

DIE NEUE BREHM-BÜCHEREI

338

Ruhe und Schlaf bei Säugetieren

2., unveränderte Auflage
Nachdruck der 1. Auflage von 1965

Dr. Liselore Hassenberg



Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 338

Westarp Wissenschaften · Hohenwarsleben · 2011

Mit 50 Abbildungen im Text

2., unveränderte Auflage
Nachdruck der 1. Auflage von 1965

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der
fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme
in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2011 Westarp Wissenschaften-
Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben
<http://www.westarp.de>

Gesamtherstellung: Westarp, Hohenwarsleben

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungserklärungen für Ruhestellungen	4
I. Zustände der Ruhe	5
II. Ruhe und Aktivität innerhalb des 24-Stunden-Rhythmus im Verhalten der Säugetiere	10
III. Die Intensität des Ruheverhaltens	14
IV. Die Stellungen der Ruhe	18
a) Beschreibung und systematische Übersicht	18
b) Modifizierbarkeit der Ruhestellungen	43
c) Scheinbare Ruhestellungen	78
V. Formen des Kontaktliegens	86
VI. Appetenzverhalten bei triebbedingten Ruhezuständen:	
a) Aufsuchen des Ruheplatzes	96
b) Zurechtmachen eines Lagers, Nestbau	99
c) Einnehmen der Ruhestellungen	101
d) Formalisierte Intentionbewegungen des Ruheappetenzverhaltens	112
e) Rahmenhandlungen	115
VII. Ontogenie des Ruheverhaltens	118
VIII. Versuch einer vergleichenden Betrachtung des Ruheverhaltens unter phylogenetischen Gesichtspunkten	125
Literaturverzeichnis	138
Verzeichnis der Tiernamen	148
Sachregister	154
Autorenregister	158

Wie oft kann man in zoologischen Gärten und Tierparks bemerken, daß von den meisten Besuchern ruhende oder schlafende Tiere nicht beachtet werden oder daß sie sich von solchen nach einigen Ermunterungsversuchen abwenden zu anderen Tieren, bei denen etwas los ist. Höchstens Kunstschüler und noch ungeübte Anhänger der Tierfotografie sind froh, wenn das zum Ziel einer Studie oder eines Schnappschusses erwählte Tier recht still hält. Vielleicht können die folgenden Zeilen aber doch wenigstens einige der so enttäuschten Zoobesucher dazu veranlassen, sich ein ruhendes oder schlafendes Tier (ohne es zu stören!) einmal näher anzusehen und bei ihm zu verweilen. Es gibt schon bei diesem scheinbar einfachen, d. h. leicht überschaubaren Verhaltenskomplex eine Fülle von Fragen, von Problemen, die bei näherem Hinsehen eigentlich gar nicht einschläfernd wirken, sondern zum Nachdenken, Beobachten, Vergleichen führen. Einige Wege dazu soll dieses Büchlein aufzeigen.

I. Zustände der Ruhe

Schon das Unterscheiden von Ruhe und Schlaf fällt nicht leicht, und es müssen sogar andere Wissensgebiete der Zoologie herangezogen werden, z. B. die Physiologie oder die Neurologie, um hier zu einigermaßen klaren Unterscheidungen zu kommen. Auch dann wird es schwierig und oft nicht möglich sein, immer genaue Grenzen zu ziehen. Wie überall in der lebendigen Natur gehen auch hier die Erscheinungen ineinander über.

Nach meinen jahrelangen Beobachtungen des Ruheverhaltens von (meist gefangengehaltenen oder domestizierten) Säugetieren und der entsprechenden Durcharbeitung der Literatur (siehe Verzeichnis) möchte ich in dieser Arbeit Ruhe als einen Oberbegriff für alle Zustände der Inaktivität (im Gegensatz zur Aktivität) auffassen. Sie bedingen entweder eine rein physische Ermüdung des Bewegungsapparates und sind dann gekennzeichnet durch bloßes Entlasten und Entspannen des Körpers, durch „Bequem-Stellen“, Anlehnen oder auch Niederlegen. Einen solchen Zustand möchte ich mit Hediger (1944) als Rast bezeichnen: eine körperliche Ruhe bei völligem Wachsein. Man sieht dem betreffenden Tier (besonders einem über reiche Gesichtsausdrucksmittel verfügenden Säugetier) die weitere Anteilnahme am Geschehen der Umwelt an: Alle Sinne bleiben in Tätigkeit, Reaktionen auf äußere Reize erfolgen wie im Zustand der Aktivität. Allerdings kann der Zustand der Rast (besonders beim liegenden Tier) auch schlafherbeiführend

wirken; in diesem Falle beginnt das Tier zu dösen. Im Dösen sehe ich hier die leichteste (geringste) Intensität des psychischen, triebbedingten Ruhezustandes (siehe Seite 96), der dann noch in allen möglichen Abstufungen als Halbschlaf, Leichtschlaf bis zum Tiefschlaf vorkommen kann. Beim Dösen zeigen sich besonders im Gesichtsausdruck der betreffenden Säugetiere bestimmte Erscheinungen triebbedingten Ruhezustandes. Die Aufmerksamkeit ist bei gleichzeitiger Erschlaffung besonderer (Gesichts-)Muskelzüge herabgesetzt; viele Säuger zeigen ein typisches Dösgesicht mit herabgezogener Unterlippe, halbgeschlossenen Augen, hängenden Ohren, sie stützen im Liegen oft den Kopf auf oder lehnen sich (stehend oder sitzend) an Gegenstände, Artgenossen oder Pfleger an.

Schlaf ist gekennzeichnet durch mehr oder weniger vollständiges Aufhören der willkürlichen Bewegungen sowie ein mehr oder weniger starkes Nachlassen der Erregbarkeit der Sinnesorgane (Steinhart, 1937, Winterstein, 1953). Vom Dösen unterscheidet sich der Schlaf nur graduell, die Übergänge sind meist allmählich. Absolut ist die Ausschaltung der Sinnesorgane – vielleicht von Augenblicken intensivsten Tiefschlafs abgesehen – auch im Schlaf nicht. Dagegen findet (nach Hediger, 1955) eine selektive Ausschaltung der Wahrnehmung statt, eine Filterung von harmlosen und gefährlichen Reizen; eine ähnliche Beobachtung ist der „Ammenschlaf“, den Winterstein (1953) vom Menschen erwähnte. Eigene Beobachtungen an Albino-Hausmäusen bestätigten die Feststellung auch für diese Tiergruppe: Als „Weckreize“ (siehe Seite 14) dienten nicht etwa besonders laute Geräusche oder kräftige Erschütterungen in der Nähe ihres Glasbehälters, sondern leises Ziehen oder Schleifen, wie es etwa vom Fell einer anschleichenden Katze (Hauptfeindin) beim Vorbeistreichen an Gegenständen herrühren könnte.

