♀ + 2—3 inf.; 36 ^d System: ♀-Absentismus
b. Elternfamilie	—	Anzeichen: Inf. mit Eltern im gleichen Nest, 33.—36. ^d
Nestbau	—	Laubnest
Setzdistanz	bis mehrere hundert Meter, z. B. 240 m	im Käfig separates Kindernest
Entwicklungsstand der Neonaten	Nestflüchter, ortstreu	Nesthocker, 33 ^d
Versorgung der Jungen mit Futter		
a. durch Mutter	nachts; Beginn in 24 ^h -Intervallen; 18—36 ^d Stillen und Mund-zu-Mund-Fütterung	einmal in 48 ^h oder 24 ^h ; 36 ^d Stillen, keine Mund-zu-Mund-Fütterung
b. durch Vater	—	—
Transport d. Jungen	Mundtransport durch Mutter	—
Eintragen d. Jungen	durch Mutter in den Unterschlupf	
Verhalten d. Jungen		
a. Aufforderung zum Stillen	Stoßen mit Rüssel nach der Mammarregion der Mutter	?
b. Betteln um Futterübergabe	Stoßen mit Rüssel nach Mundwinkel der Mutter	Maul-Lecken an der Mutter. (Funktion unbekannt, keine Reaktion)
c. Beginn d. Erkundungsverhaltens	1. — 2. ^d oder später	34. ^d
d. Beginn der Wanderschaft	15. — 21. ^d	34. ^d
e. Ende der Entwöhnung	18. — max. 36. ^d	36. ^d
f. Nachfolgereaktion der Jungen untereinander	1. ^d bis Ende der abhängigen Wanderschaft	?
4. Ergänzungen		
♀♀-Paare	gelegentlich im Käfig	gelegentlich
Kannibalismus	1. ^d der Jungen im Käfig	1. — 2. ^d
Geburtenfolge (Mittelwerte)	76 ^d bei Käfigtieren	45 ^d

^d = Tage.

¹ nach vorstehenden Befunden, sowie SAUER und SAUER 1971, SAUER 1972. — ² nach MARTIN 1968.

Eine Reihe von Unterschieden in den Sozialorganisationen der beiden Arten lassen sich zweifellos an Hand des unterschiedlichen Entwicklungsstandes der Neonaten und der verschiedenartigen Biotope erklären. Aber gerade aus diesen Gründen sind die vorhandenen Übereinstimmungen besonders hervorzuheben und meines Erachtens auf der Basis der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft der beiden Arten zu deuten.

Die Suche nach vergleichbaren Sozialsystemen bei den lorisiformen und lemuriformen Prosimieren stößt auf Schwierigkeiten, die zum großen Teil auf mangelnden Untersuchungen beruhen. Allgemein gesehen steht der Sozialisierungstrend der Lorisiformes und Lemuriformes nicht im Einklang mit den unter sich sehr gut übereinstimmenden Sozialsystemen von *M. proboscideus* und *T. glis*. JOLLY (1972) hat in ihrer Zusammenstellung der Literatur zur Evolution des Primatenverhaltens Über-sichten der Gruppengrößen und in bescheidenem Umfange über die Strukturen einiger Primatengruppen gegeben. Ihre Angaben über die Gruppengrößen sind im Zusammenhang mit unserer Diskussion nur begrenzt verwertbar, da sie keinen Hinweis auf die verschiedenen Formen der Gruppierungen gibt. Die Loris und Pottos sind überwiegend solitär; bei den Galagos geht die Gruppengröße über das heterosexuelle Paar und über die Familie hinaus. Nur für Demidoffs Galago gibt JOLLY als Gruppengröße 1–2 an, was aber durch ihre Bemerkung „innere Harem-Struktur“ und die Feststellung einer Gruppenzusammensetzung von 1 ♂ + 2 ♀♀ nichtig gemacht wird. Unter den Lemuren führt JOLLY nur für den Mauslemur eine Gruppengröße von 1–2 an, die ebenfalls unter den Angaben über dessen Gruppenaufbau mit 1 ♂ + 2 ♀♀ wieder negiert wird. *Daubentonia* steht als einziger lemuriformer Primat mit einer solitären Lebensweise in JOLLY's Liste. Damit paßt kein bisheriger Befund über die Sozialorganisation dieser Prosimier zu denen der beiden zum Vergleich herangezogenen Arten. Vielleicht wird sich durch umfangreiche Untersuchungen an *Daubentonia*, den Loris und Potto Arten herausstellen, daß deren Sozialsysteme denen von *T. glis* und *M. proboscideus* am ähnlichsten sind.

