

DAS VERHALTEN ZOOLEBENDER ZWERGSCHIMPANSEN
(PAN PANISCUS SCHWARZ 1929)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
vorgelegt beim Fachbereich Biologie
der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität
zu Frankfurt am Main

eingereicht

von

Claudia Jordan

aus

Frankfurt am Main

Frankfurt am Main

1977

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. <u>Einleitung</u>	6
a. <u>Zielsetzung</u>	6
b. <u>Untersuchte Tiere</u>	7
c. <u>Haltungsbedingungen</u>	12
c.1. Unterbringung	12
c.2. Ernährung	15
d. <u>Methode</u>	16
e. <u>Zur Kategorisierung des Verhaltens</u>	19
f. <u>Danksagungen</u>	20
II. <u>Das Verhaltensrepertoire</u>	22
a. <u>Verhalten ohne direkten Bezug auf einen Sozialpartner</u>	22
a.1. Lokomotion	22
a.1.1. Beobachtungen in natürlicher Umgebung	22
a.1.2. Fortbewegung auf flachem Boden	25
a.1.3. Fortbewegung über dem Boden	28
a.1.4. Spielformen der Lokomotion	32
a.2. Ruhe und Schlaf	39
a.2.1. Der Aktivitätsrhythmus in natürlicher Umgebung und im Zoo	39
a.2.2. Körperhaltungen während des Ruhens und Schlafens	40
a.3. Die Beschäftigung mit dem eigenen Körper	44
a.3.1. Körperpflege	44
a.3.2. Sexuelle Selbststimulation	47
a.4. Nahrungsaufnahme	48
a.4.1. Beobachtungen in natürlicher Umgebung	49
a.4.2. Feste Nahrung	50

	Seite
a.4.3. Flüssige Nahrung	53
a.4.4. Spielformen der Nahrungsaufnahme	54
a.5. Defäkieren und Urinieren	56
a.6. Nestbauverhalten	57
a.6.1. Nestbauverhalten wildgefangener Jungtiere in ihrer natürlichen Umgebung	57
a.6.2. Nestbauverhalten im Zoo	58
a.6.3. Abwandlungen und Spielformen des Nestbauverhaltens	62
a.7. Verhalten gegenüber Objekten	64
a.7.1. Das Untersuchen unbekannter Objekte	64
a.7.2. Der Einsatz von Objekten zur Erweiterung der eigenen körperlichen Fähigkeiten (Werkzeuggebrauch)	66
a.7.3. Spiele mit Objekten	72
a.7.4. Verhalten gegenüber Wasser	77
a.8. Die Entwicklung der nichtsozialen Verhaltens- weisen beim Jungtier	82
a.9. Diskussion: Die angeborenen und erworbenen Elemente des nichtsozialen Verhaltens	92
b. <u>Verhalten mit direktem Bezug auf den Sozialpartner</u>	95
b.1. Selbsterkennen und Individualität	95
b.2. Die Kommunikation mit dem Sozialpartner: Eine Übersicht	98
b.3. Soziale Auseinandersetzungen	109
b.3.1. Das Vermeiden offener Auseinandersetzungen	109
b.3.2. Aggressives Verhalten	110
b.3.3. Submissives Verhalten und Vermeideverhalten	121
b.3.4. Verhalten bei Frustrationen und in Spannungszuständen	124
b.3.5. Beruhigende und bestätigende Verhaltens- weisen	127
b.3.6. Die Ausbildung einer Rangordnung	132

	Seite
b.4. Spielerischer Sozialkontakt	137
b.4.1. Jagd- und Fluchtspiele, "Rauben" eines Objektes	138
b.4.2. Rangel-, Beiß- und Kitzelspiele	140
b.4.3. Die Beziehung zwischen spielerischen und ernsthaften Auseinandersetzungen	144
b.5. Soziale Körperpflege (grooming)	148
b.5.1. Formen des grooming und die Bevorzugung bestimmter Körperregionen	148
b.5.2. Die soziale Funktion der wechselseitigen Körperpflege	153
b.6. Sozialverhalten im Rahmen der Nahrungsaufnahme	156
b.6.1. Der "Besitz" von Nahrung und anderen Objekten	156
b.6.2. Beobachten und Betteln	159
b.7. Kontakte außerhalb der eigenen Gruppe	161
b.7.1. Kontakte zu Primaten	162
b.7.2. Kontakte zu Nichtprimaten	165
b.8. Sexualverhalten im sozialen Bereich	167
b.8.1. Zeitpunkt der Geschlechtsreife und Sexualzyklus	167
b.8.2. Inspizieren der Genitalregion	170
b.8.3. Die Paarung	171
b.8.4. Scheinpaarungen gleich- und verschieden- geschlechtlicher Partner	178
b.8.5. Die soziale Funktion des Sexualverhaltens und die Auswahl der Sexualpartner	179
b.9. Das Verhalten gegenüber Jungtieren	183
b.9.1. Die Mutter-Kind-Beziehung	183
b.9.2. Das Verhalten der Gruppenmitglieder gegen- über einem Jungtier und die Rolle der älteren Geschwister	190

	Seite
b.9.3. Pflegeverhalten zwischen Tieren gleicher oder benachbarter Altersgruppen	200
b.10. Die Entwicklung der sozialen Verhaltensweisen beim Jungtier	203
c. <u>Der Einfluß der Gefangenschaftsbedingungen auf das Verhaltensrepertoire</u>	212
III. <u>Die Sozialstruktur einzelner Bonobogruppen</u>	214
a. <u>Die Frankfurter Bonobos: Eine gewachsene Familiengruppe</u>	214
a.1. Besonderheiten in Situation und Zusammensetzung der Gruppe	214
a.2. Soziale Auseinandersetzungen	218
a.3. Spielerischer Sozialkontakt	229
a.4. Soziale Körperpflege	238
a.5. Sexualverhalten	244
b. <u>Die Stuttgarter Bonobos: Eine "Geschwistergruppe" mit Freilanderfahrung</u>	247
b.1. Besonderheiten in Situation und Zusammensetzung der Gruppe	247
b.2. Soziale Auseinandersetzungen	252
b.3. Spielerischer Sozialkontakt	254
b.4. Soziale Körperpflege	256
b.5. Sexualverhalten	258
c. <u>Die Antwerpener Bonobos: Zwei adulte Weibchen und ein Neuankömmling</u>	262
c.1. Besonderheiten in Situation und Zusammensetzung der Gruppe	262
c.2. Soziale Auseinandersetzungen und die Eingewöhnung Camillos	265
c.3. Soziale Körperpflege	269
c.4. Sexualverhalten	270

IV. Diskussion und Zusammenfassung: Das Verhalten von
Pan paniscus im Vergleich zu Pan troglodytes

272

Literaturverzeichnis

279

I. Einleitung

a. Zielsetzung

Ziel dieser Arbeit ist es, einen Überblick über die Verhaltensweisen zoolebender Zwergschimpanse (Pan paniscus Schwarz 1929) zu geben. Dabei nimmt die Beschreibung des Sozialverhaltens eine zentrale Stellung ein. Dieser Aspekt ist von besonderem Interesse, weil die Zwergschimpanse oder Bonobos durch eine regelmäßige Überflutung großer Teile ihres Lebensraumes zu einer stärker arborealen Lebensweise gezwungen sind (s. HORN 1975) als die zweite Schimpanseart, Pan troglodytes. Das läßt neben morphologischen auch ethologische Anpassungen an ein Baumleben erwarten, und zwar sowohl in Bereichen wie Lokomotion etc. als auch in Bezug auf das Sozialverhalten. Gerade auf diesem Gebiet aber ist unser ohnehin bruchstückhaftes Wissen über die Ethologie des Bonobo besonders gering.

Die offizielle Geschichte von Pan paniscus beginnt erst 1929, als Schwarz die Unterschiede zu den bis dahin bekannten Formen des Schimpanse erkannte und ihn zunächst als Unterart von Pan satyrus beschrieb. In der Folgezeit entstanden einige weitere Arbeiten über Vorkommen und Morphologie (u.a. PETIT 1931, COOLIDGE 1933, FRECHKOP 1935, RODE 1937, URBAIN & RODE 1940). Das Verhalten der Tiere wird nur am Rande erwähnt, soweit überhaupt lebende Individuen zur Verfügung standen. Erst HECK (1939) veröffentlichte eine etwas ausführlichere Beschreibung, die auch Verhaltenselemente einschließt. In den seitherigen Publikationen überwiegt wiederum die morphologisch-physiologische Komponente (FIEDLER 1956, SCHMITT et al. 1962, HILL 1967, FENART & DEBLOCK 1972, WIENER et al. 1972; 1973, CHIARELLI 1973, KHUUR et al. 1973, JOHANSON 1974, BREHME 1975, MOOR-JANKOWSKI et al. 1975), um nur einige Beispiele zu nennen. Berichte über das Verhalten der Zwergschimpanse basieren meist auf der Beobachtung weniger Tiere über einen kurzen Zeitraum, so daß nicht beurteilt werden kann, inwieweit die geschilderten Verhaltensweisen allgemeine Gültigkeit haben oder ob sie auf bestimmte Individuen oder Situationen beschränkt sind (s. z.B. PALMANS 1956, REMPE 1961, KIRCHSHOFER 1962, HILL 1968, RUMBAUGH 1971). Lediglich HÜBSCH (1970) gibt eine etwas detailliertere Beschreibung, die sich auf die fünf Tiere der damaligen Frankfurter Gruppe und einen Zeitraum von 4 Monaten bezieht.

Freilandbeobachtungen existieren bisher nur in Ansätzen (NISHIDA 1972, s. auch CHIVERS 1974). Die Gründe dafür sind neben politischen auch erhebliche praktische Schwierigkeiten durch die geringe Populationsdichte, die Unzugänglichkeit des Lebensraumes durch häufige Überflutung und die Menschenscheu der Tiere, die dort von den Eingeborenen intensiv gejagt werden. Dieser Mangel an Wissen über freilebende Zwergschimpansen steht in krassem Gegensatz zu der Vielzahl an Beobachtungen an wilden Schimpansen (GOODALL 1962, 1963 a, b, 1964, 1965, van LAWICK-GOODALL 1967, 1968 a, b, 1970, 1971, 1973, 1975, KORTLANDT 1962, 1966, 1968, REYNOLDS & REYNOLDS 1965, ALBRECHT & DUNNETT 1971, BYGOTT 1972, SIMPSON 1973, TELEKI 1973, MCGREW 1974), um nur einige Arbeiten zu nennen. Daneben liegen von *Pan troglodytes* sehr ausführliche Berichte über das Verhalten in Gefangenschaft vor, z.B. van HOOFF (1973), TUTIN & MCGREW (1973), MCGREW et al. (1975), MENZEL (1974).

Der Mangel an Kenntnissen über die Ethologie des Bonobo erscheint umso bedauerlicher, wenn man bedenkt, daß es sich hierbei um eine von der Ausrottung bedrohte Tierart handelt, die zudem von vielen Autoren für die dem Menschen am nächsten stehende rezente Art gehalten wird. In Gefangenschaft leben derzeit etwa 30 Individuen; über die Bestände im Freiland existieren noch keine ernstzunehmenden Schätzungen. Es kann aber keinen Zweifel daran geben, daß nur strenge Schutzmaßnahmen und eine gezielte Nachzucht in Gefangenschaft die Zwergschimpansen vor dem Aussterben bewahren können.

Daher hat schon REYNOLDS (1968) eine gründliche Untersuchung dieser Art und das Ausschöpfen aller zur Verfügung stehender Informationsquellen gefordert.

b. Untersuchte Tiere

Systematik

Über die systematische Eingliederung des Bonobo bestehen seit seiner Entdeckung durch SCHWARZ (1929) Meinungsverschiedenheiten. SCHWARZ (1934) und RODE (1937) betrachten ihn lediglich als eigene Rasse, COOLIDGE (1933) dagegen will ihn zu einer eigenen Art erheben. TRATZ

& HECK (1954) schlagen sogar eine Eingliederung als eigene Gattung vor. Dagegen wenden sich SCHULTZ (1954) und FIEDLER (1956). SCHULTZ hält den Bonobo nur für eine Unterart, während FIEDLER im Anschluß an COOLIDGE eine Abtrennung als eigene Art für gerechtfertigt hält. Diese von FIEDLER vorgeschlagene Einteilung hat sich heute weitgehend durchgesetzt. Demnach sieht die systematische Stellung des Zwergschimpansen unter den Pongiden folgendermaßen aus:

Familie: Pongidae (Menschenaffen)

Gattung: Pan (Schimpanse)

Art: Pan troglodytes (Blumenbach 1799)

Lokalrassen:

Pan t. troglodytes

Pan t. schweinfurthi

Pan t. verus

Art: Pan paniscus (Schwarz 1929), Bonobo

An äußerlichen Unterschieden zu Pan troglodytes fallen vor allem der zierlichere Körperbau, die abweichende Gesichtsfärbung, die kleineren Ohren und die juvenil wirkende Schädelform auf.

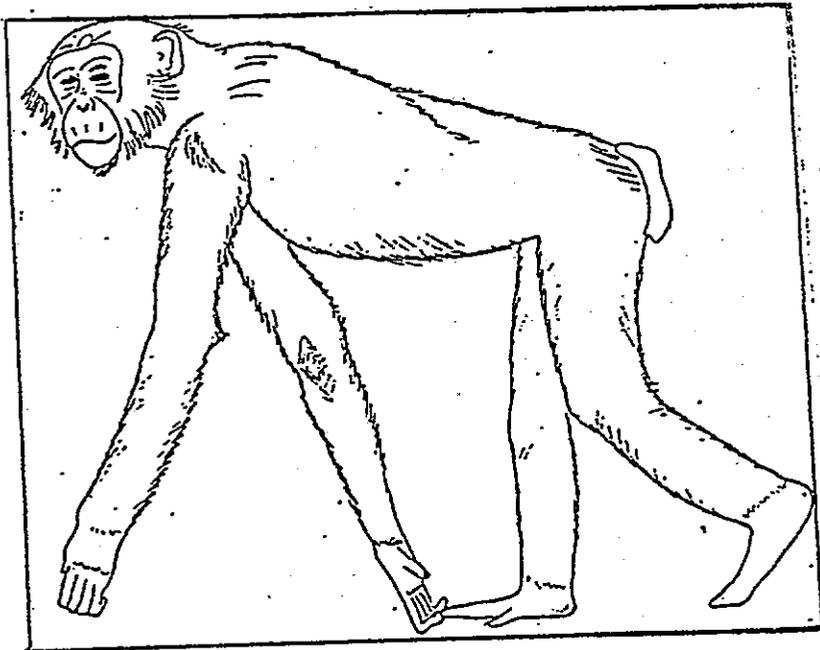


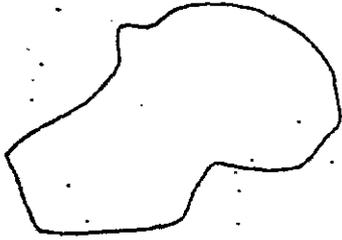
Abb. 1 Der Körperbau der Bonobos ist zierlicher und schlanker als der der Schimpansen



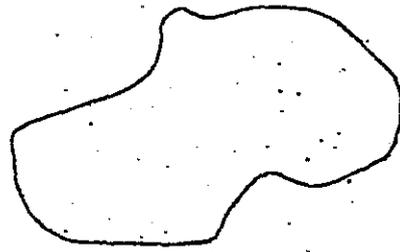
Abb. 2: Der Lebensraum
des Bonobo: Der Regen-
wald des Kongo mit
häufig überflutetem
Untergrund
(Foto de Wijs)



Abb. 3:
Die Gesichts-
färbung des
Bonobo weicht
von der des
Schimpansen
deutlich ab.
Typisch ist vor
allem das
dunkle Dreieck
über dem Mund



Schädelumriß eines 8-10
jährigen Bonobomännchens



Schädelumriß eines 8-10
jährigen Schimpansenmännchens

Abb. 4: Schädelumrisse von Bonobo und Schimpanse (nach TRATZ & HECK
1954)

Auch eine stärker ventralwärts gelegene Vagina, eine häufig vorkommende Verwachsung des Basalgliedes der 2. und 3. Zehe sowie die Tatsache, daß das weiße Haarbüschel über dem After, sonst juveniles Merkmal, oft bis ins Erwachsenenalter bestehen bleibt, gelten als typische Kennzeichen des Bonobo.

Da weiterhin auch die Chromosomen der beiden Schimpansenarten Unterschiede aufweisen (s. u.a. CHIARELLI, 1962) und bei vergleichenden Blutuntersuchungen ebenfalls charakteristische Differenzen gefunden wurden (SCHMITT 1962, WIENER et al. 1972, 1973, MOOR-JANKOWSKI et al. 1975), erscheint die Trennung beider Arten von der morphologisch-physiologischen Seite her deutlich. Die Frage ist nun, inwieweit entsprechende Unterschiede auch in der Ethologie beider Schimpansenarten auftreten.

Beobachtete Tiere

Die Beobachtungen wurden in den Zoologischen Gärten von Antwerpen, Stuttgart und Frankfurt an dreizehn Tieren im Alter von einem Tag bis ca. 24 Jahren durchgeführt, darunter fünf Männchen (1,0) und acht Weibchen (0,1).

Tabelle 1: Beobachtete Tiere

Name	Abkürzg. und Zucht- buchnr.	Geschlecht	Geschätztes Geburtsjahr bzw. Geburtstag	Ankunft im Zoo	Herkunft bzw. Eltern
<u>Antwerpen</u>					
Kitty	K (22)	0,1	ca. 1954	15.12.1957	Wildfang/Zaire
Lannie	L (26)	0,1	ca. 1953	16.06.1958	Wildfang/Zaire
<u>Stuttgart</u>					
Desmond	Des (57)	1,0	ca. 1970/71	13.12.1973 ⁺	Wildfang/Zaire
Vernon	Ver (58)	1,0	ca. 1970	13.12.1973 ⁺	Wildfang/Zaire
Masikini	Mas (54)	1,0	ca. 1968	13.12.1973 ⁺	Wildfang/Zaire
Katrin	Kat (55)	0,1	ca. 1968	13.12.1973 ⁺	Wildfang/Zaire
Kombote	Kom (56)	0,1	ca. 1968	13.12.1973 ⁺	Wildfang/Zaire
<u>Frankfurt</u>					
Salonga	S (52)	0,1	02.05.1973	---	Camillo/Margrit
Daniela	D (42)	0,1	17.06.1968	---	Camillo/Margrit
Natalie	N (46)	0,1	ca. 1966	25.11.1970	Wildfang/Zaire
Mato	Mato (38)	1,0	22.12.1963	---	Camillo/Margrit
Margrit	M (31)	0,1	ca. 1952	18.11.1959	Wildfang/Zaire
Camillo	C (15)	1,0	ca. 1952	19.04.1955	Wildfang/Zaire

⁺Des und Ver wurden 1972 gefangen, Mas, Kat und Kom 1968

c. Haltungsbedingungen

c.1. Unterbringung

Die Frankfurter Bonobos bewohnen einen etwa 28 m² großen Innenkäfig und einen ca. 36 m² großen Außenkäfig. Die Gehege sind durch eine Luke mit Plastikklappe miteinander verbunden, so daß die Tiere die meiste Zeit frei den Käfig wechseln können. Beide Gehege sind mit weitmaschigem Gitter abgeschlossen, vor dem Innenkäfig befindet sich außerdem noch ein nach außen verglaster Wärtergang. Das Inventar besteht aus zahlreichen Eternitliegeplatten in verschiedenen Höhen, Kletterstangen und beweglichen Gummiseilen, die allerdings fast alle schon bald von den Tieren zerstört wurden. Lediglich die Plastikketten im Außenkäfig hielten bisher stand. Beide Käfige sind durch die Einrichtung stark aufgegliedert und bieten ausreichend Sichtschutz für die Tiere. Die Einrichtung der Gehege wird von SCHERPNER (1967, 1970, 1975) im Detail beschrieben.

Mehrmals am Tage werden die Käfige durch Ausspritzen mit Wasser gereinigt, jeden Morgen gründlich mit einem Putz- und Desinfektionsmittel. Außerdem werden sie regelmäßig mit Dampf desinfiziert.

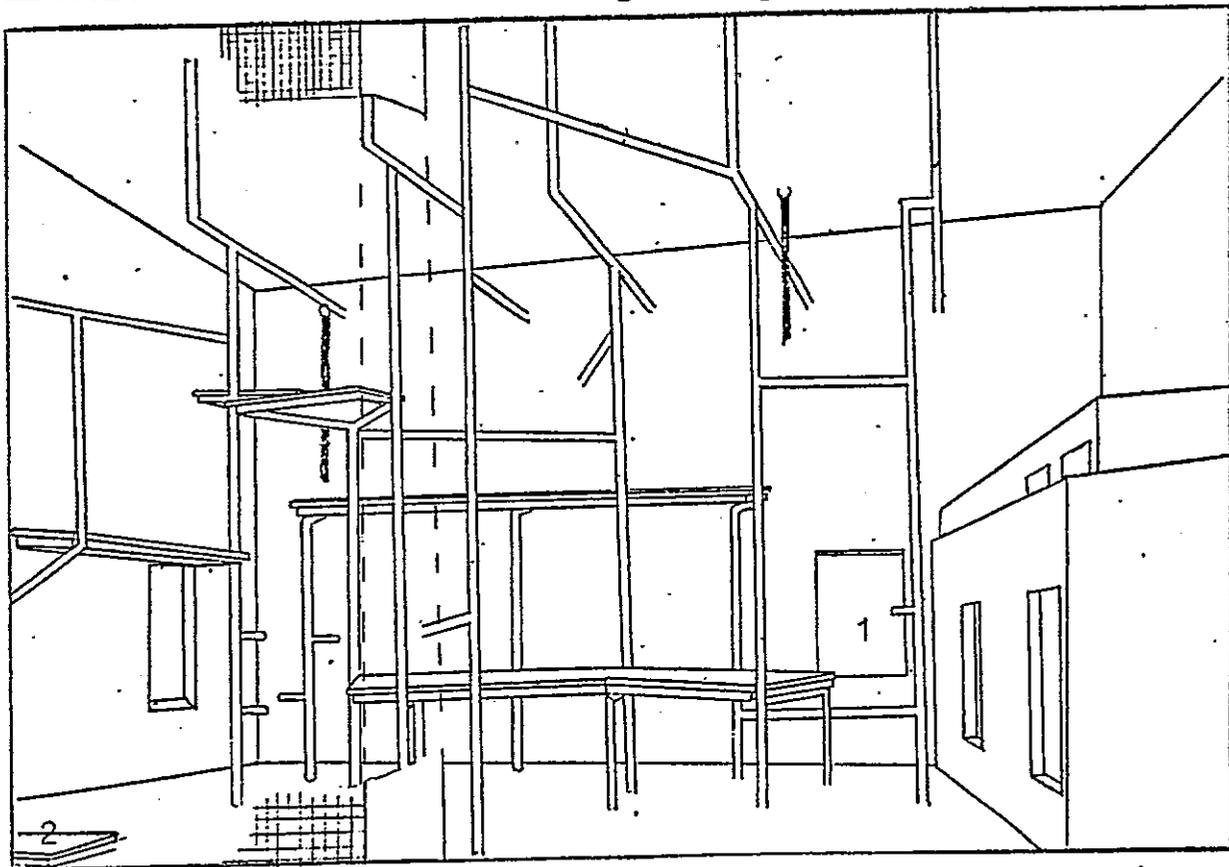


Abb. 5: Innenkäfig Frankfurt. 1 = Luke nach außen, 2 = Waage

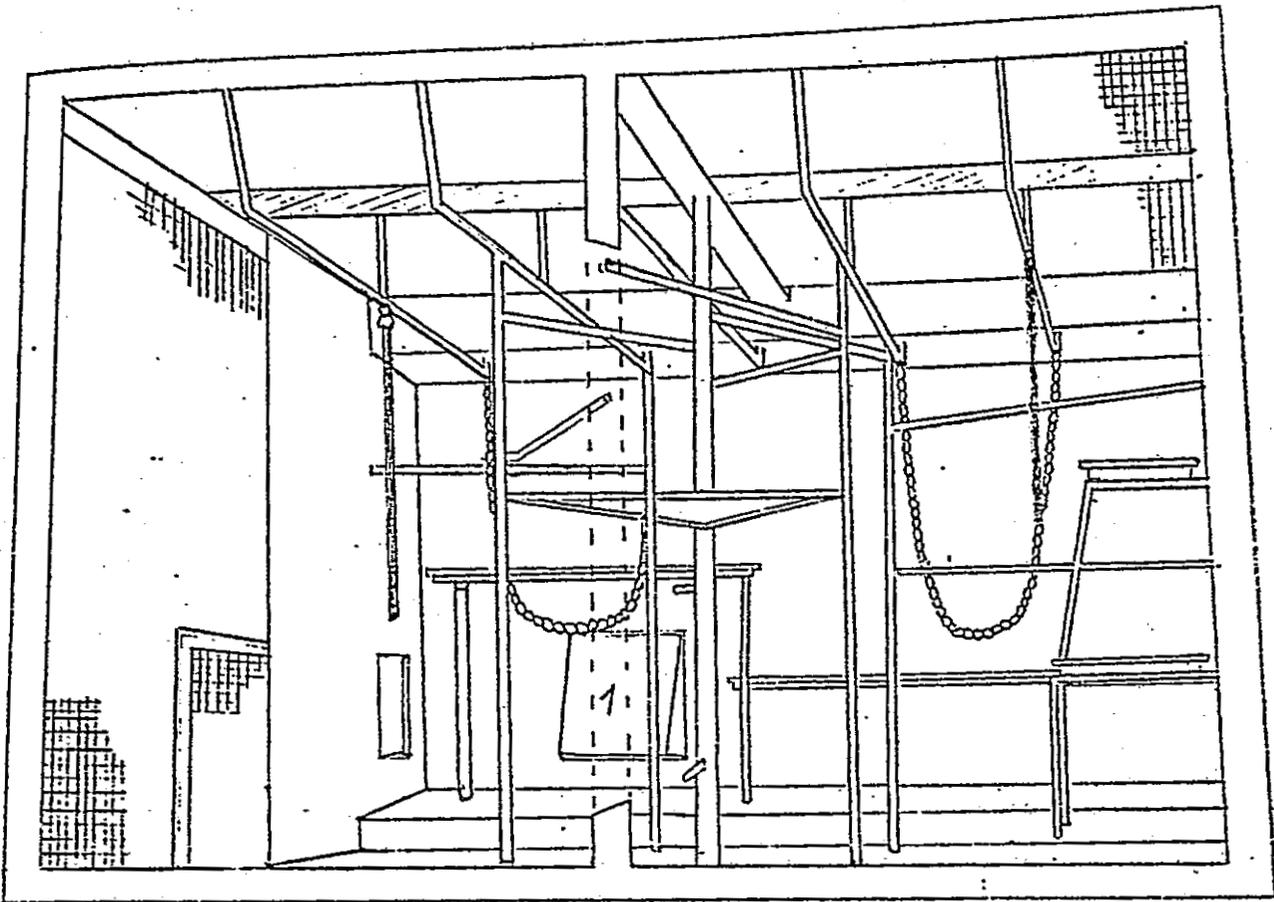


Abb. 6: Außenkäfig Frankfurt. 1 = Luke nach innen

Das Bonobogehege in Stuttgart ist nach dem gleichen Prinzip konstruiert wie das in Frankfurt. Auch hier wurde der Raum durch Kletterstangen und Podeste aus Holz stark aufgegliedert und bietet gute Sichtschutzmöglichkeiten. Einige Gummiseile und ein Metallkarussell sind als bewegliche Teile vorhanden. Der Käfig ist ca. 42 m^2 groß. Zum Besucherraum hin ist das Gehege mit einer Glasscheibe abgeschlossen. Es ist ein ca. $1,5 \text{ m}^2$ großes und etwa 50 cm tiefes Wasserbecken vorhanden, das morgens mit warmem Wasser gefüllt wird. Durch Druck auf eine Plasticscheibe können die Tiere aus drei Wanddüsen Wasser fließen lassen. Die Methoden der Käfigreinigung entsprechen denen von Frankfurt.

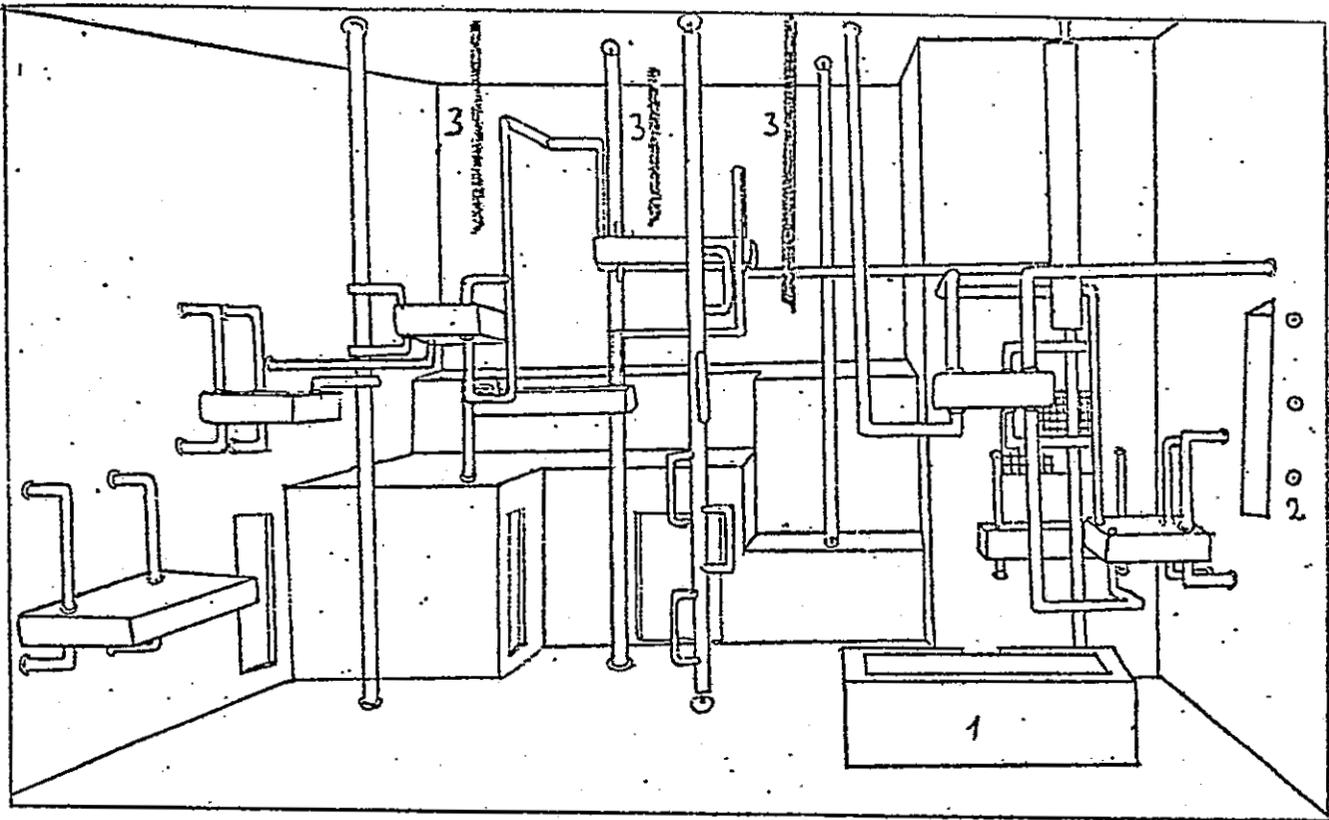


Abb. 7: Käfig in Stuttgart. 1 = Wasserbecken, 2 = Wasserdüsen,
3 = Gummitaue

Die Antwerpener Bonobos bewohnen einen ca. 16 m² großen Käfig, der im Vergleich zu den vorher beschriebenen Gehegen nur spärlich eingerichtet ist. Lediglich ein größeres Liegepodest und zwei kleine Sitzpodeste sind vorhanden, weiter ein Klettergerüst. Bewegliche Teile fehlen ganz, und der obere Teil des Käfigs ist für die Tiere nur schwer zugänglich. Sichtdeckung voreinander gibt es kaum, außerdem ist die Ausleuchtung des Käfigs bei schlechtem Wetter unzureichend. Vom Besucherraum sind die Tiere durch eine mehrteilige Glasscheibe abgetrennt. Nach meinen Beobachtungen wird der Käfig etwa zweimal in der Woche gründlich gereinigt.

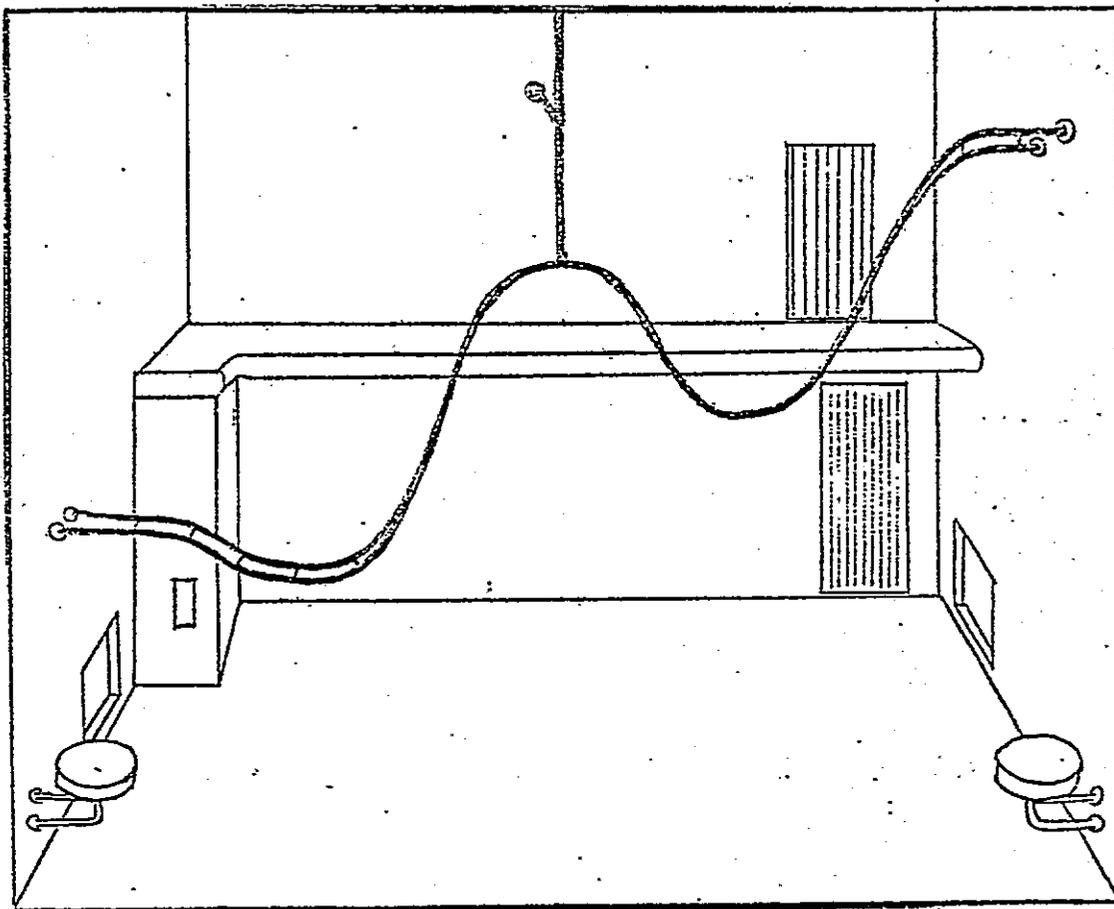


Abb. 8: Käfig in Antwerpen.

c.2. Ernährung

Die Hauptmahlzeit der Frankfurter Bonobos besteht aus einem Futterbrei. Es handelt sich um die Abwandlung einer von WACKERNAGEL (1966) und RATCLIFFE (1966) zusammengestellten Standardfuttermischung. Der Brei enthält u.a. Eier, Schichtkäse, Getreideschrot, gekochtes Hackfleisch, Magermilchpulver, Mineralsalze, Trockenhefe, Vitamine und Kakao. (Die genaue Zusammensetzung gibt JANTSCHKE, 1975, an). Der Geschmack wird von Zeit zu Zeit variiert, um die Mahlzeit nicht zu eintönig werden zu lassen. Gegen Abend erhalten die Tiere eine Obst- und Gemüsemahlzeit je nach Jahreszeit. Morgens und im Laufe des Tages bekommen sie immer wieder kleinere Futterportionen, bestehend aus reichlich Karotten, Keimgetreide, Zwieback, Erdnüssen, Sonnenblumenkernen, Kirschen etc. Weiterhin werden frische Zweige,

Maiskolben sowie Kräutertee und Kakao gereicht (s. auch JANTSCHKE 1975).

Die Stuttgarter Bonobos erhalten am frühen Vormittag eine größere Obst- und Gemüsemahlzeit je nach Jahreszeit. Mittags wird ein Sere-mil-Bananen-Apfel-Brei gefüttert mit reichlichem Kleiezusatz zur Förderung der Verdauung. Abends bekommen die Tiere noch einmal Obst. Zwischendurch werden auch hier Sonnenblumenkerne, Mais und frische Zweige gereicht, weiterhin Trocken-Magermilch mit Traubenzucker und Eiern.

In Antwerpen wird den Tieren die Hauptmahlzeit am Vormittag in Form von Obst und Gemüse nach Jahreszeit gegeben. Weiterhin bekommen sie ein Stück einer sog. "paté", einer Art Pastete aus Getreideschrot, Haferflocken, Magermilchpulver, Sojamehl, Palmöl, gekochtem Reis und gekochtem Fleisch sowie Vitaminen, Kalk etc. Als Zwischenmahlzeiten erhalten die Bonobos gekochten Reis, Butterbrot mit Marmelade oder Honig, Sonnenblumenkerne, Erdnüsse und im Sommer frische Zweige. Weiterhin wird süße Kondensmilch mit Ei gefüttert, abends folgt schließlich noch eine Obstmahlzeit.

d. Methode

Das Verhalten von 13 Zwergschimpansen in den Zoologischen Gärten von Antwerpen, Stuttgart und Frankfurt wurde beobachtet und in Tonbandprotokollen, Filmen, Video-Bändern und Fotografien festgehalten. Die 6 (später 5) Frankfurter Tiere wurden über einen Zeitraum von 32 Monaten hinweg kontinuierlich beobachtet, unterbrochen von einem 6wöchigen und zwei kürzeren Aufenthalten in Stuttgart (5 Tiere) sowie zwei einwöchigen Aufenthalten in Antwerpen (2, später 3 Tiere). Das hat zur Folge, daß der Schwerpunkt bei der Beschreibung der Frankfurter Bonobos auf der Entwicklung von Verhaltensweisen in diesem Zeitraum liegen wird, während die anderen beiden Gruppen eher stichprobenartig beschrieben werden. Da aber auch das Verhalten der Stuttgarter und Antwerpener Tiere mehrmals, zu verschiedenen Zeitpunkten, protokolliert wurde, sind hier ebenfalls einige Aussagen über Verhaltensänderungen in einem bestimmten Zeitraum möglich. Durch die Unterschiede in den Haltungsbedingungen und in der Gruppen-

zusammensetzung kann weiterhin der Einfluß der Umweltbedingungen untersucht werden.