Physiologisch-neurologisch wurden Zustände des Schlafes und ihre Ursachen seit längerer Zeit experimentell untersucht (Pawlow, 1926, Hess, 1950/54, Zusammenfassungen in Rein/Schneider, 1955, Akimoto und Mitarbeiter, 1956, Gulaev, 1957, Evarts, 1960). Die modernen neurophysiologischen Untersuchungsergebnisse lassen mit Sicherheit annehmen, daß es sich beim Schlaf nicht um eine Stoffwechsellerscheinung handelt (z. B. Ansammlung von „Ermüdungsgiften“ = Eiweißabbauprodukten), sondern daß ein eigengesetzlicher physiologischer Mechanismus das Zusammenwirken neurophysiologischer Vorgänge steuert, deren Endergebnis wir Schlaf nennen. Die biologische Bedeutung des Schlafes liegt in der Restitution des Nervensystems.

In der Verhaltensforschung (Ethologie) wird der Schlaf mit einer Instinkthandlung verglichen. Holzapfel (1940) schlägt zum Vergleich damit den Begriff der „triebbedingten Ruhezustände“ vor (im Gegensatz zu den „triebbedingten oder Instinkthandlungen“) und faßt die Ruhezustände als „statische“, die Instinkthandlungen als „dynamische“ Be-

ziehung des Organismus zur Umwelt auf. Der Vergleich wird in folgendem Schema dargestellt:

1. Trieb, Appetenz → Appetenzhandlung → triebbedingte (Instinkt)Handlung.
2. Trieb, Appetenz → Appetenzhandlung¹ → triebbedingter Ruhezustand.

Schlafähnliche Zustände

Hier muß noch auf einige Zustände hingewiesen werden, die dem echten Schlaf in einem oder mehreren Merkmalen ähnlich sind bzw. ähnlich scheinen. Beim echten Winterschlaf bestehen so enge Beziehungen zu den eigentlichen Ruhezuständen, daß von einer tatsächlichen Ähnlichkeit gesprochen werden kann. Winterschlafende Säugetiere nehmen oftmals während ihres Tagesschlafes (gemeint ist hiermit der Schlaf im 24-Stunden-Rhythmus, siehe Seite 10) sehr ähnliche Stellungen ein, wie sie für den Winterschlaf typisch sind. — Auch physiologisch hat (z. B. nach Herter, 1955, Hediger, 1955) der echte Winterschlaf einige Ähnlichkeit mit dem Tagesschlaf. Bei Fledermäusen (*Chiroptera*) kann diese Ähnlichkeit sogar so weit gehen (Meise, 1951), daß er tatsächlich ein verlängerter Tagesschlaf ist (allerdings mit allen weiter unten angegebenen Besonderheiten des Tagesschlafes der Fledermäuse gegenüber demjenigen anderer Säugergruppen). Auch in ethologischer Hinsicht ergeben sich Vergleichsmöglichkeiten. Nach Herter (1955) kann man auch den Winterschlaf in der gleichen Weise beschreiben, wie es Holzapfel (1940) mit dem Tagesschlaf als „triebbedingtem Ruhezustand“ tat (Winterschlafbereitschaft → Trieb, Appetenz →, Ausführen bestimmter [Appetenz-]Handlungen: z. B. vermehrte Nahrungsaufnahme, Aufsuchen der Winterquartiere → triebbedingter Ruhezustand: Winterschlaf).

Seine biologische Bedeutung jedoch ist eine andere als die des Tagesschlafes. Während dieser der Restitution des Organismus, besonders des Nervensystems dient, wird durch den Winterschlaf die Konservation herbeigeführt, d. h., er hilft dem entsprechenden Tier beim Überstehen einer nahrungsarmen und klimatisch ungünstigen, ja oft gefährlichen Jahreszeit (Herter). Was für den Winterschlaf gesagt wurde, gilt wohl allgemein für das Verschlafen einer klimatisch und ernährungsmäßig lebensbedrohenden Jahresperiode, die je nach den geographischen Bedingungen und den Bedürfnissen des in Frage kommenden Tieres nicht immer mit der winterlichen (kalten) Jahreszeit zusammenfallen muß.

¹ Appetenzhandlungen wären im Falle triebbedingter Ruhezustände z. B. solche, die diesen Zustand herbeiführen: etwa Aufsuchen eines geeigneten Ruheplatzes, Einnehmen einer bestimmten Ruhestellung. Tinbergen spricht von „Abschlußhandlung“ (consummatory action) an Stelle der Instinkthandlung und erklärt entsprechend: Appetenzverhalten kann auch zu Ruhezuständen führen.

Auch eine Periode großer Trockenheit und Hitze (in Steppengebieten) wirkt gefährdend auf bestimmte Säugerarten. So hat Eisen traut für den Ziesel (ein Erdhörnchen) neben einem echten Winterschlaf auch einen Sommer- oder Trockenschlaf festgestellt. Beim Ziesel liegen die kritischen Temperaturen für die Auslösung beider Schlafperioden in der Nähe von + 20 °C (für einen Winterschläfer recht hoch), so daß diese Temperatur auch in der heißen Zeit (im Erdbau) wirksam werden kann. — Charakteristisch für den Winterschlaf ist ein starkes Absinken der Körpertemperatur bei extremer Herabsetzung der Herz- und Atemfrequenz (Herter) sowie die Fähigkeit, die Regulierung der Körpertemperatur (Homiothermie) vorübergehend aufzugeben und — innerhalb gewisser Grenzen — Eigenschaften der wechselwarmen Wirbeltiere (Poikilothermie: Körpertemperatur verändert sich mit der Außentemperatur) anzunehmen. Im Gegensatz zu den immer poikilothermen Wirbeltiergruppen (Fische, Lurche, Reptilien) haben jedoch winterschlafende Säugetiere (mit Ausnahme der Fledermäuse) die einzigartige Fähigkeit (Herter), von einer bestimmten niedrigen Außentemperatur an die Körpertemperatur „thermostatähnlich“ auf einer gleichmäßigen Mindestdtiefe (um + 3 bis + 6 °C) zu erhalten.