Nach unseren Untersuchungen an *Galago senegalensis bradfieldi* und *G. crassicaudatus monteiri* (SAUER u. SAUER 1963; SAUER 1967a, b, 69) gibt es bei diesen beiden Arten solitär lebende Tiere, Paare, Mutterfamilien und darüber hinaus die gemischte Gruppe adulter und juveniler Tiere bis zu der bei *G. s. bradfieldi* in Südwestafrika nachgewiesenen Größe von 9 adulten Tieren. Mit diesen Gruppenformen ist ein für die Prosimier typischer Entwicklungstrend gekennzeichnet, der in der Evolution der Primaten eine große Rolle gespielt hat. Die Sozialorganisation von *M. proboscideus* und *T. glis* hat diese Sozialisierungsstufe nicht erreicht und unterscheidet sich davon durch eine stammesgeschichtlich primitivere Form und durch eine unter dem Druck selektiver Kräfte spezialisierte Sozialisierung. Es ist wahrscheinlich, daß diese beiden Charaktere keine Alternativen sind, sondern daß eben im Vergleich mit dem Primaten-Trend die Sozialorganisationen von *Macroscelides* und *Tupaia* primitiv und zugleich spezialisiert sind.

Der Streit, ob die Tupaiidae zu den Primaten oder Insektivoren zu stellen sind, wird mit dieser Feststellung nicht beeinflußt; letztlich ist die taxonomische Kennzeichnung dieser Familie und ihre systematische Einstufung im „Übergangsfeld“ des Insektivoren-Primaten-Komplexes eine Ansichtssache. Viel wichtiger ist dagegen die Feststellung, daß die Sozialsysteme von *Macroscelides* und *Tupaia* in den wesentlichen Parametern übereinstimmen und daß damit die Verhaltensorganisation die morphologischen und anatomischen Hinweise auf eine Verwandtschaft der Macroscelididae und Tupaiidae unterstützt.

Die Frage nach dem Anschluß des Sozialsystems von *Macroscelides proboscideus* „nach unten“ ist gegenwärtig ebenfalls nur summarisch zu beantworten. Auch hier fehlen detaillierte Untersuchungen (s. HERTER 1957; EISENBERG 1966). In großem Umfange kann man EISENBERG's allgemeine Feststellung akzeptieren: „The insecti-

vores do not seem to exhibit any social grouping other than a brief pair association and the mother-family unit.“ Danach stehen die Sozialsysteme von *M. p. melanotis* und *T. glis* in Einklang mit dem basalen Muster des Sozialverhaltens der Insectivora. Wie EISENBERG (1966) weiter aufweist, gibt es jedoch davon einige Abweichungen. Bei *Solenodon paradoxus*, *Tenrec ecaudatus* und *Cryptotis parva* besteht wahrscheinlich eine lockere Verbindung zwischen ♂ und ♀ während der Jungenaufzucht. Diese Form des Sozialverhaltens entspricht genau der von *M. p. melanotis*, wenn die beiden Geschlechtspartner (z. B. S♂ und S♀, S. 75) eine lockere Verbindung abseits des Geburtsortes der nur von dem ♀ betreuten Jungen auf Grund ihrer nachbarlichen Wohnweise und Toleranz halten. Bei *Hemicentetes semispinosus* wurde unter Käfigbedingungen eine Assoziation des adulten ♀ mit zwei Generationen von Jungen nachgewiesen, und *Neurotrichus gibbsii* wurde auf Wanderschaft in lockeren Aggregationen angetroffen. In den beiden letzten Beispielen sehe ich die Wurzel einer über die Familie hinausragenden Gesellschaftsstruktur, für die *M. p. melanotis* gewissermaßen die Bereitschaft auf Grund ihrer sozialen Differenzierung und Toleranz besitzt, die jedoch unter den Bedingungen ihrer Einpassung in eine aride Umwelt nicht zur Entfaltung kommen kann. Unsere Beobachtungen an *Elephantulus intufi* (S. 89) bestätigen das Vorkommen derartiger Aggregationen bei den Macroselididae.