Die Beobachtungen wurden grundsätzlich über den Tag verteilt. Wenn allerdings gravierende Änderungsprozesse innerhalb der Gruppenstruktur abliefen (z.B. während eines Rangwechsels) wurde auf den Verhaltensvergleich zu verschiedenen Tageszeiten verzichtet zugunsten einer Konstanthaltung der zeitlichen Beobachtungsbedingungen, um die gruppenintern bedingten Verhaltensänderungen besser erfassen zu können.

Die sukzessive gewonnenen Daten über den Tagesrhythmus der Tiere wurden ergänzt durch eine 24-Stunden-Beobachtung sowie zwei Nachtbeobachtungen, eine im Winter und eine im Sommer. Um die Reaktionen der Bonobos auf verschiedene ungewohnte Situationen zu prüfen, wurden sie u.a. mit einem vor dem Käfig angebrachten 1x1m großen Spiegel konfrontiert, weiterhin wurden farbige Holzstücke, Naturholzstücke und Tennisbälle in die Gehege gegeben.

Das Verhalten aller Tiere wurde möglichst gleichmäßig protokolliert. Insgesamt wurden für die Frankfurter Gruppe knapp 300 Beobachtungsstunden aufgezeichnet, in Stuttgart 110 und in Antwerpen 50.

Eine der hauptsächlichen Fehlerquellen lag darin, daß die Tiere in Frankfurt meist frei zwischen Innen- und Außenkäfig wechseln konnten. Da nur jeweils die Beobachtung eines Käfigs möglich war, ist die Häufigkeit einiger Verhaltensweisen für diese Gruppe sicher nicht voll erfasst worden. Weiterhin gingen durch die akustische Abdämmung zwischen Käfig und Besucherraum wesentliche Teile der Lautgebung verloren. Im Käfighintergrund ablaufende Vorgänge konnten schlechter beobachtet werden, so daß auch hier sicherlich Feinheiten verloren gingen. Daß grundsätzlich ein einzelner Beobachter bei rasch ablaufenden Verhaltenssequenzen mit mehreren Tieren nicht alle Einzelheiten erfassen kann, versteht sich von selbst.

Trotz all dieser Fehlerquellen habe ich den Versuch gemacht, die Daten nicht nur qualitativ beschreibend, sondern bis zu einem gewissen Grade auch quantitativ darzustellen. Dies halte ich insofern für vertretbar, als alle Verhaltensteile relativ gleichmäßig betref-

fen sind. Die Absolutwerte dieser Elemente sind zwar nur mangelhaft erfaßt; die Beziehungen zueinander dürften aber durch die Beobachtungsfehler keine grundsätzliche Änderung erfahren haben. Von der gleichen Überlegung geht auch van HOOFF (1973) in einer ähnlichen Arbeit mit Schimpansen aus. Die quantitative Auswertung wurde weiterhin auf diejenigen Verhaltensweisen beschränkt, die genügend häufig auftraten, um die Fehlerquellen nicht zu stark ins Gewicht fallen zu lassen.

Die Verhaltensprotokolle waren zunächst in ungekürzter Form auf Tonband gesprochen worden, wobei jede volle Minute markiert wurde. Dies Verfahren ist einer vorgefertigten Checkliste in diesem Falle vor allem aus drei Gründen vorzuziehen:

1. Die Aufmerksamkeit konnte stets voll auf die Tiere gerichtet bleiben.
2. Hat man eine Checkliste vorliegen, so neigt man dazu, auch leicht abweichende Verhaltensweisen in dieses Schema zu pressen. Diese Gefahr erschien gerade in Anbetracht der Größenordnung der zu erwartenden Unterschiede zum "normalen" Schimpansenverhalten recht groß.
3. Der Mangel an Wissen über die Ethologie des Bonobo machte die vorherige Erstellung einer exakten Checkliste praktisch unmöglich.

Eine ähnliche "freie" Beobachtungsmethode ist von CHANCE (1956) und ALTMANN (1962, 1965) praktiziert worden. Der letztgenannte Autor hat die Vor- und Nachteile eines solchen Vorgehens eingehend diskutiert.

Die Protokolle wurden zunächst abgeschrieben und dann anhand dieser Aufzeichnungen nachträglich eine Checkliste erstellt. Sie umfasste diejenigen Verhaltensweisen, die nach den oben erwähnten Kriterien für eine quantitative Auswertung geeignet erschienen. Die Übertragung der Daten wurde nach folgenden Prinzipien vorgenommen:

- a. Soziale Interaktionen wurden zunächst nur in Form von Zweierbeziehungen erfaßt. Das ist sicherlich eine starke Vereinfachung. KUMMER (1967) beispielsweise hat schon bei Pavianen festgestellt, daß drei und mehr Tiere gleichzeitig bestimmte Rollen bei einem sozialen Ereignis spielen können. Die Beschränkung auf zwei "Hauptakteure",

kenntlich an der wechselseitigen Ausrichtung von Blick, Lokomotion etc., scheint im Interesse einer klaren Darstellung der Daten vertretbar. Zum gleichen Ergebnis kommt auch van HOOFF (1973).

b. Das Auftreten bestimmter Verhaltensweisen innerhalb der Beobachtungszeit wurde immer dann neu eingetragen, wenn der Partner gewechselt wurde, andere Aktivitäten zwischen den beiden gleichen Verhaltenselementen lagen oder ein bestimmtes, für jedes Verhaltenselement festgesetztes Zeitlimit überschritten wurde. Das hat insofern einen Informationsverlust zur Folge, als Dauer und Frequenz nicht mehr getrennt werden können. Eine Differenzierung in Bezug auf diese beiden Größen wäre aber in Anbetracht der oben geschilderten Fehlerquellen und der Tatsache, daß die Dauer nur mit einer Schwankungsbreite von $\pm 1/2$ Minute erfaßt werden konnte, ohnehin fragwürdig gewesen. Aus den gleichen Gründen wurde auf die Untersuchung der zeitlichen Abfolge der Verhaltensweisen verzichtet. Die statistische Auswertung der Daten wurde nach KOLLER (1969) vorgenommen.

Die nicht in der Checkliste aufgeführten Teile des Verhaltens sind qualitativ beschreibend dargestellt worden. Zur Verdeutlichung mancher Aussagen werden Protokollauszüge wiedergegeben. Alle Zeichnungen wurden nach Fotografien oder Filmsequenzen angefertigt.

Auch an dieser Stelle möchte ich noch einmal ausdrücklich darauf hinweisen, daß zwischen qualitativer und quantitativer Darstellungsart in dieser Arbeit kein grundsätzlicher Unterschied besteht. Die quantitativen Beschreibungen sind gedacht zur Verdeutlichung, Unterstützung und Absicherung der qualitativen Ergebnisse, keinesfalls aber wird der Anspruch auf absolute Genauigkeit erhoben. Was erfaßt werden konnte, sind Relationen zwischen Verhaltenselementen und Relationen zwischen Individuen. Mehr war im Rahmen der umfassenden Zielsetzung dieser Arbeit weder möglich noch beabsichtigt.

e. Zur Kategorisierung des Verhaltens

Verhalten ist eine Folge von kontinuierlich ineinandergreifenden Elementen. Um Verhaltensweisen erfassen und darstellen zu können, muß der menschliche Beobachter diesen kontinuierlichen Ablauf in diskrete Einheiten zerlegen. Die Größe dieser Einheiten kann im

Prinzip willkürlich gewählt werden, es stellt sich aber die Frage, nach welchen Kriterien das geschehen soll. Diese Schwierigkeit sehen auch MÜCKE (1975) und van HOOFF (1973), der sie eingehend diskutiert. In dieser Arbeit möchte ich mich an den Vorschlag halten, den der letztgenannte Autor zur Lösung dieses Problems macht:

"It is ... possible to distinguish a number of typical elements of behaviour each of which has some more or less stereotyped formal characteristics that distinguish it from other elements, and which do not seem to be subdivisible into components that can occur independently."

ALTMANN (1965) nennt diese Elemente die "natürlichen Einheiten des Verhaltens".

Die Zusammenfassung einzelner Verhaltensteile zu größeren Komplexen erfolgt also aufgrund formaler Ähnlichkeiten und bei einer engen gegenseitigen Abhängigkeit des Auftretens. Auf diese Weise lassen sich Kategorien wie "grooming", "Spiel" etc. bilden, auf die ich später noch näher eingehen werde.

f. Danksagungen

Diese Arbeit widme ich meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. F. Merkel, zu seinem 65. Geburtstag. Ich danke ihm herzlich für die Annahme der Arbeit und die vielfältigen Anregungen, die ich durch ihn erhalten habe. Ohne den verlässlichen Rückhalt bei ihm und sein stets offenes Ohr für alle Fragen und Probleme wäre die Fertigstellung dieser Dissertation nicht möglich gewesen.

Mein herzlicher Dank gilt auch Herrn Dr. F. Jantschke, der die Arbeiten im Zoo Frankfurt betreute. Neben seiner tatkräftigen praktischen Unterstützung waren mir die zahlreichen Gespräche mit ihm eine wertvolle Hilfe.

Die Herren Direktoren W. Van den bergh (Antwerpen), Prof. Dr. W. Neugebauer (Stuttgart), Prof. Dr. Dr. B. Grzimek und Dr. R. Faust (Frankfurt) ermöglichten mir die Beobachtung der Bonobos in den von ihnen geleiteten Zoos. Insbesondere möchte ich auch für die große Gastfreundschaft danken, mit der ich in Antwerpen und Stuttgart aufgenommen worden bin.

Von den Herren Zoo-Assistenten B. van Puijenbroeck (Antwerpen), Dr. A. Brotzler und Dr. J. Lange (Stuttgart) sowie dem Stuttgarter Veterinärmediziner Dr. K. Reichel erhielt ich wichtige Anregungen und Hinweise.

Herrn Revierwärter H. Klose (Frankfurt) sowie allen anderen Tierpflegern in Frankfurt, Stuttgart und Antwerpen danke ich für manche Hilfe und Rücksichtnahme.

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Obertierpfleger H. Scharpf und Frau G. Scharpf (Stuttgart). Ihre tatkräftige praktische Unterstützung und ihre große Gastfreundschaft haben mir sehr geholfen. Vor allem aber erhielt ich durch ihr Einfühlungsvermögen in die Psyche der Menschenaffen in zahlreichen Gesprächen wertvolle Einsichten und Anregungen.

Frau R. Bürkle (Stuttgart), Dr. J. de Wijs und Frau A. de Wijs (Antwerpen) stellten mir außerordentlich aufschlußreiches Bild- und Filmmaterial zur Verfügung und gaben mir wichtige Hinweise. Darüberhinaus waren Herr und Frau de Wijs ausgezeichnete Gastgeber.

Meine Freunde und Kollegen, insbesondere Herr Dr. J. Lethmate, halfen mir mit wertvoller Kritik und zahlreichen Anregungen. Ihnen allen möchte ich herzlich für ihre Unterstützung danken.

II. Das Verhaltensrepertoire

Wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, ist unser Wissen über die Ethologie des Zwergschimpansen auf dem Gebiet des Sozialverhaltens besonders gering. Aus diesem Grunde soll es hier im Mittelpunkt des Interesses stehen. Zunächst aber wird kurz das nichtsoziale Verhaltensrepertoire beschrieben, dann das Sozialverhalten in allgemeiner Form. Daran schließen sich einige Überlegungen über den Einfluß der Gefangenschaftsbedingungen auf das Verhaltensrepertoire an. Es folgt die Darstellung der speziellen Sozialstruktur aller drei Gruppen mit einer abschließenden Diskussion des Verhaltens von *Pan paniscus* im Vergleich zu *Pan troglodytes*.

a. Verhalten ohne direkten Bezug auf einen Sozialpartner

a.1. Lokomotion

a.1.1. Beobachtungen in natürlicher Umgebung

Frau de Wijs und Herr Dr. med. de Wijs haben die heute in Stuttgart lebenden Bonobos während ihres Aufenthaltes in Zaire z.T. mehrere Jahre in Pflege gehabt. Aus dieser Zeit stammendes Foto- und Filmmaterial sowie zahlreiche mündliche Mitteilungen bilden die Grundlage dieses Abschnittes. Auch an dieser Stelle möchte ich mich noch einmal herzlich für die Genehmigung zur Verwendung der Daten bedanken.

Die Fortbewegung auf flachem Boden zeigte gegenüber dem Verhalten im Zoo keine prinzipiell abweichenden Elemente. Daher werde ich darauf erst im nächsten Abschnitt genauer eingehen. Bemerkenswert scheint mir allerdings, daß das bipede Stehen und Laufen häufig im Dienste der Sichtverbesserung im hohen Gras stand.

Beim Hinaufklettern auf Bäume wurden zwei unterschiedliche Techniken angewandt, je nachdem, ob der Stamm oder eine herabhängende Liane etc. zum Aufstieg diente. Zum Erklettern von Baumstämmen wurde die Stemmethode benutzt, auf die schon REYNOLDS & REYNOLDS (1965) und KORTLANDT (1968) hingewiesen haben. Sie wird auch an Stämmen eingesetzt, die das Tier kaum zur Hälfte umfassen kann. Dabei umgreifen die Arme den Stamm so weit wie möglich, die angehockten

Beine stemmen den Körper in die Höhe. Dann werden beide Arme gleichzeitig nach oben geschoben etc. Die entstehende Bewegung ist sprunghaft. An Lianen, Zweigen usw. wurde eine andere Methode angewandt: Alle vier Extremitäten umgreifen den Halt, Hände und Füße werden wie beim vierbeinigen Laufen alternierend eingesetzt. Die Hebearbeit wird vor allem mit den Armen geleistet. Die Bewegung ist kontinuierlich. Es existieren Übergangsformen zwischen beiden Techniken an Gegenständen, die zum Umgreifen mit Händen und Füßen zu dick sind, aber mit den Armen weitgehend umfaßt werden können. Der Körper wird auch dabei mit den Beinen hochgestemmt, die Extremitäten werden jedoch alternierend bewegt. Auch an einem schräg stehenden dicken Stamm wurde diese Technik angewandt.



Abb. 9: Stemmklettern an dicken Baumstämmen

Auf den Bäumen (die Tiere bewegten sich oft in Höhen bis zu 25m) dominierte das vierbeinige Laufen wie auf dem Boden, sofern die Äste dick genug waren. Andernfalls wurde Halt nach oben gesucht. Auch in Ruhepositionen verankerten sich die Tiere mit mindestens einer Extremität im Baum. Die langsame Fortbewegung in Regionen mit dünnen Zweigen ging kletternd vonstatten, d.h. es waren immer 2-3 Extremitäten gleichzeitig mit der jeweiligen Stütze in Kontakt. Oft wurden auch mehrere Zweige zusammen ergriffen. Meist aber bewegten sich die Bonobos in den Bäumen sehr rasch fort. Das von den Gibbons bekannte Schwinghängeln, bei dem im typischen Falle die Arme alternierend eingesetzt werden und die Beine kaum eine Funktion haben,

trat in dieser extremen Form nicht auf. Mehrere Armschwünge hintereinander kamen zwar vor, aber nur, wenn eine Stütze für die Füße fehlte. Außerdem waren sie mit starkem Höhenverlust verbunden. Die rasche Fortbewegung der Zwergschimpansen über dem Boden läßt sich eher beschreiben als eine Folge von ein- oder beidhändigen Einzelschwüngen, wobei der Ast etc., um den geschwungen wird, meist springend erreicht wird. Diese Sprünge können Distanzen von mehreren Metern überbrücken. Nach einem Schwung sucht das Tier mit den Füßen wieder Halt, ähnlich wie JANTSCHKE (1972) es für das "Stützhangeln" der Orang-Utan beschrieben hat. Gelegentlich folgt einem solchen Schwung eine Flugphase, aus der sich das Tier meist mit den Beinen oder allen vier Extremitäten abfängt.

Als besonders geschickt erwiesen sich die Tiere in der Technik des "gebremsten Fallens" durch dichtes Laub. Wie in den von de Wijs überlassenen Filmen deutlich wird, ließen sie sich aus einer Höhe von mehreren Metern durch die Zweige auf den Boden herabfallen. Eine andere Abstiegstechnik bestand darin, daß die Bonobos auf oder an dünne Zweige sprangen, die sich dann mit ihnen bis zum Boden durchbogen. Auch ein Herabklettern oder Herunterrutschen am Stamm wurde beobachtet.

Insgesamt gesehen zeigten sich die Tiere hier schon in frühem Alter (ca. 3 Jahre) als sehr geschickte und sichere Kletterer mit großer Sprungkraft und erstaunlichem Balancevermögen. So lief beispielsweise der damals ca. 5jährige Masikini mit dem nur etwa 2 Jahre jüngeren Vernon vor dem Bauch mehrere Meter rasch auf einem dünnen Ast entlang. Diese Eindrücke stimmen überein mit den Beobachtungen und Überlegungen von HORN (1975):

"Recent anatomical studies have shown that the scapula of *Pan paniscus* is more like those of *Hylobates* spp. than of *Pan troglodytes*. The implication of this is that *Pan paniscus* may include arm-swinging or even brachiating as a greater component of its normal locomotor behavior than does *Pan troglodytes*. ... Since *Pan paniscus* depend on areas of dry forest for a majority of their diet, their scapular specialization and smaller size may be adaptations for greater arboreality to facilitate travel from dry forest to dry forest through swamp forests during periods of high water."

Die oben beschriebenen Lokomotionsformen, insbesondere die weiten Sprünge und die Technik des gebremsten Fallens würden eine Fortbewegung über längere Strecken ohne Bodenberührung ermöglichen.

Die Spielformen der Lokomotion in natürlicher Umgebung unterscheiden sich nicht wesentlich von denjenigen, die unter Gefangenschaftsbedingungen auftraten. Daher werden auch sie erst später erläutert. Im Zoo nicht möglich waren allerdings zwei Formen: Das Wippen mit langen, federnden Ästen und das sich Hinabrollen-lassen auf abschüssigem Boden.

a.1.2. Fortbewegung auf flachem Boden

Die Lokomotion im Zoo ist bestimmt und geprägt durch Beschaffenheit und Einrichtung der Gehege. Einige allgemeingültige Bewegungsweisen werden aber auch trotz unterschiedlicher Bedingungen deutlich.

Vierbeiniges Laufen

Die weitaus häufigste Art der Fortbewegung auf dem Boden ist das vierbeinige Laufen. Die Füße werden dabei flach oder mit gekrümmten Zehen aufgesetzt, die Hände berühren den Boden mit den Mittelgliedern der Finger. Es handelt sich dabei um das typische, auch von Schimpanse und Gorilla beschriebene "knuckle-walking" (TUTTLE 1967). Beim langsamen Gehen werden Hände und Füße jeweils alternierend aufgesetzt, wobei die Füße unmittelbar hinter oder neben den Händen platziert werden. Das Tempo dieser Fortbewegungsart kann gesteigert werden bis zum Rennen, das sich vom langsamen Gehen nur durch Schrittgröße und -tempo unterscheidet. Diese Form tritt aber relativ selten auf, da die Tiere bei Gelegenheiten wie Flucht, Spieljagd etc. häufig nach oben ausweichen. HÜBSCH (1969) hat sie bei den Frankfurter Bonobos überhaupt nicht beobachtet. Sie tritt dort noch seltener auf als in Stuttgart, wo diese Fortbewegungsart für die dortigen Zwergschimpansen bereits von BÜRKLE (1974) beschrieben wurde.

Die schnellste Lokomotionsform auf dem Boden ist der Galopp. Der Körper wird weit gestreckt, Hände und Füße werden jeweils leicht versetzt und fast gleichzeitig aufgesetzt.

Zweibeiniges Laufen

Die bipede Lokomotion tritt fast ausschließlich in drei verschiedenen Situationen (und deren spielerischen Abwandlungen) auf.

1. Das Tier benötigt Arme und/oder Hände für etwas anderes, beispielsweise zum Tragen von Gegenständen, zum Stützen eines Jungtieres, zum Wärmen des Oberkörpers bei niedrigen Temperaturen.
2. Die Sicht soll durch Aufrichten verbessert werden, z.B. an einer hohen Brüstung (im Freiland in hoher Vegetation).
3. Im Rahmen des Imponierverhaltens oder bei allgemein sehr hohem Erregungsniveau.

In anderem Kontext findet man das zweibeinige Laufen nur sehr kurzfristig, z.B. beim Zulaufen auf eine Stange, die erklettert werden soll, oder wenn das Jungtier die letzten Schritte auf die Mutter zugeht. Der in 3. geschilderte Fall tritt meist im Rahmen eines recht stereotypen Verhaltensablaufes auf: Zunächst richtet sich das Tier auf, pendelt bei herabhängenden Armen mit dem Oberkörper hin und her, bei höherer Intensität tritt es dabei von einem Fuß auf den anderen. Schließlich stürmt es, zweibeinig laufend, vornübergebeugt mit angewinkelten Armen und auswärts gedrehten Ellenbogen los, um den Imponierlauf mit einem dröhnenden Schlag oder Tritt auf einen entsprechenden Gegenstand zu beenden. In den beiden anderen Fällen ist die Haltung dagegen weitestgehend variabel. Der Grad der Aufrichtung, die Haltung der Arme und die Geschwindigkeit des Laufens können frei variiert werden.

Krückengang

Bei dieser Lokomotionsform werden die angehockten Beine gleichzeitig zwischen den aufgestützten Armen durch nach vorn geschwungen. Sie ist von JANTSCHKE (1972) als vor allem für Orang-Utan typisch beschrieben worden. Bei den Bonobos trat sie auf, wenn z.B. Margrit in Frankfurt den schlafenden Säugling durch die angewinkelten Beine stützte oder wenn die Tiere etwas zwischen Bauch und Oberschenkel eingeklemmt transportierten, wie es auch schon von HÜBSCH (1969) beschrieben wurde.

Hockgang

Ebenfalls schon von HÜBSCH erwähnt ist ein Vorwärtsrutschen in der Hocke, wobei die Füße kaum angehoben werden, das Gesäß über den Boden rutscht und eine starke seitliche Drehbewegung aus der Hüfte heraus vollführt wird. Es tritt z.B. beim Aufsammeln von Futter vom Boden auf.



Abb. 10: Aufrechtes Stehen beim Manipulieren mit beiden Händen



Abb. 11: Aufrechtes Laufen beim Tragen von Gegenständen

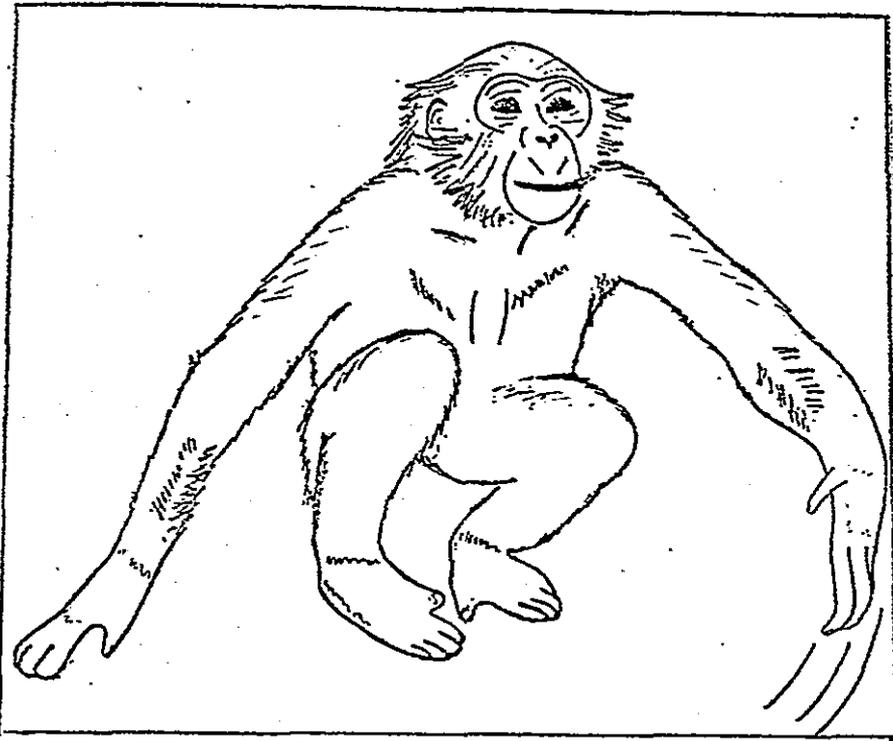


Abb. 12: Abspringen vom
Boden
(nach Foto Bürkle.)

Zum vierbeinigen Laufen s. auch Abb. 1.

a.1.3. Fortbewegung über dem Boden

Klettern

Diese Fortbewegungsweise tritt im Zoo häufig auf, wahrscheinlich wird sie durch den geringen Stangendurchmesser und das Material der Stangen stark gefördert. Hände und Füße umgreifen im Zangengriff Stange, Kette oder Tau. Eine Stütze wird erst losgelassen, wenn die nächste sicher ergriffen ist. Die Arme leisten meist die Hauptarbeit und ziehen den Körper voran. Seltener ist ein Stemmklettern an dickeren Gegenständen möglich, bei dem die Beine den Körper vorwärtschieben. Es treten alle Übergangsformen auf. Ein vierbeiniges, rein hängendes Klettern kommt nicht häufig vor. in der Mehrzahl der Fälle wird nach oben und unten Halt gesucht.

Laufen auf Stangen

Selbst auf den schmalen und glatten Stangen der Käfigeinrichtungen balancierten die Bonobos häufig vierfüßig laufend entlang, oft sogar noch mit einem Jungtier an Bauch oder Rücken. Diese Beobachtungen decken sich mit den Eindrücken aus natürlicher Umgebung. Die Bewe-

gungsweise entspricht dem vierbeinigen Laufen auf dem Boden, nur werden Hände und Füße voreinander statt nebeneinander aufgesetzt und umgreifen dabei die Stange.

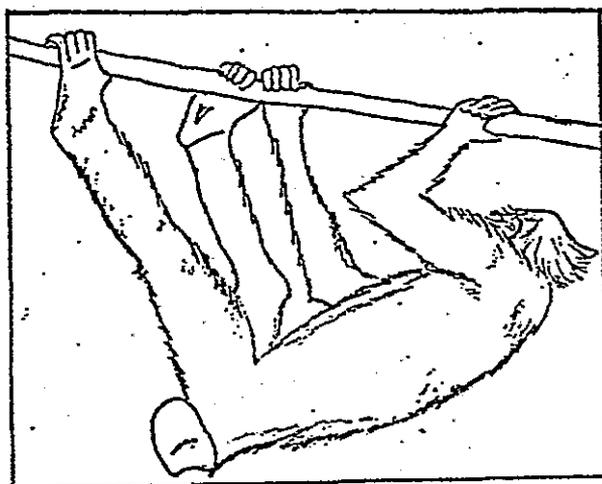
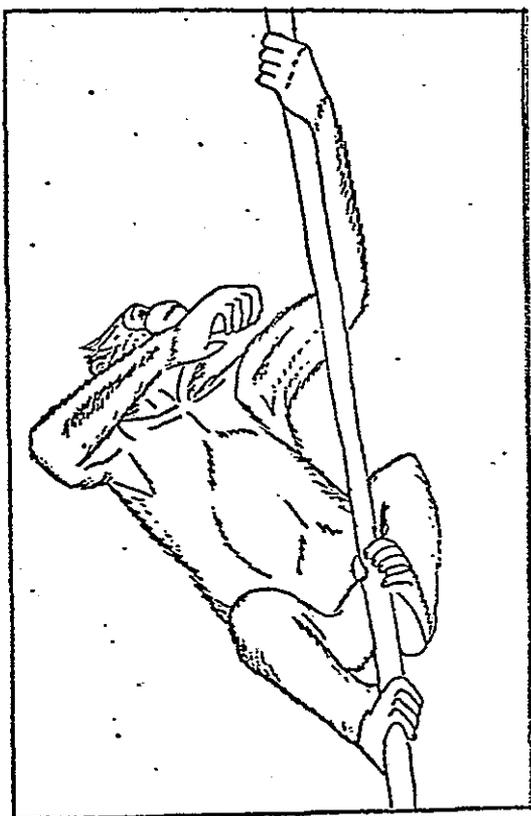


Abb. 13 (oben): Vierbeiniges hängendes Klettern (selten)

Abb. 14 (links): Klettern bei geringem Stangendurchmesser

Hangeln

Echte Brachiation, d.h. Fortbewegung nur mit Hilfe der Arme, tritt bei den Bonobos selten auf, beispielsweise bei der Lokomotion am Deckengitter, wenn keine Stange erreichbar ist. Beide Hände greifen abwechselnd vor, wobei die eine erst losläßt, wenn die andere wieder Halt hat. Der ganze Körper vollführt bei jedem Griff eine starke seitliche Drehung. Wesentlich häufiger tritt einhändiges oder beidhändiges Schwinghangeln auf, das auch schon unter den Beobachtungen in natürlicher Umgebung erwähnt wurde. Genau genommen müsste man es als *S p r i n g* hangeln bezeichnen, da eine Fortbewegung auf demselben Höhenniveau nur durch die Sprungkraft der Beine erreicht werden kann. Im typischen Falle springt das Tier schräg nach vorne oben ab, ergreift mit einer oder beiden Händen die Stütze, läßt den Körper durchschwingen und landet mit beiden Füßen oder allen vier Extremitäten am nächsten Punkt.



Abb. 15: Lokomotion über dem Boden, Schwinghangeln
a: Absprungphase
b: Schwungphase
c: Landephase (die Füße ergreifen den Halt zuerst!)

Zwischen dem Loslassen der ersten Stütze und der Landung kann eine mehr oder weniger lange Flugphase liegen. Besonders dabei geht Höhe verloren, die beim nächsten Absprung wieder gewonnen werden muß. Bei einem Sprung mit anschließender Schwing- und Flugphase kann eine Distanz von mehreren Metern überwunden werden. Springt das Tier an ein bewegliches Objekt, z.B. an ein Seil, so sind Schwing- und Flugphase ersetzt durch eine Haltephase, nach der es mit beiden Beinen landet.

"Gebremstes Fallen"

Gelegentlich kommt es vor, daß die Tiere die Sprungphase ausfallen lassen und mehrere einhändige Schwünge hintereinander ausführen. Die Beine treten dabei überhaupt nicht in Aktion. Nach jeder Schwungphase folgt hier fast immer eine Flugphase, nach der eine in Relation zum ersten Haltepunkt tiefer und in Bewegungsrichtung liegende Stütze ergriffen wird. Mehrmals hintereinander ausgeführt hat diese Lokomotionsform einen starken Höhenverlust zur Folge, so daß es sich im Grunde auch hier um ein gebremstes Fallen handelt.

Springen

Im entsprechenden umgekehrten Fall fällt die Schwungphase aus, d.h. die Landung folgt unmittelbar auf den Sprung. Wird von oben nach unten gesprungen, z.B. auf den Boden, so wird das Körpergewicht zunächst mit den Beinen abgefangen, danach oft auch mit Händen und Unterarmen. Beim Springen von unten nach oben, z.B. vom Boden auf ein Podest, springt das Tier aus der Hocke ab, erreicht mit den Armen zuerst das Ziel und zieht die Beine nach.

Zum Abschluß der Beschreibung von Lokomotionsformen mit "Ernstbezug" muß noch einmal betont werden, daß der Bewegung über dem Boden bei den Bonobos eine große Bedeutung zukommt. Wie auch die Beschreibungen von HÜBSCH (1969) und BÜRKLE (1974) bestätigen, verlassen die Zwergschimpansen bei spielerischer oder ernsthafter Verfolgung, Furcht oder Unsicherheit sehr bald den Boden. Auch diese Reaktionsweise könnte zu den von HORN (1975) vermuteten Anpassungen an eine stärker arboreale Lebensweise gehören. *Pan troglodytes* zeigt diese Tendenz nicht so ausgeprägt, obwohl nach MENZEL jr. (1974) auch sie

sich bei Erkundung eines neuen Raumes immer in der Nähe vertikaler Strukturen aufhalten.

a.1.4. Spielformen der Lokomotion

Der Unterschied zwischen Ernst- und Spielverhalten läßt sich bis heute nur auf empirischem Wege ermitteln. Dazu EIBL-EIBESFELDT (1972):

"Jeder kann im allgemeinen erkennen, wann ein Tier spielt und wann es ernsthaft tätig ist, dennoch ist eine Definition des Spiels nicht leicht zu geben."

Auch die Autoren grundlegender Arbeiten kommen zu keiner einheitlichen Definition (s. z.B. GROOS 1930, MEYER-HOLZAPFEL 1956, BALLY 1966, LOIZOS 1967, POIRIER & SMITH 1974). Eine praxisorientierte und gut auf Primaten anwendbare Charakterisierung des Spielverhaltens hat JANTSCHKE (1972) im Rahmen eines Ethogramms zoolebender Orang-Utan gegeben. Da sich diese Zusammenstellung von Kennzeichen auch zur Beschreibung des Bonobo-Verhaltens als geeignet erwies, möchte ich den von ihm aufgeführten Merkmalskatalog hier weitgehend übernehmen.

1. Dem Spiel fehlt ein spezifischer Ernstbezug (ein balgendes Tier z.B. kämpft nicht). Die Elemente des Ernstverhaltens können im Rahmen des Spiels über- oder untertrieben werden.
2. Im Vergleich zum nichtspielerischen Verhaltensablauf können beim Spiel folgende Veränderungen eintreten: a. Die Reihenfolge der Verhaltenselemente kann geändert werden. b. Einzelne Verhaltensteile können aus dem Gesamtablauf herausgegriffen werden und isoliert auftreten. c. Das Ganze oder Teile davon sind beliebig oft wiederholbar.
3. Das Spiel enthält ein Element des Unbekannten. Wie BUYTENDIJK (1933) betont, kann weder das völlig Bekannte noch das völlig Unbekannte zum Spiel werden. Durch die Beschäftigung mit dem Unbekannten lernt das Tier natürlich auch etwas über seine Umwelt. Dies kann eine wichtige Funktion des Spiels sein.
4. Das Ziel des Spiels liegt in sich selbst. Es ist eine "Aktivität um ihrer selbst willen" (MORRIS 1968). Bei Bewegungsspielen z.B. ist die spielerische Bewegung in sich angestrebt, nicht die Ortsveränderung, die durch die Bewegung erreicht wird. Die Spielsituation wird aktiv gesucht.

Soviel zur Charakterisierung des Spielverhaltens nach der Zusammenstellung von JANTSCHKE (1972). Die nach diesen Kriterien veränderten Formen der Lokomotion bei Zwergschimpansen sind im folgenden aufgeführt.

Zunächst einmal muß betont werden, daß alle in den vorhergehenden Abschnitten beschriebenen Fortbewegungsweisen spielerisch abgewandelt werden können. Als spielerische Variante des vierbeinigen Laufens z.B. kann ein hopsender Galopp auftreten, bei dem das Tier mit steifen Extremitäten und unter Betonung der Komponente nach oben in kleinen Sprüngen vorwärts hopst. Dabei wird oft noch mit den Füßen aufgeklatscht. Ebenso wie diese Bewegungsweise dient auch ein Strampeln mit den Beinen oder ein Hin- und Herwerfen des Körpers beim Schwingen oft als Aufforderung zum Sozialspiel. Einen Galopp im Rahmen des Spielverhaltens beschreibt auch van HOOFF (1973) für *Pan troglodytes*.

"Pirouettendrehen"

Bleiben die Füße bei diesem Hopsgalopp ganz oder nahezu auf der Stelle stehen, so entsteht eine kreiselnde Bewegung. Diese Grundform tritt in vielfältigen Varianten und sehr häufig auf. Ich möchte sie im folgenden als "Pirouettendrehen" bezeichnen. Vor allem Daniela (Frankfurt) entwickelte hier große Kunstfertigkeit; im Prinzip trat das Pirouettendrehen aber bei allen Tieren auf, die überhaupt Bewegungsspiele zeigten. Auf nassem, glattem Boden richtete sich Daniela auf, holte mit beiden Armen Schwung und ließ sich auf einer Ferse stehend mehrere Male herumwirbeln. Ebenfalls an die Fähigkeiten von Eiskunstläufern erinnert die zweite Variante, die einer Serie von "Butterfly"-ähnlichen Sprüngen gleicht. Durch Festhalten an einer Kette etc. während des Drehens oder Einbeziehung von Objekten kann dies sehr beliebte Bewegungsspiel noch vielfältig abgewandelt werden. Auch ein Hopsen und Springen auf der Stelle war häufig zu beobachten.

Kreiseln auf dem Boden

Eine völlig andere Art der Drehbewegung kommt dadurch zustande, daß sich das Tier auf den Rücken legt und mit Armen und Beinen abstößt. Auch dies kommt relativ häufig vor und wurde von JANTSCHKE (1972) bei zoolebenden Orang-Utan ebenfalls beobachtet.

Purzelbaumschlagen, Rollen

Das ebenfalls von ihm beschriebene Purzelbaumschlagen trat bei den Bonobos nur selten auf. Es handelte sich dabei eher um ein Fallenlassen aus dem Kopfstand heraus, meist auf Holzwohle u.ä. Nur die Stuttgarter Tiere zeigten sowohl eine Rolle vorwärts als auch rückwärts relativ oft. Seitliches Rollen dagegen kam allgemein häufiger vor.

"Schieben"

Diese Art der Fortbewegung ist auf glattem Untergrund möglich, also praktisch nur im Käfig. Dabei werden die Hände mit eingeschlagenem 1. und 2. Fingerglied oder die Unterarme auf den Boden aufgesetzt, die Beine schieben den Körper vorwärts. Häufig stützen sich die Hände dabei auf Objekte wie Holzwohle, Zweige etc. Das Gesicht befindet sich je nach Grad des Vorstreckens der Arme mehr oder weniger weit über dem Boden. Die Beine bleiben aber fast immer gestreckt, so daß das Gesäß manchmal weit emporragt. Das Schieben kann als Teil des Imponierverhaltens auftreten, wobei in diesem Zusammenhang sehr häufig Objekte einbezogen werden. In der Mehrzahl der Fälle aber überwiegt der spielerische Charakter.