Anders liegen die Verhältnisse bei der Winterruhe, die früher nicht vom echten Winterschlaf unterschieden wurde. Noch bis in die neuere Literatur hinein werden daher einige Raubtiere (*Carnivora*) und nicht winterschlafende Nager (*Rodentia*) zu den Winterschläfern gerechnet (siehe Seite 9 und 66) während tatsächlich e c h t e Winterschläfer nur bei einigen Familien weniger Ordnungen der Säugetiere zu finden sind. Nach Herter: Igel (*Insectivora*), Fledermäuse (*Chiroptera* der gemäßigten Zone) und von den Nagern (*Rodentia*) Murmeltiere, Hamster, die Schläfergruppe, Springmäuse und einige weniger bekannte Arten.

Auch bei den noch sehr wenig erforschten eierlegenden Säugetieren, den *Monotremata* (Arten: Ameisenigel und Schnabeltier), hat man bisher nicht feststellen können, ob ihre im Versteck durchgeführte Winterruhe nur einen Ruhezustand oder echten Winterschlaf darstellt (Hediger, 1958, Crandall, 1958).

Winterruhe und -schlaf haben wohl ökologisch-biologisch einiges gemeinsam (denn auch die Winterruhe dient dem Überdauern klimatisch und ernährungsmäßig ungünstiger Jahreszeiten). Jedoch fehlt bei der Winterruhe das entscheidende Kriterium des Winterschlafes, die charakteristische Wärmeregulation der Körpertemperatur. Für die Winterruhe ziehen sich die betreffenden Tiere nur zu gegebener Zeit in ihre Schlupfwinkel zurück und verharren dort mehr oder weniger vorübergehend (Tage bis Wochen oder auch Monate). Bei manchen Arten, (z. B. Eichhörnchen) scheint der Umweltfaktor (ungünstiges Wetter allein von Einfluß auf das Winterruhebedürfnis zu sein, dieses wird also hier nicht — wie der echte Winterschlaf — durch endogene Faktoren bestimmt. Von

den Vertretern der europäischen Fauna pflegen Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris* L.), Dachs (*Meles meles* L.) und Braunbär (*Ursus arctos* L.) im Winter längere Zeit zu ruhen (Herter, 1955).

Anders verhält es sich mit dem Tagesschlaf der Fledermäuse (*Chiroptera*), der als Lethargie bezeichnet wird und dem Zustand echten Winterschlafes näher kommt als dem des sonst bei Säugern bekannten Tagesschlafes. Nach Meise (1951) kommt überhaupt kein Tagesschlaf bei den Chiropteren (im Falle Abendsegler) zustande, wenn die Umgebungstemperatur mehr als $+ 27^{\circ}\text{C}$ beträgt, also an heißen Sommertagen. Hier wirkt wieder (wie beim Winterschlaf) eine gewisse „kritische Temperatur“ als Auslöser. Aus dieser „Tagesschlaf-Lethargie“ vollzieht sich der Übergang zum Winterschlaf, wenn die Umgebungstemperatur unter eine bestimmte Schwelle ($+ 10$ bis $+ 8^{\circ}\text{C}$) sinkt. Die Fledermäuse bleiben dann auch während der Nacht in lethargischem Zustand; Herter (1955) bezeichnet diesen als „tiefen Winterschlaf“. Die Intensität dieser Lethargie ist von der Umgebungstemperatur abhängig; bei Temperaturen unter 0°C wird der Zustand als „tiefe Starre“ (Rigidität) bezeichnet. Diesen Zustand können sie bis zu einer Abkühlung auf minus 4 bis 5°C ertragen. Sinkt die Umgebungstemperatur jedoch weiter, so gefrieren auch bei den Fledermäusen die Körpersäfte, und die Tiere sterben. Die Lethargie der Fledermäuse läßt also (wie die Winterruhe) die zweite, entscheidende (auf jeden Fall lebensrettende) Erscheinung, die zur Bestimmung echten Winterschlafes führt, vermissen: die Fähigkeit zur Wärmeregulierung bei gefahrbringenden Temperaturen! Insofern gleicht dieser spezielle Winterschlaf der Fledermäuse — besonders in Form der „Rigidität“ — mehr der Kältestarre jener poikilothermen Wirbeltiere (siehe Seite 8), denen die Konstanterhaltung einer bestimmten Körpertemperatur gegenüber der Umgebungstemperatur überhaupt noch fehlt, und auch der Verklammung erfrierender Kleinsäuger. Die zuletzt genannten (z. B. Feldmäuse) sind nach Herter unter den Säugetieren besonders der Verklammungsgefahr ausgesetzt, da sie mit ihrer relativ großen Körperoberfläche zu viel Wärme abgeben und daher an ungeschützten Orten bei tiefen Umgebungstemperaturen diesen Verlust nicht durch Produktion von Stoffwechselwärme ersetzen können.

Äußerlich bieten die verklammten Tiere dann ungefähr den Eindruck winterschlafender Tiere, da sie eine stark herabgesetzte Körpertemperatur (entsprechend der Umgebung!) haben und sich kalt anfühlen, mit gesträubten Fellhaaren in eingekrümmter Haltung sitzen und bei Berührung nur sehr langsame Bewegungen machen.

Die ebenfalls ins Gebiet der „schlafähnlichen Zustände“ gehörenden Erscheinungen tierischer Hypnose sowie experimentell erzeugter Schlaf werden bei den „scheinbaren Ruhestellungen“ (siehe Seite 78) besprochen.