Abschließend stelle ich fest, daß das System der sozialen Organisation der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus (*Macroselides proboscideus*) — und genauso das der Spitzhörnchen (*Tupaia glis*) — in den wesentlichen Grundzügen dem der Insectivora entspricht und nicht bei dem der Primaten liegt.

Danksagung

Das feldbiologische Projekt wurde zum Teil durch Beihilfen vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig sowie von der Stiftung Alexander Koenig unterstützt. Für die Ermöglichung der Studien im Namib-Wildschutzgebiet danke ich Herrn B. J. G. DE LA BAT, Direktor der Naturschutzbehörde Südwestafrikas. Wie zuvor trugen meine Freunde Dr. A. M. WEBER, Direktor des Museums und der Gesellschaft für Wissenschaftliche Entwicklung Swakopmund, und HANS KRIESS, Swakopmund, in uneingeschränkter Hilfsbereitschaft zum Gelingen des Forschungsprojektes bei. Ihnen und meinen übrigen Freunden und Bekannten in Swakopmund, die wieder ein stimulierendes Interesse an meinen Arbeiten zeigten, gilt mein bester Dank.

Zusammenfassung

Das Sozialverhalten wildlebender Kurzohriger Elefantenspitzmäuse der gegenwärtig als *Macroselides proboscideus melanotis* bezeichneten Unterart ist der Gegenstand dieser feldbiologischen Untersuchung in der Namib, Südwestafrika. Einleitend wird die Stellung der Macroselididae im Insektivoren-Primate-Komplex erörtert.

M. proboscideus lebt innerhalb des *Wohnbezirkes* der Population im unverteidigten individuellen *Wohnareal* von etwa 1 km². Darin liegen ein bis meistens mehrere *Wohnquartiere* mit einer Anzahl von *Unterschlüpfen* unter Granit- oder Kalkgestein, in Erdlöchern unter Büschen und in verlassenen Erdbauten von Gerbilliden und Surikaten. Die Unterschlüpfe sind Schlaf- und Zufluchtsorte; sie bieten Sicherheit vor größeren Raubfeinden und sind für das thermoregulatorische Verhalten der Tiere von großer Bedeutung. Die *Wohnareale* schließen auch die *Jagdgebiete* für die nächtliche Suche nach Insekten und anderen Tieren ein. Neben tierischer Nahrung nehmen die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse auch pflanzliche Kost auf. Ihr Verhalten am Tage besteht weitgehend aus Ruhen und Aktivitäten des Räkelkomplexes. Die Unterschlüpfe und die schnellen Verbindungsstrecken zu den Jagdgebieten sind oft durch ausgelaufene *Wechsel* der sehr ortstypischen Tiere gekennzeichnet.

Als Grundlage der sozialen Kontaktnahme werden die *Dispersion* der Tiere eines *Wohnbezirkes*, ihre Sozialdistanzen sowie die ökologische Lage und Isolation des Biotopes erörtert. Die Verteilung der adulten Stammpopulation im *Wohnbezirk* ist ungleichmäßig, was vor allem durch die Lage der bevorzugten *Wohnquartiere* auf den flachen Granit-Grus-Rücken zwischen den breiten sandigen Talungen bedingt ist. Daneben liegen *Wohnquartiere* auch mitten in den Trockenflußbetten. Entsprechend der Größe und Struktur der *Wohnareale* ist

eine soziale Kontaktnahme zwischen den solitär lebenden Tieren noch auf Entfernungen um 1000 m gesichert. Der Modus der Sozialdistanz, d. h. der Entfernung zwischen den bevorzugten Wohnquartieren nächster Nachbarn, liegt bei 300 m. Bei mangelndem Sozialkontakt über längere Zeit wandern isolierte Tiere ab. Ebenso können sie durch Nahrungsmangel zur Emigration getrieben werden.