Abb. 16: "Schieben" mit eingeschlagenen Fingern
(nach Foto Bürkle)

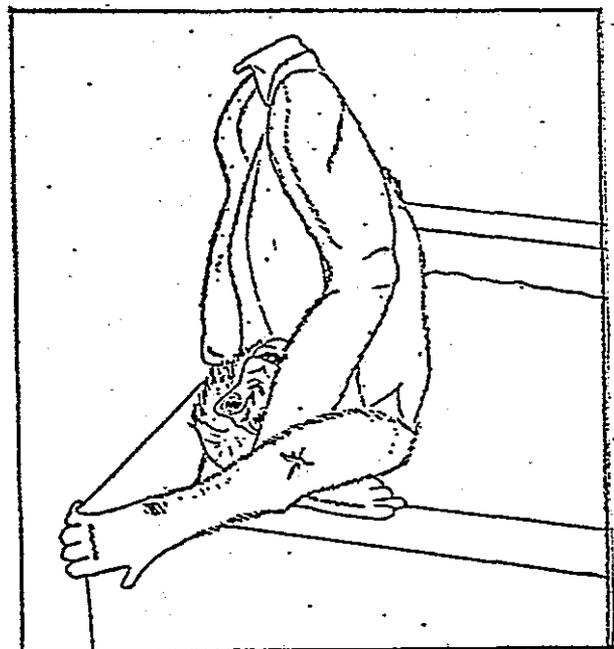


Abb. 17: Purzelbaumschlagen ins Wasserbecken

Schlittern

Der glatte Käfigboden reizt die Tiere zu weiteren Bewegungsspielen, insbesondere, wenn er naß ist. Nach Anlauf oder aus einem Sprung heraus lassen sich die Tiere vierfüßig oder biped stehend über den Boden schlittern. Vor allem die Stuttgarter Bonobos haben diese Fähigkeit sehr weit entwickelt. Sie zeigen auch eine weitere Variante, indem sie sich auf den nassen Boden setzen, sich mit den Füßen abstoßen und so rückwärts "Schlitten fahren", oft in erstaunlichem Tempo. Seltener legen sie sich dabei auf den Rücken.

"Blindekuhspiel"

Diese Spielform trat einige Male bei den Stuttgarter Bonobos auf und wurde im Prinzip dort schon von BÜRKLE (1974) beschrieben. Häufiger und in ausgeprägter Form aber zeigte sie Margrit (Frankfurt). Zur Verdeutlichung ein Protokollauszug:

"M. hält sich mit der linken Hand die Augen zu, tastet sich aufrechtgehend mit der rechten vorwärts. Sie sieht anscheinend nichts, tastet vorsichtig nach den Stangen, greift oft daneben. Bemerkt eine Stange jetzt erst, als sie mit Bauch und Ellenbogen dagegen stößt. M. klettert auf ein niedriges Podest, läßt sich entlangrollen, immer mit zugehaltenen Augen. Tritt jetzt rückwärtsgehend und offensichtlich unbeabsichtigt über die Podestkante, plumpst ungeschickt herunter. Sie öffnet die Augen und sieht sich um."

Die übrigen Gruppenmitglieder schienen durch dieses Spiel übrigens leicht beunruhigt, beobachteten Margrit gespannt und tippten sie an.

Waren schon die Bewegungsspiele der Bonobos auf dem Boden sehr vielfältig, so ist die Anzahl der Bewegungsspiele über dem Boden praktisch unübersehbar. Alle nur möglichen Formen werden ausprobiert und ständig neue erfunden. Ich möchte mich hier auf die Beschreibung einiger Grundprinzipien beschränken.

Hängen und Pendeln

Ähnlich wie von JANTSCHKE (1972) für Orang-Utan beschrieben, so gehört auch für die Bonobos das Hängen in den verschiedensten Stellungen, oft verbunden mit einem Pendelnlassen des Körpers, zu den beliebtesten Bewegungsspielen. Dabei ist jede nur denkbare Kombination der Extremitäten zur Aufhängung möglich. Die Pendelrichtung ist meist nach vorne und hinten gerichtet, seltener seitlich, beispielsweise

wenn das Tier an beiden Beinen kopfüber hängt. In dieser Stellung sah ich die Bonobos auch regelrecht "laufen", wobei sie mit ausgebreiteten Armen einen Fuß vor den anderen setzten. Seitliche Drehbewegungen beim Kopfüberhängen treten ebenfalls oft auf.

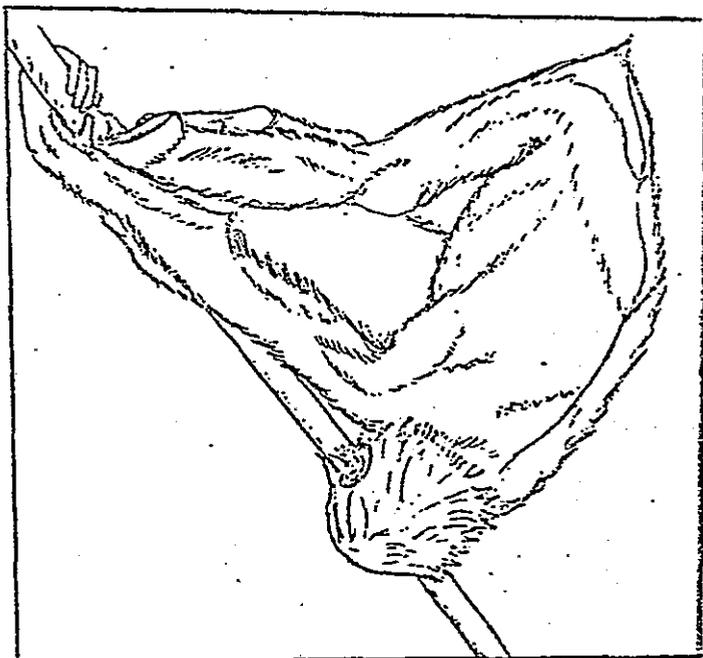


Abb. 18 (oben): Riesenwelle

Abb. 19 (links): Kopfüberhängen mit seitlichem Drehen

Riesenwellen

Dabei läßt sich das Tier im typischen Falle aus dem Hocksitz heraus von einer Stange nach vorne oder hinten abkippen, wobei die Füße innen und die Hände rechts und links neben den Füßen zugreifen. Die Arme bleiben stets gestreckt, durch eine mehr oder weniger starke Streckung der Beine können Schwerpunkt und Drehgeschwindigkeit verändert werden. Vor allem Daniela (Frankfurt) entwickelte hier erstaunliche Fähigkeiten. Sie vollführte oft mehr als zehn schnelle Umdrehungen hintereinander, um sich dann plötzlich wieder anscheinend mühelos im Hocksitz auf der Stange abzufangen. Von tiefer liegenden Stangen aus sprang sie auch oft einfach aus der Drehung heraus ab und landete auf den Füßen. Noch spektakulärer war folgender

Abgang, den sie mehrere Male hintereinander vorführte:

"D. macht eine Riesenwelle vorwärts; aus der zweiten Drehung heraus springt sie ab, macht einen Salto rückwärts und landet mit beiden Füßen dröhnend auf dem Blechdeckel der Waage."

Form und Durchführung dieser Übung hätten einem Reckturner alle Ehre gemacht. Die Riesenwellen wurden gelegentlich auch seitlich, an einem Arm und einem Bein hängend, durchgeführt. Saltosprünge vollführte Daniela auch in anderem Zusammenhang:

"D. springt vom linken seitlichen Podest rückwärtsstehend ab, wirft dabei die Beine über den Kopf hoch und landet nach einem Salto mit beiden Füßen auf der Waage."

Schaukeln und Wippen

Alle beweglichen Objekte des Käfiginventars wie Taue, Ketten, das Metallkarussell in Stuttgart etc. erfreuten sich großer Beliebtheit und wurden zu zahlreichen Bewegungsspielen verwendet.

Die Körperhaltungen beim Schaukeln variierten stark, vom Stehen in einer Schlaufe über Sitzen darin bis zum Hängen an einer oder mehreren Extremitäten. Ruhiges Schaukeln, wie von Orang-Utan beschrieben (JANTSCHKE 1972) kam bei den Zwergschimpansen nicht häufig vor, meist wurde es durch andere Bewegungsspiele bald abgelöst. Lediglich Vernon schaukelte gelegentlich längere Zeit, als er sich noch mit Desmond im Stuttgarter Jungtierkäfig befand.

In Ermangelung federnder Objekte tritt das Wippen unter Gefangenschaftsbedingungen selten auf, obwohl es in natürlicher Umgebung anscheinend ein beliebtes Spiel darstellt. Einmal jedoch konnte ich es im Stuttgarter Zoo beobachten:

"Katrin verkeilt einen Ast mit einem Ende fest zwischen Wand und Podest. Dann stellt sie sich auf das andere Ende und wippt ausdauernd auf dem federnden Ast, bis er schließlich bricht. "

Karussellfahren und Kreiseln

Das im Stuttgarter Bonobogehege aufgestellte Metallkarussell wurde häufig und ausgiebig für Bewegungsspiele benutzt. Meist versetzten es die Tiere durch einen Sprung an die Haltgriffe in Drehung. Die Bonobos saßen meist auf einem Griff und variierten durch Strecken und Beugen der Arme, Beine etc. die Drehgeschwindigkeit.

Eine ähnliche Bewegungsform sah ich in Frankfurt. Wieder war Daniela darin weitaus am geschicktesten, obwohl auch die anderen Ansätze da-

zu zeigten:

"D. springt von oben mit Schwung an eine senkrechte Stange, ergreift sie mit einer Hand, stemmt sich mit den Füßen an der Stange ab und kreiselt mit raschen Umdrehungen allmählich nach unten."

Gelegentlich zog sie auch die Füße an und kreiselte nur an einer Hand hängend, oder sie ließ sich kopfüber heruntertrudeln.

Eine andere Möglichkeit, sich in rasche Drehung zu versetzen, besteht darin, daß ein Tier biped steht und sich mit den Händen an einer Kette festhält, sich so rasch um sich selbst dreht, um dann die Füße anzuheben und sich von der verdrillten Kette in Gegenrichtung herumwirbeln zu lassen (s. auch HÜBSCH 1969).

Abspringen, sich fallen lassen

Das Springen von erhöhten Punkten auf den Boden, möglichst auf Holz- wolle, Zweige etc. wurde häufig beobachtet. Die Wucht des Aufpralls wird abgefangen, indem die Tiere wie ein Taschenmesser zusammenklappen und durch Hände, Unterarme usw. möglichst viel Körperfläche auf den Boden bringen. Gelegentlich wird auch eine Rolle vorwärts oder seitlich angeschlossen. Diese Landetechnik könnte möglicherweise auch im Ernstbezug von Bedeutung sein.

Der Beschreibung von Lokomotionsformen des Zwergschimpansen, ernsthaften und spielerischen, ist im Rahmen dieser Arbeit relativ viel Platz eingeräumt worden. Dies entspricht durchaus der Bedeutung, die diesen Verhaltensweisen im Rahmen des Gesamtverhaltens zukommt. Körperliche Bewegung in allen nur denkbaren Variationen (die oben beschriebenen Fälle stellen nur eine kleine Auswahl dar) ist für den Bonobo anscheinend von ähnlich zentraler Bedeutung wie für den Orang- Utan die Objektmanipulation (s. JANTSCHKE 1972). Über seine Fähigkeiten auf diesem Gebiet läßt sich zusammenfassend folgendes sagen:

1. Die Tiere scheinen sich über dem Boden sicherer zu fühlen als zu ebener Erde. Sobald eine beunruhigende Situation eintritt, ist die bevorzugte Ausweichrichtung stets nach oben.

2. In Übereinstimmung damit steht ihre erstaunliche Fähigkeit zur sicheren und schnellen Fortbewegung über dem Boden, u.a. durch ihre Balancegeschicklichkeit, ihre Sprungkraft und das genaue Abschätzen von Entfernungen vor einem Sprung.

3. Selbst im Fallen verlieren sie selten die Körperbeherrschung, so daß ein gesteuerter Fall möglich wird. Ihre Landetechnik fängt den Aufprall ab.

a.2. Ruhe und Schlaf

a.2.1. Der Aktivitätsrhythmus in natürlicher Umgebung und im Zoo

Wie aus den Berichten von Herrn und Frau de Wijs hervorgeht, passen sich die Bonobos im Kongogebiet dem dortigen Tagesrhythmus an. Sie erwachen mit Tagesanbruch. Im Laufe des Vormittags erreicht ihre Aktivität einen Höhepunkt, während der größten Hitze in der Mittagszeit wird geruht oder geschlafen. In den kühleren Nachmittags- und Abendstunden liegt ein zweites Aktivitätsmaximum, bis sich die Tiere mit Einbrechen der Dunkelheit zur Ruhe begeben.

Ein grundsätzlich gleicher Aktivitätsrhythmus, der aber von den Pflegebedingungen im Zoo stark überlagert wird, findet sich auch in den beobachteten Gruppen. Die beiden Aktivitätsmaxima am Vormittag und gegen Abend heben sich deutlich von der mittäglichen Ruhephase ab. Generell sind die jüngeren Tiere aktiver als die älteren. Vor allem durch die Fütterungen geraten die Bonobos auch in den an sich ruhigeren Zeiten in Erregung. Der Nachtschlaf erwies sich als unterschiedlich im Winter und Sommer, was wohl auf die längere Tagesaktivität im Sommer zurückzuführen ist. Im Winter wurde das Licht um 17.30 gelöscht; um diese Zeit war es schon fast vollständig dunkel. Die Tiere (in Frankfurt) saßen oder lagen zwar im Prinzip ruhig, bis gegen 22.00 aber wurden immer wieder Ortswechsel vorgenommen, das Nest anders gelegt etc. Danach lagen die Bonobos zu zweien oder dreien aneinandergedrückt auf dem Boden und schliefen anscheinend fest, nur gelegentlich stand jemand auf, um zu defäkieren oder urinieren. Gegen 5.00 erwachten sie wieder, obwohl es noch dunkel war. Sie dösten bis 6.30 weiter, bis der Pfleger das Licht einschaltete.

Im Sommer dagegen ging der Pfleger erst um 19.00, um diese Zeit war es noch hell. Gegen 21.00 wurde es dunkel. Die Tiere legten sich aber schon vorher zum Schlafen nieder (gegen 20.00), wieder eng an-

einandergedrückt, aber alle oben auf den Podesten. Das könnte mit der Fußbodenheizung zusammenhängen, die im Winter wohl einen größeren Anreiz bietet als im Sommer. Insgesamt verlief die Nacht wesentlich ruhiger, die Tiere lagen am Morgen noch am selben Platz. Sie erwachten gegen 5.30, obwohl es schon um 4.00 hell wurde.

a.2.2. Körperhaltungen während des Ruhens und Schlafens

Die weitaus häufigste Schlafhaltung ist die Seitenlage. Im typischen Falle liegen die beiden Hände flach unter dem Kopf, die Beine sind angehockt und die Füße halten sich gegenseitig. Variationen wie das Aufstellen eines Beines, das Umfassen der Knie mit den Armen etc. kamen nur vor, wenn die Tiere wach waren.

Die Ruhehaltungen im Wachzustand dagegen sind sehr vielfältig. In Rückenlage werden die Arme oft entspannt über den Kopf gelegt; sie sind dabei, ebenso wie die Beine, meist leicht angewinkelt. Alle möglichen Variationen der oben beschriebenen Seitenlage sind zu beobachten. Flach auf dem Bauch liegen die Tiere selten, es kommt vor, wenn sie Arme und Beine dabei seitlich herunterhängen lassen können. Häufiger ist eine Bauchlage, bei der die Tiere zunächst mit langausgestreckten Beinen auf einem Podest etc. sitzen und dann einfach mit dem Oberkörper nach vorn abkippen, so daß der Kopf auf oder zwischen den Füßen zu liegen kommt. Auch BÜRKLE (1974) hat diese Haltung für die Stuttgarter Tiere beschrieben. Alle übrigen Ruhelagen sind Variationen dieser drei Grundstellungen. Es fällt auf, daß die Bonobos, außer bei festem Schlaf, beim Ruhen sehr häufig eine Verankerung mit einer oder mehreren Extremitäten suchen. Selbst beim Sitzen auf dem Boden ist das oft noch der Fall. Diese Beobachtung stimmt überein mit den Daten aus natürlicher Umgebung.

Die für die Zwergschimpansen als typisch bekannte Hockhaltung ist von HÜBSCH (1969) beschrieben worden. Das Tier sitzt dabei mit geradem Rücken, die Beine dicht an den Körper gezogen, die Schenkel berühren sich. Die Hände können auf den Knien ruhen, manchmal wird auch das Kinn noch aufgestützt.



Abb. 20 (oben): Sitzhaltung des juvenilen Weibchens Kombote (Stuttgart)

Abb. 21 (oben rechts): Sitzhaltung des juvenilen Männchens Masikini (Stuttgart)

Abb. 22 (rechts): Sitzhaltung des juvenilen Weibchens Daniela (Frankfurt)





Abb. 23 und 24 (oben):
Typische Sitzhaltungen männlicher Bonobos. Zu beachten ist auch die Tendenz zur Verankerung

Abb. 25 (rechts): Die hier gezeigte "typische Hockhaltung" der Bonobos scheint besonders für adulte Weibchen charakteristisch und steht möglicherweise im Dienste einer verbesserten Stützfunktion für Säuglinge



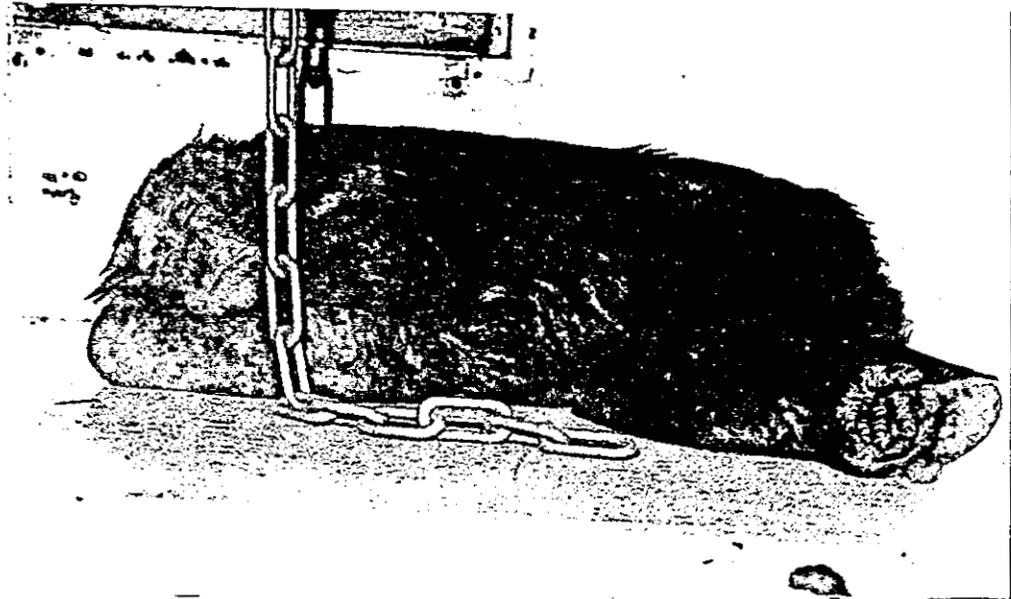


Abb. 26 (oben): Typische Liegehaltung der Bonobos: Die FüÙe halten sich gegenseitig

Abb. 27 (unten links): Häufige Liegehaltung im Wachzustand. Auch hier halten sich die Extremitäten gegenseitig

Abb. 28 (unten rechts): Selbststimulation bei Daniela, einem juvenilen Weibchen



Nach meinen Beobachtungen jedoch kann diese Haltung nur für weibliche Bonobos als typisch gelten, und auch hier wiederum fast ausschließlich für adulte und adoleszente Tiere. Bei Männchen dagegen sah ich diese Ruheposition sehr selten. Ein Anhocken der Beine kommt zwar auch dort vor, aber diese bleiben fast immer weit gespreizt dabei. Häufiger sind Haltungen, bei denen die Beine mehr oder weniger gestreckt werden, ähnlich wie bei *Pan troglodytes* beschrieben, oder aber die Tiere lassen die Beine herabhängen. Auch juvenile Weibchen zeigen nur selten die typische Hockhaltung. Hier gibt es allerdings große individuelle Unterschiede. Eine der Bonobo-Haltung sehr ähnliche Hockhaltung beschreibt u.a. van LAWICK-GOODALL (1975) für *Pan troglodytes*-Weibchen, die auf diese Weise Kleinkinder stützen. Das läßt die Vermutung aufkommen, daß die Bevorzugung dieser Haltung speziell bei adulten Bonoboweibchen möglicherweise im Dienste einer verbesserten Stütz- und Haltefunktion für Säuglinge steht. Dies wäre als Anpassung an eine stärker arboreale Lebensweise notwendig und sinnvoll.

a.3. Die Beschäftigung mit dem eigenen Körper

Unter den reizarmen Bedingungen der Gefangenschaft beschäftigen sich die Tiere relativ häufig auch mit dem eigenen Körper. Diese Erscheinung tritt in Spannungszuständen noch verstärkt auf.

a.3.1. Körperpflege

Neben dem Abreagieren von Spannungszuständen ist auch die praktische Funktion der Körperpflege von Bedeutung. Im folgenden werden die wesentlichsten Formen genannt.

Sich Kratzen

Bei dieser häufigsten Form der Körperpflege werden die leicht eingebogenen Finger mit Ausnahme des Daumens entgegen der Wuchsrichtung des Fells in weiten Kratzbewegungen über die Haut geführt. Meist dauert dies nur wenige Sekunden und ist auf eine Körperregion beschränkt. Länger anhaltendes Kratzen am ganzen Körper kommt vor allem im Zusammenhang mit dem Strecken des Körpers nach dem Erwachen oder einer Ruhephase vor.

Selbstgrooming

Diese Verhaltensweise ist häufig zu beobachten, wenn ein Tier dem Sozialgrooming anderer Gruppenmitglieder zusieht, selbst aber nicht teilnehmen kann oder will. Die äußere Form des Selbstgroomings gleicht der des Sozialgroomings, Putzorgane sind auch hier Hände, Lippen und Zähne. Der eingebogene Zeigefinger einer Hand oder beide Daumen streichen entgegen der Wuchsrichtung über das Fell, gelegentlich übernimmt auch die leicht vorgestülpte Oberlippe diese Aufgabe. Hautpartikel, Wundschorf etc. werden entweder mit den Fingern gelöst und dann in den Mund genommen, oder aber direkt durch Knabbern mit den Zähnen entfernt. Alle dem Tier erreichbaren Körperstellen werden so behandelt. Die Häufigkeitsverteilung der Körperpflege (Kratzen und Selbstgrooming) auf die verschiedenen Körperregionen ist in der folgenden Abbildung dargestellt.

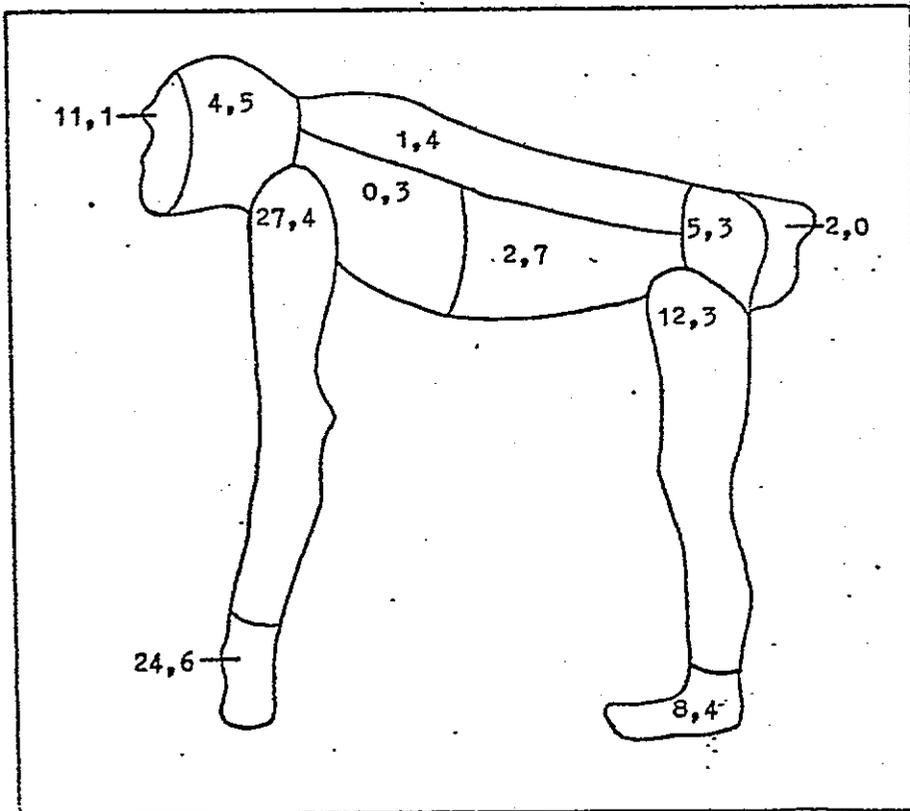


Abb. 29: Häufigkeitsverteilung der eigenbezogenen Körperpflege.

(Daten der Frankfurter Tiere)

Angaben in %, Basis: 813 Einheiten

Die Bevorzugung bestimmter Körperregionen bei der Eigenpflege stimmte für die Frankfurter, Stuttgarter und Antwerpener Gruppe überein. Tiere, die unter psychischer Spannung standen, neigten dazu, besonders häufig an ihren Fingern oder Händen zu nagen. Insgesamt gesehen scheint die Pflege und Untersuchung des eigenen Körpers eine spannungslösende Wirkung zu haben.

Nasewischen

Eine sehr charakteristische, für alle beobachteten Tiere gleich ablaufende Bewegung ist das Nasewischen. Der Arm mit der entspannt herabhängenden Hand wird gehoben, die Handwurzel oder der Handrücken wischen von oben nach unten über die Nase. Besonders häufig tritt dies auf, wenn das Tier verlegen oder irritiert erscheint.

Rückenscheuern

Ein Scheuern des Rückens erwähnen sowohl HÜBSCH (1969) als auch BÜRKLE (1974) als Komfortbewegung. Beide bringen es mit Wasser in Zusammenhang, halten es aber für ein *N a ß* reiben des Körpers. Nach meinen Beobachtungen jedoch tritt diese Verhaltensweise wesentlich häufiger nach der Berührung mit Wasser auf. (Bei 72 registrierten Fällen lagen 67% eindeutig nach einem Wasserkontakt, für das restliche Drittel konnte diese Frage nicht eindeutig geklärt werden). Damit ist wahrscheinlich, daß es sich um ein *T r o c k e n* reiben des Rückens handelt. Bestätigt wird diese Annahme durch die Auswertung der Filme von den de Wijs aus dem Kongo. Nach jeder der dort gezeigten Badeszenen scheuerten die Tiere den Rücken in charakteristischer Weise im Gras trocken. Zur Verdeutlichung des Ablaufs möge ein Protokollauszug dienen (nach Film de Wijs):

"Kat. steigt aus der Badewanne, ist klatschnaß. Sie legt sich rücklings daneben ins Gras, die Arme angewinkelt über dem Kopf, die Beine ebenfalls angewinkelt und weit gespreizt. In dieser Haltung scheuert sie den Oberkörper hin und her. Mit der Hüfte als Drehpunkt werden die Beine im gleichen Sinne mitbewegt."

Vor allem bei dem adulten Weibchen Margrit in Frankfurt ist eine weitere Körperpflegehandlung zu beobachten:

"M. säubert durch Wischen mit der Hand und Ablesen von Futterresten etc. sorgfältig ihre geschwollene Vulva. Dann wischt sie am Boden eine Stelle frei und legt sich dorthin."

Wie "sich kratzen" und "Nasewischen", so ist auch das Säubern der Zähne mit den Fingernägeln, das Nasebohren etc. häufig in Zuständen erhöhter Erregung zu beobachten.

Wenn sich die Tiere mit einer breiigen Substanz wie Kot, Futterbrei usw. beschmutzt haben, so wischen sie die betreffende Stelle mit der Hand oder an einer Kante ab. Gelegentlich wird dazu auch Keimgetreide u.ä. verwendet. Trotz mehr oder weniger häufig auftretender Koprophagie vermieden die Tiere im allgemeinen die Berührung mit Kot und säuberten sich sorgfältig davon.

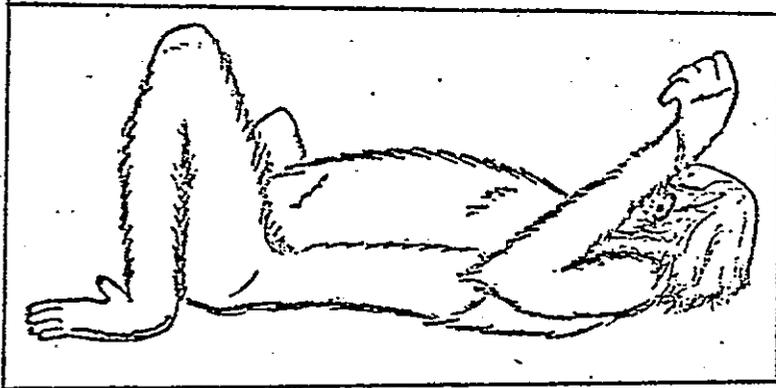


Abb. 30: Typische Haltung während des Rückenscheuerns

a.3.2. Sexuelle Selbststimulation

Auch diese Verhaltensweise tritt in Spannungs- oder Erregungszuständen deutlich häufiger auf. Im Prinzip zeigen alle Tiere zumindest Ansätze dazu, es sind aber große individuelle Differenzen in Dauer und Häufigkeit zu verzeichnen. Das Aneinanderreiben der Genitalien mit einem Partner (Scheinpaarung) wird vorgezogen; die Selbststimulation tritt nahezu ausschließlich bei Individuen auf, die aus irgendwelchen Gründen dazu keine Gelegenheit haben.

Die Männchen spielen dabei meist mit ihrem erigierten Penis, indem sie mit den Fingern daran reiben, zupfen, etc. Eine auf diese Weise hervorgerufene Ejakulation konnte ich nicht beobachten. Die Weibchen

reiben ihre Klitoris gegen den Boden, an einem Objekt oder mit Händen bzw. Füßen. Daniela (Frankfurt), die diese Verhaltensweise am weitaus häufigsten zeigte, legte sich meist bäuchlings auf ein Objekt, oft noch mit einem zweiten Gegenstand auf dem Kopf, und rieb ihre Klitoris mit der Zehe (s. auch Abb. 28). Bei ihr sah ich auch einige recht deutliche Anzeichen für gelegentliche Orgasmen, wie krampfhaftes Zucken des Körpers, "abwesenden Blick" etc.

Eine weitere Form der Selbststimulation sah ich bei Natalie (Frankfurt) und Kitty (Antwerpen): Die Tiere steckten den Zeigefinger in den After und bewegten ihn rasch seitlich vibrierend, z.T. mehrere Minuten lang.

All diese Verhaltensweisen treten aber, wie schon erwähnt, vor allem in Zuständen hoher Erregung und bei mangelnder Möglichkeit zum partnerbezogenen Sexualverhalten auf. (Zur Selbststimulation bei Schimpansen s. auch LEMMON et al. 1975).

a.4. Nahrungsaufnahme

Nach GOODALL (1963 b) und REYNOLDS (1966) verbringen wildlebende Schimpansen etwa 7 Stunden des Tages mit Nahrungssuche und -aufnahme. Die Qualität des Futters, das die Tiere im Zoo bekommen, ist im Vergleich zu den natürlichen Nahrungsmitteln wesentlich höher. Die Quantität und Vielfalt der Nahrung aber (van LAWICK-GOODALL, 1975, bestimmte über 100 verschiedene Futtersorten, HLADIK, 1973, ca. 300 verschiedene Pflanzensorten und -teile) ist in Gefangenschaft geringer. Außerdem wird das Essen den Tieren zu bestimmten Zeiten zugeteilt.

Die oben erwähnten Daten für die Dauer der täglichen Nahrungsaufnahme bei wilden Schimpansen dürften für die Bonobos in ähnlichen Größenordnungen liegen, so daß sich hier wie dort die Frage stellt, was die Tiere im Zoo mit der gegenüber dem Wildleben "gewonnenen" Zeit anfangen. Naheliegender wäre, daß die Aktivität sich zunächst auf verwandte Verhaltensweisen wie Lutschen und Nagen an Holzstücken, Käfiginventar etc. verschiebt, aber auch die Beschäftigung mit Urin und Kot. Diese Formen treten tatsächlich relativ häufig auf. Einige Verhaltensweisen aus anderen Funktionskreisen, wie Spiel, Dösen, Objekt-

manipulation etc. sind gegenüber dem Wildleben vermutlich ebenfalls verstärkt. Die Möglichkeit solcher Aktivitätsverschiebungen sollte bei der Bewertung der im folgenden geschilderten Formen der Nahrungsaufnahme berücksichtigt werden.

a.4.1. Beobachtungen in natürlicher Umgebung

Aus den Berichten und Filmen der de Wijs geht hervor, daß die Bonobos im Kongo viele verschiedene Futterpflanzen kannten und zu sich nahmen. Da sie stets mit Früchten etc. aus dem Gebiet selbst gefüttert wurden und dies nach Bedarf, kann man annehmen, daß ihre Futtergewohnheiten gegenüber dem Wildleben nicht grundsätzlich verändert waren. Die aufgenommene Nahrung war rein pflanzlicher Art. Die Tiere kannten zwar Termiten, Heuschrecken, Frösche, Mäuse und ähnliche Kleintiere, betrachteten sie aber offensichtlich nicht als Nahrung, sondern eher als Spielzeug. So fing Kombote (heute Stuttgart) einmal eine Maus und spielte längere Zeit mit ihr. Diese Berichte decken sich mit den späteren Beobachtungen im Zoo (s. Teil II). Ein großer Teil des Futters bestand aus jungem Laub und Rinde. Daß aber, wie HORN (1975) berichtet, auch erdgebundene Pflanzen eine wichtige Nahrungsquelle der Bonobos darstellen, wird durch die folgende Beschreibung einer Filmszene unterstützt, (nach Film de Wijs):

"Mas. geht über den Rasen, bleibt stehen und betrachtet etwas auf dem Boden, wird dann durch die Kontaktrufe der anderen Bonobos zunächst abgelenkt und schreit mit. Sieht danach wieder auf dieselbe Stelle, greift nach etwas und zieht mit einer geschickten Drehung eine Rosettenpflanze aus dem Boden. Er betrachtet sie eingehend, vor allem die Wurzelregion, führt sie vor das Gesicht."

(Hier Ende der Filmszene, nach Bericht von de Wijs wurden solche Pflanzen häufig verspeist). Der gesamte Handlungsablauf macht einen sehr gezielten und routinierten Eindruck. Nähere Einzelheiten der EBtechnik werden später beschrieben, da sich keine grundsätzlichen Abweichungen gegenüber dem Zooverhalten zeigten. Zwei Trinkmethoden sind in den Filmen der de Wijs zu sehen:

"Kombote sitzt auf dem Rand eines halb mit Wasser gefüllten Eimers. Sie tunkt ein Bein ins Wasser, hebt es tiefend an den Mund, nimmt saugend und lutschend das Wasser von den Haaren ab."

"Kombote sitzt mit allen vier Extremitäten auf dem Eimerrand, beugt den Kopf zum Wasserspiegel hinunter und trinkt direkt."

Das Lutschen auf nassen Gegenständen war auch zu beobachten, es konnte jedoch nicht eindeutig als Flüssigkeitsaufnahme bezeichnet werden.

Nahrungsaufnahme im Zoo

Die im Zoo beobachteten Formen der Nahrungsaufnahme weichen sicherlich aus den oben erwähnten Gründen von denjenigen im Freiland ab. Verantwortlich dafür ist nicht zuletzt aber auch die Art, in der den Tieren das Futter dargeboten wird. WRANGHAM (1974) stellt für die freilebenden Schimpansen des Gombe-Stream-Reservates fest, daß durch reduzierten Zugang zu einer Futterquelle der Anteil aggressiven Verhaltens stark zunimmt. Eben diese Situation tritt aber im Zoo bei fast jeder Fütterung ein: Es liegen relativ große, hochwertige Futterstücke dicht beieinander. Um sie zu erreichen, müssen die Tiere ständig eine kritische gegenseitige Distanz unterschreiten. Dies aber wirkt fast unweigerlich aggressionsauslösend auf ranghöhere Tiere. Daher wird immer mehr eine Füttermethode bevorzugt, bei der mehrere, kleine, weit im Käfig verstreute Portionen gegeben werden. Die Tiere reagieren auf die herkömmliche Füttermethode, indem sie eilig einen Teil der Nahrung zusammenraffen und sich damit in eine Ecke zurückziehen. In Bezug auf die Formen der Nahrungsaufnahme führt dies zu einem hastigeren und angespannten Essen. Daß auch soziale Verhaltensweisen wie Futterbetteln und -teilen dadurch möglicherweise in den Hintergrund gedrängt werden, soll später noch näher erläutert werden.

a.4.2. Feste Nahrung

Die Bevorzugung bestimmter Früchte- oder Gemüsesorten ist individuell sehr verschieden, so daß hier keine allgemeingültige Aussage gemacht werden kann, vielleicht ausgenommen die Tatsache, daß Orangen bei allen Tieren beliebt sind. Das EBtempo nimmt vom Anfang bis zum Ende der Fütterung stark ab.

Der Futterbrei wird den Tieren auf einem Löffel gereicht, wobei sie manchmal mehrere Löffel voll im Mund behalten, um sie nach der Fütterung auf den Boden zu spucken und den Brei in kleinen Portionen zu

verzehren. Häufig betrachten sie ihn in der vorgestülpten Unterlippe; diese Verhaltensweise tritt auch bei anderen Futtersorten auf. Größere Früchte werden in die Hand genommen, dann beißt das Tier davon ab. Die Handhaltung entspricht genau der menschlichen beim Essen eines Apfels etc. Haben die Früchte eine Schale, wie z.B. Bananen, Orangen, Zitronen usw., so beißen die Bonobos meist ein Stück der Schale heraus (oder beißen die Spitze ab), um die restliche Schale mit dem Daumen abzulösen. Zwiebeln werden auf diese Weise Schritt für Schritt zerlegt und die einzelnen Schalen langsam verzehrt. Die Sorgfalt beim Schälen ist individuell sehr verschieden. Margrit ~~[[Frankfurt]]~~ zerlegte z.B. nach dem Schälen ihre Zitrone fein säuberlich in die Scheiben, während Mato ~~[[Frankfurt]]~~ sich gar nicht erst mit dem Schälen von solchen Früchten aufhielt. ~~[[Nachdem]]~~ ~~Er~~ mit den Zähnen ein paar Schalenstücke abgerissen hatte, ~~lutschte~~ ~~er~~ die Frucht aus. Auch Tomaten werden meist als Ganzes in den Mund gesteckt und ausgelutscht. Kerne, Schalen, etc. werden in der Regel wieder ausgespuckt. Gelegentlich werden aber Orangenschalen gegessen, und die Schale der Bananen wird lange ausgekaut.