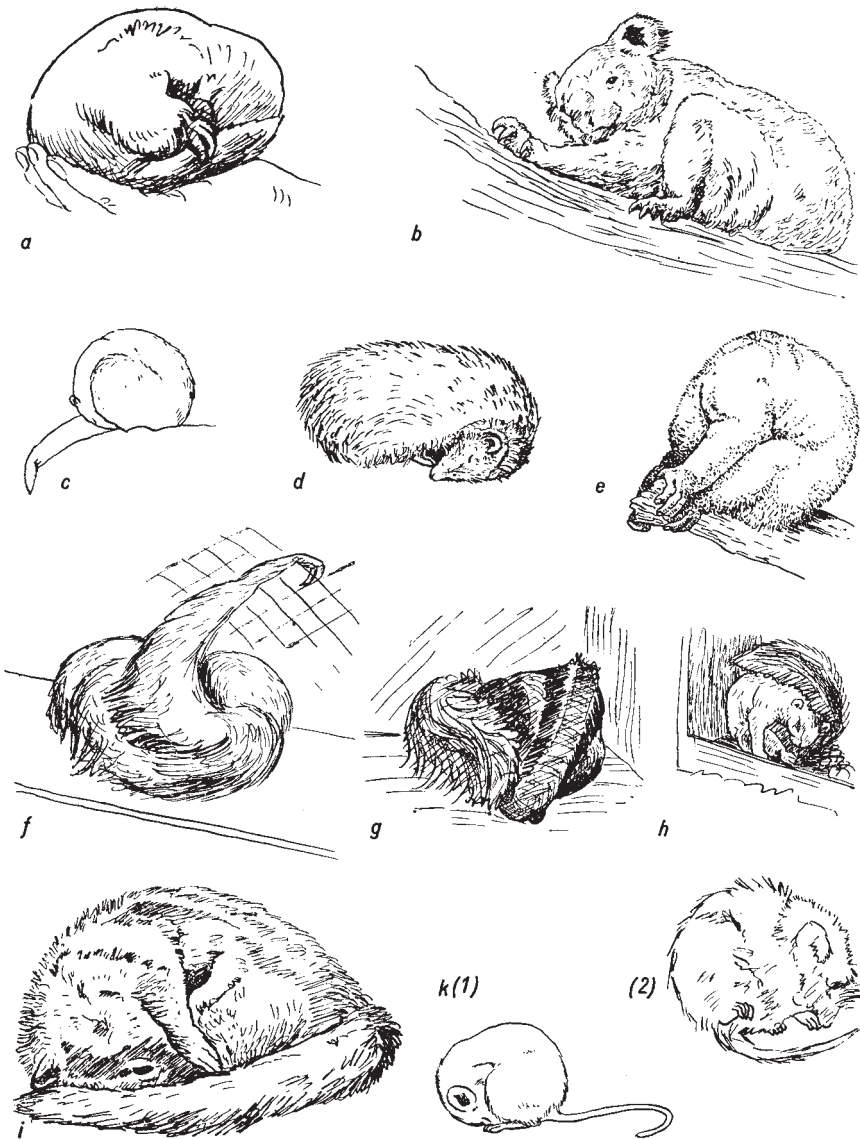


Abb. 3 a—k. „Bilch“lage (Bch)

(Text Seite 21)

Abb. 3. „Bilch“lage (Bch)

- a: Schnabeltier (Hediger);
b: Koala, aus Schlafstellung aufrichtend (Widdowson);
c: Baumkänguruh in Astgabel (ähnlich auch am Boden, siehe K. M. Schneider);
d: europ. Igel, Tagesschlaf (Orig.);
e: Potto (Bourlière);
f: Zweizehenfaultier (Orig.);
g: Großer Ameisenbär (Orig.);
h: Kap-Borstenhörnchen vor dem Einschlafen (Orig.);
i: Chipmunk im Winterschlaf (Bourlière);
k(1): Albino-Hausmaus (Orig.);
k(2): Zum Vergleich: in Kälte erstarrter (toter) Kleinsäuger: Rötelmaus (Orig.);
l: Goldhamster im Winterschlaf (Hediger);
m(1): Siebenschläfer im Winterschlaf (Berger-Schmid);
m(2): Baumschläfer schlummert nach Erwachen aus Winterschlaf (Stanek);
n: Birkenmaus im Winterschlaf (Gottlieb/v. Sanden);
o: Pferdespringer im Winterschlaf (Ognev/Dathe);
p: Urson (Baumstachler) (Orig.);
q: Kragenbär, bei großer Kälte schlafend (K. M. Schneider);
r: Krabbenwaschbär (Orig.);
s: Schlankmanguste (Orig.);
t: Tüpfelhyäne, Übergang aus „K“ zu „Bch“ (Orig.)

Abb. 4. Seitenlage, eingerollt (Se)

- a: Riesenmäuse (Orig.);
b: Waldspitzmaus (Braess);
c: Schimpanse, dösend (Orig.);
d: Hamster (Eibl-Eibesfeldt);
e: Dingo (Orig.);
f: Wickelbär (Poglayen-Neuwall);
g: Iltis (Zt. f. Säugetierk. 1940);
h: Genette (o. Ginsterkatze) (Orig.);
i: Tüpfelhyäne, dösend (vgl. „Bch“ Abb. 3) (Orig.);
k: Hauskatze mit Jungen (Ill. Zt.);
l: Leopard (Orig.)

Abb. 5. Bauchlage, eingerollt (Be)

- a: Hauskaninchen — Übergang zu „B-S“ (vgl. diese) (Orig.);
b: Albino-Hausmaus, 23 Tage alt (Orig.);
c: Mara (Pampashase), dösend (E. Mohr);
„B-S“ (vgl. diese) (Orig.);
e: Dingo (Orig.);
f: Rastform der „Be“, hier beim Rotfuchs — Übergang zu „B-S“ (Orig.);
g: Braunbär, dösend — Übergang von „K“, durch Plumpheit bedingt — (Orig.);
h: Katzenbär (kleiner Panda);
i: Riesenotter (Orig.);
k: Ichneumon (Orig.);
l: Serval (Orig.);
m(1): Leopard, schlafend (Orig.);
m(2): Leopard, dösend (Orig.);
n: Walroß (Ill. Ztg.);
o: Hauspferd-Fohlen, ähnliche Stellung auch bei erwachsenen Pferden (Ill. Ztg.);
p: Rothirschkuh (Orig.);
q: 1 bis 4 zum Vergleich: (1) Damhirschkuh (Orig.); (2) Okapi (Grzimek); (3) Junge Giraffe (Hediger); (4) Erwachsene Giraffe (Grzimek);
r: Zebu-Kuh (Orig.);
s: Oryx-Antilope, dösend (Orig.);
t: Irakschaf (Orig.)