In der Zeit sexueller Ruhe leben die Kurzohrigen Elefantenspitzmäuse *solitär*, selbst wenn zwei Tiere auf Grund der Umweltbedingungen gezwungen sind, ihre Wohnareale oder Wohnquartiere zu teilen. Während der Fortpflanzungszeit kommt es für die Dauer der Balz kurzfristig zur *Paarbildung* zwischen ♂ und ♀. Eine dauerhafte Paarbindung wurde nicht festgestellt, vielmehr ist das ♂ für sukzessive Paarungen mit partnerlosen ♀♀ bereit. Durch Ortstreue und soziale Toleranz kann zwischen zwei Partnern ein loser Kontakt ohne soziale Kooperation über einen Fortpflanzungszyklus hinaus bestehen (latente Paarung).

Die *Mutterfamilie* ist die nachweislich einzige Familienorganisation und gleichzeitig die differenzierteste Sozietät der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus im Beobachtungsgebiet in der Namib. Das ♀ bringt ihre ein bis zwei Jungen abseits ihrer eigenen Wohnung in einem Unterschlupf zur Welt, der in einem vegetations- und nahrungsarmen Gebiet innerhalb ihres Wohnareales liegt. Die Jungen sind darin vor Raubfeinden und wahrscheinlich auch vor fremden Artgenossen geruchlich isoliert. Die *Setzdistanz* kann mehrere hundert Meter betragen, im angeführten Beispiel 240 Meter.

Die Struktur der Mutterfamilie mit ihrem System des *mütterlichen Absentismus* ist adaptiv und verlangt von den Jungen vom ersten Lebenstag an ein differenziertes thermoregulatorisches Verhalten. Die Jungen werden vom ersten Lebenstag an tagsüber sich selbst überlassen, während die Mutter die Tagesstunden in ihrem eigenen Unterschlupf verbringt und ihre Kinder nur nachts kurz zum *Stillen* und zur Versorgung mit festem Futter aufsucht. Letztere beginnt mit dem 5. Lebenstag der Jungen. Die Mutter reichert zerkleinertes und eingespeicheltes Insektenfutter in den Backentaschen an und übergibt es ihren Jungen in kleinen Portionen in einer *Mund-zu-Mund-Fütterung*. Als *Betteln* wird das Stoßen der Jungen mit dem Rüssel nach der Mammarregion und nach den Mundwinkeln der Mutter beschrieben.

Die Leistungen der Mutter bei der Fütterung der Jungen sind beachtlich. Im erwähnten Beispiel mit einer Entfernung von 265 m vom Ort der Nahrungsaufnahme zum Unterschlupf der Jungen betrug an deren 10. Lebenstag die Laufleistung der Mutter im Mittel 2,5 km/h, wobei sie mit einer mittleren Laufgeschwindigkeit von 5,5 m/sec rannte und die Jungen in 80 min sechsmal fütterte. Die Futteraufnahme zur Selbstversorgung und zur Fütterung der Jungen beginnt das ♀ abends mit Eintritt der Bürgerlichen Dämmerung. Form und Wechsel im Rhythmus der Futteraufnahme werden beschrieben.

Die Entwicklung der als *ortstreuer Nestflüchter* geborenen Jungen verläuft über eine 14–20 Tage dauernde Phase der *unbedingten Abhängigkeit*, in der sich die Jungen unter relativ loser sozialer Kontaktnahme zu einer *Geschwistergemeinschaft* vereinigen und mitunter auf *Zwillingsdistanz* im und in der Nähe des Geburtsunterschlupfes aufhalten und nachts ihre ersten, voneinander abhängigen Erkundungen der näheren Umgebung des Geburtsortes durchführen. Ihr folgt die Phase der *bedingten Abhängigkeit*, die durch das solitäre Erkundungsverhalten, durch Wanderungen sowie durch einen Rückgang der Futterversorgung durch die Mutter gekennzeichnet ist. Sie endet mit der Selbstständigkeit und dem Abwandern der Jungen im Alter von 18 oder spätestens 36 Lebenstagen.