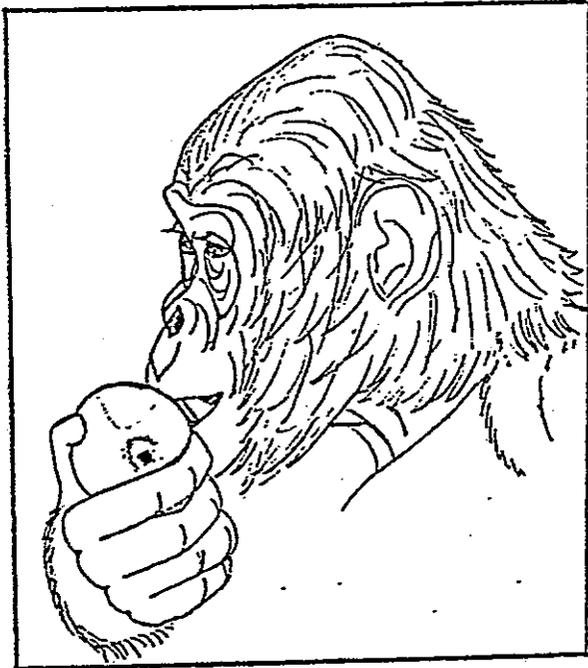


Abb. 32: Essen eines Apfels



Abb. 31: Auslutschen einer Orangenschale

Kleine Nahrungsstücke wie Sonnenblumenkerne, Rosinen etc. nehmen die Tiere mit dem Daumen und eingeschlagenem Zeigefinger auf, oder aber mit dem Mund direkt vom Boden, nachdem sie sie vorher zusammengestreift haben.



Abb. 33: Aufnahme kleiner Nahrungsstücke direkt vom Boden

Bekommen die Bonobos frisches Laub, so streifen sie zunächst die Blätter ab, indem sie die Zweige durch den Mund ziehen. Knospen werden mit den Schneidezähnen direkt abgebissen. Anschließend ziehen die Tiere die Rinde mit den Zähnen ab und kauen sie durch, später wird der Zweig oft noch durchgebrochen und das Mark ausgekaut. Dies stellt schon einen Übergang zum spielerischen Umgang mit der Nahrung dar, ebenso wie das minutenlange Kauen auf Bananenschalen oder Keimgetreide, das den Betrachter immer wieder stark an menschliches Kaugummikauen erinnert. Es tritt vor allem gegen Ende der eigentlichen Nahrungsaufnahme auf, wenn das Tier schon weitgehend gesättigt ist. Auch das Lutschen auf frischgeschälten, saftigen Zweigen ist dann häufig zu beobachten. Die Übergänge zum Nagen und Lutschen auf anderen Gegenständen sind fließend. Auf das allgemeine Verhalten der Tiere gegenüber Objekten soll später noch genauer eingegangen werden.

Koprophagie tritt fast ausschließlich dann auf, wenn die Tiere nichts Entsprechendes anderes zum Kauen haben.

Im Zoo werden, ähnlich wie in natürlicher Umgebung, Insekten, Vögel etc. offensichtlich nicht als Nahrungsmittel betrachtet, sondern eher als Spielzeug. Obwohl die Tiere öfter Gelegenheit hatten, Insekten zu fangen und dies auch taten, sah ich kein einziges Mal, daß eines verzehrt wurde, obwohl sie die "Beute" häufig zum Munde führten.



Abb. 34: Abstreifen von Blättern



Abb. 35: Abbeißen von Knospen

a.4.3. Flüssige Nahrung

Ähnlich wie in natürlicher Umgebung, trinken die Tiere auch im Zoo oft direkt an stehendem oder fließendem Wasser. In Stuttgart steht das Wasserbecken ständig zur Verfügung, im Frankfurter Zoo bilden sich nach dem Ausspritzen der Käfige Pfützen auf dem Boden. In Antwerpen kamen die Tiere während meiner Beobachtungszeit nicht direkt mit Wasser in Berührung. Auch Urin wird oft getrunken, fremder oder eigener. Eine Sonderform des Trinkens ist möglich, wenn im Sommer in Frankfurt der Strahl eines Rasensprengers auf den Käfig der Bonobos gerichtet wird. Die Tiere fangen das Wasser mit leicht geöffnetem Mund in der Luft auf. In Stuttgart trinken die Tiere gelegentlich in ähnlicher Weise am Wasserstrahl der Wanddüsen. BÜRKLE (1974) berichtet auch von einem Schöpfen des Wassers mit der Hand. Das Aufwischen des Wassers mit dem Fell der Arme etc. und das anschließende

Ablutschen des nassen Fells ist im Zoo ebenfalls zu beobachten. Weiterhin wird auch Wasser von Stangen, vom Gitter usw. aufgenommen. Das Eintauchen und Auslutschen von Holzwolle, Zweigen, Tennisbällen etc. kam vor allem in Stuttgart häufig vor.

Generell ist der Flüssigkeitskonsum der Tiere in Gefangenschaft durch das dauernde Angebot von Wasser möglicherweise höher als im Wildleben. Ob die Formen der Wasseraufnahme sich grundsätzlich geändert haben, läßt sich kaum beurteilen. Nach dem Bericht der de Wijs waren die Bonobos im Kongo zunächst sehr ängstlich gegenüber Wasser und mieden den direkten Kontakt. Daher sind die hier beschriebenen Formen der Wasseraufnahme im Wildleben möglicherweise seltener und auf den Einfluß der menschlichen "Erziehung" zurückzuführen. Weitere Einzelheiten des Verhaltens gegenüber Wasser werden später (S. 77) geschildert.

Getränke wie Kakao, Tee usw. erhielten die Tiere stets im Becher. Die Trinkweise entspricht hier völlig der menschlichen, mit Ausnahme der Tatsache, daß gelegentlich erst der ganze Mund voll Flüssigkeit genommen wurde, die die Tiere dann in kleinen Portionen hinunterschluckten.

a.4.4. Spielformen der Nahrungsaufnahme

"Echte" Spielformen der Nahrungsaufnahme, also spielerische Abwandlungen der zur Nahrungsaufnahme gehörigen Verhaltenselemente, treten relativ selten auf. Bei nachlassender Intensität der Nahrungsaufnahme folgt meist sehr schnell ein Spielen mit der Nahrung, das sich aber nicht grundsätzlich von den Spielen mit nichtessbaren Objekten unterscheidet und deshalb dort näher behandelt werden soll.

Wenn ein Tier aber beispielsweise minutenlang auf Keimgetreide kaut, es zwischendurch immer wieder aus dem Mund nimmt, betrachtet und schließlich fallen läßt, so ist hier das Verhaltenselement "Kauen" sicher im Sinne der oben beschriebenen Kriterien (S. 32) spielerisch abgewandelt. Ähnlich kann das Abstreifen von Blättern spielerisch auftreten, wenn die Tiere wieder und wieder einen bereits völlig glattgelutschten Stock im Mund hin- und herziehen. Eine Spielform

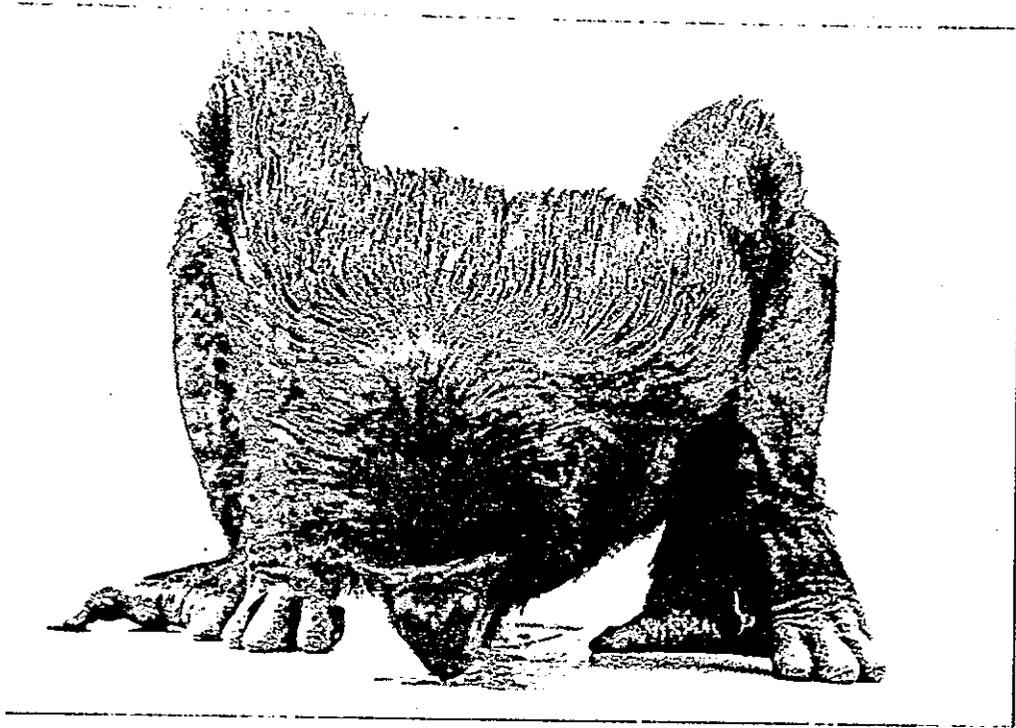


Abb. 36 (oben): Trinken an stehendem Wasser

Abb. 37 (unten links): Spielform der Nahrungsaufnahme: Hin- und Herziehen eines glattpolierten Stockes im Mund

Abb. 38 (unten rechts): Spielerisches Trinken am Wasserstrahl



des Einsaugens von Flüssigkeiten ist es, wenn zunächst Wasser in den Mund gesaugt wird, dort dann heftig hin und herbewegt wird, bis es schließlich im hohen Bogen sprühend wieder ausgespien wird. Auch mit Speichel sind ähnliche Spiele möglich. Als Spiel bei der Nahrungsaufnahme ist es wohl zu betrachten, wenn die Tiere z.B. eine Orange fest ins Gitter einklemmen, um dann unter großen Verrenkungen dennoch an das Fruchtfleisch zu gelangen. Generell steigt die Häufigkeit solcher Spielformen gegen Ende der Nahrungsaufnahme stark an. Erst wenn die Tiere gesättigt sind, ist eine der Voraussetzungen für das "entspannte Feld" (BALLY 1966) gegeben, das Vorbedingung jedes Spiels ist.

a.5. Defäkieren und Urinieren

Allen beobachteten Bonobos gemeinsam ist die Tendenz, sich zum Defäkieren und Urinieren auf einen erhöhten Platz zu begeben und die Ausscheidungsorgane über den Rand zu strecken, so daß die Fäkalien sofort herabfallen. Auch BÜRKLE (1974) und HÜBSCH (1969) machen entsprechende Angaben. Zum mindesten wird das Hinterteil vom Boden gehoben, indem sich die Tiere auf beide Hände stützen. Dies sah ich aber nur beim Urinieren. Eine Regelmäßigkeit der Entleerung war nicht zu erkennen. Die Häufigkeit konnte durch äußere Einflüsse stark variiert werden, ebenso die Konsistenz des Kotes, der bei Erregung dünnflüssiger wurde. Das Auftreten von Koprophagie und das Trinken des Urins wurden bereits erwähnt. In natürlicher Umgebung zeigten sich solche Verhaltensweisen nicht, so daß es sich mit ziemlicher Sicherheit um eine Gefangenschaftserscheinung handeln dürfte. Dafür spricht auch, daß das Essen des Kotes beim Angebot einer attraktiven Alternativbeschäftigung wesentlich seltener vorkam. Auch während der Nacht sah ich jedes Tier mindestens dreimal Harn und/oder Kot abgeben. Selbst im Dunkeln aber verließen sie ihren Schlafplatz, um sich auf eine erhöhte Stelle zu begeben.

a.6. Nestbauverhalten

Der Schlaf der Menschenaffen ist, im Gegensatz zu dem der niederen Affen, entspannt und tief (MEDDIS 1975). Daher geraten sie in Gefahr, während des Schlafes abzustürzen, wenn sie nicht eine sichere Liegeplattform benutzen (s. auch KORTLANDT 1968). Dies ist wahrscheinlich der Grund, weshalb sich bei ihnen im Laufe der Evolution eine Tendenz zum Bauen eines Schlafnestes entwickelt hat. Alle Pongiden bauen, soweit bisher bekannt, beim Dunkelwerden und gelegentlich auch tagsüber Nester.

a.6.1. Nestbauverhalten wildgefangener Jungtiere in ihrer natürlichen Umgebung

Aus den Filmen und Berichten von de Wijs geht hervor, daß die Bonobos sich in den Bäumen oft in Höhen von 25 und mehr Metern aufhielten. Die Nester lagen meist zwischen 5 und 20 Metern hoch. Dies hatte sicherlich vor allem praktische Gründe (darunter waren die belaubten Zweige zu spärlich, darüber fehlten stabile Äste). Außerdem zeigte fast ausschließlich Masikini (heute Stuttgart) Nestbauverhalten, so daß diese Angaben keinen allgemeinen Aussagewert haben. Einen typischen Ausschnitt aus dem Verlauf des Nestbaues soll der folgende Bericht über eine Filmszene verdeutlichen:

"Masikini sitzt in einem halbfertigen Nest. Grundlage ist eine Astgabel in der äußeren Region der Baumkrone, wo die belaubten Zweige dicht genug stehen. Masikini hat bereits ein Polster von Zweigen um sich herum angefertigt, er sitzt mit halbausgestreckten Beinen darauf, hält sich mit einer Hand über seinem Kopf fest. (Dies Festhalten wurde von den de Wijs als typisch bezeichnet). Mit der anderen, linken Hand biegt er einen weiteren Zweig ins Nest, indem er ihn mit nach oben geöffneter Hand ergreift, hereinzieht und mit einer Festdrückbewegung unter den Ring aus Zweigen stopft. Beim Festdrücken werden die Zweige nicht gebrochen, sondern nur abgeknickt."

Anschließend legte sich Masikini häufig in das Nest. Da die Tiere stets im Käfig übernachteten, konnte die Konstruktion eines ausgesprochenen Schlafnestes nicht beobachtet werden. Die Schlafnester von Pan troglodytes sind im Vergleich zu den Tagnestern meist größer und sorgfältiger konstruiert (van LAWICK-GOODALL 1971a, REYNOLDS 1966). Die benötigte Zeit zum Bau eines Tagnestes betrug bei Masikini nur wenige Minuten.

a.6.2. Nestbauverhalten im Zoo

Eine komplette Nestbausequenz, d.h. die zügige Konstruktion eines vollständigen Nestes, in welches das Tier sich anschließend hineinlegt, kommt im Zoo nur selten vor. Meist treten die Einzelelemente in mehr oder weniger langen Sequenzen getrennt auf, da sich nicht jedes Material für alle Verhaltensweisen des Nestbaues verwenden läßt. Aufgrund der Überschneidungen der einzelnen Teilstücke läßt sich aber die vollständige Reihe der Verhaltenselemente rekonstruieren. Durch gelegentliches Auftreten kompletter Sequenzen wird dies bestätigt. Danach könnte eine vollständige Nestbaubehandlung mit frischen, biegsamen, ca. 1,50 m langen Zweigen so ablaufen:

Das Tier begibt sich mit dem Zweigbüschel in eine Ecke, setzt sich dort mit dem Rücken zur Wand hin. Dann ordnet es die Zweige halbkreis- oder kreisförmig um sich herum an. (Die beiden folgenden Verhaltenselemente sind in der gegenseitigen Reihenfolge nicht festgelegt). Nun wird ein langer, biegsamer Zweig mit den ausgestreckten Fingern beider Hände, Handflächen nach oben, aufgenommen, mit einer typischen Bewegung über den Kopf gehoben und hinter dem Körper nach unten geführt. Dort wird er mit der gleichen Handbewegung festgedrückt wie die Zweige vor dem Tier: Sie werden mit der Hand, ebenfalls die Handfläche nach oben gerichtet, von der äußeren Seite des Ringes nach innen gebogen und mit den eingeschlagenen Fingern nach unten außen festgedrückt. Die Handhaltung ist dabei dieselbe wie beim vierfüßigen Laufen. Die Zweige werden nicht gebrochen, sondern nur abgeknickt. Häufig hält das Tier die bereits eingebogenen Äste mit den Füßen fest. Nachdem auf diese Weise ein Ring entstanden ist, legen sich die Bonobos rücklings hinein, Arme und Beine angewinkelt, und rollen sich seitlich hin und her. Die Haltung erinnert an diejenige beim Rückenscheuern, es fehlt aber die seitliche Komponente des Scheuerns. Die Tiere bleiben meist während der gesamten Sequenz auf einem Platz sitzen, die über den Kopf gezogenen Zweige bilden den hinteren Teil des Nestes. Ein Drehen im Kreis während des Bauens ist selten. Zum Über-den-Kopf-ziehen werden oft Astgabelungen bevorzugt, deren Seitenzweige dann rechts und links am Körper vorbeigeführt werden.

Wie schon oben erwähnt, können die Elemente dieses Verhaltensablaufes getrennt auftreten und sind praktisch beliebig oft wiederholbar. Je nach Stimmung des Tieres und dem zur Verfügung stehenden Material (Zweige, Holzwolle, Maisblätter, Gummitaustücke etc.) werden Bewegungen wie das Hereinholen, das Festdrücken mit den Händen, Festdrücken durch Hin- und Herrollen, das über den Kopf Ziehen usw. betont.

Holzwolle beispielsweise regt die Tiere anscheinend zum betonten Hereinholen von außen nach innen an. Die Bewegung wird mehrmals wiederholt, d.h. die Hände werden mehrfach umeinander herumgeführt, so daß der verwendete Holzwollestreifen aufgedrillt wird. In Antwerpen übrigens, wo den Tieren meist nur kurze Strohstückchen zur Verfügung standen, lief dieses "Umeinanderwickeln" der Hände gelegentlich im Leerlauf weiter, nachdem das aufgehobene Stroh bereits zu Boden gefallen war. Auch das über den Kopf Ziehen lief stets im Leerlauf weiter, wenn der verwendete Gegenstand dem Tier aus den Händen gegliitten war.

Das Festdrücken wird sehr oft mit Maisblättern besonders betont, vor allem, wenn sie noch naß sind. Vermutlich ist das dabei entstehende platschende Geräusch ein Anreiz. Weitere Beispiele, in denen der spielerische Charakter noch stärker zum Ausdruck kommt, werden im nächsten Abschnitt vorgestellt.

Bei sehr unzureichendem Nestmaterial, sei es durch Beschaffenheit oder Menge, scheint vor allem die Bildung des Ringes um den Körper wichtig zu werden. Das Polster in der Mitte des Nestes wird nur bei großen Materialmengen gebildet. Von ähnlichen Tendenzen berichtet KÖHLER (1921). Zur Verdeutlichung ein Protokollauszug:

"Katrín hat drei etwa 50cm lange, dicke Aststücke. Die ersten beiden legt sie in Form eines V hinter sich, mit dem dritten schließt sie vor sich das Dreieck. Dies wird einigemale wiederholt."

"Natalie ordnet Holzstücke kreisförmig um sich herum an, legt sich dann in diesem 'Nest' auf den Rücken und macht die Festrollbewegung."

Weitere Abwandlungen des Nestbauverhaltens werden im nächsten Kapitel noch ausführlich beschrieben. Zunächst aber sollen die Elemente der "normalen" Nestbausequenz noch einmal tabellarisch zusammengefasst werden.

Tab. 2: Nestbausequenz

Nestbauelemente

Typische Kennzeichen

- I. Kreisförmige Anordnung
des Materials, Rücken
zur Wand, Ecke etc.

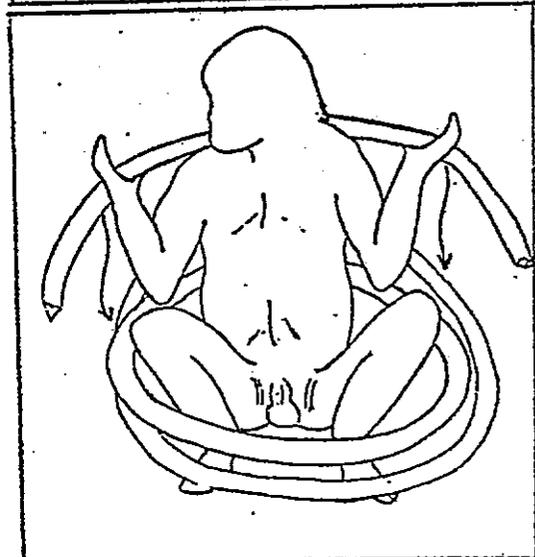


- 1a. Hereinholen des Materi-
als mit Drehung der
Hand



oder

- 1b. Aufheben und über den
Kopf ziehen des
Materials



Nestbauelemente

Typische Kennzeichen

2a. Festdrücken des Materials mit eingeschlagenen Fingern, Feststecken unter den äußeren Zweigen etc.

und/oder

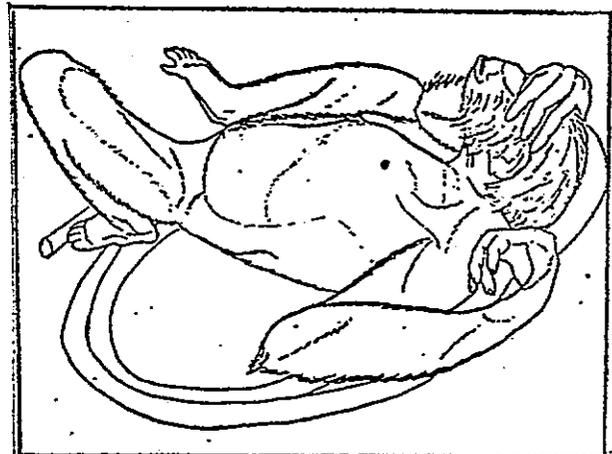
2b. Material mit den Füßen festhalten



3a. Rücklings auf das Nest legen

und

3b. Festdrücken des Materials durch seitliches Rollen



Punkt I. dürfte, was die Anordnung des Materials betrifft, eine Sonderform mit losem Nestbaumaterial darstellen, so daß der eigentliche Nestbau erst bei 1. beginnt.

a.6.3. Abwandlungen und Spielformen des Nestbauverhaltens

Nestbauverhalten tritt bei Bonobos in Gefangenschaft häufig und in sehr verschiedenen Zusammenhängen auf, oft unter Reduktion oder Veränderung einzelner Elemente, andere Teile wieder werden stattdessen überbetont. Dies ist, wie schon oben beschrieben, häufig vom Material abhängig. Manche Elemente scheinen auch in Bezug auf die räumliche Ausrichtung durch Erfahrung beeinflussbar. So setzte sich Kitty (Antwerpen), die seit frühester Kindheit in Gefangenschaft lebt, zum Nestbau zwar auch in eine Ecke, jedoch stets mit dem Gesicht zur Wand.

Viele Abwandlungen des Nestbauverhaltens sind nach den auf S. 32 erwähnten Kriterien dem Spielverhalten zuzuordnen. Die Variabilität dieser Verhaltensweise und ihr Anteil am Gesamtverhalten der Zwergschimpansen sind aber bei weitem nicht so hoch, wie das JANTSCHKE (1972) für Orang-Utan beschrieben hat. Das liegt wohl nicht zuletzt an dem hohen Prozentsatz sozialer Verhaltensweisen beim Bonobo. Im folgenden sollen einige typische Beispiele abgewandelten Nestbauverhaltens beschrieben werden.

Im Kreis legen

Alle Objekte, die sich nur irgendwie dafür eignen, wie Holzstücke, Gummitaue, Plastikketten etc. werden von den Tieren häufig kreisförmig um sich herum angeordnet:

"Mato liegt auf dem hinteren Podest, zieht die Plastikkette zu sich hoch, drapiert sie im Kreis um sich herum und legt sich in dieses 'Nest'."

"Natalie legt mit drei Keimgetreidebüscheln und zwei Karotten einen Ring um sich herum, hebt die Objekte mehrmals auf und legt sie von außen nach innen."

Hereinholen des Materials

Diese Verhaltensweise kann auch, wie oben erwähnt, fast ganz im Leerlauf auftreten. Häufiger werden die Objekte hochgehoben und, nachdem das Tier damit in der Luft einen Bogen beschrieben hat, wieder an dieselbe Stelle gelegt. Auch das "Einpacken" von Gegenständen in Eimer etc. hat wohl eine Wurzel im Nestbauverhalten, zumal anschließend häufig ein

Festdrücken

des Materials im Eimer folgt. Andere Dinge wie Nahrungsmittel, Plastikstücke etc. werden ebenfalls oft "festgedrückt". Bei geeigneten Materialien entsteht hieraus ein "Malen" durch Hin- und Herreiben (von Karotten, Blättern usw.).

Über den Kopf ziehen

Hier entfernen sich die spielerischen Abwandlungen am weitesten von der ursprünglichen Verhaltensweise, so daß nur durch das Auftreten von Übergangsformen der Zusammenhang hergestellt werden kann. Die einfachste Abwandlung besteht darin, daß der Zweig etc. nicht hinter dem Rücken nach unten gezogen wird, sondern auf den Schultern des Tieres als "Kranz" liegen bleibt. Diese Verhaltensweise wird von Pan troglodytes oft beschrieben, aber meines Wissens dort nicht direkt mit dem Nestbauverhalten in Zusammenhang gebracht. KÖHLER (1921) beispielsweise schreibt dazu:

"... es ist sehr wohl möglich, daß das primitive Schmücken gar nicht auf optische Wirkungen nach außen rechnet, ... sondern ganz auf der merkwürdigen Steigerung des eigenen Körpergefühls ... beruht."

Es besteht aber zumindest bei den Bonobos ein direkter Zusammenhang zum Nestbauverhalten, wie u.a. die folgende Verhaltenssequenz zeigt:

"Natalie hebt zweimal einen Zweig mit der typischen Bewegung über den Kopf, zieht ihn dann hinter ihrem Rücken nach unten. Beim drittenmal läßt sie ihn zunächst über ihren Schultern hängen, um den Zweig dann nach einer Pause auch herunterzuziehen. Nach einer Reihe weiterer Nestbauelemente legt sie schließlich einen Zweig auf ihre Schultern, steht auf und läuft "bekränzt" im Käfig herum."

Aufgrund solcher und ähnlicher Vorfälle glaube ich mit einiger Sicherheit sagen zu können, daß das "Bekränzen" aus diesem Element des Nestbauverhaltens hervorgegangen ist.

Auch das "Über den Kopf stülpen" von Holzwolle etc. dürfte hier seine Wurzel haben. Diese Verhaltensweise bringt auch JANTSCHKE (1972) bei Orang-Utan mit dem Nestbauverhalten in Verbindung.

Bei noch stärkerer Reduktion ergeben sich Abwandlungen wie der Transport von Holzklötzen, Bällen etc. im Genick, seltener auf dem Rücken: "Kombote legt einen der Bälle auf ihr Genick, balanciert ihn dort vorsichtig, wiederholt das mehrmals, als er herunterfällt."

Die hier beschriebenen Formen umfassen sicherlich nicht alle Möglichkeiten, die sich durch Abänderung von Elementen des Nestbauverhaltens ergeben. In vielen Fällen aber ist die Verbindung zu den ursprünglichen Verhaltensweisen nicht mehr deutlich genug, so daß sie unter der allgemeinen Beschreibung des Verhaltens gegenüber Objekten mitbehandelt werden.

a.7. Verhalten gegenüber Objekten

Für Menschenaffen typisch ist ein starkes Interesse an allen Objekten ihrer Umgebung, insbesondere, wenn sie noch unbekannte Aspekte in sich bergen. RENSCH (1968) sagt dazu:

"Die Grundlage aller manipulatorischen Leistungen von Menschenaffen ist ein wahrscheinlich durch die notwendige Nahrungssuche bedingter, anscheinend angeborener Trieb, Objekte aller Art zu untersuchen. ... Bei Menschenaffen ist das Neugierverhalten auch an einem Manipuliertrieb kenntlich, der aber bei den einzelnen Arten sehr verschieden stark entwickelt ist."

Schimpansen zeigen nach seinen Untersuchungen ein ausgesprochen manipulatorisches Interesse.

Wenn auch der Prozentsatz des objektbezogenen Verhaltens bei den Bonobos dank ihrer intensiven Sozialbeziehungen nicht so hoch liegt wie beispielsweise bei Orang-Utan, so ist das Manipulieren doch ihre Hauptbeschäftigung, wenn sie nicht mit sozialen Verhaltensweisen befaßt sind. Im folgenden sollen einige typische Beispiele des Verhaltens gegenüber Objekten aufgezeigt werden.

a.7.1. Das Untersuchen unbekannter Objekte

Bei völlig unbekanntem Dingen steht die Scheu, sich ihnen zu nähern, zunächst im Widerstreit mit der Tendenz, sie zu untersuchen. Wie lange die Vorsicht die Oberhand behält, ist sehr unterschiedlich. Die Stuttgarter und Frankfurter Bonobos benötigten meist nur wenige Sekunden, während Kitty in Antwerpen vier volle Stunden um die neuen Objekte (drei Tennisbälle) herumschlich, bis sie es endlich wagte, sie zu berühren.

Da hier das allmähliche Annähern und das Erkunden unbekannter Objek-

te gewissermaßen in Zeitlupe abläuft, soll eine Wiedergabe des Originalverlaufs hier als Modellfall für alle derartigen Ereignisse stehen:

"8.50. Die Tiere sind noch nicht im Tageskäfig. Drei Tennisbälle liegen verteilt im Käfig. Kitty und Lanni kommen herein, sehen sich um. Beide entdecken sofort die Bälle, Kitty steigt vorsichtig neben einem auf den Boden, betrachtet ihn. Beriecht ihn, macht eine Bewegung, als ob sie danach greifen wollte, geht aber wieder hoch aufs Podest. Sieht gemeinsam mit Lanni den zweiten Ball an, mit leicht gesträubtem Fell. Sie beriechen ihn, betrachten ihn aus nächster Nähe von allen Seiten, berühren ihn aber nicht. Ebenso bei Ball Nr. 3. ... 8.54. Kitty hängt über einem Ball an einer Stange, sieht ihn unschlüssig an, kratzt sich, fährt zusammen bei einem plötzlichen Geräusch. Macht wieder einen Ansatz, nach dem Ball zu greifen, nimmt aber stattdessen einen danebenliegenden Stock. ... 9.00. Kitty noch immer unschlüssig neben einem Ball sitzend, kauend, mustert ihn genau, kaut dabei langsamer. Geht nach vorne, macht einen Bogen um den Ball, ist sprungbereit. Kratzt sich heftig, kaut auf ihren Fingernägeln, fährt beim geringsten Geräusch zusammen. ... 10.00. Die Tiere weichen noch immer bei allem, was sie tun, den Bällen sorgfältig aus. ... 11.00. Immer noch unverändert. Lanni weicht den Bällen völlig aus, Kitty mustert sie immer wieder, kaut häufig Fingernägel, kratzt sich. ... 12.42. Lanni steht neben einem Ball, betrachtet ihn, nimmt dann einen kleinen Stock und schiebt ihn damit sehr gezielt aus dem Weg. ... 13.04. Kitty beriecht und betrachtet wieder einen Ball aus nächster Nähe, kaut auf einem Strohalm dabei. Jetzt plötzlich schlägt sie mit einem Finger gegen den Ball, so daß er weggrollt. Dies ist die erste direkte Berührung. Sie sieht ihm nach, sieht Lanni an, geht zu ihr, drückt sich an sie. ... 13.07. Kitty geht wieder auf den Ball zu, wischt sich ständig nervös mit den Fingern über die Lippen. Gibt ihm dann einen kräftigen, gezielten Schlag mit dem Handrücken, so daß er gegen die gegenüberliegende Wand fliegt, quiekt leise, sieht Lanni an. Die guckt zwar, unternimmt aber nichts. 13.08. Kitty schlägt wieder mit dem Handrücken zu, schon weniger hastig, kaut wieder Stock, untersucht ihre Finger, legt eine Hand auf Lannis Rücken. 13.09. ... 13.10. Kitty rollt jetzt einen Ball erst vorsichtig auf sich zu, bevor sie ihn seitlich wegschlägt. Sie trifft damit zufällig Lanni, die nicht hingesehen hatte, im Rücken. Die fährt erschrocken hoch, schlägt ärgerlich gegen den Ball, wie gegen etwas sehr Ekelhaftes, so daß der weit wegfliegt. Allgemeines Aufregungsgeschrei, Kitty setzt sich neben Lanni. 13.11."

Danach war das Eis für Kitty gebrochen, und sie spielte noch stundenlang mit den Bällen, während Lanni sie auch weiterhin mied. Gelegentlich entstand der Eindruck, als ob Kitty die Abneigung Lannis gegenüber den Bällen ausnutzte, indem sie sie mit gezielten Ballwürfen von bevorzugten Plätzen vertrieb.

Der oben geschilderte Verlauf ist typisch für die Annäherung an unbekannte Objekte, mit dem Unterschied, daß er in Frankfurt und Stutt-

gart innerhalb weniger Minuten ablief. Dies hängt mit der speziellen Situation der Antwerpener Tiere zusammen, auf die ich später noch näher eingehen werde. Nach dieser ersten Phase des Erkundens folgt dann ein Prüfen des Objekts mit allen Methoden. Es wird auf den Boden gedrückt, darauf entlanggerieben, ins Wasser getaucht, gegen die Wand geworfen, benagt, belutscht, zerbissen; kurz, auf alle nur denkbaren potentiellen Eigenschaften hin untersucht. Nach jedem Untersuchungsschritt folgt wieder eine optische und olfaktorische Prüfung auf mögliche Veränderungen. Eine bessere Methode zum "Begreifen" der Eigenschaften eines Gegenstandes läßt sich kaum denken. Die Kenntnis der Eigenschaften aber ist es, die den gezielten Einsatz eines Objektes erst möglich macht.

a.7.2. Der Einsatz von Objekten zur Erweiterung der eigenen körperlichen Fähigkeiten (Werkzeuggebrauch)

Aus den oben erwähnten Gründen ist die Tendenz zur Manipulation von Objekten also eine der Voraussetzungen für den Werkzeuggebrauch. Dies bestätigen auch die Untersuchungen von PARKER (1969), der schreibt:

"A positive relationship was found between the quantity (responsiveness) and quality (manipulation) of the initial response repertoire and subsequent solution of problems."

Ich möchte mich an dieser Stelle nicht an der Diskussion um die theoretischen Hintergründe des Werkzeuggebrauchs beteiligen oder an der Kontroverse, ob es sich um "einsichtiges" Verhalten handelt oder nicht. Dazu wäre unter anderem die Kenntnis der Entwicklung der entsprechenden komplexen Verhaltensabläufe nötig. Da aber in nahezu allen Fällen schon von Anfang an nur der komplette Vorgang zu beobachten war, kann ich in diesem Punkt keine Aussage machen. In allgemeiner Form wird das Problem der Erfahrungsanteile im Verhalten der Tiere weiter unten diskutiert (s. S. 92). In diesem Abschnitt sollen, rein vom Ergebnis her orientiert, Verhaltensabläufe beschrieben werden, bei denen der Einsatz eines Objektes zur Erweiterung der körperlichen Fähigkeiten des betreffenden Tieres geführt hat. Der Übergang zum spielerischen Umgang mit Objekten ist fließend.

Zweige, Aststücke etc. standen den Tieren häufig zur Verfügung, so daß sie oft im Rahmen von Objektmanipulationen Verwendung fanden.

Stochern

"Natalie stochert mit einem Zweig in einem Schraubenloch auf der Waage herum. Der Zweig ist zu dick. N. beißt einen Streifen ab, steckt ihn wieder ins Loch. Der Zweig paßt jetzt hinein. Mato beobachtet sie während des ganzen Vorganges aufmerksam."

"Daniela steckt ein Ästchen durch das Schraubloch eines halbierten Plastikkanisters, bewegt es dort hin und her. Dreht dann den Kanister um, ohne den Stock loszulassen, beobachtet ihr Stochern von unten."

"Margrit bohrt mit einem dünnen Halm vorsichtig in ihrem Ohr, zieht ihn heraus, betrachtet ihn."

Das Stochern in Ritzen und Löchern aller Art ist, wie auch JANTSCHKE (1972) feststellt, eine der häufigsten Objektmanipulationen von Menschenaffen im Zoo. Das erste Beispiel schließt sogar eine mögliche Werkzeugverbesserung ein, ähnlich wie sie GOODALL (u.a. 1964) für *Pan troglodytes* im Freiland beschreibt.

Verlängerung des eigenen Arms, Angeln

"Natalie ergreift einen etwa 50 cm langen, stabilen Zweig, steckt eine Hand durchs Gitter, zieht damit den Zweig nach draußen. Sie hält ihn an einem Ende, angelt mit dem anderen sehr sorgfältig und gezielt nach einem Zweig des vor dem Käfig stehenden Baumes, indem sie darunter und dahinter greift, kann ihn schließlich soweit zu sich hin biegen, daß sie ihn mit der Hand erreicht."

"Daniela steckt eine Hand durchs Gitter, zieht einen langen, dünnen Zweig mit Blättern am Ende nach draußen. Wischt dann mit den Blättern gezielt in dem Seifenschaum am Boden des Wärterganges, zieht den Zweig wieder nach innen, untersucht den Schaum."

"Katrin hat das Elektrokabel vor dem Käfig entdeckt. Sie nimmt einen Stock, geht an die Stelle, wo das Kabel dem Käfig am nächsten liegt, steckt den Stock unter der Scheibe durch, faßt damit hinter das Kabel, versucht es in den Käfig zu ziehen."

"Katrin tippt Vernon und Desmond, die mit dem Rücken zu ihr etwa 2m entfernt sitzen, mit einem langen Stock an. Als die beiden erschrocken hochfahren, macht sie Spielgesicht ('play face')."

Es ließen sich Dutzende von Beispielen für solche "Armverlängerungen" anführen. Auch Pfleger, Besucher usw. wurden gern auf diese Art erschreckt. Bei Annäherung an unbekannte Dinge war das Werkzeug nicht nur Verlängerung, sondern auch Prüfsonde:

"Lanni geht auf einen Ball zu, betrachtet ihn aus nächster Nähe, nimmt dann einen Strohhalm, tippt ihn damit an. Anschließend riecht sie den Halm."

"Kombote sieht interessiert zu, wie eine Biene vor ihr auf dem Boden krabbelt. Nimmt ein Stöckchen, tippt sie damit immer wieder an. Untersucht zwischendurch das Stockende."

Eine spielerische Komponente kommt hinzu, wenn die Tiere sich mit Stöckchen kratzen oder über das Fell streichen an Stellen, die sie genausogut mit der Hand hätten erreichen können.