Übersicht über die bisher beobachteten Ruhestellungen der Säugetiere

Die halbfetten Artnamen geben jeweils den Anfang einer neuen Ordnung an

Art	Bch	Se	Bc	BS	K
Ameisenigel , <i>Tachyglossus aculeatus</i> Shaw	x?	—	—	—	—
Schnabeltier, <i>Ornithorhynchus anatinus</i> Shaw	x	—	—	—	—
Opossum , <i>Didelphis virginiana</i> Kerr	x	x	—	—	—
Austr. Beutelspitzmaus, <i>Sminthopsis fuliginosa</i> Wagn.	x	—	—	—	—
Ohrenbeuteldachs, <i>Macrotis lagotis</i> Reid.	x	x?	—	—	—
Kuskus, <i>Phalanger</i> Storr	x	x?	x?	—	—
Fuchskusu, <i>Trichosurus vulpecula</i> Kerr	x	—	—	—	—
Zwergflugbeutler, <i>Acrobates pygmaeus</i> Shaw	x	x?	—	—	—
Schlafmausbeutler, <i>Cercaertus nanus</i> Desm.	x?	—	—	—	—
Rüsselbeutler, <i>Tarsipes spenserae</i> Gray	x	—	—	—	—
Koala, <i>Phascolarctus cinereus</i> Goldf.	x	—	—	—	—
Rotes Riesenkänguruh, <i>Macropus rufus</i> Desm.	—	x	—	x	—
Bennets Känguruh, <i>M. bennetti</i> Gould	—	—	—	x	—
Baumkänguruh, <i>Dendrolagus leucocemys</i> Matschie	x	—	—	—	—
Haiti-Schlitzrüßler , <i>Solenodon paradoxus</i> Brandt	—	—	—	—	—
Borsteningel, <i>Tenrec ecaudatus</i> Schreb.	x	—	—	—	—
Europäischer Igel, <i>Erinaceus europaeus</i> L.	x	x	—	—	x
Waldspitzmaus, <i>Sorex araneus</i> L.	—	x	—	—	—
Flattermaki , <i>Cynocephalus temmincki</i> Waterh.	—	—	—	—	x?
Flughund , <i>Pteropus capistratus</i> Peters	—	—	—	—	—
Riesenflughund, <i>P. giganteus</i> Brünn.	—	—	—	—	—
Zwerghufeisennase, <i>Rhinolophus hipposiderus</i> Bchst.	—	—	—	—	—
Dreifarbige o. Haft-Scheibenfledermaus, <i>Thyroptera tricolor</i> Spix.	—	—	—	—	—
Riesenfledermaus, <i>Myotis myotis</i> Bchst.	—	—	—	—	—
<i>M. mattereri</i> Kuhl	—	—	—	—	—
Abendsegler, <i>Nyctalus noctula</i> Schreb.	x(?)	—	—	—	—
Zwergfledermaus, <i>Pipistrellus pipistrellus</i> Schreb.	—	—	—	—	—
Ohrenfledermaus, <i>Plecotus auritus</i> L.	—	—	—	—	—
Vari , <i>Lemur variegatus</i> Kerr	x	—	—	—	x
Katta, <i>L. katta</i> L.	—	—	x	—	—
Zwerglemur, <i>Microcebus murinus</i> Miller	x	—	—	—	—
Schlanklori, <i>Loris tardigradus</i> E. Geoffr.	x	—	—	—	—

Erklärung der Zeichen:

x? = noch zweifelhaft, ungenaue oder ungenügende Unterlagen

(x) = nur infantil auftretende Stellungen

Erklärung der Abkürzungen für die Stellungsbezeichnungen siehe Seite 4.

Bg	Sg	R	Stz	Besonderes	Autor
—	—	—	—	—	Le Souef/Burrell 1926, Herter 1955
—	—	—	—	—	Hediger 1959
—	—	—	—	Hng	Brehms Tierleben 1918, Fehringer 1953
—	—	—	—	—	Gilbert in Brehms Tierleben 1918
—	—	—	—	—	Brehms Tierleben 1918
—	—	—	—	—	Le Souef/Burrell 1926
—	—	—	—	—	Brehms Tierleben 1918
—	—	—	—	—	Brehms Tierleben 1918
—	—	—	—	—	Gould in Brehm 1918, Le Souef/Burrell 1926
—	—	—	—	—	Le Souef/Burrell 1926
—	—	—	x	Hng	Saville-Kent in Brehm 1918, Le Souef/Burrell 1926, Widdowson 1947
—	—	x	x	—	Eigenbeobachtung, Brehm 1918, Le Souef/Burrell 1926
—	—	—	x	—	Eigenbeobachtung
—	—	—	—	Sth?	K. M. Schneider 1954
x	—	—	—	—	E. Mohr 1937
—	x	—	—	—	Herter 1955, 1958
x	x	—	—	—	Eigenbeobachtung, Herter 1955, Van de Werken 1959
—	—	x	—	—	Braëß in Meerwarth/Soffel 1908, Eisentraut 1953
x?	—	—	—	Hng	Brehm 1918, Fehringer 1953, Bourlière 1954, Grassé 1955, Krumbiegel 1955
—	—	—	—	Hng	Grassé 1955
—	x	—	—	Hng	Eigenbeobachtung, E. Mohr 1927
—	—	—	—	Hng	Hediger 1955, Eisentraut 1957
—	—	—	—	Hng	Carvalho 1940
—	—	—	—	Hng	(Abb. aus Jll. Zeitg.)
x	—	—	—	Hng	Herter 1955
x	—	—	—	Hng	Meise 1951, Ognosew 1951
x	—	—	—	Hng	Herter 1955
—	x	—	—	Hng	E. Mohr 1927, Eisentraut 1937, Bourlière 1954
—	—	—	—	Rtl	W. Ullrich 1953, v. Boetticher 1958
—	—	—	x	Hng	Eigenbeobachtung, Krumbiegel 1955, v. Boetticher 1958
—	—	—	—	—	Weidholz 1932, Herter 1955
—	—	—	—	Hng	Brehm 1916, Bourlière 1954

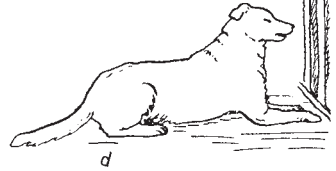
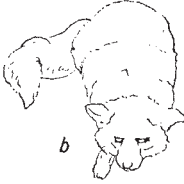
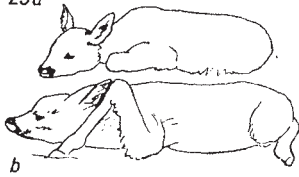