Ein Vergleich des Sozialsystems von *M. proboscideus* mit denen verwandter Arten zeigt eine gute Übereinstimmung mit dem des Spitzhörnchens (*Tupaia glis*) und unterscheidet sich von der durch einen Entwicklungstrend zur überfamiliären Sozialisierung gekennzeichneten Sozialorganisation der Prosimier sowohl durch seine Primitivität als auch seine Spezialisierung. Ein weiterer Vergleich zeigt, daß das System der sozialen Organisation von *M. proboscideus* der für die Insectivora typischen Sozialisierungsstufe entspricht. Dagegen erreicht *Elephantulus intufi* mit der Bildung überfamiliärer Gruppen ein weiteres Niveau der Sozialisierung. *M. proboscideus* besitzt dazu die Bereitschaft in der Form ihrer sozialen Toleranz, die jedoch unter den Bedingungen des ariden Lebensraumes in Schranken gehalten wird.

Summary

The Social Behaviour of the Short-Eared Elephant-Shrew, Macrosceles proboscideus

The subject of this field study in the Namib of South West Africa is the investigation of the social pattern of wild *M. proboscideus* presently attributed to the subspecies *melanotis*. The systematic position of the Macroscelididae within the Insectivora-Primates complex is reviewed.

The distribution of *M. proboscideus* is frequently disjunct. The range of a population is called a *district*. Within it the animals occupy undefended individual *home ranges* of

approximately 1 km² each. A home range encompasses one to mostly several *living quarters*, each with a number of *shelters* under granite or limestone rocks, in holes under low bushes, or in burrows vacated by gerbils or suricates. *M. proboscideus* burrows excellently and with great speed in relatively soft substrates. The shelters are used for the diurnal rest, thermoregulation, and protection from predators such as Black-backed Jackals and raptorial birds. The home range includes also *hunting grounds* for the collection of insect and other animal food during the largely nocturnal hunting periods. The diet is also supplemented with vegetable matter. *Patch tracks*, well worn from long and steady use, serve as runways between the shelters and the feeding areas.

The pattern of *dispersal* of the resident adult animals of a population and the ecological condition of the district are outlined to form the basis for an evaluation of the social pattern of *M. proboscideus*. The distribution of the animals is unequal due to the disparate distribution of the rock shelters that are located mostly in clusters on the granite-grus flats between the wide, shallow, and sandy drainage courses. Some living quarters are located right in the middle of the dry river beds. Occasional social contact between neighboring animals living at distances of up to about 1 km appears to assure residency. The mode of the social distance, expressed as the linear distance between the core areas of the two closest neighbors, measures 300 m. Isolated animals lacking social contact for a length of time migrate from their home ranges.

During the period of sexual inactivity *M. proboscideus* lives a *solitary* life. Two animals that are forced to share overlapping home ranges or living quarters for the lack of sufficient numbers of shelters maintain social distance from each other.

During the reproductive cycle, the search for social contact is performed predominantly by the sexually motivated ♂♂ and less frequently by isolated ♀♀. *Pair-formation* as a social configuration is restricted to courtship during which a ♂ and ♀ may utilize the same shelter for several days. *Courtship* consists largely of circling, the ♂ following his mate in nasogenital contact until copulation is assumed. Afterwards the ♂ is free for successive matings with other single ♀♀. Site-tenacity and social tolerance, however, lead to a loose contact between neighboring partners beyond one reproductive period (latent pair-bond).

The *mother-family* with a ♀-absentee system is the only known family unit and also the most complex group found in *M. proboscideus* in the Namib study area. The one or two precocial young are born and reared in a separate shelter; no nest is built. The *birth-distance* may measure up to several hundred meters, e. g. 240 m. The birth-shelter is located in a barren area within the home range of the ♀. The adaptive significance of this is the olfactory isolation of the infants from predators and, probably, from strange conspecifics (the possibility of cannibalism being suggested by the behavior of captive animals).

The young *M. proboscideus* are left to themselves during daytime. They are visited by the mother only at night, beginning about the time of Civil Twilight, for the purpose of nursing and the supply with solid food stuffs. The latter commences on the 5th day of the infants. The mother collects insect food which is shredded, mixed with saliva, stored in her cheekpouches, and swiftly carried to the infants. The food is then transferred mouth-to-mouth. The infants trigger nursing and feeding by pushing their short trunks repeatedly into the mammary region of the mother and the corners of her mouth, respectively.