Schon fast als "Waffe" verwendet wird ein Stock im folgenden Beispiel:

"Katrin hat einen Stock, Desmond greift danach. Sie schlägt mit dem Stock nach ihm, er geht in Deckung. Sie schlägt immer wieder nach seinen Händen, nicht sehr fest, aber wirkungsvoll. Die Bewegung wird allmählich weniger zu einem Schlagen als zu einem Stoßen mit dem Stock."

Zweigschaukeln

Sowohl die Stuttgarter Bonobos als auch die Frankfurter, hier vor allem Natalie, haben eine besondere Technik der Konstruktion von Schaukeln entwickelt (s. auch BÜRKLE 1974). Dabei wird ein langer, biegsamer Zweig symmetrisch über eine Stange gelegt und beide Enden mit den Händen ergriffen. Dann hängen sich die Tiere vorsichtig daran, drehen sich, so daß der Zweig verdrillt wird, und schaukeln daran, bis der Zweig bricht.

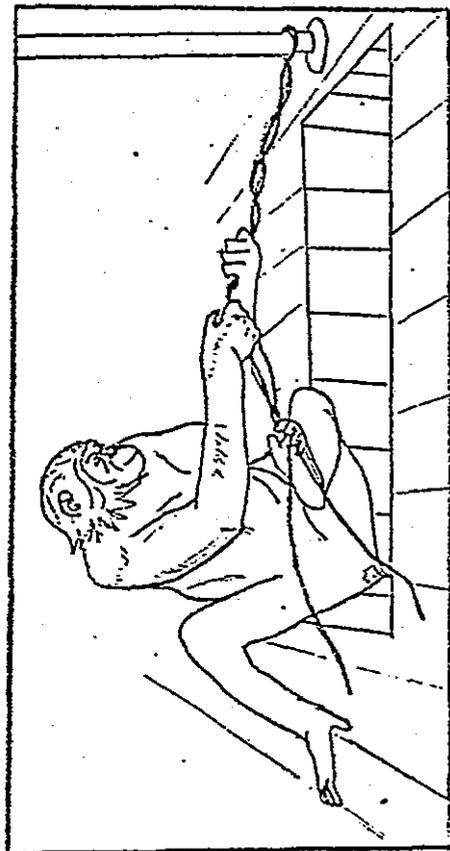


Abb. 39: Konstruktion einer Zweigschaukel (nach Foto Bürkle)

Sprungstöcke, Leitern, Hebel

"Kombote hat einen stabilen, ca. 50cm langen Stock. Sie stellt ihn senkrecht auf den Boden, hält ihn mit einem Fuß und einer Hand fest, stößt sich nach oben ab, versucht, die Stange über ihr zu erreichen. Wiederholt das einigemale. Der Stock rutscht aber meist zu früh weg."

"Lanni stellt einen dicken Ast senkrecht unter das Klettergerüst, stemmt sich mit dem Fuß daran hoch, erreicht auf diese Weise die Stange über ihr."

"Vernon stellt einen stabilen Ast schräg gegen die Wand, oben links auf dem Podest. Klemmt ihn so fest, daß er daran hochsteigen und so das Deckengitter erreichen kann."

"Katrin hebelt mit aller Kraft an einem dicken Stock, den sie zwischen die Maschen des Deckengitters geklemmt hat. Es gelingt ihr tatsächlich, das Gitter merklich zu verbiegen."

"Katrin steht am Ufer (in einem Film der de Wijs aus dem Kongo), versucht, ein ca. 2m entferntes Ruderboot zu erreichen. Für einen direkten Sprung ist die Entfernung aber zu weit, das Ufer fällt steil ab. Sie ergreift eine Stakstange, die im Gras liegt, stößt diese zwischen Ufer und Boot ins (ca. 1m tiefe) Wasser, springt dann, den Stock als Stütze benutzend, ins Boot."

Eine ähnliche Verwendung von Stöcken schildern u.a. McGREW et al. (1975) für *Pan troglodytes*. Auch alle anderen Formen der Objektmanipulation bei Bonobos weichen, soweit ich sie beobachten konnte, nicht grundsätzlich von den bei Schimpansen registrierten Fällen ab.

Werfen

Bei dieser Verhaltensweise ist der Übergang zum Spielerischen besonders deutlich. Der "Ernstbezug" überwiegt aber wohl beispielsweise in den folgenden Fällen:

"Katrin hat einen Holzblock (ca. 10 cm³), wirft ihn mit einem seitlichen Schleuderwurf durch den Käfig, einem Diskuswerfer ähnlich. Der Klotz fliegt im hohen Bogen davon, prallt dröhnend gegen das Metallkarussell. Durch die Wucht des Wurfes hat er eine deutliche Vertiefung an der Aufprallstelle. Kombote und Masikini, die Katrin sonst kaum beachten, sehen beide nach ihr. Anscheinend ermutigt durch diesen Erfolg, schleudert Katrin noch mehrmals Klötze durch den Käfig."

Katrin entwickelte sich zur Spezialistin im Werfen von Stöcken, Äpfeln, Bällen etc., obwohl auch die anderen Stuttgarter Tiere gelegentlich dies Verhalten zeigten. Über den Einsatz von Objekten bei Impo- nierversammlungen soll später (s. S. 114) noch genauer berichtet werden.

"Daniela wedelt eine ganze Weile mit einem Zweig in meine Richtung, kann mich aber nicht erreichen. Schließlich wirft sie, gut gezielt, trifft mich mit dem Zweig."

Auch zum Werfen könnten zahlreiche weitere Beispiele angeführt werden. Am häufigsten wurde von unten nach oben geworfen, mit einer Bewegung ähnlich der Drohgebärde mit dem Arm.

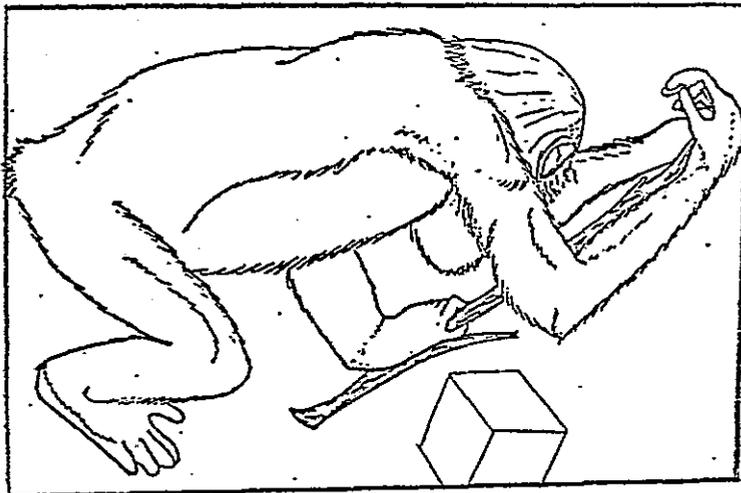


Abb. 40: Verwendung eines Sprungstockes (oben)



Abb. 41: Verwendung eines Holzblockes als Hocker (rechts)
(nach Fotos Bürkle)

Hocker, Schlitten

Holzklötze, Plastikstücke, Bälle etc. werden häufig zum Daraufsetzen verwendet:

"Katrin sieht, an der Scheibe stehend, uns intensiv beim Filmen mit der Video-Kamera zu, betrachtet den Monitor. Will sich nach einer Weile setzen, sieht aber wegen der Brüstung dann nichts mehr. Sie holt sich aus ca. 3m Entfernung einen Holzklötz, legt ihn vor die Scheibe, setzt sich darauf und beobachtet so den Apparat."

"Margrit hat eine starke Sexuelschwellung, sitzt daher am Boden unbequem, seitlich. Sie holt sich einen Plastikkanister, setzt sich so darauf, daß die Schwellung seitlich überhängt."

"Kombote setzt sich auf einen Holzblock, stößt sich mit beiden Beinen am Boden ab, fährt auf diese Weise rückwärts Schlitten."



Abb. 42: Verwendung einer Paprikaschotehälfte als Trinkgefäß

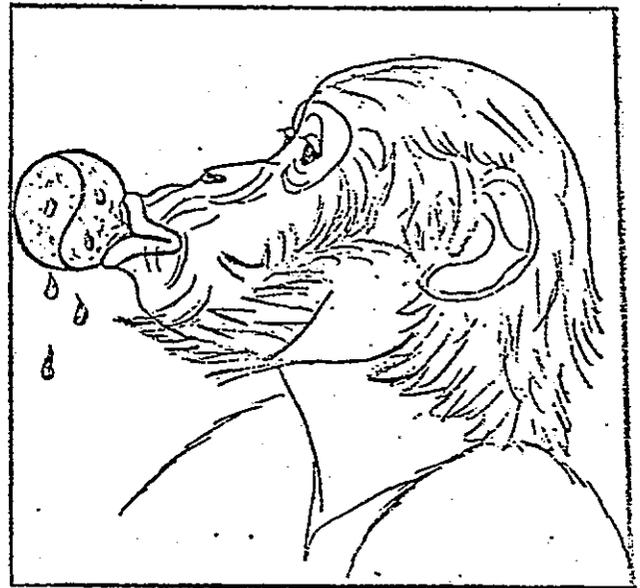


Abb. 43: Auslutschen eines nassen Tennisballes

Trinkgefäße, Schwämme

Ein gezieltes Aufwischen von Flüssigkeiten mit saugfähigen Objekten, wie JANTSCHKE (1972) es von Orang-Utan beschreibt, war bei den Bonobos nicht zu beobachten. Ein Abwischen des Körpers dagegen kommt häufiger vor, Camillo (Frankfurt) benutzte Holzwolle regelrecht als "Toilettenpapier". Auch das Eintauchen und Auslutschen von Holzwolle, Tennisbällen etc. ins Wasserbecken konnte ich in Stuttgart oft beobachten. In Frankfurt schoben die Tiere Maisblätter u.ä. in den Bereich des Rasensprengers, um sie danach abzulutschen. Regelrechte Trinkgefäße wurden in den beiden folgenden Fällen verwendet:

"Katrin füllt eine halbe Paprikaschote mit Wasser, setzt sie an, trinkt daraus, wiederholt dies 4mal."

"Natalie geht mit einem halben Plastikkanister zum Rasensprenger, hält ihn gezielt in den Strahl, wartet etwa 1 Min., bis sich Wasser darin gesammelt hat, trägt ihn in eine andere Käfigecke, trinkt daraus."

Aus dem Wischen mit Karotten, Bananenschalen etc. ergibt sich das "Malen", das aber wohl einen überwiegend spielerischen Hintergrund hat.

Konstruktionen mit Gummiseilen

Sowohl in Frankfurt als auch in Stuttgart stecken die Tiere häufig das freie Ende der Gummitaue durch das Deckengitter, so daß eine Schlaufe entsteht. In dieser Schlaufe wird dann geschaukelt. Alle Bonobos, die ich dabei beobachtete, zeigten mehr oder weniger deutlich einen Einblick in den Mechanismus dieser "Schaukel", indem sie das freie Ende festhielten oder zumindest dauernd hinsahen, um nicht von einem plötzlichen Herausrutschen überrascht zu werden. Zur Verdeutlichung der Konstruktion ein Beispiel:

"Kombote hängt mit den Händen am Deckengitter, zieht mit beiden Füßen das Ende eines Gummitaues zu sich hoch. Steckt es dann mit den Füßen durchs Gitter, schiebt es auf diesem ein Stück entlang, um es schließlich in einiger Entfernung wieder nach innen zu ziehen. Sie setzt sich in die Schlaufe, schaukelt, hält das Ende mit der Hand fest."

Auch das Einhängen des Taues an verschiedenen Stangen sowie die Konstruktion von Schlingen und Knoten waren oft zu sehen. Plastikketten wurden in ähnlicher Weise verwendet.

Die oben beschriebenen Beispiele von Objekteinsatz stellen nur einen kleinen Ausschnitt dar. Ständig werden durch Experimentieren neue Formen erfunden, und durch das intensive gegenseitige Beobachten rasch von anderen Gruppenmitgliedern übernommen (s. auch BECK 1974).

a.7.3. Spiele mit Objekten

Ähnlich vielfältig sind die Manipulationen mit Objekten, die nicht direkt zielgerichtet erscheinen, aber wohl auch allgemein dem Erkunden der Eigenschaften eines Gegenstandes dienen. Sie leiten sich aus den verschiedenen Verhaltensbereichen wie Nestbau, Lokomotion etc. her. Diese spielerische Untersuchung von Objekten ist, insgesamt gesehen, einfach die Fortsetzung der ersten Erprobung eines unbekanntes Gegenstandes. Wenn dieser einen gewissen Vertrautheitsgrad erreicht hat, fallen die anfängliche Vorsicht und Scheu weg, und das Tier erkundet nun ungehemmt alle Eigenschaften des Objektes. Auch hierzu können nur einige wenige Beispiele aus der Vielzahl der Fälle herausgegriffen werden.

Generell werden alle Gegenstände erst einmal einer Zerreißprobe durch Benagen, Darauftreten, gegen die Wand Werfen etc. unterzogen, wenn die erste Zurückhaltung überwunden ist. Danach treten, je nach Eigenschaften des Objektes, differenziertere Verwendungsweisen auf:

"Katrin lehnt einen Stock schräg gegen die Scheibe, so daß zwischen diesem und dem Glas eine dreieckige Öffnung entsteht. Dann versucht sie mehrere Male, sich seitlich durch dies Loch zu schlängeln und zu robben, ohne den Stock umzuwerfen."

Stöcke werden vor allem, wie schon erwähnt, im Rahmen des Nestbaues verwendet. Es gibt aber weitere Möglichkeiten:

"Kombote legt einen Stock quer über eine Stange, faßt ihn an beiden Enden, hängt sich daran, schaukelt so."

"Daniela rennt mit einem Zweig in der Hand am Gitter entlang, läßt ihn am Gitter schleifen, so daß ein ratterndes Geräusch entsteht."

Holzklötze werden, außer zum Nestbau, vor allem zum "Schlittenfahren" oder als Hocker benutzt. Sie werden aber auch gestapelt, bis sie polternd umfallen, über den Boden gerollt, in Gefäße gepackt oder folgendermaßen verwendet:

"Katrin liegt auf dem Rücken, hält einen Holzklötz an beiden Seiten mit den Händen, dreht ihn durch 'radfahrende' Bewegungen mit den Füßen ständig herum." (s. auch BÜRKLE 1974)

Die Frankfurter Tiere erhalten gelegentlich halbierte Plastikkanister zum Spielen, die vielfältig eingesetzt werden.

"Margrit stülpt sich einen Kanister über den Kopf, fährt davor mit der Hand auf und ab, deren Schatten auf den Kanister fällt (vor dem Käfig ist eine Filmleuchte eingeschaltet). Nimmt dann die Hand weg, sieht kurz unter dem Kanister hervor, betrachtet dann anscheinend die Umgebung durch die dünne Plastikwand."

"Natalie stülpt sich den Kanister halb über den Kopf, klettert damit herum, läßt sich spielerisch von Daniela jagen. Peilt unter dem Rand des Kanisters gerade noch hervor, bis er ihr bei einem kühnen Schwung ganz herunterrutscht. Sie tappt mit den Händen weiter, Daniela sieht ihr interessiert zu."

"Salonga hängt sich den Kanister über, läuft auf allen Vieren damit weiter, sieht aus wie eine Schildkröte. Als er ihr jetzt übers Gesicht rutscht, dreht sie sich spielerisch im Kreis, tastet mit den Händen."

"Mato legt beide Unterarme nebeneinander in den Kanister, schiebt damit über den Boden."

"Natalie packt den Kanister voller Blätter, stülpt sich den vollen Kanister dann über den Kopf."

"Daniela kniet im Kanister, stemmt sich mit den Händen im Krüchengang weiter, bis sie umkippt."

"Salonga sitzt nach mehreren Versuchen jetzt auf dem senkrechtstehenden Kanister, hält sich am Gitter fest. Dieser kippt aber schließlich um, so daß die Öffnung seitlich zu liegen kommt. Salonga kriecht hinein, verschwindet fast ganz darin. Dreht sich im Kanister mit Mühe um, so daß sie mit dem Hinterteil darin steckt, zieht sich in dieser Haltung zum Sitzen hoch. Sitzt jetzt im Kanister wie in einer Badewanne, nur der Kopf guckt noch heraus. In diesem Augenblick sieht Margrit (Mutter Salongas) zufällig von oben nach ihr, kommt eilig und mit einem Schreckenslaut nach unten, packt sie am Arm, versucht sie herauszuziehen. Als Salonga aber nicht reagiert, bleibt sie noch eine Weile neben ihr stehen, klettert schließlich wieder hoch."

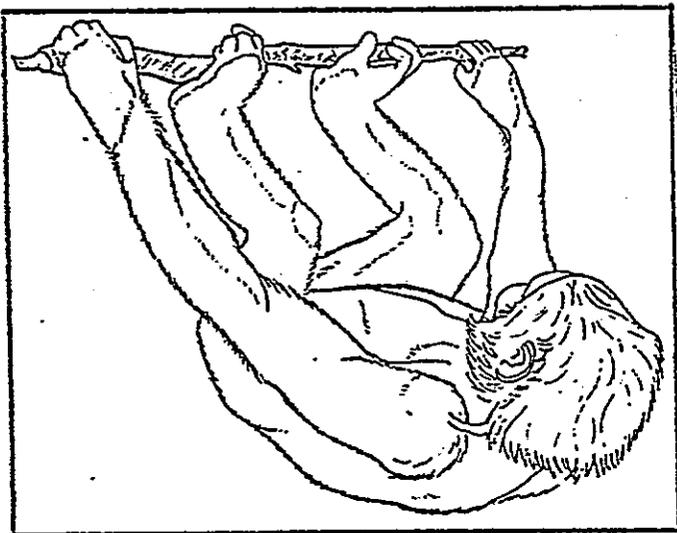


Abb. 44: Erprobung der Festigkeit eines Stockes: das Tier tritt mit dem rechten Fuß dagegen, versucht ihn durchzubrechen (nach Foto Bürkle)

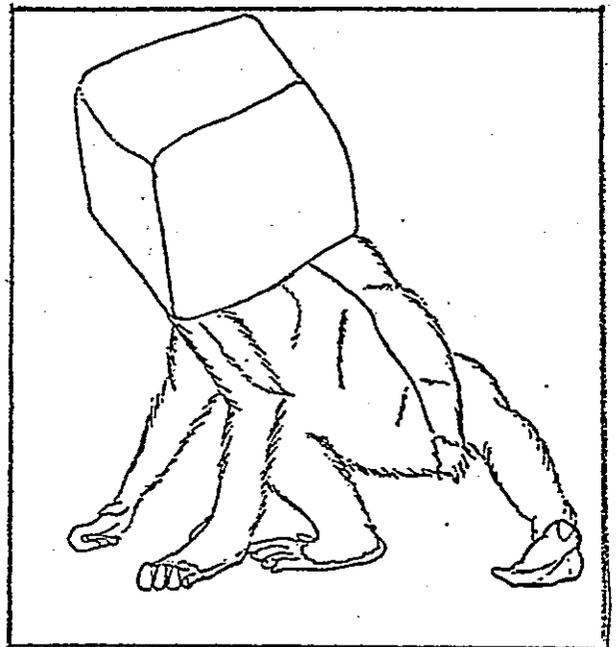


Abb. 45: Tanzen mit über den Kopf gestülptem Kanister

Das Wischen und Malen mit Flüssigkeiten etc. ist insbesondere Margrits Spezialität. Sie kann Stunden damit verbringen, ihren Urin, Wasser usw. an die Wand oder eine Stange zu wischen. Als der Nachbar käfig frisch gestrichen war, griff sie hinüber und verstrich die abgewischte Farbe an ihrer Seite der Wand. Auch Karotten, frische

Blätter, Speichel etc. werden zum Malen verwendet.

Gegenstände wie Holzstücke, Bälle usw. die im Wasser schwimmen, werden von den Stuttgarter Bonobos zu folgendem Spiel im Wasserbecken eingesetzt: Die Tiere tauchen das Objekt bis zum Grund unter, nehmen die Hände dann weg und beobachten, wie es wieder an die Oberfläche steigt. Sie tippen schwimmende Gegenstände auch oft nur an und beobachten, wie sie wegschwimmen oder auf und ab wippen.

Die in den Käfig gegebenen Tennisbälle werden vor allem in Stuttgart zu vielfältigen Spielen verwendet:

"Kombote balanciert einen Ball vorsichtig im Nacken, legt ihn immer wieder dorthin."

"Katrin stößt zwei Bälle abwechselnd mit den Füßen vorwärts, 'verfolgt' sie dann."

"Kitty schlägt einen Ball mit der Hand weg, sieht zu, wie er kreuz und quer durch den Käfig springt, läuft dann hopsend hinterher, schlägt wieder danach."

"Katrin rollt im Sitzen die Bälle um sich herum. Dann setzt sie sich oben aufs Podest damit, wirft sie gegen die Wand, fängt sie wieder."

"Kombote tritt mit aller Kraft auf einen Ball, bis der unter ihrem Fuß hervorschnellt. Sie 'verfolgt' ihn und wiederholt das Spiel."

Auch Hochwerfen mit den Füßen, Werfen von einer Hand in die andere, Reiben und Festklemmen des Balles am Körper wurden beobachtet.

Der Wasserschlauch wurde zum Tauziehen der Tiere untereinander oder mit dem Pfleger benutzt. Hier hat Kombote eine besondere Technik entwickelt:

"Als der Pfleger den Schlauch nach draußen ziehen will, packt Kombote plötzlich das Ende, schlingt es um eine Stange und hält es dann fest. Erst als der Pfleger wieder in den Käfig kommt, läßt sie los."

Weitere beliebte Spiele sind das Schwingen mit großen Büscheln Holz- wolle, Zweigen etc. und die Geräuscherzeugung durch Schlagen auf Blechplatten, Rasseln mit Ketten usw. Hier sind sicherlich Übergänge zum Imponierverhalten vorhanden. Die Stuttgarter Tiere vergnügten sich häufig damit, das Karussell in rasche Drehung zu versetzen und dann zuzuschauen.

Nicht eindeutig als spielerisch einordnen läßt sich das 'groomen' von Objekten, bei dem das Tier die typischen grooming-Bewegungen an Blättern, Zweigen etc. zeigt. Es wurde insgesamt bei den Bonobos nur viermal beobachtet. Van LAWICK-GOODALL (1973) beschreibt das gleiche Verhalten für *Pan troglodytes* im Freiland, findet aber auch keine eindeutige Erklärung dafür (s. auch MASON 1965, SCHILLER 1952). Eine Mischung aus spielerischen und ernsthaften Verhaltenselementen liegt möglicherweise auch beim Transport von Objekten unter dem Kinn oder in der Oberschenkelbeuge vor.

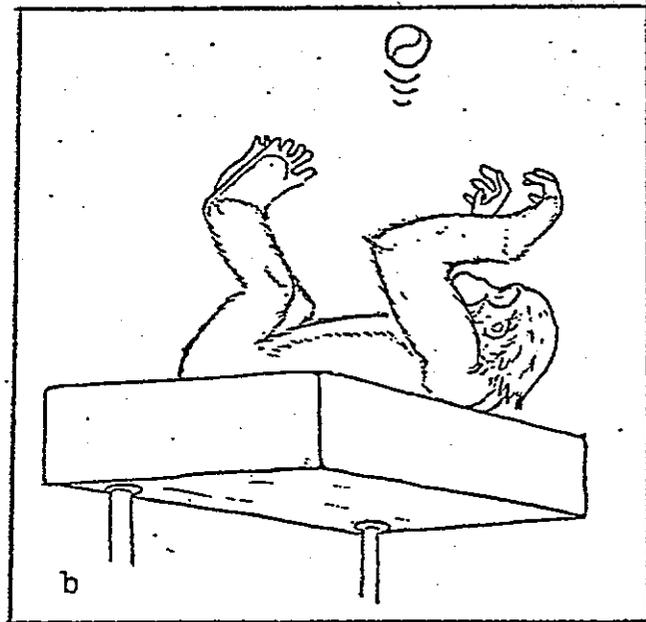
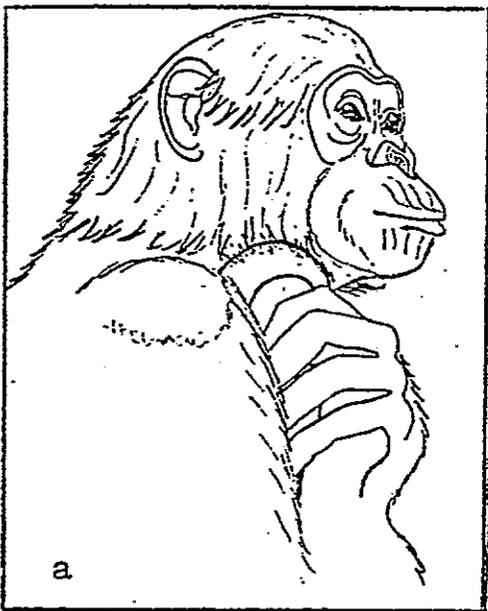


Abb. 46: Spiele mit Tennisbällen

a: Festklemmen zwischen Schulter und Kinn

b: Werfen und Fangen

c: Tragen im Genick

a.7.4. Verhalten gegenüber Wasser

Bei der Reaktion auf stehendes oder fließendes Wasser handelt es sich um eine sehr spezielle Objekt-orientierte Verhaltensweise. Im Rahmen der Beschreibung der Nahrungsaufnahme wurden schon einige Beispiele erläutert (s. S. 53).

In allen Berichten über das diesbezügliche Verhalten von freilebenden Schimpansen wird von einer deutlichen Abneigung gegen den direkten Kontakt mit Wasser gesprochen, soweit dies nicht im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme nötig wird (GOODALL 1963a, REYNOLDS 1966). Auch MCGREW (1976) berichtet von großer Angst der Jungtiere gegenüber Wasser. Das könnte damit zusammenhängen, daß Schimpansen aufgrund ihres geringeren Fettanteiles im Vergleich zum Muskelgewebe im Gegensatz zum Menschen und anderen Primaten nicht schwimmen können und allem Anschein nach auch nicht in der Lage sind, es zu lernen (der Mensch hat im Durchschnitt etwa 20% Körperfett, der Schimpanse dagegen nur ca. 9%). Diese Angaben stammen von ANGUS (1971).

In früheren Publikationen wurde häufig die Meinung vertreten, diese Furcht vor dem Wasser sei angeboren. In neuerer Zeit tendieren viele Autoren zu der Ansicht, es handele sich eher um eine - allerdings sehr stark ausgeprägte - soziale Tradition (u.a. MCGREW 1976, ANGUS 1971). Gestützt wird diese Deutung vor allem durch die Tatsache, daß handaufgezogene Schimpansen, die von klein auf an Kontakt mit Wasser gewöhnt wurden, auch als Erwachsene häufig keine Furcht vor Wasser zeigen (s. auch HLADIK 1973).

Entsprechende Freilandbeobachtungen über den Wasser-Kontakt von Bonobos liegen bisher nicht vor. Aufgrund der regelmäßigen Überschwemmungen ihres Lebensraumes dürften sie zumindest öfter Gelegenheit dazu haben als *Pan troglodytes*. Wie die de Wijs berichteten, zeigten die von ihnen in Pflege genommenen, wildgefangenen Jungtiere schon im Alter von kaum einem Jahr eine starke Abneigung gegen Wasserkontakt.

Dies deckt sich mit der Beschreibung von MCGREW (1976) über das Verhalten der Jungtiere am Gombe-Stream. Die Abneigung der jungen Bonobos verlor sich aber bei zunehmender Gewöhnung, und schließlich spielten die Tiere sogar am oder im Wasser. Dazu die Beschreibung zweier Filmszenen aus dieser Zeit:

"Katrin (ca. 2jährig) klettert in die Badewanne, die etwa 40 cm hoch mit Wasser gefüllt ist, setzt sich hinein, plantscht im Wasser. Als Bart (Sohn der de Wijs) ihr einen Gummischuh reicht, schlägt sie damit auf die Wasseroberfläche, leckt daran. Hopst jetzt im Stehen mit sichtlicher Begeisterung, strampelt dabei mit den Beinen, so daß das Wasser in die Gegend spritzt. Anschließend Rückenscheuern im Gras."

"Katrin und Kombote (beide ca. 4jährig) springen vom Ufer etwa 1m tief in einen Tümpel, tauchen dort, sich spielerisch jagend, bis zum Hals unter. Später sitzt Katrin allein im Wasser, taucht immer wieder bis zum Kinn unter. Nach dem Baden Rückenscheuern."

Diese "Umerziehung" (ein Reifungsprozeß ist wohl auszuschließen) spricht für das soziale Lernen des Verhaltens gegenüber Wasser auch bei Bonobos. Unterstützt wird dies durch die Tatsache, daß unter den Frankfurter Bonobos das einzige handaufgezogene Tier, Natalie, sich am häufigsten mit Wasser beschäftigte:

"Natalie hält den Fuß in den Wasserstrahl des Rasensprengers, dann auch die Hand, hopst mit Spielgesicht ('play face') auf und ab, versucht, nach dem Wasserstrahl zu greifen."

"Natalie läßt sich Genick und Kopf vom Wasser beregnen, nimmt dann den Mund voll Wasser, spuckt es schwungvoll im hohen Bogen wieder aus."

Die anderen Tiere der Gruppe waren zurückhaltender, wobei die beiden wildgefangenen Elterntiere (Margrit und Camillo) jeden Wasserkontakt möglichst vermieden, während Mato und Daniela, ihre beiden zoogeborenen Kinder, wenigstens gelegentlich freiwillig damit in Berührung kamen. Allerdings geschah das sehr selten, nur bei großer Hitze duschten sie sich wie Natalie. Meist näherten sie sich dem Strahl des Rasensprengers nur sehr zögernd:

"Mato pirscht sich allmählich an den Wasserstrahl heran, scheint trinken zu wollen. Schon fast im vor Erreichen des Strahles öffnet er den Mund wie zum Trinken, nähert sich nur ganz langsam weiter, trinkt jetzt schließlich ein paar Schlucke und entfernt sich eilig wieder."

Natalie ignorierte sogar Camillos Aufforderung zum Sozialspiel, um weiter im Wasser zu planschen:

"Camillo versucht Natalie hartnäckig zum Spielen zu bewegen, dreht hinter ihr Pirouetten, macht Verbeugungen und Sprünge, stößt sie mehrmals mit der Hand an. Sie ignoriert ihn, planscht weiter im Wasser, bis er schließlich aufgibt."

Wenn sich Mato und Daniela einmal zum Wasserkontakt durchgerungen hatten, spielten auch sie gelegentlich:

"Mato hopst im Wasserstrahl herum, läßt sich Kopf, Rücken und Hände beregnen. Er springt mit lautem Platschen in der Pfütze auf und ab."

Von vornherein weniger zurückhaltend zeigten sich die Bonobos im Stuttgarter Zoo. Das Wasserbecken und die Wanddüsen erwiesen sich, neben dem Metallkarussell, als die Attraktionen der Käfigeinrichtung und wurden zu vielfältigen Spielen und Experimenten benutzt:

"Katrin steht im Wasserbecken, schöpft mit der Hand Wasser an ihre Brust, verreibt es dort. Klettert dann aufs Podest über dem Wasserbecken, scheuert Rücken. Läßt sich von oben mit lautem Platschen bäuchlings wieder ins Becken fallen, nimmt den Mund voll Wasser. Steigt wieder aufs Podest, spuckt das Wasser als sprühende Fontäne aus."

"Kombote läuft auf der Flucht vor Masikinis spielerischer Verfolgung mitten durchs Wasserbecken, dann außen herum. Rutscht auf dem nassen Boden aus, landet bäuchlings auf dem Rand des Beckens, Masikini tunkt sie einigemale kräftig ins Wasser. Kombote springt schließlich mit Spielgesicht ('play face') wieder auf, läuft nach hinten, scheuert Rücken."

"Katrin liegt auf dem Rand des Wasserbeckens, läßt die Zunge ins Wasser hängen, wackelt so mit dem Kopf. Taucht dann ihre herabhängende Unterlippe ins Wasser, ruckt mit dem Kopf nach oben, so daß das Wasser weit weggeschleudert wird."

"Masikini nimmt den Mund voll Wasser, läßt es in seine Hand laufen, betrachtet es. Den nächsten Mund voll läßt er zur Abwechslung an der Scheibe entlang laufen. Nimmt wieder Wasser auf, bewegt es bei geschlossenem Mund hin und her, läßt es mit halboffenem Mund aus den Mundwinkeln laufen."

"Katrin steht im Wasserbecken, taucht die Hände ein, macht dann Bewegungen, als ob sie sich das Gesicht waschen wollte. Taucht langsam den Kopf ein, immer wieder, jetzt ist sie ganz unter Wasser damit. Geht noch tiefer, als ob sie den Grund aus nächster Nähe betrachten wollte."

"Kombote sitzt am Wasserbecken, patscht mit den flachen Händen und Füßen immer wieder ins Wasser. Masikini jagt sie spielerisch, sie weicht zur Wand hin aus, kann aber dann nicht weiter weg. Er spritzt mehrere Male mit der flachen Hand gezielt Wasser nach ihr, sie ist völlig naß. Beide mit Spielgesicht ('play face')."

Diese Beispiele sowie die Tatsache, daß alle Tiere sich gerne unter den Wasserstrahlen der Wanddüsen duschten, machen deutlich, daß zumindest keine angeborene und grundsätzliche Furcht vor Wasser vorhanden ist. Dies bestätigen auch die Aussagen von TUTIN (zitiert nach MCGREW 1976):



Abb. 47 (oben links): "Bekränzen" beim Nestbau durch unvollständiges "Über-den-Kopf-Ziehen" des Materials

Abb. 48 (oben rechts): Duschen eines Tennisballes, meist mit anschließendem Auslutschen

Abb. 49 (links): Das Antwerpener Weibchen Lanni untersucht einen Strohalm mit grooming-ähnlichen Bewegungen



Abb. 50 (oben): Planschen im Wasserbecken (Stuttgart)



Abb. 51 (oben rechts):
Eintauchen des Rückens und
Kopfes

Abb. 52 (rechts): Ein belieb-
tes Spiel: Das Versprühen des
zuvor in den Mund genommenen
Wassers



"Pygmy chimpanzees in the San Diego Zoo repeatedly stood waist-deep, dunked their heads and drenched each other at their wading pool."

McGREW (1976) betont, daß die Tiere ohne Scheu vor Wasser in den meisten Fällen handaufgezogen waren.

Das Verhalten von *Pan paniscus* und *Pan troglodytes* gegenüber Wasser gleicht sich, soweit bekannt, bis auf einen Punkt: Das typische Rückenscheuern der Bonobos nach Wasserkontakt (s. S. 46) fehlt in dieser Form bei Schimpansen. Werden diese durchnäßt, so reagieren sie laut McGREW (1976) folgendermaßen:

"They vigorously shake themselves and rub their bodies against vertical tree trunks."

Diese Aussage wird von anderen Autoren (u.a. van LAWICK-GOODALL 1971a) bestätigt. Auch eigene Beobachtungen zeigten, daß Schimpansen in Situationen, wo bei Bonobos längst das Rückenscheuern aufgetreten wäre, höchstens sitzend den Rücken an der Wand, am Gitter etc. scheuern. Ein liegendes Scheuern konnte ich nie beobachten. Bei den Zwergschimpansen dagegen war ein Scheuern im Sitzen nur in knapp 10% der Fälle beobachtet worden. Bei allen anderen Gelegenheiten zeigten die Bonobos ein Rückenscheuern im Liegen, mit einem ganz charakteristischen Bewegungsablauf, der bei den Frankfurter und Stuttgarter Tieren völlig gleich verlief. Abgesehen davon war die Gesamthäufigkeit des Scheuerns bei den Zwergschimpansen wesentlich höher. Mit dieser Methode werden Rücken, Arme und Beine sehr viel effektiver getrocknet, so daß hier möglicherweise ebenfalls eine Anpassung an einen Lebensraum mit einer erhöhten Gefahr des Wasserkontaktes vorliegt, sei es durch Regen oder überschwemmten Boden.

a.8. Die Entwicklung der nichtsozialen Verhaltensweisen beim Jungtier

Die meisten der unten aufgeführten Daten stammen von Salonga, dem jüngsten Frankfurter Gruppenmitglied. Einige Werte beziehen sich auf die Stuttgarter Jungtiere. Insgesamt gesehen handelt es sich hier also um eine exemplarische Darstellung, deren Allgemeingültigkeit erst nach weiteren Untersuchungen beurteilt werden kann.

Die Entwicklung der motorischen Fähigkeiten

Salonga erwies sich von Anfang an als lebhaftes Kind mit großem Bewegungsdrang. Schon in ihrer ersten Lebenswoche hob sie immer wieder den Kopf, obwohl sie ihn nicht lange halten konnte. Mit den Händen machte sie, vor allem beim Trinken, Greifbewegungen. Die Beine zog sie häufig langsam an, um sie dann ruckartig nach hinten zu stoßen. Auf diese Weise krabbelte sie auf ihrer Mutter Margrit herum. Sie war vom ersten Tag an in der Lage, sich selbständig festzuhalten. Beim Suchen nach der Brustwarze zeigte sie deutlich rhythmische Brustsuchbewegungen mit einem Hin- und Herpendeln des Kopfes. Schon in der zweiten Lebenswoche konnte sie den Kopf einige Sekunden hochhalten. Die ersten Anzeichen einer optischen Orientierung stellten sich zu Beginn der dritten Woche ein, Salonga griff, wenn auch ungeschickt, nach Margrits Gesicht, später nach der Brustwarze. In dieser Zeit konnte sie sich bereits mit den Armen hochstemmen. In der vierten und fünften Woche verstärkte sich das Herumkrabbeln auf der Mutter, und Salonga zeigte koordinierte Augenbewegungen beim Fixieren eines Objektes. Die Brustsuchbewegungen waren auch noch zu sehen, erschienen aber abgeschwächt.

In der 6. bis 10. Woche setzte sich die Entwicklung Salongas genauso rasch fort: Sie stemmte sich von Margrits Bauch herunter, saß angelehnt neben ihr und griff gezielt nach dem Gitter, als Margrit sich mit ihr dicht davor aufhielt.

Im Laufe der 11.-15. Woche richtete sich Salonga aus dem Sitzen in Hockstellung auf. Einige Tage später krabbelte sie auch dicht neben Margrit herum. Dabei stützte sie sich auf die schräg nach vorne gestreckten Arme, die Hände waren meist mit eingeschlagenen Fingern aufgesetzt. Die Beine standen angewinkelt neben dem Gesäß, die Füße setzte Salonga in der Regel ebenfalls mit eingeschlagenen Zehen auf. Der Körper wurde in dieser Haltung durch die Beine vorwärtsgeschoben. Das Gesäß berührte dabei den Boden.