Abb. 24 bis 31

im Falle des „Totstellens“ vor der Beute gedacht werden. Aufnahmen aus einem sowjetischen Film zeigten, daß der Fuchs dabei gestreckte Bauchlage einnimmt; es konnte sich demnach auch einfach um eine Lauerstellung (siehe unten) handeln. Das „Drücken“ (Sichdrücken/Hediger; Sichdrücken/Seitz, Abb. 25) wird bei verschiedenen Säugergruppen beobachtet, meist häufiger bei Jungtieren als bei Erwachsenen. Das liegt vielleicht daran, daß erwachsene Tiere sich vorzugsweise durch die Flucht, also „aktive Feindvermeidung“, bzw. durch Drohung oder Angriff (aggressives Verhalten) aus einer gefährlichen Situation retten, während die Jungtiere dazu noch gar nicht (Nesthocker) oder doch weniger (Nestflüchter) in der Lage sind (infolge noch unausgereifter anatomischer, funktioneller und ethologischer Voraussetzungen). Ein sich drückendes Tier (es wurde schon der Hase erwähnt, siehe Seite 15) schmiegt sich dicht dem Boden an, vornehmlich in Furchen und anderen Vertiefungen oder dichtem Unterwuchs: Es macht sich flach und verhält sich völlig regungslos, bleibt aber dennoch fluchtbereit. Daher zeigt das betreffende Tier eine gestreckte Kauer- oder Bauchlage im Gegensatz zum sich totstellenden Opossum, das die für Säuger typische Todeslage (eine mehr oder weniger gestreckte Seitenlage) einnimmt. Meist wird die biologische Bedeutung dieses Verhaltens noch erhöht durch eine gewisse Tarnfärbung des Felles, die der normalen Umgebung mehr oder weniger an-

Abb. 24. Sich-Totstellen, hier bei Opossum (Meerwarth/Soffel)

Abb. 25. Sich Drücken
 a: Feldhase (Hajek);
 b: Rehkitze (Gewalt)

Abb. 26. „Konfliktschlaf“ u. a.
 a: Haushund: erstes Bild = normale Schlafstellung;
 b bis d: „Konfliktschlafstellung“ (H. D. Schmidt);
 e: Hauskatze, „Übersprunghalten und -lecken“ (Leyhausen)

Abb. 27. „Drohen“ im Liegen und Sitzen
 a: Rotfuchs, Stz (Orig.);
 b: Rotfuchs, Bg (Orig.);
 c: Rotfuchs, Se (Orig.)

Abb. 28. Unterwürfigkeits- oder „Demutshaltungen“

a: Passive Unterwerfung beim Wolf (Schenkel);
 b: Rotfuchs (Orig.);
 c: Erdmaus „supine posture“ (= Unterwerfungshaltung) eines Jungtiers vor Erwachsenen (Clarke)

Abb. 29. Abwehrhaltung, Hauskatze in höchster Abwehrbereitschaft (Leyhausen)

Abb. 30. Lauern
 a: Baumarder (Meerwarth/Soffel);
 b: Hauskatze (Leyhausen)

Abb. 31. „Sichern“, Feldhase (Ill. Zt.)

Neigung zum Kontakt mit dem Artgenossen, die dem erwachsenen Tier zugesprochen wird, läßt sich wohl nicht mit Sicherheit sagen.

VI. Appetenzverhalten bei triebbedingten Ruhezuständen

In engster Beziehung zu den Ruhestellungen stehen die Bewegungsfolgen, die – oft in spezifischer Weise – zum Einnehmen der jeweiligen Haltung führen, sowie (direkt oder indirekt) die Wahl der Ruheplätze und die Bereitung von Lagern. – Die genannten Handlungskomplexe stellen das Appetenzverhalten der Säugetiere bei triebbedingten Ruhezuständen dar.

Die Appetenzhandlungen umfassen alle Stufen von angeborenen bis zu erlernten Reaktionen auf richtunggebende Reize, sie sind also plastisch, modifizierbar. Es gibt auch appetenzähnlichen Trieben entspringende Handlungen, deren Enderfolg nicht ein Bewegungsablauf, sondern ein ganz bestimmter, artlich oder individuell festgelegter Ruhezustand ist. Der Trieb, zu ruhen, die Schläfrigkeit (siehe Seite 7), löst eine oder mehrere Appetenzhandlungen aus, die den Schlaf ermöglichen sollen. Alle diese Handlungen sind subjektiv zweckgerichtet, d. h., es wird mit ihnen eine Situation angestrebt, die das Einschlafen herbeiführt oder erleichtert. Diese Verhaltensweisen können deshalb als Appetenzhandlungen aufgefaßt werden, weil sie nur in bezug auf das Ziel, nicht aber in ihrem Typus von den Appetenzhandlungen abweichen, die auf Instinktabläufe gerichtet sind (Holzapfel, 1940).

Im Gegensatz zu den triebbedingten Ruhezuständen zeigen sich bei der Rast (der körperlichen, peripher bedingten Ermüdung, siehe Seite 5) keine Appetenzhandlungen. Die Tiere werden von der körperlichen Ermüdung befallen, sie werfen sich meist erschöpft irgendwo nieder, ohne einen bestimmten Ruheplatz aufzusuchen oder eine Lagerstätte vorzubereiten, oft ohne eine spezifische Stellung einzunehmen, zumindest ohne die entsprechenden einleitenden Bewegungen (z. B. Eindrehen, siehe Seite 102) auszuführen.

Bei normalem (störungsfreiem) Handlungsablauf der Ruheappetenz jedoch wird das betreffende Tier meist zunächst einen geeigneten Ruheplatz aufsuchen, in vielen Fällen dort ein Lager bereiten und dann auf dem so vorbereiteten Platz bei jeweils charakteristischem Bewegungsablauf eine bestimmte Lage einnehmen, in der es meist bald oder sofort zu dem erstrebten Ruhezustand gelangt.

a) Aufsuchen des Ruheplatzes

Der „gewisse psychische Ruhezustand“, der dem Schlaf vorausgehen muß, wird am Schlafplatz am intensivsten erreicht. Der Schlafplatz ist ein heimähnlicher Ort, aber nicht gleichbedeutend mit dem Heim. Der Schlafplatz kann ein „Heim im Heim“ darstellen. Viele Tiere jedoch be-

sitzen kein eigentliches Heim, wohl aber eine bestimmte Schlafstelle (Beispiel: Schlafbäume der Vögel). Die Bindung an die Schlafstelle ist besonders beim höheren Tier (auch beim Menschen) außerordentlich stark (Holzapfel, 1940). Dies bestätigt Hediger (1955): daß ein starres Festhalten an bestimmten Schlafstellen sich auch bei vielen Säugetieren findet. Der Autor definiert die Schlafstelle der Tiere als einen dem Schlaf zugeordneten Fixpunkt ihres Territoriums, d. h. ihres individuellen oder sozialen Wohnbereiches.