The overall efficiency of the mother during the period of caretaking is remarkable. In the case under study, the ♀ had to run a distance of 265 m from the place of the uptake of food to the shelter of her twins. On their 10th day, the mother accomplished six feedings within 80 min, running an average of 2.5 km/h with a mean speed of about 5.5 m/sec. The pattern of feeding and its change in the ♀ under the impact of food supplies to the infants are discussed.

The *absolute dependency* of the precocial young lasts for 14 to 20 days during which their site-tenacity is very pronounced. During daytime twins may maintain a loose social contact or rest at twin-distance. The action of the sibling-group is particularly evident at night during the short explorations of the surroundings of the birth-shelter. The following period of *limited dependency* is marked by an ever decreasing food-supply from the mother and the onset of the solitary exploratory and migratory behavior. This phase ends with the emigration of the juveniles from their birth-range at as early an age as 18 days or as late as 36 days.

The social system of the Short-eared Elephant-Shrew is compared with that of related species. Its basic pattern compares well with that of the Tree-Shrew, *Tupaia glis*. It differs from that of the lorisiform and lemuriform prosimians which, apart from the existence of comparable mother-family units, is characterized by the typical developmental trend of socialization above the level of the family-organization. Basically, the social system of *M. proboscideus* reflects the social level reached by the insectivore mammalian stock. On the contrary, *Elephantulus intufi* reaches a further level of socialization with the formation of super-family

groups. *M. proboscideus* does show the social tolerance to accomplish the same group formation, but appears to be prevented from achieving it as a result of the living conditions in its arid habitat.

Literatur

- BUTLER, P. M. (1956): The skull of *Ictops* and the classification of the Insectivora. Proc. Zool. Soc. London 126, 453—481.
- CARLSSON, A. (1909): Die Macroscelididae und ihre Beziehungen zu den übrigen Insectivoren. Zool. Jb. (Systematik) 28, 349—400.
- (1922): Über die Tupaiidae und ihre Beziehungen zu den Insectivora und den Prosimiae. Acta Zool. 3, 227—270.
- CORBET, G. B.; HANKS, J. (1968): A revision of the Elephant-Shrews, Family Macroselididae. Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool) 16, 47—112.
- EISENBERG, J. F. (1966): The social organizations of mammals. In: Handbuch der Zoologie 8, 1—92, Berlin: W. de Gruyter.
- EVANS, F. G. (1942): The osteology and relationships of the Elephant-Shrews (Macroselididae). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 80, 85—125.
- FITZINGER, L. J. (1867): Über die natürliche Familie der Rohrrüssler (Macroselides) und die derselben angehörigen Arten. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. 1. Abth., 56, 1—28.
- FLOWER, W. H. (1870): An introduction to the osteology of the Mammalia. London: Macmillan.
- (1883): On the arrangement of the orders and families of existing Mammalia. Proc. Zool. Soc. London 1883, 178—186.
- FRECHKOP, S. (1931): Note préliminaire sur la dentition et la position systématique des Macroselididae. Bull. Mus. Roy. d'Hist. nat. de Belgique 7, 1—11.
- GREGORY, W. K. (1910): The orders of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 27, 1—524.
- HAECKEL, E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. II. Berlin.
- HEDIGER, H. (1941): Biologische Gesetzmäßigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. Mitt. naturf. Ges. Bern 1940.
- HERTER, K. (1957): Das Verhalten der Insekttivoren. In: Handbuch der Zoologie 8, 1—50, Berlin: W. de Gruyter.
- JOLLY, A. (1972): The evolution of primate behavior. New York: Macmillan.
- MARTIN, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in Tree-Shrews (*Tupaia belangeri*), with reference to their general behaviour and taxonomic relationships. Z. f. Tierpsychol. 25, 409—495, 505—532.
- PATTERSON, B. (1965): The fossil Elephant-Shrews (Family Macroselididae). Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ., 133, 295—335.
- RANKIN, J. J. (1965): Notes on the ecology, capture and behaviour in captivity of the Elephant-Shrew *Nasilio brachyrhynchus brachyrhynchus* (A. Smith). Zoologica Africana 1, 73—80.
- ROUX, G. H. (1947): The cranial development of certain Ethiopian „Insectivores“ and its bearing on the mutual affinities of the group. Acta Zool. 28, 165—397.
- SABAN, R. (1954): Phylogénie des insectivores. Bull. Mus. Nation. Hist. nat. Paris. 26, 419 bis 432.
- (1956/57): Les affinités du genre *Tupaia* Raffles, 1821, d'après les caractères morphologiques de la tête osseuse. Ann. Paléont. Paris 42, 169—224; 43, 1—100.
- SAUER, E. G. F. (1967a): Mother-infant relationship in galagos and the oral child-transport among primates. Folia primat. 7, 127—149.
- (1967b): *Galago crassicaudatus*. Transport of the young by the mother. Psychological Cinema Register 131, 8 min, silent.
- (1969): Primaten, die ihre Säuglinge im Munde transportieren. Journ. S. W. A. Scient. Soc. 23, 91—102.
- (1972): Setzdistanz und Mutterfamilie bei der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus. In: Festschrift FRITZ GAERDES, 114—134, Schwäbisch Gmünd: Lempp.
- SAUER, E. G. F.; SAUER, E. M. (1963): The South West African Bush-Baby of the *Galago senegalensis* group. Journ. S. W. A. Scient. Soc. 16, 5—36.
- (1971): Die Kurzohrige Elefantenspitzmaus in der Namib. Namib und Meer 2, 5—43.
- SHORTRIDGE, G. C. (1934): The Mammals of South West Africa. Vol. 1. London: Heinemann.
- STEPHAN, H. (1958): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insekttivorengeschrinen. III. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen. Morphol. Jahrb. 99, 853—880.
- THENIUS, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere. In: Handbuch der Zoologie. 8, 1—722.
- TRIPP, H. R. H. (1971): Reproduction in Elephant-Shrews (Macroselididae) with special reference to ovulation and implantation. J. Reprod. Fert. 26, 149—159.