Der Zeitraum von der 16.-20. Woche war gekennzeichnet durch die Fähigkeit Salongas, sich am Gitter zum Stehen aufzurichten und ihre ersten zaghaften Kletterversuche dort. Gegen Ende dieser Periode än-

derte sich plötzlich ihre Fortbewegungsweise: Statt weiter auf dem Gesäß zu rutschen, hob sie es jetzt an und zeigte ein koordiniertes vierbeiniges Laufen. Die Extremitäten waren dabei aber noch wesentlich weiter nach außen gestellt als beim Gang der Erwachsenen und wurden durch eine Drehung im Schulter- bzw. Hüftgelenk nach vorne bewegt, etwa der Bewegungsweise einer Schildkröte vergleichbar. Die gleiche Fortbewegungsweise zeigt auf einem der von den de Wijs aufgenommenen Filmen ein etwa gleichaltriges Bonobokind.

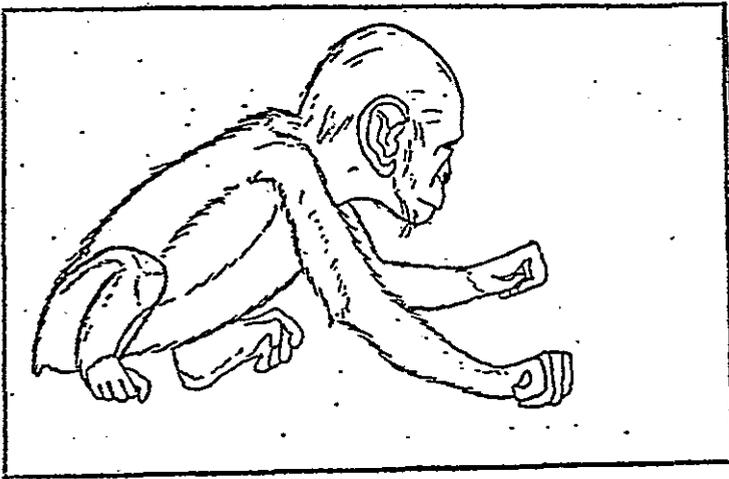


Abb. 53: Erste Form des Krabbelns (11.-15. Woche)

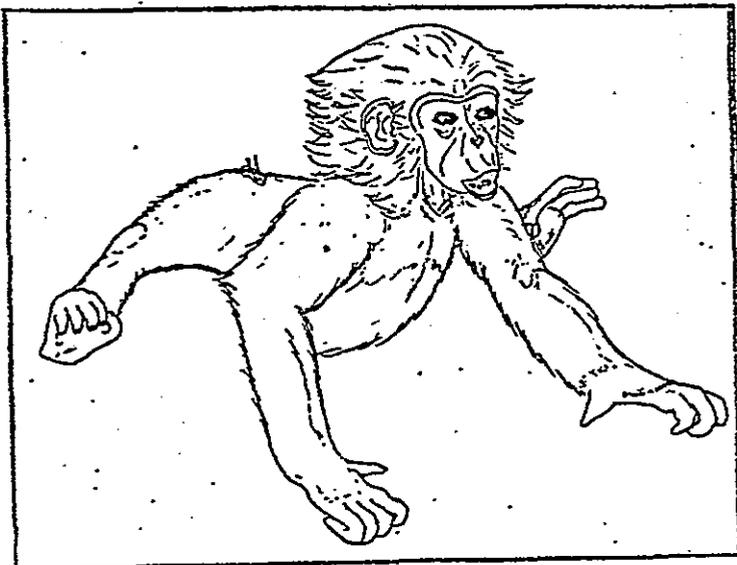


Abb. 54: Auf der nächsten Entwicklungsstufe (16.-20. Woche) wird das Gesäß angehoben, die Extremitäten sind weit nach außen gestellt (nach Foto de Wijs)

Salongas Fortschritte in der 21.-25. Woche bestanden darin, daß sie begann, auf Margrits Rücken zu reiten und ihre Klettertechnik am Gitter weiterentwickelte, so daß sie auch selbständig wieder herabkletterte. Vorher war sie meist von Margrit heruntergehoben worden.

In der 26.-30. Woche begann sie mit ersten Kletterübungen an den Stangen. Zu dieser Zeit wurde ihre Lokomotion auf dem Boden dem "knuckle-walking" der Erwachsenen immer ähnlicher, allerdings lief sie noch mit eingeschlagenen Fingern und Zehen.

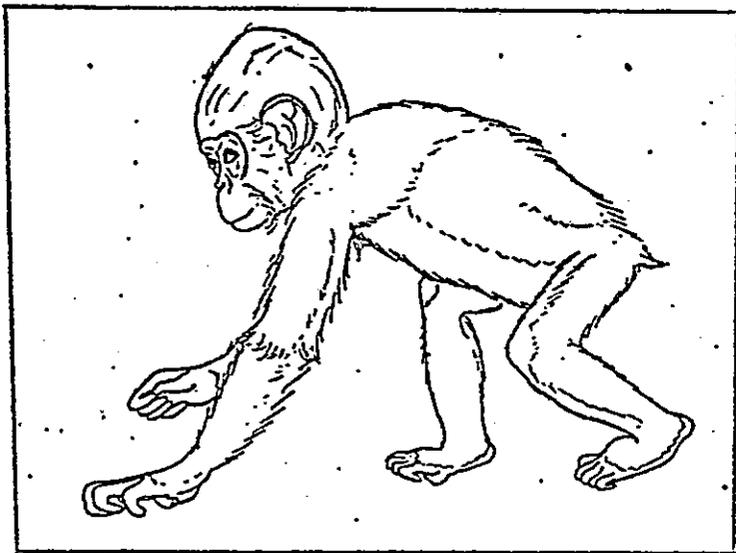


Abb. 55: Letzte Vorstufe des "knuckle-walking": Laufen mit eingeschlagenen Fingern und Zehen

In der 31.-35. Lebenswoche beherrschte Salonga das Hinauf- und Hinabklettern an den Stangen schon sicher. In dieser Zeit trat auch das erste Mal echtes "knuckle-walking" auf. Erste Spielformen der Lokomotion zeigten sich ebenfalls in dieser Periode, beispielsweise das "Schieben" auf den ausgestreckten Händen.

Vom 10. bis zum 13. Lebensmonat entwickelte sich das zweibeinige Rennen und Laufen, zunächst mit Stütze am Gitter, später frei. Die weitere Entwicklung bezog sich auf spielerische Formen der Lokomotion. Bis zum Ende ihres zweiten Lebensjahres beherrschte Salonga die Techniken des Pirouettendrehens, der Riesenwellen und des Glitschens; zu Beginn des dritten Lebensjahres bestand zwischen Salonga und den Erwachsenen kein wesentlicher Unterschied mehr in Bezug auf die motorischen Fähigkeiten.

Tab. 3: Vergleichende Übersicht der motorischen Entwicklung beim Jungtier

Entwicklungsschritte	Salonga	Daniela ¹	Mato ¹
	Lebensalter in Wochen		
Schiebt und zieht sich auf der Mutter vorwärts	1	4-5	
Sitzt an die Mutter angelehnt	8	8	9
Greift gezielt nach Gegenständen	9	11	
Schiebt sich mit den Beinen vorwärts, rutscht auf dem Gesäß	12	11	11
Steht aufrecht mit Halt	16	18	18
Klettert am Gitter	20	19	19
Läuft mit angehobenem Gesäß	20	23	13
Klettert an Stangen	30	29	
Turnt, schaukelt usw. (Lokomotionsspiele)	32	30	
"knuckle-walking"	35		24
Zweibeiniges Laufen über kurze Strecken	43		

1: Angaben von HÜBSCH (1969), es handelt sich um die beiden älteren Geschwister Salongas

Die Übersichtstabelle vergleicht die wichtigsten Entwicklungsschritte Salongas auf motorischem Gebiet mit den entsprechenden Angaben, die HÜBSCH (1969) für die beiden älteren Geschwister, Daniela und Mato, macht. Bei den Werten ist mit einer Schwankungsbreite von bis zu 2 Wochen zu rechnen, da ich nicht ganztägig beobachtete.

Beschäftigung mit dem eigenen Körper

Die ersten, selbstbezogenen Körperpflegehandlungen Salongas traten im 7. Lebensmonat auf. Sie kratzte sich in der auch für Erwachsene typischen Art. Mit einem Selbstgrooming begann sie erst, nachdem sie auch andere Gruppenmitglieder groomte, etwa im 13. Lebensmonat. Sexuelle Selbststimulation setzte im 8. Lebensmonat ein, aber zunächst nur mit sehr geringer Häufigkeit. Salonga rieb ihre Klitoris am Gitter, wenn sie dort hing.

Das charakteristische Rückenscheuern konnte ich im 24. Lebensmonat zum erstenmal bei ihr beobachten.

Bis zum Abschluß der Aufzeichnungen, als Salonga 2 Jahre und 8 Monate alt war, zeigte sie bei weitem noch nicht die für Erwachsene typische Häufigkeit selbstbezogener Handlungen.

Nahrungsaufnahme

1.-5. Woche: In den ersten Lebenswochen ernährte sich Salonga ausschließlich von Muttermilch. Sie zeigte von Anfang an die typischen Brustsuchbewegungen (Hin- und Herpendeln des Kopfes vor der Brust).

6.-10. Woche: Gegen Ende des zweiten Lebensmonates trat diese Verhaltensweise nur noch selten auf, sie war ersetzt worden durch eine überwiegend optische Orientierung. Um diese Zeit begann Salonga auch damit, auf ihren Händen zu kauen. HÜBSCH (1969) gibt für Daniela, die ältere Schwester, den gleichen Zeitraum an. Möglicherweise steht dies Verhalten in Zusammenhang mit dem Zahndurchbruch.

11.-15. Woche: Salonga sieht Margrit beim Essen intensiv zu, greift nach deren Futter.

16.-20. Woche: Salonga versucht von Margrits Futter abzubeißen. Sie nimmt selbst Futterstücke vom Boden auf, mit dem Mund oder der Hand, ißt davon.

Auch diese Daten stimmen mit den von HÜBSCH (1969) angeführten überein.

Im Laufe der Zeit steigerte Salonga den Anteil an fester Nahrung. Gegen Ende des zweiten Lebensjahres nahm sie auch den Futterbrei vom Löffel und trank Tee und Kakao mit den anderen. Zu Beginn des dritten Lebensjahres unterschied sich ihre Nahrung nur noch in der Quantität von der der Erwachsenen. Es war bereits ein Nachlassen des Trinkens bei der Mutter zu verzeichnen, obwohl Salonga auch im Alter von drei Jahren noch ungehinderten Zugang zur Brust hatte.

Defäkieren und Urinieren

Sobald Salonga in der Lage war, das Gesäß vom Boden abzuheben (mit etwa 14-16 Wochen), entleerte sie sich stets hockend oder stehend, später dann am Gitter hängend, wobei sie eigens deshalb hinaufkletterte.

Nestbauverhalten

Die ersten Ansätze dazu zeigte Salonga im Alter von 11 Monaten. Im 13. Lebensmonat konnte ich bereits die typische Sequenz mit Hereinholen und Festdrücken des Materials beobachten. Möglicherweise wäre sie schon früher zum Nestbau in der Lage gewesen, aber erst zu diesem Zeitpunkt konnte sie Objekte zumindest zeitweilig vor den anderen verteidigen, während ihr vorher kaum ausreichendes Material zur Verfügung stand.

Verhalten gegenüber Objekten

Bereits in der 5. Lebenswoche fixierte Salonga Objekte mit den Augen, wenn sie mit Margrit in deren Nähe kam. Ihre noch ungeschickten Greifbewegungen richteten sich zu dieser Zeit aber vor allem auf Margrit. Gezieltes Greifen nach Gegenständen konnte ich in der 9. Woche beobachten. Der nächste Schritt bestand darin, daß sie von sich aus auf ein Objekt zukrabbelte und danach griff. Diese Entwicklung begann in der 12. Woche. Alles, was Salonga erreichen konnte, wurde erst einmal mit dem Mund geprüft, indem sie darauf biß, lutschte etc. Später war eine Kombination von oraler und manueller Untersuchung häufiger. In der 34. Woche legte sie sich einen Stock ins Genick und balancierte ihn dort. Möglicherweise ist das als



Abb. 56 (oben links): Bereits in der ersten Lebenswoche hob Salonga den Kopf

Abb. 57 (links) und Abb. 58 (oben rechts): Im Alter von 8 Wochen saß oder lag sie schon häufig neben der Mutter





Abb. 59 (oben links): Erste Kletterübungen an den Stangen (ca. 30. Lebenswoche). Die Mutter beobachtet das Jungtier

Abb. 60 (links): Mit einem Halt konnte Salonga etwa von der 16. Lebenswoche an aufrecht stehen

Abb. 61 (oben): Von der ca. 12. Lebenswoche an wurden alle Objekte oral und manuell geprüft

Rudiment des Nestbauverhaltens aufzufassen (s. S. 63). Um diese Zeit begann sie auch, Nahrungsmittel und andere Gegenstände unter dem Kinn und in der Oberschenkelbeuge zu transportieren.

Vom 11. Monat ab untersuchte sie die Objekte nicht nur, sondern verwendete sie auch; beispielsweise einen Stock, um sich damit über den Kopf zu streichen oder in einer Ritze zu stochern. Bald danach traten auch die ersten spielerischen Formen objektbezogenen Verhaltens auf. Sie stülpte sich den Plastikkanister über den Kopf, setzte sich hinein etc.

Salongas Kontakte mit Wasser waren nicht sehr zahlreich. Sie näherte sich dem Strahl des Rasensprengers nur sehr zögernd, das erste Mal im Alter von etwa 10 Monaten. Spielverhalten im oder am Wasser sah ich bei ihr fast nie. Es ist möglich, daß sich dies Verhalten im Laufe der Zeit noch ändert. Durch ihren engen Kontakt mit Margrit, die dem Wasser aus dem Wege geht, hatte auch Salonga bisher wenig Gelegenheit, damit vertraut zu werden.

Im Zusammenhang mit der körperlichen Entwicklung des Jungtiers scheint eine Beobachtung bemerkenswert, die Frau G. Scharpf, Tierpflegerin des Stuttgarter Zoologischen Gartens, mir schilderte. Sie ist für die Aufzucht des dort im Februar geborenen Jungtiers verantwortlich und hat bereits mehrere Schimpansen, Gorillas und Orang-Utans betreut. Nach ihrer Aussage waren die Fontanelle des Bonobokindes wesentlich größer als die gleichaltriger Schimpansenkinder und wuchsen nur sehr langsam zu. Ob diese Besonderheit ein Einzelfall ist oder möglicherweise mit dem zierlicheren Knochenbau der Bonobos zusammenhängt (engeres Becken?), muß in weiteren Untersuchungen geklärt werden.

a.9. Diskussion: Die angeborenen und erworbenen Elemente des nichtsozialen Verhaltens

Es liegt mir fern, an dieser Stelle eine Entscheidung darüber treffen zu wollen, welche Komponenten des nichtsozialen Verhaltens angeboren sind und welche nicht. Ich möchte aber nicht versäumen, darauf hinzuweisen, daß einige Verhaltenselemente aus dieser Gruppe bei allen beobachteten Tieren in gleicher Weise und charakteristischer Form auftraten, soweit die Umstände Gelegenheit dazu gaben. Ein so völlig übereinstimmender, charakteristischer Ablauf bei Individuen, die unter verschiedenen Umweltbedingungen leben und eine sehr unterschiedliche Vorgeschichte aufweisen, legt den Gedanken an eine nicht erfahrungsbedingte Komponente dieser Verhaltenselemente nahe. Auf einige derartige Verhaltensweisen möchte ich an dieser Stelle aufmerksam machen.

Daß im Bereich der Lokomotion ein großer Teil der Bewegungsabläufe angeborene Komponenten aufweist, ist unbestritten und soll hier nicht näher erläutert werden. Auch der Aktivitätsrhythmus ist sicherlich von endogenen Faktoren beeinflusst.

Es fällt auf, daß die von Pan troglodytes abweichende Hockhaltung adulter Bonoboweibchen (s. S. 42) bei allen dabei beobachteten Individuen in gleicher Form auftrat, obwohl das Inventar der Käfige eine solche Haltung in keiner Weise begünstigte.

Die Formen der häufigsten Körperpflegehandlungen wie "sich kratzen", "Selbstgrooming", "Nasewischen" etc. scheinen auch nur in sehr geringem Maße erfahrungsabhängig zu sein. Das trifft ebenfalls auf das "Rückenscheuern" zu (s. S. 46). Diese Trockenreibbewegung nach Wasserkontakt zeigten alle Tiere trotz ihrer sehr unterschiedlichen Vorgeschichte in völlig gleicher, charakteristischer Form. Ein "trial-and-error"-Lernen wird weiterhin unwahrscheinlich gemacht durch die Tatsache, daß vor allem bei den Frankfurter Tieren diese Verhaltensweise auch auftrat, wenn der Boden, auf dem sie sich scheuerten, bereits nasser war als sie selbst, so daß mit dem "Trockenreiben" das Gegenteil erreicht wurde. Dies hat vermutlich auch zu der irrtümlichen Deutung als "Naßreiben" (HÜBSCH 1969) geführt.

Über mögliche angeborene Komponenten des Nestbauverhaltens ist immer wieder diskutiert worden (s. z.B. BERNSTEIN 1962).

Dabei erscheint auf den ersten Blick paradox, daß trotz so offensichtlich gleicher Bewegungsabläufe bei Individuen, die ein Nest bauen, andererseits eine Reihe handaufgezogener Jungtiere nur schlecht oder gar nicht in der Lage waren, diese Verhaltensweise auszuführen.

Auch die Bonobos zeigen allesamt den grundsätzlich gleichen, charakteristischen Bewegungsablauf der Komponenten (s. S. 58). Dies und die Tatsache, daß zumindest einige Verhaltensteile unverändert im Leerlauf ausgeführt werden, wenn das Material längst heruntergefallen ist, legen den Gedanken an nicht erfahrungsabhängige Grundlagen des Nestbaues nahe. Dagegen spricht auch nicht die erwähnte Unfähigkeit einiger handaufgezogener Tiere auf diesem Gebiet, wie sie von *Pan troglodytes* berichtet wird. (Bei den Bonobos ist über das Nestbauverhalten isolierter, handaufgezogener Tiere meines Wissens nichts bekannt). Es liegen zahlreiche Berichte über Verhaltensweisen vor, die eindeutig auf angeborene Faktoren zurückgehen und dennoch nicht mehr im Verhaltensrepertoire erwachsener Tiere zu finden sein müssen, wenn es ihnen während der Aufzucht an der Möglichkeit entsprechender Erfahrungen mangelte. Eines der prominentesten Beispiele hat SACKETT (1966) geliefert:

Die spontane, negative Reaktion seiner isoliert aufgezogenen Rhesusaffen auf Bilder von Artgenossen mit Drohmimik wurde wieder ausgelöscht, wenn sie nicht innerhalb einer bestimmten sensiblen Periode durch Erfahrungen bestätigt wurde. Prinzipiell ähnliche Mechanismen könnten durchaus der Grund für die Unfähigkeit junger, handaufgezogener Pongiden sein, ein Nest zu bauen. Außerdem ist dies nicht bei allen dieser Jungtiere der Fall. Auch JANTSCHKE (1972) hält in diesem Zusammenhang ein Zusammenwirken angeborener und erworbener Komponenten für wahrscheinlich. Demnach erscheint es möglich, daß dem Nestbau der Bonobos zumindest teilweise angeborene Verhaltensabläufe zugrunde liegen.

Allen Menschenaffen gemeinsam ist die Tendenz, sich mit Objekten zu beschäftigen, an ihnen und mit ihnen zu manipulieren. Diese Tendenz ist sicherlich grundsätzlich nicht umweltabhängig, wohl aber die

Form des Umganges mit einem Gegenstand, obwohl auch hier gewisse Gemeinsamkeiten auftreten (so z.B. die Neigung, mit einem Stock etc. in etwas herumzustochern). Das Verhalten der Pongiden gegenüber Wasser, das so lange als "instinktiv" dargestellt wurde, ist nach neueren Beobachtungen eher von sozialen Traditionen abhängig (ANGUS 1971, MCGREW 1976, s. auch S. 77). Andererseits scheint das Rückenscheuern nach Wasserkontakt (s. S. 46) nicht ausschließlich erfahrungsabhängig zu sein.

Eine Entscheidung über angeborene und umweltbedingte Komponenten des nichtsozialen Bonoboverhaltens kann hier nicht getroffen werden. Dazu sind eingehendere Untersuchungen der oben erwähnten Verhaltensweisen nötig. Es scheint aber deutlich, daß in einigen Fällen angeborene Faktoren nicht auszuschließen sind; darunter zwei Verhaltens-elemente, die in dieser Form anscheinend nur bei Bonobos auftreten: Der Hocksitz der adulten Weibchen und das Rückenscheuern nach Wasserkontakt.

b. Verhalten mit direktem Bezug auf den Sozialpartner

b.1. Selbsterkennen und Individualität

Das Hauptindiz, anhand dessen die Fähigkeit eines Lebewesens zum Selbsterkennen geprüft werden kann, ist seine Reaktion auf das eigene Spiegelbild. Dazu LETHMATE & DÜCKER (1973):

"Viele Affen zeigen für ihr eigenes Spiegelbild normalerweise starkes Interesse (vgl. u.a. SCHMIDT 1878, LANDOIS 1889, BOUTAN 1913, TINKLEPAUGH 1928, YERKES und YERKES 1929, KÖHLER 1921, HALL 1962, GALLUP 1966, 1968). Sie drohen oder schlagen gegen den Spiegel oder suchen dahinter nach dem vermeintlichen Artgenossen. Sie erkennen also ihr Spiegelbild zumeist nicht. Da aber die Verhaltensweisen von 'Urheber' und 'Gegenüber' vollkommen identisch sind, stellt sich die Frage, ob Affen mit der Zeit lernen können, das Spiegelbild mit sich selbst zu identifizieren."

Diese Identifikation ist bisher für keinen phylogenetisch unterhalb der Pongiden stehenden Affen nachgewiesen worden. LETHMATE & DÜCKER (1973) haben jedoch für Schimpansen und Orang-Utan, LETHMATE (pers. Mitteilung) später auch für Gorillas diesen Beweis geführt.

Die grundlegenden Untersuchungen in dieser Richtung stammen von GALLUP, der die Reaktion von Schimpansen auf ihr Spiegelbild folgendermaßen beschreibt (GALLUP 1968):

"The chimp's initial responses to the mirror consisted of the typical other-directed behaviors such as lip smacking, vigorous head bobbing ... etc. After 3 or 4 minutes of exposure, however, the other-directed orientation was abruptly displaced. The subject began to position his limbs in unusual and awkward locations accompanied by attempts to inspect his resulting posture in the mirror."

Weiter schnitten die Tiere Grimassen vor dem Spiegel und untersuchten, im Spiegel kontrolliert, Körperstellen, die sie sonst nicht sehen konnten.

Diese Reaktionen auf das Spiegelbild stellen sich jedoch nur ein, wenn die Schimpansen bereits soziale Erfahrungen mit Artgenossen gemacht haben und nach einer gewissen Gewöhnungszeit (HILL et al. 1970, GALLUP 1971).

Beide Voraussetzungen waren für die Frankfurter und Stuttgarter Bonobos gegeben. Die Tiere lebten im Sozialverband, und die Frontscheiben der Käfige lieferten ihnen ein deutlich sichtbares Spiegelbild.

Einige Protokollauszüge sollen die Reaktionen der Bonobos verdeutlichen:

"Natalie liegt auf dem Podest, der Glasscheibe gegenüber, und schneidet Grimassen. Sie betrachtet sich dabei anscheinend in der spiegelnden Scheibe."

"Margrit sitzt an der Scheibe, streicht sich mit einer Hand immer wieder übers Kopfhaar, kontrolliert ihre Bewegungen im Spiegelbild."

"Kombote untersucht ausgiebig ihre Zähne, dicht vor der Scheibe sitzend und sich dabei betrachtend."

"Vernon, mit Wasser im Mund, betrachtet sich grimassenschneidend im vorgehaltenen Spiegel eines Besuchers."

"Daniela steckt einen langen, belaubten Zweig durchs Gitter, wedelt damit vor dem Käfig der benachbarten Orang-Utan hin und her. Als diese danach greifen wollen, zieht sie ihn immer im letzten Augenblick zurück, obwohl sie die Tiere wegen der vorspringenden Trennwand nicht direkt beobachten kann. Offensichtlich orientiert sie sich an dem Spiegelbild der Szene in der Glasscheibe des Wärterganges, die sich ca. 1,5m vor der Gitterbegrenzung des Käfigs befindet."

Die beiden Stuttgarter Jungtiere, Vernon und Desmond, zeigten gegenüber der spiegelnden Chromtür in ihrem Spielkäfig zunächst noch partnerorientiertes Verhalten, indem sie versuchten, mit ihrem Spiegelbild Genitalkontakt aufzunehmen etc. (s. auch BÜRKLE 1974). Damals waren sie ca. vier Jahre alt. Später reagierten sie ebenso wie die älteren Tiere. Diese Verzögerung (laut HILL et al., 1970, zeigen junge Schimpansen schon im Alter von zwei Jahren die Fähigkeit zum Selbsterkennen) kann mit der relativ geringen Erfahrung der beiden im Kontakt mit Artgenossen zusammenhängen.

Insgesamt betrachtet sind die oben erwähnten Protokollauszüge, insbesondere der letzte, deutliche Hinweise für ein Selbsterkennen der Bonobos. Sie werden unterstützt durch das Ergebnis einiger Experimente:

1. Vor den Käfig der Frankfurter Tiere, direkt vor die Scheibe, wird ein 1x1 m großer Spiegel gestellt. Die ganze Gruppe versammelt sich davor, mustert ihn, wie auch andere neue Gegenstände inspiziert werden und geht nach einigen Minuten ohne Aufregung weiter ihren Aktivitäten nach. Lediglich Natalie sitzt noch eine Zeitlang vor dem Spiegel, betrachtet sich, schneidet Grimassen.

2. Ein Video-Recorder wird so vor dem Käfig aufgestellt, daß die Tiere in den Monitor schauen können. Die Kamera ist auf das jeweils davor sitzende Tier eingestellt.

"Margrit betrachtet sich interessiert im Monitor, streicht sich immer wieder über den Kopf, wie sie es auch vor der spiegelnden Scheibe tut. Als Salonga (ihre jüngste Tochter) durchs Bild läuft, fährt sie hoch und sieht sich nach ihr um."

"Katrin sitzt vor dem Monitor, betrachtet sich. Bohrt mit dem Daumen über ihrem Auge, bohrt in der Nase, läßt spielerisch Speichel aus ihrem Mund tropfen. Grimassiert, gähnt stark übertrieben, wobei sie sichtlich in Konflikt gerät, da sie einerseits gähnend den Kopf heben, andererseits sich aber dabei unten im Monitor beobachten will."

All diese Hinweise machen es sehr wahrscheinlich, daß auch die Bonobos die Fähigkeit zum Selbsterkennen besitzen. Vor allem das oben beschriebene Spiel Danielas mit den Orang-Utan läßt sich kaum anders erklären.

Dieses Sich-Selbst-Erkennen im Spiegel ist "ein Lernvorgang, für den ein elementarer Vorstellungskomplex vom 'Ich' bereits notwendige Voraussetzung ist" (LETHMATE & DÜCKER 1973, vgl. auch GALLUP 1971).

Die 'Abgrenzung des eigenen Ichs' von anderen Gruppenmitgliedern führt zu einer noch stärkeren Betonung der individuellen Komponente in den Sozialbeziehungen der Menschenaffen, als es schon durch die Unterschiedlichkeit der Charaktere bedingt ist.

In allen Arbeiten über Primaten, insbesondere aber in Bezug auf die Pongiden, wird immer wieder betont, daß gerade im Bereich des Sozialverhaltens große individuelle Unterschiede zu verzeichnen sind (s. auch MARLER & HOBLET 1975). Aufgrund dieser Individualität der Tiere können die im folgenden dargestellten Formen des Sozialverhaltens nur als allgemeine Richtlinien gelten, von denen alle Individuen mehr oder weniger stark abweichen.

b.2. Die Kommunikation mit dem Sozialpartner: Eine Übersicht

Der Begriff der Kommunikation kann, je nach Standpunkt des Autors, von verschiedenen Seiten her definiert werden (s. u.a. HOCKETT 1960, BASTIAN 1965, MOYNIHAN 1967, MARLER 1968).

In dem hier vorgegebenen Zusammenhang erscheint mir die Definition von ALTMANN (1967) am passendsten:

"... each of the responses of which the individual is capable has a certain likelihood of occurring, depending upon numerous conditions, past and present. If the behavior of another individual produces any change in these likelihoods, then communication has taken place."

Vor allem bei Primaten treten die Signale, mit deren Hilfe kommuniziert wird, höchst selten einzeln auf. Meist werden sie in Signalkomplexe ('clusters') eingebettet: (s. auch van LAWICK-GOODALL 1968b). MARLER (1965) schreibt:

"In most situations it is not a single signal that passes from one animal to another but a whole complex of them, visual, auditory, tactile, and sometimes olfactory. There can be little doubt that the structure of individual signals is very much affected by this incorporation in a whole matrix of other signals."

Die häufigsten mimisch-akustischen Signalgruppen der Bonobos sollen in der folgenden Übersicht zusammengefasst werden. Dabei ist die Beschreibung der akustischen Komponente beschränkt auf Laute, die trotz Trennscheibe oder Nebengeräuschen zu hören waren. Tonbandaufnahmen waren trotz zahlreicher Versuche wegen des hohen Geräuschpegels am Gehege (Verkehrslärm, Kindergeschrei etc.) nicht in Form von Sonagrammen auszuwerten.

Anschließend folgt eine detaillierte Beschreibung des Sozialverhaltens der Zwergschimpanse in unterschiedlichem sozialen Kontext. Dort soll auch näher auf Gestik, Körperhaltung etc. eingegangen werden. Weiterhin wird versucht, aus dem Verhalten der Tiere in speziellen Situationen übergeordnete soziale Zusammenhänge abzuleiten.

Tab. 4: Die häufigsten akustischen und mimischen Signale der Bonobos
(Darstellung in Anlehnung an van LAWICK-GOODALL 1968 b)

akustisches Signal	Gesichtsausdruck	häufigster sozialer Kontext	erkennbare Reaktion anderer Individuen
A. Zwischen entspannten Individuen			
Leise, weiche 'hm'- oder 'ö'-Laute	'Entspanntes Gesicht' oder 'Aufmerksames Gesicht'	Entspannte Situation z.B. Ruhen, groomen	Antworten oft mit ähnlichem Laut
B. Im Zusammenhang mit Nahrungsaufnahme			
1. Hohes, kurzes 'i'	Mund leicht geöffnet, selten Lippen zurückgezogen	Tiere sehen den Wärter beim Futterzubereiten etc.	sehen zum Tier hin, folgen seiner Blickrichtung
2. Kurze 'ä', 'ö', 'hm'-Laute	Wechselnder Ausdruck, da Tier kaut	Beim Essen beliebten Futters	äußern gelegentlich ähnlichen Laut
C. Während nichtaggressiven Sozialkontaktes			
1. Leises Schmatzen	Mund leicht geöffnet, sonst wie A.	Sozialgrooming, hohe Intensität	
2. Stimmlose 'he-he' oder 'hää-hää'-Laute ('Lachen')	'Spielgesicht' (Bei geringer Intensität auch ohne 'Lachen')	Sozialspiel	Spielpartner mit gleicher Akustik und Mimik

akustisches Signal	Gesichtsausdruck	häufigster sozialer Kontext	erkennbare Reaktion anderer Individuen
D. In verschiedenen, nicht eindeutig aggressiven Sozialsituationen			
1. Leises 'u'	Lippen etwas vorgeschoben	Annäherung eines bekannten Individuums	
2. Laute 'ui-ui'-oder 'uä-uä'-Serien, zweite Silbe betont 'Aufregungsschreien'	Beim 'u' Lippen vorgestülpt, Mundwinkel zusammengepreßt, beim 'i' ('ä') Mundwinkel zurückgezogen, Mund geöffnet	soziale Erregung jeglicher Art, Antwort auf 'pant-hoots' von Pan tr., Kontaktruf zu entfernten Artgenossen	Schreien fast immer mit
E. Während aggressiven Verhaltens			
1. (Kein Laut)	'Drohstarren'	Während Droh- und Imponierveranstaltungen	gehen dem Tier aus dem Weg oder versuchen es zu beruhigen
2. Hustender 'uh' oder 'ö'-Laut	Mund leicht geöffnet, Lippen etwas vorgeschoben	Äußerung des Unwillens ohne ängstliche Komponente	unterlassen meist auslösende Aktivität
3. Bellender 'uä' oder 'ua'-Laut	Beim 'ä' ('a') Mund halb geöffnet	Stärkere Form von E2. Drohen, z.B. bei Annäherung eines Rangniedereren an begehrte Nahrung	Rangniederer weicht aus und/oder zeigt 'Angstgrinsen'

akustisches Signal	Gesichtsausdruck	häufigster sozialer Kontext	erkennbare Reaktion anderer Individuen
(4.) ('wräou-wräou'-Laut, nur einmal gehört)	(Ähnlich wie beim 'Bellen')	(starke aggressive Erregung, anscheinend mit defensiver Komponente)	(weichen aus)
5. Serien von hohen, kurzen 'ii'-Lauten	Mund leicht geöffnet, Lippen manchmal zurückgezogen	Hohe soziale Erregung Wechselseitiges Drohen mit Angstkomponente	Antworten oft ebenso, so daß Duett entstehen kann
6. Hohes, rauhes Kreischen, meist in Serie	ähnlich 'Angstgrinsen' aber mit weiter geöffnetem Mund	Tier wird bedrängt, sieht aber Hilfe kommen	greifen häufig in Auseinandersetzung zugunsten des Schreienden ein
F. In 'unbehaglichen' oder 'frustrierenden' Situationen			
1. Serien von leisen, relativ hellen 'huh-huh'-Lauten, Frequenz und Lautstärke variieren	'Schnute' ('pout face'), bei geringer Intensität auch ohne Lautäußerungen	Kinder wollen Kontakt mit Mutter etc. aufnehmen, möchten von ihr etwas haben	Jüngere Kinder werden aufgenommen, ältere umarmt, gegroomt etc.
2. 'Kreischen', gellende, langgezogene, rauhe Kreischlaute in höchster Lautstärke	Mund weit geöffnet, Zähne entblößt	Situation 'ohnmächtiger Wut', während des kindlichen Temper tantrums, als bisher Ranghöherer von Rangtieferem verprügelt worden war	Mutter versucht Kind zu beruhigen

akustisches Signal	Gesichtsausdruck	häufigster sozialer Kontext	erkennbare Reaktion anderer Individuen
G. Während ängstlichen und unterwürfigen Verhaltens (s. auch E5, E6)			
1. Kurzes, hohes 'ii'	Kurzes, meist geschlossenes 'Angstgrinsen'	Mäßig angstausslösende Situation, z.B. wenn Spiel zu rauh wird etc.	brechen meist Spiel ab etc.
2. (Kein Laut)	'Angstgrinsen'	Ähnlich wie G1, aber auf Distanz	Ähnlich wie G1
3. 'Schreien', langgezogenes, hohes, durchdringendes 'iiiiii'	intensives 'Angstgrinsen' mit weit geöffnetem Mund	Während oder nach einem Angriff, in stark angstausslösenden Situationen	Laufen oft zum Schreienden, sehen nach Ursache, evtl. greift 'Verbündeter' den Aggressor an, droht ihm
4. Kindliches Kreischen in hoher Tonlage	Ähnlich wie bei E2	Bei kleinen Kindern (ca. 0-6 Monate), bei plötzlichem Schreck oder Unbehagen	Mutter stürzt hin, hebt das Kind auf, beruhigt es



Abb. 62 (oben): Entspanntes Gesicht (relaxed face)

Abb. 63 (oben rechts): Aufmerksames Gesicht (alert face)



Abb. 64: Spielgesicht
(play face)

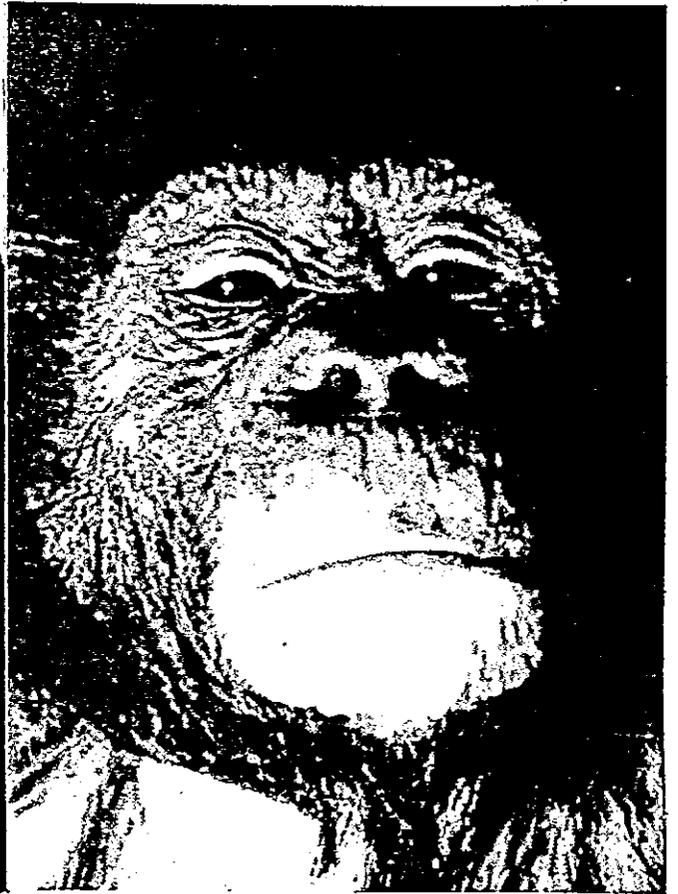


Abb. 65 (oben): Gesichtsausdruck während des "Aufregungsschreiens"
(Foto de Wijs)

Abb. 66 (oben rechts): Drohstarren

Abb. 67 (unten): Schnute (pout face). (Foto de Wijs)





Abb. 68 (oben): Starkes Angstgrinsen
(grin face, open grin)

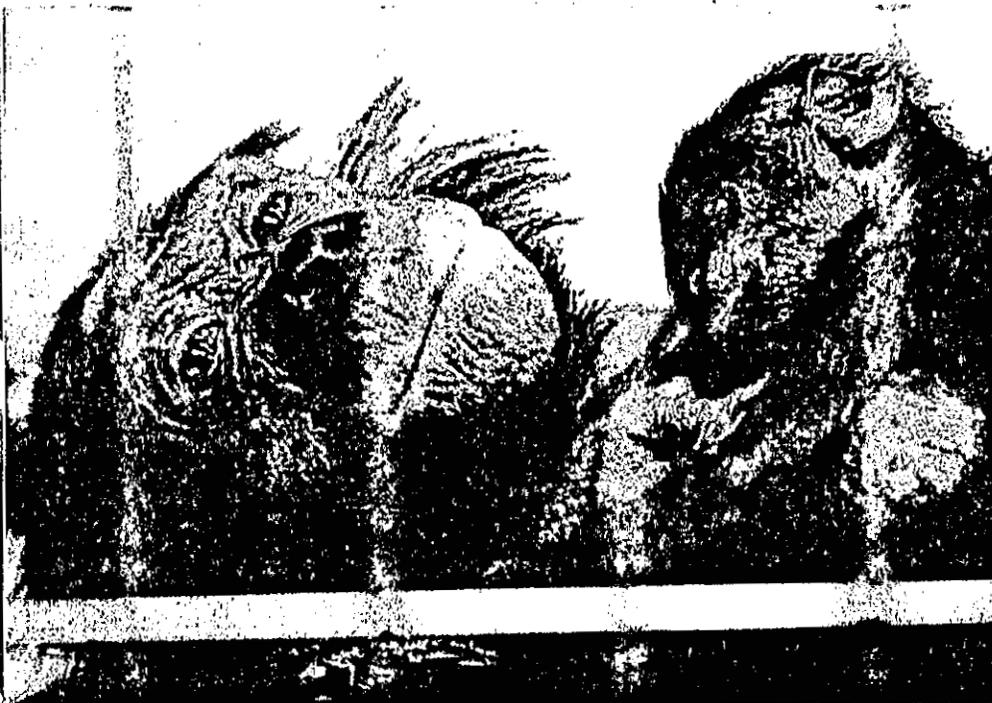


Abb. 69 (oben rechts) und Abb. 70 (rechts):
Unmittelbar vor dem Trinken ähnelt der Ge-
sichtsausdruck des Kindes einer Schnute.
Möglicherweise besteht ein Zusammenhang zwi-
schen einer Intentionsbewegung zum Trinken
an der Brust und dem Schnutengesicht.