Nach ökologischen Gesichtspunkten lassen sich folgende Hauptgruppen von Ruheplätzen für Säugetiere unterscheiden:

Erhöhte Plätze: Bäume, Felsen usw.

Höhlungen: Baumlöcher, Felshöhlen, Erdbaue u. ä.

Erdboden (Oberfläche): Lager aller Art (Gruben, „Kessel“, „Sassen“ usw., selten kahler Boden).

(An allen derartigen Plätzen können zusätzlich Nester bereitet werden.)

Wasser: Flachwasser (Ufernähe), freie Oberfläche, Tiefe, Grund.

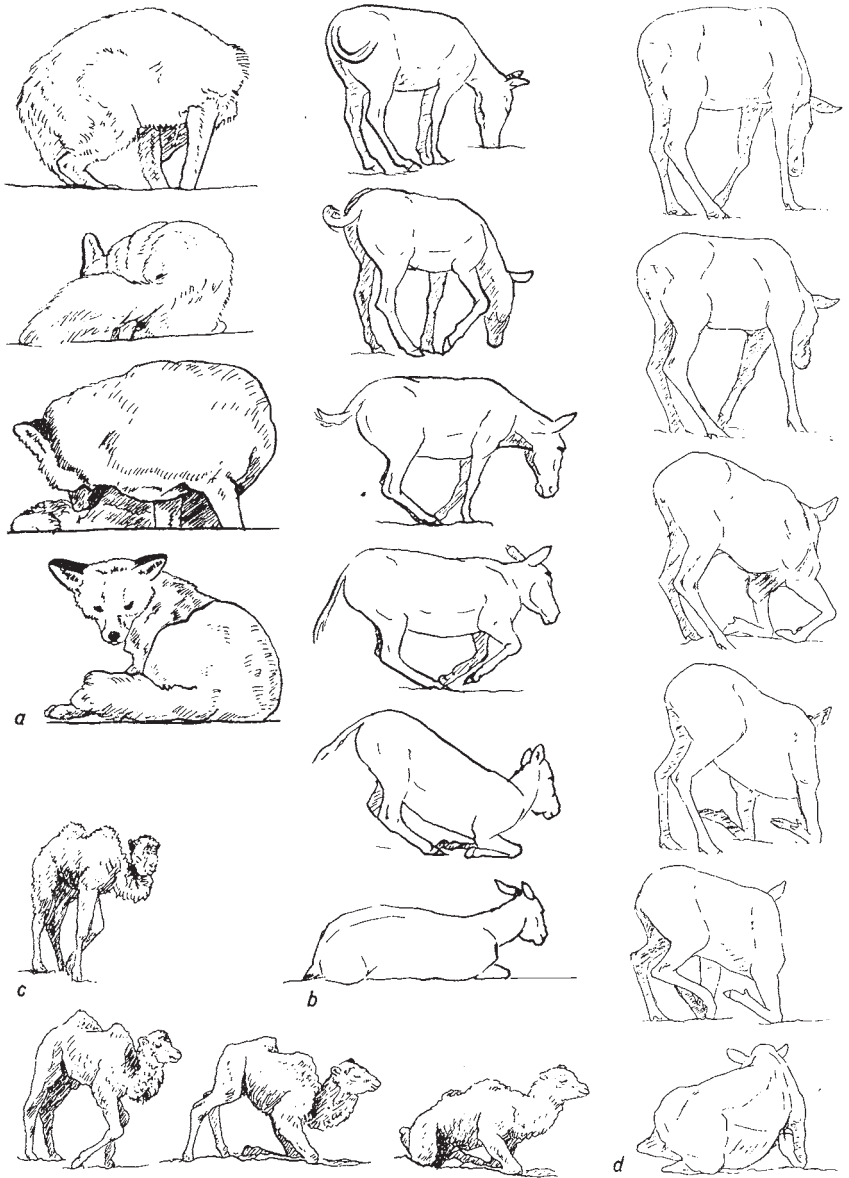
Erhöhte Plätze

Wegen ihrer Bodengebundenheit sind die Säuger meist nicht in der Lage, sichtbare, aber schwer zugängliche Schlaforte zu wählen (was sich die flugfähigen Vögel „gestatten“ können). Am ehesten finden sich weithin sichtbare Schlafstellen daher bei flugfähigen Säugetieren, insbesondere bei den Fledermäusen (Chiropteren). Mit Vorliebe wählen sich die fruchtfressenden Flughunde als Schlafbäume solche, die auf unbewohnten Inseln oder einzeln in unzugänglichen Sümpfen stehen, oder solche, die mit nicht erkletterbaren Kronen isolierte Baumgruppen überragen (Hediger, 1955).

Sieht man von dem Faktor der Weithin-Sichtbarkeit dieser Schlafbäume ab, so findet sich noch eine Reihe nicht flugfähiger, aber mehr oder weniger auf das Baumleben spezialisierter Säugerarten, z. B. Affen (Primaten), die ebenfalls schwer zugängliche, erhöhte Plätze zum Ruhen aufsuchen. Es besteht die Frage, ob nicht vielleicht sogar diese Art von Ruheplätzen als die ursprüngliche der Säugerklasse angesehen werden kann, da die Säugetiere phylogenetisch vermutlich von baumlebenden Formen abzuleiten sind (siehe Seite 132).

Höhlungen

Auch diese scheinen zu den ursprünglichsten Ruheplätzen der Säuger zu gehören, und zwar sowohl bereits vorhandene, sozusagen von der Natur „angebotene“ Höhlungen in Baum oder Fels, Windbruch usw. als auch selbstgegrabene oder übernommene Erdbaue. Derart geschützte Schlafplätze sind bei den Monotremata und vorwiegend bei den kleinwüchsigen Beuteltieren und „echten“ Säugetieren verbreitet. Jedoch suchen mitunter auch größere Raubtiere (Bär, Dachs, Fuchs) Höhlen und Baue zum Ruhen auf.