- (1972): Capture, laboratory care and breeding of Elephant-Shrews (Macroscelididae). *Laboratory Animals* 6, 213—224.
- VAN VALEN, L. (1967): New Paleocene insectivores and insectivore classification. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 135, 218—284.
- WINGE, H. (1941): The interrelationships of the mammalian genera. II. Rodentia, Carnivora, Primates. Kopenhagen: Reitzel.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962): Animal Dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh: Oliver and Boyd.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. G. F. SAUER, Zoolog. Forschungsinstitut u. Museum A. Koenig, D 53 Bonn 1, Adenauerallee 150—164.

On the Topography and Structure of the so-called Glandular Subauricular Patch and the Inguinal Gland in the Reedbuck (*Redunca arundinum*)

By CLAUS-PETER CLAUSSSEN and HARTMUT JUNGJUS¹

From the Institut für Haustierkunde der Universität Kiel

Director: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Receipt of Ms. 30. 5. 1972

Introduction

In the literature on the comparative anatomy of subcutaneous glands (SCHAFFER 1940; VON SCHUMACHER 1943), only contradictory information is found on the distribution, structure and function of the so-called glandular sub-auricular patch (auricular patch, juxtaauricular organ, *Unterohrdrüse*) in antelopes. This applies also to the inguinal glands (inguinal pockets). The aim of this study is to clarify the topography and structure of these glands by means of macroscopic and histological investigations within one antelope species, the reedbuck.

In Table 1, distribution, biotope and some biological characteristics of the reedbuck are summed up. For more details on the species see JUNGJUS (1970, 1971a, 1971b).

R. arundinum is bigger than all other reedbuck species: rams have a shoulder height from 80 cm to 105 cm and females from 65 cm to 95 cm (HALTENORTH 1963).

The general colour varies between dark brown, greyish brown and a light yellow brown. The upper sides of the neck, head and tail are always lighter in colour than the back. Only the belly and the underside of the tail are white, whereas the inner sides of the legs and the underside of the neck are greyish white. The frontlegs have a dark brown vertical stripe. Horns are only found on the rams. The tips of the horns are curved forward. Permanent rings show two-thirds from the base of the horns. At

¹ Material, macroscopical, and ethological investigations have been issued by this author.



Sauer, E. G. Franz. 1972. "Zum Sozialverhalten der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus, *Macroscelides proboscideus*." *Zeitschrift für Säugetierkunde : im Auftrage der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V* 38, 65–97.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/162028>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/191256>

Holding Institution

Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by

Biodiversity Heritage Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: In Copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.