Zu Abb. 69 und 70:

Das Jungtier in Frankfurt, Salonga, zeigte kurz vor und unmittelbar nach dem Trinken an der Brust häufig einen Gesichtsausdruck, der einer "Schnute" ('pout face') geringer Intensität sehr ähnlich schien. Möglicherweise besteht ein Zusammenhang zwischen einer Intentionsbewegung zum Ergreifen der Brust mit den Lippen und diesem mimischen Signal.



Abb. 71: geschlossenes 'Angstgrinsen' ('grin face', 'closed grin') (s. G.1.)



Abb. 72: Mimik des adulten Männchens Camillo (Ffm) in starkem Konflikt zwischen Aggression und Angst, unmittelbar vor einem Angriff auf seinen Sohn Mato während der Rankämpfe der beiden Tiere

Die englischen Ausdrücke für die mimischen Signale wurden vor allem in Anlehnung an van LAWICK-GOODALL (u.a. 1968b) verwendet.

Eine ähnliche Gleichsetzung der englischen Nomenklatur für die Lautgebung von *Pan troglodytes* mit den akustischen Signalen der Bonobos erscheint vor allem wegen der schlechteren Vergleichbarkeit von verbalen Lautbeschreibungen fragwürdig.

Die in der Tabelle angegebenen Daten sind als Richtwerte zu betrachten, die individuell stark variieren können. Die Zuordnung zu einer speziellen Situation ist ebenfalls nicht immer eindeutig. Es existieren Übergangsformen zwischen vielen der erwähnten Signale (s. auch Abb. 72).

Vergleicht man die wichtigsten mimischen und akustischen Signale der Bonobos mit denen von *Pan troglodytes* (s. vor allem die entsprechende Übersicht in van LAWICK-GOODALL 1968b, weiter REYNOLDS & REYNOLDS 1965, FLEISCHMAN 1968), so stellt man eine grundlegende Übereinstimmung fest, soweit dies in Anbetracht der erwähnten Unsicherheitsfaktoren möglich ist. Zu diesem Schluß ist auch REMPE (1961) gekommen. Das schließt nicht aus, daß Unterschiede vorhanden sind. Die meisten sind quantitativer Art, vor allem die höhere Tonlage der Bonobos verfremdet viele Laute. Auch die Häufigkeit und die Situation, in der die Signale vorkommen, können unterschiedlich sein. Die "Schnute" beispielsweise (s. F.1.) tritt bei den Bonobos, auch nach den Beobachtungen von HÜBSCH (1969), zwar grundsätzlich in der gleichen Sozialsituation wie bei Schimpansen auf. Bei *Pan paniscus* jedoch wird diese Mimik anscheinend im Erwachsenenalter nicht mehr oder sehr selten gezeigt, im Gegensatz zu *Pan troglodytes*, wo sie beim adulten Tier z.B. im Zusammenhang mit dem Futterbettelverhalten vorkommt.

Die generell höhere Häufigkeit von Lautäußerungen bei den Bonobos, von der in einigen Berichten die Rede ist (HÜBSCH 1969, s. auch KIRCHSHOFER 1962), hängt wohl nicht zuletzt auch mit der spezifischen Sozialsituation einer Gruppe zusammen. Nachdem die sozialen Spannungen innerhalb der Frankfurter Gruppe durch das Ausscheiden eines Männchens weitgehend beseitigt waren, zeigten sich die restlichen Tiere wesentlich "schweigsamer" als zuvor. Lautäußerungen

fanden nicht mehr häufiger statt als in der Pan troglodytes-Gruppe. Allerdings sind die Bonobos wohl generell leichter erregbar als Schimpansen, so daß sich jede Aufregung in einer deutlichen Zunahme der Frequenz von Lautäußerungen bemerkbar macht.

Ein auffallender, qualitativer Unterschied in der Lautgebung existiert allerdings zwischen beiden Schimpansenarten. Schon COOLIDGE (1933), RODE (1940), TRATZ & HECK (1954) sowie REMPE (1961) und KIRCHSHOFER (1962) haben darauf hingewiesen. An die Stelle der sog. 'pant hoots' von Pan troglodytes, einer Serie von hupenden Lauten mit geräuschvoller Inhalation der Luft, sind die 'Aufregungsschreie' der Bonobos (s. D.2.) getreten. (s. auch HORN 1975). Daß die letzteren sich aus den 'pant hoots' ableiten, wird durch drei Beobachtungen wahrscheinlich gemacht:

1. Der soziale Kontext und die Stimmungslage, in der dieses akustische Signal auftritt, sind bei beiden Schimpansenarten sehr ähnlich (allgemeine, leicht aggressiv getönte Erregung, Kontaktruf getrennter Individuen).
2. Die Bonobos antworten mit dem 'Aufregungsschreien' sehr spezifisch auf die 'pant hoots' von Pan troglodytes und umgekehrt. Die Funktion als Kontaktruf ist anscheinend noch über die Art-schranken hinweg erhalten geblieben.
3. Die wildgefangenen Bonobos des "Yerkes Primate Center", USA, zeigen einen Übergang von einem angedeuteten 'pant hooting' zum 'Aufregungsschreien'. Sie beginnen mit wenigen, leicht hupenden 'uuu---uuu---uuu'-Lauten mit dazwischenliegendem geräuschvollem Einatmen, steigern dies in Lautstärke und Frequenz und lassen sie schließlich in die typischen 'ui-ui-ui'-Aufregungsschreie übergehen (SAVAGE, pers. Mitteilung).

Das 'Aufregungsschreien' der Bonobos könnte aus dem 'pant hooting' entstanden sein, indem das geräuschvolle Einatmen durch geräuschvolles, weiteres Ausatmen mit Hilfe von Zwerchfell und Bauchmuskulatur ersetzt wurde. In einem Film der de Wijs ist deutlich zu erkennen, daß die zweite Hälfte des Lautes durch ruckartiges Ausstoßen der Luft auf die oben erwähnte Weise erzeugt wird. Die Mundbewegun-

gen für beide Laute sind außerordentlich ähnlich (s. Abb. 65), so daß der Hauptunterschied nur im Ein- bzw. Ausatmen während der zweiten Phase besteht.

HORN (1975) deutet diese Abwandlung des 'pant hooting' als mögliche weitere Anpassung an einen Lebensraum mit wenigen trockenen Inseln in einem weitgehend überschwemmten Gebiet. Eine geringere Gruppengröße, unterstützt durch das Fehlen des weittragenden Kontaktrufes von *Pan troglodytes*, wäre wegen der begrenzten Futterreserven in den nicht überschwemmten Teilen von Vorteil. Das 'Aufregungsschreien' und auch die übrigen Vokalisationen von *Pan paniscus* sind wegen der generell höheren Stimmlage eher über kürzere Distanzen wirksam.

b.3. Soziale Auseinandersetzungen

b.3.1. Das Vermeiden offener Auseinandersetzungen

Es mag paradox klingen, ein Kapitel über soziale Auseinandersetzungen mit Bemerkungen über deren Vermeidung zu beginnen. Tatsächlich aber zielen sehr viele der aggressiven Verhaltensmuster bei Bonobos darauf ab, einen offenen Kampf zu vermeiden.

Allein durch Drohen, d.h. Verhalten, das ohne körperliche Berührung in den meisten Fällen Flucht, Ausweichen oder unterwürfiges Verhalten des Adressaten zur Folge hat, werden viele Auseinandersetzungen ausgetragen. Von LAWICK-GOODALL (1968b) schreibt zu diesem Thema für *Pan troglodytes*:

"Usually, ... order is maintained by means of threatening gestures and displays rather than by physical conflict. It is in this context, that the branch-waving display of the male chimpanzee as he joins other individuals may be adaptive, since it reasserts social status by bluff, rather than by actual fighting."

Daß rangtiefe Tiere ein Interesse an der Vermeidung offener Kämpfe haben und ihnen durch Flucht, Ausweichen oder Unterwürfigkeit aus dem Wege gehen, ist naheliegend. Aber auch die ranghohen Individuen zögern sehr lange, bis sie zu einem tatsächlichen Angriff übergehen. In der Mehrzahl der Fälle versuchen sie durch Bluff an ihr Ziel zu kommen. Nur in sozialen Extremsituationen sah ich ernsthafte physi-

sche Attacken, und selbst dabei gab es keine schwerwiegenden Verletzungen.

Diese Fähigkeit zum "indirekten" Austragen von Streitigkeiten macht es den Tieren erst möglich, in relativ stabilen sozialen Gruppen zusammenzuleben. Dazu tragen unter anderem auch spezielle Mechanismen zum "unschädlichen" Abreagieren aggressiver Spannungen bei. Beruhigende und bestätigende Verhaltensweisen der Ranghöheren gegenüber den Unterlegenen dienen ebenfalls dazu, den "sozialen Frieden" wiederherzustellen.

Ein ganz wesentlicher Faktor zum Vermeiden offener Auseinandersetzungen aber ist die Ausbildung einer stabilen Rangordnung. Dadurch wird ein dauerndes Kräfteressen zwischen allen Individuen einer Gruppe unnötig. Die Fronten sind deutlich abgesteckt, und so genügt oft schon ein Blick oder eine Handbewegung, um eine Situation zu klären. Stärkere Formen der Aggression werden fast ausschließlich auf im Rang benachbarte Tiere beschränkt. Unter diesem Gesichtspunkt gesehen, ist es nicht verwunderlich, daß ernsthafte Kämpfe vor allem in Situationen instabiler Rangordnung auftreten.

b.3.2. Aggressives Verhalten

Wie schon erwähnt, ist das aggressive Verhalten der Bonobos unterteilbar in Droh- und Imponierverhalten ohne direkten physischen Kontakt und tatsächliche Angriffe auf ein Gruppenmitglied oder einen Außenstehenden. Die Reaktion gegenüber Individuen, die nicht zur Gruppe gehören, soll später erläutert werden.

Hier möchte ich zunächst auf das aggressive Verhalten innerhalb der Gruppe eingehen und einige typische Verhaltensmuster aus dem Bereich des Drohens vorstellen. Soweit die Ähnlichkeit gesichert erscheint, werden auch hier die entsprechenden englischen Ausdrücke (nach van LAWICK-GOODALL 1968b) mit angegeben.

Drohstarren ('glaring')

Die erste Stufe des Drohens ist das Anstarren, meist mit zusammengepressten Lippen. Es tritt praktisch bei allen Primaten auf (van LAWICK-GOODALL 1968b; s. auch ANDREW 1963, SCHALLER 1963). Wenn es

sich gegen einen deutlich Rangtieferen richtet, weicht er meist schon in diesem Stadium der Auseinandersetzung aus.

Oft ist das Drohstarren verbunden mit weiteren Formen des Drohens, wie beispielsweise dem

Kopfrucken ('head tip')

Hierbei wird das Kinn ruckartig nach vorne oben bewegt, die Stirn entsprechend nach hinten. Fast immer ist es mit einem Drohlaut verbunden (hustender 'uh'- oder 'ö'-Laut, s. Tabelle 4, E.2.).

Van LAWICK-GOODALL (1968b) beschreibt genau die gleiche Geste auch für *Pan troglodytes*. Alle übrigen im Rahmen des Drohverhaltens auftretenden Verhaltenselemente der Bonobos lassen ebenfalls keine prinzipiellen Unterschiede zu *Pan troglodytes* erkennen.

Schlagen ohne Berührung

Haben die beiden ersten Formen des Drohens noch nicht zum gewünschten Erfolg geführt, oder ist die allgemeine aggressive Spannung hoch (z.B. bei Beginn einer Fütterung), so schlägt das drohende Tier gewissermaßen "symbolisch" nach seinem Gegner. Dabei wird in den meisten Fällen der Arm rasch in Richtung des Kontrahenten gehoben, Handfläche nach unten gerichtet, obwohl der andere außer Reichweite ist ('hitting away'). Seltener ist die Handfläche nach oben gedreht ('arm raising'). Verbunden ist diese Bewegung oft mit einem 'Drohbellern' oder 'Drohhusten'. Auch Schläge von oben nach unten werden gelegentlich zum Drohen eingesetzt ('flapping'), sind aber häufiger bei tatsächlichen Angriffen, wobei der andere auch getroffen wird ('slapping'). Im Drohzusammenhang sah ich sie vor allem, wenn bei einer Auseinandersetzung zwischen zwei Geschwistern die Mutter dem Jüngeren zu Hilfe kam. Mit der Mutter als Rückendeckung schlug es dann in der oben beschriebenen Weise nach dem Aggressor, ohne ihn erreichen zu können. Entsprechendes gilt allgemein, wenn ein rangtiefes Tier von einem anderen verteidigt wurde.

Jagen

Eine noch intensivere Form des Drohens besteht darin, den Gegner durch rasches auf-ihn-zu-Laufen zum Ausweichen zu zwingen und ihn dann zu jagen, oft noch verstärkt durch geräuschvolles Aufstampfen

mit dem Fuß etc. Dabei wird fast immer das 'Aufregungsschreien' geäußert. Vor allem die Männchen laufen häufig aufrecht auf den Gegner zu, ein Verhaltenselement, das auch im Rahmen des Imponierverhaltens zu sehen ist. Ebenfalls in diesen Zusammenhang gehört auch die typische "Startposition" der männlichen Tiere sowohl vor dem Imponierlauf als auch (seltener) vor dem Jagen. Dabei stehen sie vierbeinig in gespannter Haltung da, die Arme leicht auswärts gedreht, den Kopf zwischen die Schultern gezogen. Diese Stellung kann übergehen in den sog. 'arm sway' (van HOOFF 1973). Dabei stehen die Tiere aufrecht und wiegen den Körper seitlich hin und her, meist von einem Fuß auf den anderen tretend. Die Arme sind leicht auswärts gedreht und pendeln rhythmisch mit.



Abb. 73: 'Arm sway'
(van HOOFF 1973)

Die im letzten Teil erwähnten Formen des Drohens weisen aber schon deutliche Übergänge zu einem "unpersönlichen" Drohen auf, bei dem überwiegend aggressive Verhaltensmuster gezeigt werden, ohne daß sie auf jemanden direkt gerichtet scheinen. Ein solches Verhalten möchte ich hier der Einfachheit halber einmal mit "Imponierverhalten" bezeichnen, obwohl dieser Begriff auch weitergehend definiert werden kann (s. z.B. JANTSCHKE 1972). Im folgenden soll eine kurze Beschreibung dieser Verhaltenskategorie für Bonobos gegeben werden.

Im typischen Falle tritt Imponierverhalten bei adulten Männchen auf. Es wurde jedoch gelegentlich auch bei juvenilen und adulten Weibchen beobachtet, allerdings in abgeschwächter

Form. Wahrscheinlich handelt es sich um Verhaltensmuster, die der Bestätigung und Unterstützung des eigenen Ranganspruchs dienen. Nach REYNOLDS & LUSCOMBE (1969) wird bei *Pan troglodytes* die Dominanz unter den erwachsenen Männchen fast ausschließlich durch Formen des Imponierens geregelt.

Zu den im folgenden geschilderten Formen des Imponierens bei adulten Bonobomännchen im Zoo kam fast immer ein mehr oder weniger starkes Aufrichten der Haare hinzu.

'Quiekduelle' (s. auch Tab. 4, E.5.)

Diese Verhaltensweise zeigt deutliche Übergänge zum Drohen insofern, als das hohe, rhythmische Quieken eines Tieres, das oft von einem Hin- und Herwiegen des Körpers begleitet wird, häufig durch das 'Antworten' eines zweiten in den Lautintervallen zu einer direkten, persönlichen Auseinandersetzung wird. Das Quieken ist meist verbunden mit weiteren Verhaltensmustern des Imponierens, wie z.B.

Kettenrasseln, Rütteln an Stangen etc.

Gewissermaßen als Untermalung des Quiekens, aber auch ohne dieses lenken die Tiere durch anhaltendes Rütteln und Rasseln an Ketten, Stangen usw. die Aufmerksamkeit der anderen auf sich. Alle Formen des Imponierens, insbesondere aber die letztgenannte, werden offensichtlich von den Gruppenmitgliedern als aggressiv empfunden, denn sie lösen entweder Gegenaggression, Ausweichverhalten oder den Versuch aus, das imponierende Tier zu beruhigen.

'Arm sway' (van HOOFF 1973)

Dieses bereits unter dem Stichwort 'Drohen' beschriebene Verhaltensmuster (s. auch Abb. 73) geht auch dem eigentlichen Imponierlauf voraus.

Imponierlauf

Aus dem aufrechten Stehen mit rhythmischem Hin- und Herschwingen ('arm sway') stürzt das Tier meist unvermittelt vornübergebeugt los, die Arme auswärts gedreht, die Ellenbogen angewinkelt. Nachdem es so und unter lautem Schreien einige Meter durch den Käfig gerannt ist, wird der Imponierlauf im typischen Falle durch einen kräftigen Schlag oder Tritt auf einen resonierenden Gegenstand beendet.

Eine andere, abgeschwächte Form des Imponierlaufes besteht darin, daß das Tier sich mit den Händen auf Holzwolle, einen Plastikkanister etc. stützt und so durch den Käfig "schiebt", meist auch ohne zu schreien. Häufig folgt aber hier ebenfalls der abschließende Schlag oder Tritt.

Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine Abwandlung des Mitschleppens von Gegenständen, wie es vom Imponierverhalten des Schimpansen berichtet wird. Vor allem Camillo, das ältere, wildgeborene Frankfurter Bonobomännchen hielt mit Vorliebe Stöcke, Plastikkanister usw. während des Imponierlaufes in der Hand. Auch Werfen damit, mehr oder weniger gezielt, kam gelegentlich vor. Sein zoogeborener Sohn, Mato, beschränkte seinen Gebrauch von Gegenständen während des Imponierens jedoch im wesentlichen auf das "Schieben".

Einige wenige Male warf jedoch auch er mit dem Plastikkanister, allerdings ungezielt. Wirkungsvoll erschien vor allem der Lärm, den er damit verursachte, ebenso wie beim geräuschvollen Schwingen durch den Käfig, was von den anderen auf die Dauer als störend, d.h. aggressionsauslösend, empfunden wurde. Allerdings erwies sich diese hohe Lärmempfindlichkeit nach dem Fortgang Camillos als Besonderheit im Rahmen einer angespannten Sozialsituation der Gruppe. Von Lärmempfindlichkeit bei Schimpansen in Streßsituationen berichtet auch van LAWICK-GOODALL (1975).

Werfen von Gegenständen war im allgemeinen häufiger im Spiel- als im Imponierzusammenhang zu beobachten. Von den übrigen Gruppenmitgliedern wurden solche Werf-Spiele jedoch meist unterbunden, anscheinend wirkt auch spielerisches Werfen leicht provozierend.

Imponierverhalten ist, wie schon erwähnt, im wesentlichen auf erwachsene Männchen beschränkt. In Frankfurt beispielsweise, bei einer Gruppenzusammensetzung von zwei adulten Männchen gegen drei weibliche Tiere aller Altersstufen (den Säugling nicht mitgerechnet) waren die ersteren für 82% des gesamten Imponierverhaltens der Gruppe verantwortlich. Der Erwartungswert für eine Gleichverteilung liegt bei weniger als der Hälfte dieses Wertes. Diese krasse Differenz ist aber sicherlich mit durch die spezielle Frankfurter Situation bedingt. Ein prinzipiell gleiches Verhalten zeigten jedoch auch die Stuttgarter Bonobos.

Der direkte Zusammenhang zwischen der Häufigkeit des Imponierverhaltens und der Stabilität der Rangordnung in der Gruppe wurde deutlich, als in Frankfurt ein Rangwechsel zwischen den beiden adulten Männchen stattfand. In der Übergangszeit mit unsicherer Rangposition der Kontrahenten stieg die Häufigkeit des Imponierverhaltens für beide stark an:

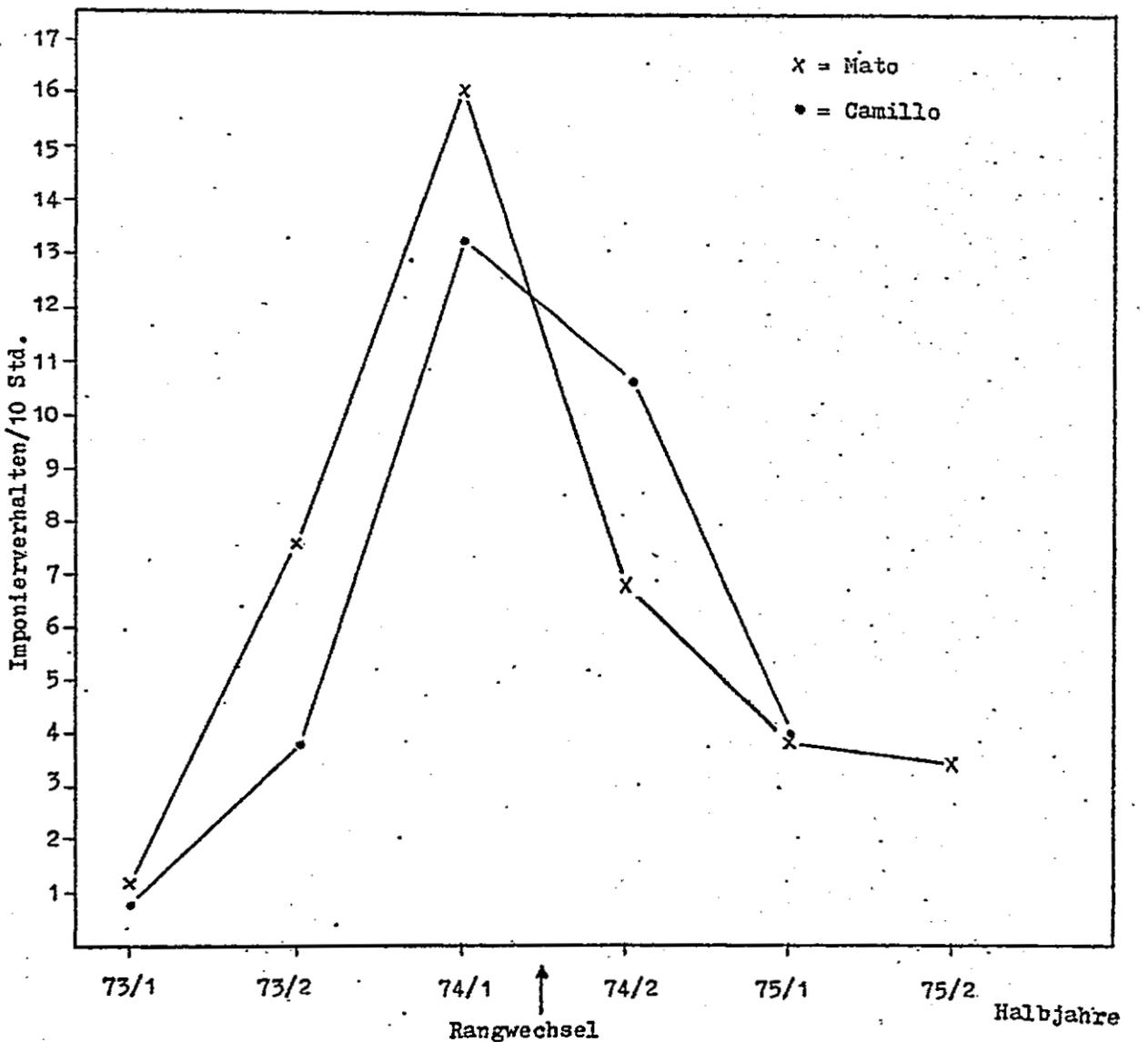


Abb. 74: Häufigkeitsverlauf des Imponierverhaltens der beiden adulten Frankfurter Männchen 1973-1975.

Der eigentliche Rangwechsel, d.h. das Anerkennen der Überlegenheit des Sohnes, Mato, durch den Vater, Camillo, hat offensichtlich ir-

gendwann gegen Ende des ersten Halbjahres 1974 stattgefunden. Von diesem Zeitpunkt an nahm die Häufigkeit des Imponierverhaltens wieder rapide ab. Auch andere Hinweise bestätigen diesen Zeitpunkt (s. Teil III.).

Anscheinend ist also zum Aufrechterhalten einer stabilen Rangordnung ein wesentlich geringeres Maß aggressiver Verhaltensweisen nötig als in einer Situation unsicherer Dominanzverhältnisse.

Im folgenden möchte ich auf "ernsthafte" Angriffe, d.h. aggressives Verhalten mit direktem körperlichen Kontakt, näher eingehen. Zunächst ist auch hier vorwegzunehmen, daß es in keinem der beobachteten Fälle zu mehr als kleineren Schrammen für alle Beteiligten kam. Selbst auf dem Höhepunkt der Rankämpfe Camillo/Mato schlugen zwar beide Tiere mit den Fäusten aufeinander ein (und das auch nur auf Schultern, Rücken etc.), die Zähne aber als wirklich gefährliche Waffen wurden nicht benutzt. Auch dies stimmt mit den Beobachtungen von van LAWICK-GOODALL (1968b) an wilden Schimpansen überein.

Dem tatsächlichen Angriff voraus geht ein meist schweigendes, rasches Zulaufen oder Zuschwingen auf den Gegner.

Schlagen

Die mildeste Form des Angriffs ist ein Schlagen mit dem Arm von oben nach unten, wobei der andere mit der flachen Hand getroffen wird. Ein energischeres Zuschlagen ist möglich, wenn die flache Hand zur Faust geballt wird. Diese Form der Auseinandersetzung ist aber äußerst selten. Ich konnte sie nur in Frankfurt zwischen den beiden adulten Männchen im Rahmen der Rankämpfe beobachten, und auch hier nur wenige Male. Zur Verdeutlichung des Ablaufs ein Protokollauszug:

"Das gegenseitige Drohen und Imponieren zwischen Mato und Camillo geht weiter. Dann stürzt Camillo auf Mato zu. Dieser weicht zunächst aus, dreht sich aber plötzlich um und drischt mit beiden Fäusten auf Camillos Rücken ein. Der schlägt erst ebenso zurück, flieht aber dann. Nach einigen Metern bleibt er auf den Boden geduckt liegen, schreit etwa 30 sec. lang gellend, mit rauhem Unterton und bei höchster Lautstärke. Allem Anschein nach ist er außer sich vor Wut. Gelegentlich aber mischt sich ein Anklang an das hohe Angstquiaken unter sein Geschrei."



Abb. 75: Schlagen mit der flachen Hand

Treten

TRATZ & HECK (1954) halten das Treten für die typische Form der direkten Auseinandersetzung bei Bonobos. Dem widersprechen bereits KIRCHSHOFER (1962) und HÜBSCH (1969). Auch nach meinen Beobachtungen tritt es nicht häufiger auf als die übrigen aggressiven Verhaltensweisen. Selten ist es in Situationen, wo das angegriffene Tier am Boden liegt, wie es für *Pan troglodytes* beschrieben wird.

Das Treten scheint bei den Bonobos eher während des Kletterns und Schwingens angewendet zu werden, wo ja die Hände zum Schlagen nicht frei sind, und könnte deshalb auch als Methode der Auseinandersetzung während des Aufenthalts in Bäumen betrachtet werden.

Häufig dagegen ist das Treten in spielerischem Zusammenhang, meist mit leicht aggressiver Komponente. Das spielauffordernde Tier läuft dabei an dem anderen vorbei, um im Weglaufen mit einem oder beiden Hinterbeinen nach Art eines ausschlagenden Pferdes nach ihm zu treten.

Trampeln

Diese bei Schimpansen anscheinend häufige Art des Angriffs (van LAWICK-GOODALL 1968b, van HOOFF 1973) ist bei Bonobos ebenfalls fast nur während des Spiels zu beobachten. Sie besteht darin, daß der 'Aggressor' mit beiden Füßen auf dem Rücken seines 'Opfers' steht und dabei auf und ab springt. Meist ohne dies Springen tritt das

Trampeln als Komponente des Sozialspiels auf.

In eindeutig aggressivem Zusammenhang dagegen sah ich es nur einige wenige Male, vor allem bei den Stuttgarter Tieren. Häufiger ist das Herumtrampeln auf den Händen eines sich festhaltenden Tieres, um es zum Loslassen zu bewegen.

Zerren, Schleifen

Vor allem während der Eingewöhnung der Jungtiere bei den adoleszenten Tieren der Stuttgarter Gruppe war ein Zerren an den Extremitäten der Neulinge als aggressives Verhaltensmuster zu beobachten, wenn diese den älteren Tieren nicht sofort zu Willen waren und sich herumtragen ließen etc. Die beiden Kleinen hielten sich meist krampfhaft an einer Stange o.ä. fest, die anderen zerrten und zogen solange, bis sie sie losgerissen hatten. Dann schleiften sie die Jungtiere häufig ein Stück durch den Käfig, um sie dann vor den Bauch zu ziehen oder nach einem abschließenden Tritt schreiend liegen zu lassen. Die Frankfurter Bonobos zeigten diese Verhaltensweise ebenfalls, aber in geringerer Häufigkeit.

Beißen

Auch die Zähne werden bei den Bonobos im Rahmen des Spielverhaltens häufiger eingesetzt als in aggressivem Kontext. Ein Beißen nach den Händen eines sich festhaltenden Tieres, das damit zum Loslassen bewegt werden soll, ist zwar oft zu beobachten; ich sah aber sehr selten Spuren dieses Zubeißens. Das gleiche gilt allgemein für den Einsatz der Zähne, der eher "symbolisch" zu sein scheint. Allerdings sind auch einige wenige Fälle ernsthaften Zubeißens bekannt. In Frankfurt beispielsweise bissen die Bonobos einem Pfleger einen Finger ab, in Stuttgart wurde der Obertierpfleger in die Nase gebissen. In Antwerpen wurden zwei Pfleger durch Bisse ernsthaft verletzt. Diese Schilderungen sollen aber nicht den Eindruck erwecken, es handle sich hierbei um das normale Verhalten der Bonobos. Die beschriebenen Fälle stellen extreme Ausnahmen dar.

Auch Gruppenmitglieder werden gelegentlich jedoch ernsthaft gebissen:

"Die Tiere (der Frankfurter Gruppe) stehen am Gitter, werden gefüttert. Als der Pfleger sie ruft, kommt auch Natalie nach vorne, drängt dabei Daniela etwas zur Seite. Daraufhin bricht plötzlich ein fürchterlicher Tumult aus, in dessen Verlauf alle Tiere sich unter gellen-

dem Geschrei als Knäuel am Boden wälzen. Nach wenigen Sekunden schon ist alles vorüber. Die Gruppenmitglieder verteilen sich wieder im Käfig, anscheinend ohne besondere Erregung. Nur Natalie macht einen verstörten Eindruck, der große Zeh ihres linken Fußes blutet stark. Sie legt sich schweigend oben auf ein Podest, mit dem Rücken zu den anderen, beleckt den verletzten Fuß. Nur Mato beachtet sie, geht zu ihr hin, begutachtet die Wunde. Geht wieder weg, sieht aber dann lange zu ihr hoch, legt sich schließlich neben sie, beginnt sie zu groomen. Sie stößt einen leisen Quiekton aus. Mato untersucht vorsichtig den verletzten Zeh. Die andern kümmern sich nicht um die beiden."

Bemerkenswert ist, daß Natalie zu diesem Zeitpunkt erst seit einem dreiviertel Jahr der Gruppe angehörte und in vieler Hinsicht noch nicht voll integriert schien.

Während der Rankämpfe sah ich keines der beiden Männchen ernsthaft zubeißen, allerdings hatte Camillo einmal am Rücken eine etwa 1 cm lange und anscheinend recht tiefe Wunde, ein andermal sah ich bei ihm eine tiefe Schramme an einer Sitzschwiele. Beide Verletzungen könnte er sich in der Hitze des Gefechts unter Umständen selbst beigebracht haben (bei Berührung mit spitzen Gegenständen während des Imponierens etc.), vor allem die Rückenwunde aber hätte auch eine Bißspur sein können.

Trotz dieser Beispiele bleibt festzuhalten, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle der Einsatz der Zähne bei ernsthaften Auseinandersetzungen höchstens zu Hautabschürfungen führt; einmal abgesehen davon, daß das Beißen ohnehin eine seltene Form aggressiven Verhaltens bei den Bonobos ist.

Kratzen

Diese anscheinend vor allem für Weibchen typische Form der Aggression wurde fast nur gegenüber Menschen beobachtet. Dabei werden die Fingernägel über die Haut des Opfers gezogen und hinterlassen (bei Menschen) meist blutige Schrammen. Unter Artgenossen scheint das Kratzen sehr selten vorzukommen. Allerdings sind die Spuren wegen der stabileren Hautbeschaffenheit der Affen nicht zu erkennen.

Einsatz von Objekten als "Waffe"

Gelegentlich werden Objekte in die aggressiven Handlungen einbezogen, entweder als Wurfgeschoss oder zum Schlagen. Beides kommt vor, aber

lediglich in Situationen mit mittlerer Intensität des Angriffs. Bei wirklich heftigen Attacken wirft der Angreifer alle Gegenstände beiseite. Dies stimmt mit den Beobachtungen an Pan troglodytes überein (s. u.a. van LAWICK-GOODALL, 1971b).

Während des Imponierverhaltens dagegen ist das Einbeziehen von Objekten die Regel, so daß Angriffe, die sich mehr oder weniger zufällig daraus entwickeln, gelegentlich unter Einsatz von Gegenständen stattfinden.

Insgesamt gesehen finden sich im aggressiven Verhalten der Bonobos im Vergleich zum Schimpansen keine grundsätzlichen Differenzen, sondern nur solche gradueller Art. Das gilt auch für den Kontext, in dem aggressive Handlungen stattfinden. Die Differenzen sind sicher zum Teil auf unterschiedliche Beobachtungsbedingungen, verschiedene Gruppenszusammensetzung etc. zurückzuführen. Das Zerren an den Haaren als Kampfmethodik juveniler Weibchen bei ernsthaften Auseinandersetzungen könnte z.B. deshalb nicht beobachtet worden sein, weil die feste Rangordnung zwischen den in Frage kommenden Tieren solche Kämpfe schon im Anfangsstadium enden ließ. Es scheint so, daß das bei Schimpansen häufige 'Trampeln' bei den Bonobos seltener ist. Dies könnte seinen Grund u.a. darin haben, daß die dazu nötige Duckhaltung des Opfers bei den Zwergschimpansen weniger häufig auftritt.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen über die generelle Häufigkeit aggressiver Handlungen in Bonobogruppen. Dabei soll das Imponieren als "unpersönliche" Form zunächst einmal außer acht bleiben. Einen wesentlichen Einfluß hat natürlich die Zusammensetzung der Gruppe, und die Stabilität der gegenseitigen Beziehungen ist ebenfalls von großer Bedeutung. So lag während und kurz nach der Eingewöhnung der Stuttgarter Jungtiere in die Gruppe die Frequenz dort bei etwa 8 Droh- und Angriffshandlungen pro Stunde (im Durchschnitt, d.h. zeitweise wesentlich höher). In Frankfurt dagegen, bei einer stabilen Familiengruppe, wurde selbst in der hektischen Zeit des Rangwechsels nur eine Häufigkeit von durchschnittlich 4 solcher aggressiver Handlungen pro Stunde erreicht. In "normalen" Zeiten lag diese Frequenz bei etwa 2-3. Überraschenderweise ändert sich also während der Rankämpfe der Gesamtpegel "persönlicher" aggres-

siver Handlungen relativ wenig, im Gegensatz zum "unpersönlichen" Imponierverhalten (s. Abb. 74). Die einzelnen Angriffe verlaufen allerdings meist heftiger als sonst, und die Wachsamkeit der rangtiefen Tiere ist wesentlich höher, um nicht Opfer einer solchen Attacke zu werden. Der Beitrag der einzelnen Gruppenmitglieder zum Gesamtergebnis aggressiver Handlungen ändert sich im Laufe des Rangwechsels ebenfalls. Die Träger der Rollen in der Gruppe wechseln also, aber das Gesamtergebnis bleibt im wesentlichen gleich.

b.3.3. Submissives Verhalten und Vermeideverhalten

Flucht wird von van LAWICK-GOODALL (1968b) definiert als "a rapid progression away from an alarming stimulus." Diesem Verhalten sind in Gefangenschaft durch die Bauweise der Gehege enge Grenzen gesetzt, so daß als Ersatz meist der Versuch des Verbergens gemacht wird, soweit es sich bei dem "alarming stimulus" um ein Gruppenmitglied handelt. Auch dazu allerdings sind die Möglichkeiten gering.

Bei plötzlichem Schrecken, etwa durch den Aufprall eines Gegenstandes neben ihnen, ist die erste Reaktion der Bonobos übrigens nicht Flucht, sondern der sog. 'Kopf-Schulter-Reflex', bei dem der Kopf zwischen die Arme gezogen wird, oft werden außerdem die Arme schützend über den Kopf geworfen. Dies Verhalten ist wohl allen Primaten grundsätzlich gemeinsam.