Ab. 36. Vorn-Niederlegen

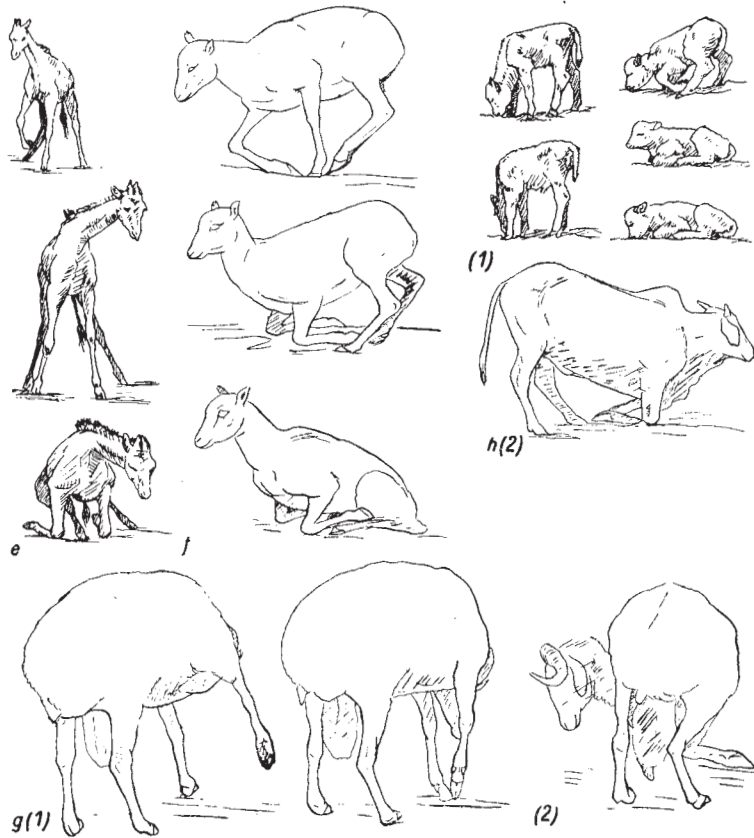


Abb. 36. Vorn-Niederlegen

a: Rotfuchs beim Einnehmen der „Be“ (T e m b r o c k);
 b: Onagerstute (Orig.);
 c: Junges Kamel (Orig.);
 d: Elchkuh (Orig.);
 e: Giraffe (Orig.);
 f: Mufflon-Geiß (Orig.)
 (Bock genauso);
 g (1) und g (2): Kamerun-Widder —
 man beachte das deutliche Schar-

ren vor dem Niederlegen, das beim Muffelwild fehlt (Orig.);
 h (1): Urähnliches Hausrind, Kalb
 (Scharren durch Vor- und Zurücksetzen des rechten Vorderbeines angedeutet) (Orig.);
 h (2): Zebustier — zum Vergleich der Haltung bei Niedergehen mit Kalb (h [1]) (Orig.)

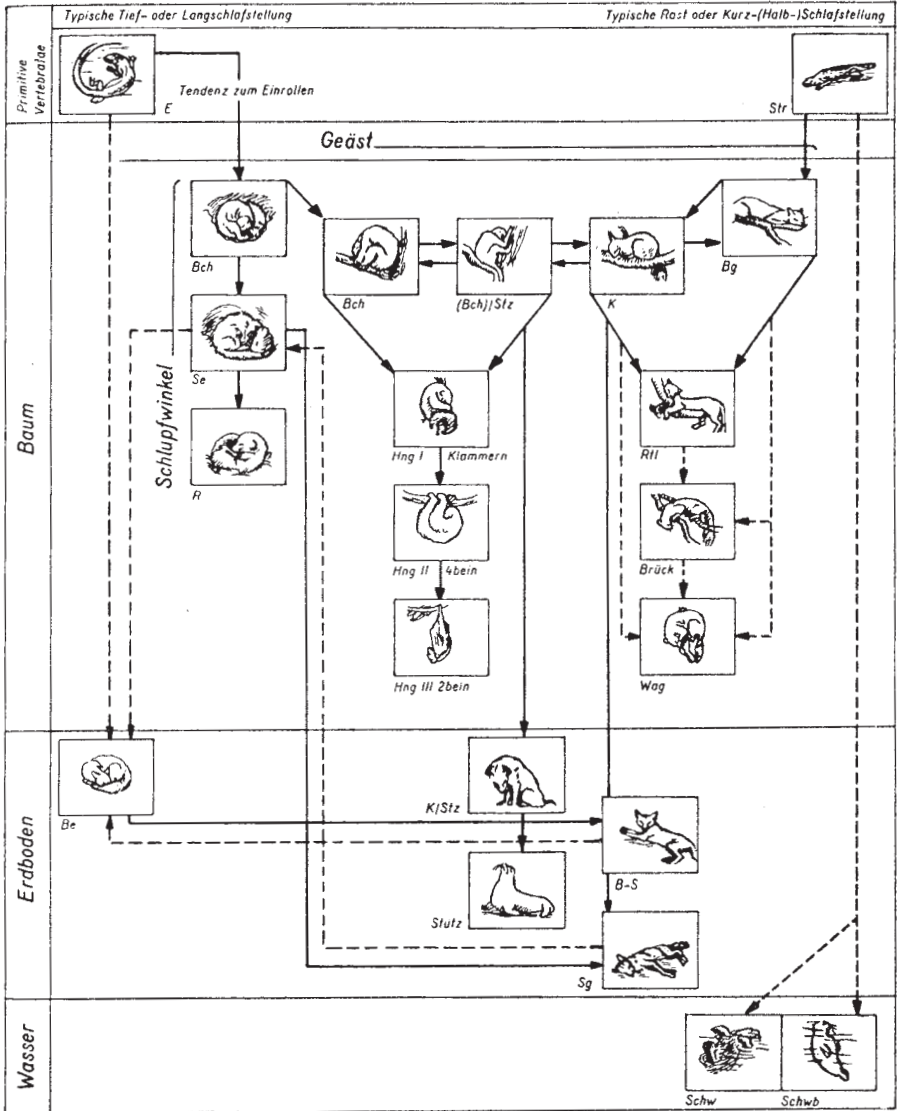


Abb. 49. Versuch einer Ableitung sämtlicher innerhalb der Klasse *Mammalia* beobachteter Ruhestellungen. Die betreffenden Stellungen sind nur jeweils am Orte ihrer mutmaßlichen Entstehung eingetragen, auch wenn sie auf anderen Ruheplätzen beibehalten werden. (Weitere Erläuterungen im Text.)