Flucht und Verbergen sind einfache, aber wirkungsvolle Methoden zum Vermeiden eines Angriffs durch einen Ranghöheren. Eine Abwandlung ist das 'Ausweichen', wobei der Rangtiefere dem anderen nach dessen Annäherung über eine kritische Grenze hinaus aus dem Wege geht. Dies Verhalten ist ein sehr genauer Indikator der Rangposition eines Tieres.

Eine weitere Methode, mit der versucht wird, die Aufmerksamkeit eines dominanten Tieres nicht auf sich zu lenken, ist die starke Verlangsamung einer Bewegung. Will ein Rangniederer z.B. eine Frucht aus dem Umkreis eines dominanten Tieres wegnehmen, so nähert er die Hand nur zentimeterweise dem Ziel und beobachtet dabei den Ranghöheren genau. Meist allerdings erreicht er damit das Gegenteil, ver-

mutlich, weil das starre Fixieren dem anderen auffällt. Geschickte Tiere warten einen Moment ab, in dem das dominante Individuum abgelenkt ist und greifen dann rasch zu.

Nach diesen Beispielen zum Vermeideverhalten soll das submissive Verhalten der Bonobos dargestellt werden. Nach van LAWICK-GOODALL (1968b) umfaßt submissives Verhalten verschiedene nichtaggressive Signale, die ein untergeordnetes Individuum an ein dominantes richtet, und zwar in den folgenden Situationen:

1. Das subdominante Tier ist von dem dominanten bedroht oder angegriffen worden.
2. Das untergeordnete Tier nähert sich dem überlegenen bzw. umgekehrt, ohne daß das dominante Individuum sichtbare aggressive Tendenzen zeigt.
3. Das rangtiefe Tier nähert sich nach einem Angriff einem ranghöheren Individuum als dem Aggressor.

Beobachten

Die einfachste Form, in der die Überlegenheit eines anderen anerkannt wird, ist die ständige Aufmerksamkeit gegenüber seinen Aktionen. Dies ist Voraussetzung für alle Reaktionen seitens des Rangtieferen. Die durch Auswertung der Beobachtungshäufigkeit gegenüber anderen Gruppenmitgliedern ermittelte Rangfolge stimmt mit der nach anderen Methoden errechneten Rangstruktur überein. Nur die ranghohen Individuen können es sich also 'leisten', sich ganz auf ihre eigenen Aktionen zu konzentrieren.

Präsentieren

Diese aus dem sexuellen Präsentieren der Weibchen abgeleitete submissive Geste wird von van LAWICK-GOODALL (1968b) als eine der häufigsten für Pan troglodytes bezeichnet. Für die von mir beobachteten Bonobogruppen traf dies nicht zu. Die extreme Duckhaltung der intensivsten Form dieser Verhaltensweise ('crouching') konnte ich nur wenige Male beobachten, allerdings scheint sie bei dem jetzt erwachsenen Frankfurter Männchen Mato in der Adoleszenzphase häufiger vorgekommen zu sein (HÜBSCH 1969). Die wenigen Gelegenheiten, bei denen diese Duckhaltung auftrat, waren außerdem nicht eindeutig dem sub-

missiven Verhalten zuzuordnen. Meist kamen aggressive Tendenzen im Sinne eines 'Temper tantrum' hinzu. Dies ist auch die einzige Situation, in der 'crouching' regelmäßig beobachtet wurde: Im Zusammenhang mit einem starken Frustrationserlebnis warfen sich die Tiere in dieser Haltung auf den Boden, verbunden mit lautem Kreischen. An dieser Stelle soll schon darauf hingewiesen werden, daß die Duckhaltung bei Bonobos auch im Rahmen des sexuellen Verhaltens nie auftrat, zumindest nicht in typischer Form.

Das submissive Präsentieren der Zwergschimpansen hatte, soweit ich es beobachten konnte, immer einen etwas 'beiläufigen' Charakter. Man kann selten ganz sicher sein, ob die Hinwendung der Ano-Genitalzone zu einem Ranghöheren Zufall oder 'Absicht' ist. Das fast erwachsene Frankfurter Weibchen Natalie lief häufig langsam in einer Art an den beiden adulten Männchen der Gruppe vorbei, die man als 'aufreizend' bezeichnen könnte, woraufhin diese auch meist prompt deren Genitalregion inspizierten, manipulierten etc. Diese Vorfälle standen aber höchst selten in direktem Zusammenhang mit einer der drei eingangs genannten Situationen. submissiven Verhaltens. Nach dem Rangwechsel zwischen Vater und Sohn (Camillo und Mato) untersuchte Mato als der nun dominante Partner deutlich häufiger als zuvor und ausdauernd die Analzone von Camillo, allerdings schien die Initiative dazu von beiden auszugehen. In allen Fällen standen die präsentierenden Tiere aber in einer Position, die bei van LAWICK-GOODALL (1968b) als "the most relaxed form of presenting" bezeichnet wird. Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß das submissive Präsentieren für den Bonobo nicht so typisch und häufig zu sein scheint wie für *Pan troglodytes*. Lediglich die Stuttgarter Tiere präsentierten ihre Ano-Genitalzone oft den Besuchern, jedoch auch in stehender Haltung. Diese Differenz kann allerdings auch damit zusammenhängen, daß in allen beobachteten Gruppen die Weibchen im Vergleich zu den Männchen eine relativ hohe oder sogar höhere Rangposition innehatten. Submissives Präsentieren aber scheint im wesentlichen gegenüber ranghohen Männchen aufzutreten. Außerdem ist ein Präsentieren durch das Fehlen der Duckhaltung nicht immer eindeutig als ein solches zu identifizieren.

Nach den oben erwähnten Kriterien submissive Gesten sind auch das Angstgrinsen, meist verbunden mit den entsprechenden Vokalisationen, sowie das Ausstrecken der geöffneten Hand (selten). Ein Abwenden von einem vorbeigehenden Ranghöheren, wie es auch van LAWICK-GOODALL (1968b) beschreibt, leitet zum Vermeideverhalten (Ausweichen etc.) über.

Das von derselben Verfasserin häufig erwähnte 'bobbing' als submissive Geste bei Pan troglodytes (s. auch van HOOFF 1973) konnte ich nicht beobachten.

b.3.4. Verhalten bei Frustrationen und in Spannungszuständen

An dieser Stelle sollen Verhaltensweisen der Bonobos beschrieben werden, die für ihre Reaktion auf Stresssituationen charakteristisch erscheinen, angefangen bei einem neuen Gegenstand im Käfig über das Verteidigen eines Objektes gegenüber einem Ranghöheren bis zum Verkräften eines Absinkens im Rang.

Sich Kratzen

In lediglich 'unbehaglichen' Situationen, beispielsweise beim 'Angestarrtwerden' durch eine Kameralinse, kratzen sich die Tiere oft in einer übertrieben scheinenden Weise. Die Form ist dieselbe, die im Rahmen des Komfortverhaltens beschrieben wurde.

Gähnen

Bei längerer Dauer solcher Störung wird häufig in betonter Weise gegähnt, oft mehrmals hintereinander. Diese Geste hat auch deutlichen Drohcharakter.

Imponierverhalten

In Stresssituationen mit geringer angstausslösender Komponente, z.B. beim Warten auf eine Fütterung, kann das gesamte Repertoire des Imponierverhaltens ablaufen. Dies scheint entspannende Wirkung auf das ausführende Tier zu haben.

Temper tantrum

In Situationen, die sowohl stark aggressions- als auch stark angst-

auslösend sind, oder aber wenn das Tier etwas von ihm sehr Begehrtes trotz aller Mühe nicht erreichen kann, tritt diese schon erwähnte Reaktion ein: Das Tier wirft sich bäuchlings auf den Boden, die Beine unter den Körper gezogen, die Arme mehr oder weniger nach vorne gestreckt. Dabei kreischt es gellend mit einem rauhen Unterton, der diese Lautäußerung vom Angstquieken unterscheidet. Seltener konnte ich ein Hin- und Herwerfen des Oberkörpers in diesem Zusammenhang beobachten.

Hier drei typische Auslösesituationen zur Verdeutlichung:

1. Camillo, das bisher ranghöchste Männchen der Gruppe, wird von seinem bis dahin unterlegenen Sohn verprügelt und flieht (s. S. 116).
2. Daniela, juvenile Tochter von Margrit, entdeckt einen begehrten Gegenstand in der Wasserablauftrinne vor dem Käfig. Nachdem sie ihn mit viel Mühe endlich hereingeholt hat, kommt Margrit und nimmt ihn ihr aus der Hand.
3. Kombote (Stuttgart) sieht den Pfleger mit dem beliebten Brei kommen und rennt zur Tür. Der Pfleger jedoch geht entgegen seiner Gewohnheit zunächst am Käfig vorbei.

Die Reaktion der anderen Gruppenmitglieder auf ein solches Temper tantrum ist unterschiedlich. Kinder werden meist von der Mutter beruhigt, Erwachsene dagegen oft ignoriert.

Gelegentlich kommt es in den oben erwähnten Situationen auch zu einer 'Radfahrerreaktion' des betroffenen Tieres, das seine Aggressionen an einem ihm untergeordneten Gruppenmitglied abreagiert. So lösten die heftigen Angriffe Camillos auf Mato eine Kettenreaktion aus: Mato attackierte Daniela stärker als zuvor, und diese wiederum griff Natalie häufiger an.

Masturbation

Wenn sich Margrit Mato trotz dessen beharrlicher Aufforderung zur Paarung verweigerte, begann er nach einiger Zeit meist mit seinem erigierten Penis zu spielen, daran zu zupfen, zu reiben etc. Auch einige Weibchen zeigten beim Warten auf Futter usw. Selbststimulation durch direktes Reiben der Klitoris oder mit anderen Methoden.

Kauen auf den Fingern

Diese Verhaltensweise ist typisch für alle Individuen der Bonobogruppen in Frankfurt, Stuttgart und Antwerpen, die unter einem starken Dauerstreß stehen (s. auch Abb. 81).

Natalie, das rangtiefste Tier in Frankfurt, zeigte sie häufig, wenn sie wieder einmal von Daniela drangsaliert worden war. Vernon, zweitjüngstes Tier in Stuttgart, kaute immer wieder auf seinen Fingern. Er war bei der Eingewöhnung in die Gruppe bereits zu alt, um noch mütterliches Verhalten in derselben Intensität wie der jüngere Desmond hervorzurufen, aber zu jung, um sich bereits selbständig unter den adoleszenten Tieren behaupten zu können.

Kitty, extrem ängstliches Weibchen in Antwerpen, hatte das Manipulieren mit den Fingern am Mund schon fast zum Tick entwickelt.

Auch Camillo schließlich, nach dem doppelten Streß des Rangverlustes und der Eingewöhnung in die neue Situation in Antwerpen, kaute und lutschte häufig auf seinen Fingern.

Alle Formen des Selbstgrooming nahmen in Streßsituationen ebenfalls zu.

Schnute

Nur bei Kindern ist die Reaktion auf ein frustrierendes Erlebnis häufig eine "Schnute" ('pout face'), mit den dazugehörigen leisen 'huh-huh-huh'-Lauten. Daraufhin werden sie meist von den Müttern beruhigt.

Händeschütteln

Diese Geste wurde häufig als typisch für Bonobos beschrieben (u.a. TRATZ & HECK 1954, HÜBSCH 1969). In den von mir beobachteten Gruppen jedoch sah ich sie insgesamt nur dreimal, und zwar als Ausdruck der "Ungeduld", wenn z.B. ein subdominantes Tier nicht schnell genug der Aufforderung eines Ranghöheren folgte etc. Sie war oft verbunden mit hustenden 'u'-Lauten (s. auch Tab. 4), schien demnach auch Drohcharakter zu haben.

Nach diesen Beobachtungen ist es unwahrscheinlich, daß es sich um einen angeborenen, artbedingten Unterschied handelt, der Bonobos und Schimpansen trennt. Gegen diese früher vertretene Annahme spricht auch, daß Händeschütteln von *Pan troglodytes* ebenfalls berichtet

wird (GARDNER & GARDNER 1969, van LAWICK-GOODALL 1973). Wahrscheinlich ist diese Verhaltensweise bei *Pan paniscus* ebenso eine 'Mode' gewesen wie in den erwähnten Berichten für die Schimpansen. Allerdings könnte sie den Bonobos wegen ihrer leichteren Erregbarkeit etwas näher liegen.

Individuelle Reaktionen auf Streßsituationen

Neben den bis jetzt erwähnten, relativ allgemeingültigen Formen der Reaktion auf Spannungszustände gibt es weitere, individuelle Verhaltensweisen. Katrin in Stuttgart rieb regelmäßig ihre Brustwarze, wenn sie unter Streß stand, Mato (Frankfurt) rieb die Faust auf der Brust hin und her. Margrit (Frankfurt) zitterte im Hocken häufig ungeduldig mit den Beinen, Natalie (Frankfurt) schnitt Grimassen. Diese wenigen Beispiele mögen genügen, um deutlich zu machen, daß auch in diesem Verhaltensbereich Individualität eine große Rolle spielt.

b.3.5. Beruhigende und bestätigende Verhaltensweisen

Nach van LAWICK-GOODALL (1968b) treten solche Verhaltensweisen ('reassurance gestures') vor allem in drei verschiedenen Zusammenhängen auf:

1. Ein dominantes Tier beruhigt ein rangtieferes
2. Ein subdominantes Individuum versucht ein imponierendes oder drohendes ranghohes Tier zu beschwichtigen, obwohl dessen Aggression nicht speziell auf dies Individuum gerichtet ist.
3. Tiere aller Rang- und Altersstufen beruhigen sich gegenseitig.

Zu 1.:

Wird ein subdominantes Tier von einem ranghöheren angegriffen, so zeigt es entweder diesem gegenüber oder in Richtung eines dritten, beiden übergeordneten Tieres ängstliche und submissive Gesten. Der jeweilige Adressat antwortet meist mit beruhigenden und bestätigenden Gesten, wenn nicht, wird fast immer das submissive Verhalten wiederholt und intensiviert, bis eine Reaktion erfolgt.

Berühren mit der Hand

Schon diese Berührung des dominanten Tieres wirkt offensichtlich beruhigend. Dazu ein Beispiel:

"Daniela tritt heftig nach Natalie, diese schreit gellend. Daraufhin streckt Daniela die Hand nach ihr aus, berührt sie leicht, sieht sie an. Natalie beruhigt sich fast sofort."

Tätscheln

Dieses leichte, rasche Klopfen mit der Hand, meist auf den Rücken des subdominanten Tieres, sah ich vor allem im Rahmen des Verhaltens gegenüber Kindern. Margrit beispielsweise zog Salonga an sich, wenn diese beunruhigt war, und klopfte ihr in der erwähnten Art auf den Rücken. Auch Camillo tätschelte Salonga häufig, wenn diese sich ihm näherte. Als Abwandlung zeigte er auch ein leichtes Reiben mit der Hand. Die adoleszenten Stuttgarter Bonobos beruhigten durch Tätscheln die beiden Jungtiere.

Umarmen und Dulden des Anklammerns

Umarmen ist die häufigste und wirkungsvollste Art, ein ängstliches Tier zu beruhigen. Einen ähnlichen, schwächeren Effekt hat das Tolerieren des Anklammerns eines Rangtieferen durch den Ranghöheren. Diese Verhaltensweise ist vor allem im Rahmen der Mutter-Kind-Beziehung häufig. Auch hierzu einige Beispiele:

"Nachdem Camillo von Mato verprügelt worden ist, rennt er schreiend zu Margrit, setzt sich vor sie, sieht sie schreiend und mit Angstgrinsen an. Diese dreht sich zunächst weg, er rutscht aber hinterher, setzt sich so, daß sie ihn ansehen muß. Schließlich drückt sie mit dem Arm seinen Kopf an ihre Brust, daraufhin beruhigt er sich allmählich."

"Daniela schlägt nach Natalie, jagt sie durch den Käfig. Diese zeigt daraufhin Angstgrinsen und schreit gellend. Daniela geht zu ihr, legt zunächst den Arm um Natalies Rücken, setzt sich dann fast in Jockeyhaltung auf sie, umarmt sie, sieht sie an. Natalie entspannt sich langsam."

"Daniela wird von Mato erschreckt. Sie stürzt zu Margrit (ihrer Mutter), setzt sich hinter sie, klammert sich mit beiden Händen an. Auch als Margrit aufsteht, läßt sie nicht los, läuft halbaufgerichtet hinter ihr her, sich mit den Armen festhaltend."



Abb. 76: 'mount-walking' Danielas bei ihrer Mutter nach einem Schrecken.
(Zu beachten ist auch das Stützen des Säuglings durch die Mutter)

Das gleiche Verhaltensmuster beschreibt van HOOFF (1973) für *Pan troglodytes*, er bezeichnet es als 'mount-walking'. Auch die anderen oben erwähnten beruhigenden Gesten der Bonobos gelten ebenso für Schimpansen. Das bei diesen häufige 'Küssen' im Kontext bestätigender oder submissiver Verhaltensweisen konnte ich dagegen bei den Zwergschimpansen nicht beobachten. (s. auch HÜBSCH 1969).

Dafür wurde Körperkontakt mit dem Ranghöheren in jeder denkbaren Form gesucht:

"Camillo klettert schreiend zu Margrit, drückt seine Schulter gegen ihren Rücken. Seine Anspannung läßt allmählich nach."

Bei Kindern treten Anklammern an die Mutter (oder Ersatzmutter) und Umarmen durch diese fast immer gemeinsam auf, meist noch verbunden mit einem Täschneln des Rückens. Diese Behandlung hat eine nahezu augenblickliche Entspannung zur Folge. Die erwähnten beruhigenden und bestätigenden Kontakte gegenüber subdominanten Gruppenmitgliedern lassen sich wahrscheinlich zum großen Teil aus dem Mutter-Kind-Verhaltensrepertoire ableiten (van LAWICK-GOODALL 1968b).

Zu 2.:

Im Laufe der intensiven Auseinandersetzungen zwischen Camillo und Mato versuchten die übrigen Gruppenmitglieder häufig, durch Ablenkungsmanöver und grooming oder einfaches sich in den Weg stellen das eskalierende Imponier- und Drohverhalten der beiden Männchen zu unterbinden. Vor allem die beiden adoleszenten Weibchen, Natalie und Daniela, zeigten dabei Verhaltensmuster aus dem beschriebenen beruhigenden und bestätigenden Bereich. Margrit dagegen, das dominante Weibchen der Gruppe, griff auch mit aggressiven Mitteln ein. Sie nahm Camillo beispielsweise kurzerhand den Plastikkanister fort, den er immer wieder zum Imponieren einsetzte oder sie attackierte ihn sogar, bis er sein aggressives Verhalten zunächst einstellte.

Eine Mittelstellung zwischen submissiven und den eben erwähnten beschwichtigenden Verhaltensweisen nimmt der folgende Fall ein:

Mato versuchte häufig, seine Schwester Daniela zu treten oder zu schlagen, wenn diese bei ihrer Mutter Margrit saß. Allem Anschein nach sollte damit aber eher Margrit provoziert werden, denn sobald Mato, mit Daniela allein war, zeigte er dies Verhalten in vielen Fällen nicht mehr, Margrit reagierte regelmäßig mit Drohen und Jagen auf Matos Provokationen. Daniela wich mit ängstlichem Quieken und Grinsen den Angriffen aus, drückte sich immer enger an Margrit. Dies setzte sich mehrere Minuten lang fort. Schließlich aber geschah folgendes:

"Diesmal weicht Daniela Mato nicht aus, sondern geht im Gegenteil auf ihn zu, sieht ihm voll ins Gesicht, mit einer leicht angedeuteten Schnute, legt einen Arm um seinen Hals. Er erwidert ihren Blick einige Sekunden lang, dann gehen beide friedlich auseinander. In der nächsten Stunde sind keine aggressiven Tendenzen Matos gegenüber Daniela mehr zu bemerken."

Das Prinzip dieses Verlaufs wiederholte sich in der Folgezeit noch mehrere Male. Möglicherweise stammt auch diese Geste aus dem Mutter-Kind-Repertoire (s. auch Abb. 97). Gelegentlich reagierte auch Natalie gegenüber Daniela entsprechend, denn diese provozierte Mato manchmal in ähnlicher Weise wie dieser Margrit, indem sie seinen "Schützling" Natalie (s. auch S. 226) attackierte.

Zu 3.:

Bei allgemeiner Erregung in der Gruppe scheinen Verhaltensweisen aus dem Bereich der gegenseitigen Körperpflege und aus sexuellem Kontext neben den oben erwähnten Formen beruhigend zu wirken. Dazu schreibt TERRY (1970) für Schimpansen:

"Grooming ... (is) a response to tension generated by an event which threatens the integration of a specific member of the group."

Bei chronischer Anspannung der sozialen Situation, also beispielsweise während der hektischen Zeit der Rankkämpfe in der Frankfurter Bonobogruppe, steigt die grooming-Häufigkeit deshalb stark an.

Während sie in "normalen" Zeiten etwa bei 3 Minuten pro Tier und Stunde liegt, erreichte der Durchschnittswert auf dem Höhepunkt der Auseinandersetzungen fast die 5-Minuten-Marke. Eine ähnliche durchschnittliche grooming-Häufigkeit hatten die Stuttgarter Bonobos während der Eingewöhnung der Jungtiere aufzuweisen (nähere Einzelheiten werden in Teil III. erläutert).

Rein äußerlich war die Steigerung der wechselseitigen Körperpflege in Frankfurt bereits an den großen kahlgerupften Bereichen bei allen Tieren zu erkennen.

Vor allem während kurzfristiger Erregungszustände, beispielsweise vor einer Fütterung, reagieren die Tiere sich häufig durch Verhaltens Elemente aus dem sexuellen Bereich ab. So ist die überwiegende Anzahl aller Paarungen während solcher Gelegenheiten registriert worden. Auch Weibchen untereinander zeigen sexuelles Verhalten, indem sie sich auf dem Boden liegend gegenseitig umarmen und dabei wechselseitig die Vulva aneinander reiben. Ein kurzes Aneinanderreiben der Genitalien gleich- oder verschiedengeschlechtlicher Tiere, meist im Hängen, ist vor allem bei den Stuttgarter Bonobos häufig. Bereits in einem Film der de Wijs aus dem Kongo war dies Verhalten zu sehen. Die beiläufige Form der Ausführung machte häufig den Eindruck einer Begrüßungsgeste.

Das Berühren der Genitalien anderer Individuen scheint generell beruhigend zu wirken, sowohl auf den aktiven wie auf den passiven Partner. Das letztere gilt auch für die übrigen der eben erwähnten Verhaltensweisen. Vor allem Camillo zeigte dies Verhalten, und zwar

bevorzugt gegenüber Salonga, dem jüngsten Gruppenmitglied. Dabei rieb er mit der Hand leicht an Salongas Klitoris. Aber auch gegenüber Margrit und Daniela sah ich solches Verhalten. Van LAWICK-GOODALL (1968b) berichtet von einem ähnlichen Berühren der Genitalien für Pan troglodytes. Allerdings geht hier ein Präsentieren voraus, das ich bei Bonobos in diesem Zusammenhang nicht beobachten konnte.

Bereits KIRCHSHOFER (1962) und HÜBSCH (1969) weisen darauf hin, daß bei den Bonobos Erregung jeglicher Art leicht in geschlechtliche Erregung umschlagen kann.

b.3.6. Die Ausbildung einer Rangordnung

Bis vor wenigen Jahren wurde ein Individuum dann als dominant über ein anderes betrachtet, wenn es ihm gelang, sich in Konkurrenz mit diesem Zugang zu einem begehrten Objekt (Futter, Weibchen etc.) zu verschaffen (s. CHANCE 1967). Eine Rangordnung war nach dieser Definition das Ergebnis einer Reihe von Kämpfen (EIBL-EIBESFELDT 1963). Vor allem bei Menschenaffen und vielen anderen Primaten versagte diese Methode jedoch, da sehr viel differenziertere Motivationen am Zustandekommen einer Reaktion beteiligt waren als bei der Hackordnung der Hühner, wo diese Definition ursprünglich entwickelt worden war. So kann es beispielsweise geschehen, daß ein offensichtlich ranghoher Schimpanse ein begehrtes Futterstück nicht nur nicht verteidigt, sondern es sogar freiwillig an einen Rangtieferen weitergibt. Offensichtlich ranghoch heißt dabei in diesem Falle, daß das Ergebnis der überwiegenden Anzahl der Auseinandersetzungen dies anzeigt. Legt man ein Stück Futter zwischen zwei Schimpansen, so ist es demnach keineswegs immer der Ranghöhere, der es nimmt (van LAWICK-GOODALL 1968b, NISHIDA 1970). Auch JANTSCHKE (1972) stellt für Orang-Utan fest, daß die jeweilige Motivation eines Individuums wesentlichen Einfluß auf den Ausgang einer Auseinandersetzung hat.

Auf der Suche nach neuen Kriterien, die ein besseres Maß für die Position eines Gruppenmitgliedes in der Hierarchie bei Primaten darstellen, haben sich vor allem zwei einander ergänzende Vorschläge als praktisch brauchbar erwiesen. Der eine stammt von CHANCE (1967).

Er definiert Dominanz als die Eigenschaft eines Individuums, die ständige Aufmerksamkeit der anderen Gruppenmitglieder ihm gegenüber hervorruft.

"The dominant animal therefore may be said to dominate the attention of others at most, if not all, times, and usually without specific actions to do so. ... This brings out one of the characteristics of subordinate animals, namely that they pay an inordinate amount of attention to those more dominant in status."

Dies macht deutlich, daß es vor allem das rangtiefe Tier ist, das die Hierarchie aufrechterhält, ein Schluß, zu dem schon ROWELL (1966) bei ihren Beobachtungen an einer Paviangruppe gekommen ist:

"It is the subordinate animal which cautiously observes and maintains a hierarchy, while a dominant animal could almost be defined as one which does not 'think before it acts' in social situations."

Das zweite Kriterium wurde u.a. schon von ROWELL (1972) vorgeschlagen und von SIMPSON (1973) an wildlebenden Schimpansenmännchen konsequent getestet. Es handelt sich um das 'Verdrängen' ('supplanting') des subdominanten Tieres durch das ranghöhere. SIMPSON definiert diesen Begriff so:

"One male was said to supplant another if, after moving to within three feet of that other, the latter moved beyond the three feet, within a second."

Die nach diesen Kriterien ermittelte Rangordnung einer Primatengruppe erlaubt eine hohe Voraussagbarkeit der Reaktion der Gruppenmitglieder in vielen Sozialsituationen und scheint damit der Realität näher zu kommen als die nach den bisherigen Methoden ermittelten Dominanzverhältnisse.

Daher habe ich versucht, die Rangordnung in den von mir beobachteten Bonobogruppen in entsprechender Weise zu ermitteln. Ähnlich wie von LAWICK-GOODALL (1975) ging ich dabei von mehreren, parallel laufenden Ansätzen aus.

1. Es wurden alle Fälle angespannten, aufmerksamen Beobachtens eines Individuums durch ein anderes registriert, soweit gesichert erschien, daß die Aufmerksamkeit tatsächlich dem jeweiligen Tier galt und nicht einem Objekt etc., das es bei sich hatte.

2. Verdrängungsreaktionen ('supplanting') nach den oben erwähnten Kriterien wurden festgehalten.
3. Droh- und Angriffshandlungen sowie der Ausgang solcher Auseinandersetzungen wurden registriert.

Alle drei Ansätze ergaben ein weitgehend übereinstimmendes Bild der Rangordnung innerhalb der untersuchten Bonobogruppen und ermöglichten eine gute Voraussagbarkeit der entsprechenden Reaktionen. Vor allem die nach 2. ermittelten Werte erwiesen sich als sehr zuverlässig (s. auch SIMPSON 1973). Allerdings war es notwendig, den sog. 'basic rank' vom 'dependent rank' (KAWAI 1958) zu unterscheiden. Der erstere ist in der Interaktion zwischen zwei Gruppenmitgliedern zu beobachten, wenn keine Interferenz mit den übrigen Gruppenangehörigen stattfindet. Der 'dependent rank' ist weniger stabil und hängt von der Anwesenheit anderer Individuen und deren möglichem Eingreifen in die Auseinandersetzung ab. Dazu ein Beispiel: Wenn Salonga, jüngste Tochter von Margrit, Frankfurt, sich in Abwesenheit der Mutter mit anderen Gruppenmitgliedern auseinandersetzt, so ist ihr Rang nach den oben beschriebenen Kriterien am tiefsten von allen. Im 'basic rank' steht sie also an letzter Stelle. Ist Margrit aber anwesend, so wird Salonga von den übrigen als im Rang direkt unter ihrer Mutter stehend behandelt, also in zweiter Position. Ihr 'dependent rank' ist damit wesentlich höher als ihr 'basic rank'.

Zunächst steht im Leben jedes Individuums der 'dependent rank' im Vordergrund. Mit zunehmender Unabhängigkeit von der Mutter nähert sich sein Rang immer mehr dem 'basic rank'. Daniela in Frankfurt, zur Zeit der Untersuchung zwischen 5 und 7 Jahren alt, befand sich in der Abschlußphase dieses Prozesses.

Später können anstelle der Beziehung zur Mutter andere Bindungen treten, beispielsweise zwischen einem dominanten Männchen und einem sexuell attraktiven Weibchen, so daß ein neuer 'dependent rank' entsteht. Dies war zwischen Natalie und Mato in Frankfurt der Fall. War Mato anwesend, so verteidigte er Natalie gegen die ihr sonst überlegene Daniela.

Die Beispiele zeigen, daß der 'dependent rank' notwendigerweise instabil ist und mit der An- bzw. Abwesenheit einzelner Gruppenmitglieder stark schwankt. Daher möchte ich mich im wesentlichen auf die Beschreibung des 'basic rank' innerhalb der Bonobogruppen beschränken. Dabei erwies sich vor allem das zweite der oben erwähnten Kriterien als hilfreich.

Von diesen Voraussetzungen ausgehend, lassen sich einige allgemeine Aussagen über die Rangordnungsstruktur in den beobachteten Bonobogruppen machen. Nähere Einzelheiten zu den speziellen Gruppen werden im dritten Teil der Arbeit erläutert.

- a) Alle drei Gruppen weisen eine lineare Rangordnung auf, d.h. A dominiert über alle, B über alle außer A etc.
Eine einmal gefestigte Hierarchie wird häufig jahrelang beibehalten.
- b) In zwei der drei Gruppen ist das dominante Tier ein Weibchen, trotz wesentlich größerer Körperkraft der untergeordneten Männchen.
- c) Je stabiler die Rangordnung in einer Gruppe, desto geringer ist die Gesamtanzahl aggressiver Handlungen.

In Zeiten einer gefestigten Hierarchie liegt die Anzahl direkter Droh- und Angriffshandlungen im Durchschnitt bei 2-3 pro Stunde (für 5 Tiere, zur generellen Aussagekraft der Daten s. S.17 und Teil III.). In der Phase des Rangwechsels in der Frankfurter Gruppe stieg dieser Wert auf 4. Generell aber schien ihre Stabilität dennoch recht hoch zu sein, denn während der Eingewöhnung der Jungtiere in die Stuttgarter Bonobogruppe waren dort durchschnittlich 8 aggressive Handlungen pro Stunde zu verzeichnen. 18 Monate später hatten sich die Verhältnisse stabilisiert, und der Wert für die Stuttgarter Gruppe lag nur noch bei 2,5.

Bemerkenswert scheint noch, daß mit zunehmendem Alter der Gruppenmitglieder die direkten, persönlichen Formen der Aggression anscheinend abnehmen zugunsten des 'unpersönlichen' Imponierens. (s. auch REYNOLDS & LUSCOMBE 1969). So wurden die Auseinandersetzungen innerhalb der Stuttgarter Gruppe, die aus Kindern und juvenilen Individuen bestand, fast ausschließlich persönlich ausgetragen, während die Rangkämpfe in Frankfurt und die Zusammenge-

wöhnung adulter Tiere in Antwerpen vor allem zu einer Steigerung des Imponierverhaltens führten.

- d) Eine Instabilität der Rangordnung wirkt sich auf alle Bereiche des Sozialverhaltens aus.

Wie schon weiter oben erwähnt, stiegen in Phasen instabiler Rangordnungsverhältnisse z.B. die Werte für grooming und andere beruhigende und bestätigende Verhaltensweisen deutlich an. Spielverhalten dagegen wurde im allgemeinen wesentlich seltener gezeigt als in einer entspannten Situation.

- e) An der Aufrechterhaltung der hierarchischen Gruppenstruktur sind sowohl die ranghohen als auch die rangtiefen Gruppenmitglieder aktiv beteiligt.

Die Anzahl direkter Droh- und Angriffshandlungen lag gegenüber den im Rang jeweils unmittelbar unter einzelnen Individuen stehenden Tieren deutlich höher als gegenüber anderen Gruppenmitgliedern. Entsprechend beobachteten die rangtieferen Tiere das ihnen jeweils direkt übergeordnete intensiver und wichen ihm häufiger aus.

- f) Die Ranghöhe eines Individuums ist mit seinem Lebensalter positiv korreliert.

Diese Regel gilt allerdings nicht immer; so errang das zu diesem Zeitpunkt etwa 11jährige Männchen Mato die Vorherrschaft über seinen damals ca. 22jährigen Vater Camillo.

- g) Der Verlust bzw. Gewinn einer Rangposition innerhalb einer Gruppe wirkt sich auf alle Bereiche des individuellen Verhaltens und indirekt auch auf die körperliche Konstitution eines Individuums aus.

Wie in Teil III noch eingehender beschrieben werden soll, änderte sich sowohl die psychische als auch die physische Konstitution beider Kontrahenten nach dem Rangwechsel in Frankfurt. Der unterlegene Camillo zeigte Anzeichen von Depression, suchte häufig Bestätigung bei der immer noch dominanten Margrit, sein vorher hoher Wert für Spielverhalten nahm stark ab. Nach dem Rangverlust sank sein Körpergewicht während eines halben Jahres von ca. 45 kg auf 42 kg (alle Gewichtsangaben ± 1 kg). Im Laufe des nächsten Halbjahres verminderte es sich weiter auf etwa 41 kg. Der nun ranghöhere Sohn Mato dagegen, der zur Zeit des Rangwechsels ebenfalls ca. 45 kg wog, hatte ein gutes Jahr danach fast die 50 kg-

Marke erreicht (s. auch Abb. 111). Innerhalb weniger Monate nach der Änderung der Dominanzverhältnisse bei vorher etwa gleichschweren Tieren war also ein Gewichtsunterschied von ca. 9 kg zu registrieren. Von der Möglichkeit solcher Zusammenhänge berichtet u.a. auch BRAMBLETT (1973):

"Performance of certain behavioral roles may alter individual physiology, and in turn alter appearance and activity to enhance the behavior."

Soweit einige allgemeine Bemerkungen zum 'basic rank' innerhalb der beobachteten Bonobogruppen. Weitere Einzelheiten werden im Rahmen der Beschreibung der speziellen Gruppenstrukturen erläutert.

Für den 'dependent rank' erscheint von Bedeutung, daß die Rangfolge unter Geschwistern, soweit sie von der Verteidigung durch die Mutter abhing, nach dem Prinzip der "youngest ascendancy" (KOYAMA 1967) geregelt war. Das jeweils jüngste Kind war danach am ranghöchsten, da die Mutter es am intensivsten verteidigte, dann folgten die übrigen Geschwister in einer dem Alter umgekehrt proportionalen Reihenfolge. Salonga folgte also nach diesem Prinzip im 'dependent rank' direkt auf Margrit, danach die ältere Daniela.

Trotz aller Beschreibungen von Rankkämpfen und Dominanzausübung bleibt aber festzuhalten, daß sowohl der Schimpanse als auch der Bonobo die Sozialstruktur der Gruppen im wesentlichen nicht durch aggressive, sondern durch 'friedliche' Verhaltensweisen wie grooming, Spiel, Beschwichtigungsgesten etc. aufrechterhält. Daher möchte ich an den Schluß dieses Abschnittes ein Zitat von SUGIYAMA (1973) stellen:

"... Chimpanzees solve the social and psychological friction among individuals mainly by a highly developed tolerance of individuals which suppresses the appearance of dominance."

b.4. Spielerischer Sozialkontakt

Eine Definition des Begriffes "Spielverhalten" wurde bereits an anderer Stelle versucht (s. S. 32). In diesem Abschnitt sollen einige typische Verhaltenselemente des Spiels beschrieben werden. Abschließend folgen einige Bemerkungen über die Beziehung des Spielverhaltens zu anderen Verhaltensbereichen.

b.4.1. Jagd- und Fluchtspiele, "Rauben" eines Objektes

Spielaufforderung

Die Aufforderung zu solchen Spielen mit starker lokomotorischer Komponente besteht häufig in einer übertriebenen und betonten Art der Fortbewegung, wobei der Aufgeförderte angesehen wird. Van LAWICK-GOODALL (1968b) beschreibt eine Form solcher provozierender Fortbewegung als 'play walk', bei dem der Schimpanse mit rundem Rücken und kleinen Schritten läuft. Bei den Bonobos kommt noch eine hopsende Bewegung hinzu. Das betonte seitliche Hin- und Herbewegen, von dem die oben erwähnte Verfasserin spricht, zeigen die Tiere in Frankfurt bei Spielaufforderungen gegenüber dem jüngsten Gruppenmitglied, allerdings meist abgeschwächt als seitliches Wackeln mit dem Kopf. Die Bewegung eines spielauffordernden Tieres kann durch das Mitnehmen eines Objektes (Ast, Holzwohle etc.) weiter hervorgehoben werden. Der Partner versucht ihm dies Objekt abzujagen. Reagiert der Adressat einer Spielaufforderung zunächst nicht, so kann das auffordernde Tier seinem Wunsch durch leichtes Schlagen oder Treten des Partners Nachdruck verleihen. Einige Beispiele sollen die Formen der Aufforderung zum Jagd- und Fluchtspiel verdeutlichen:

"Camillo hopst betont und laut platschend immer wieder hinter Natalie vorbei. Als diese nicht auf seine Spielaufforderung reagiert, tippt er sie schließlich mehrmals leicht mit der Hand an, bis sie ihn endlich verfolgt."

"Masikini wedelt mit einem Stück Gummitau provozierend vor Kombote hin und her. Als sie danach greifen will, läuft er davon, sie verfolgt ihn."

"Daniela 'flieht' nach einem Rangelspiel mit Natalie in auffallender Weise vor ihr, läuft ungeschickt, läßt sich dabei auf den Bauch fallen, rollt ein Stück seitlich weiter. Sieht immer wieder Natalie an dabei, die sie schließlich auch verfolgt."

"Mato tritt im Vorbeirennen nach Daniela, sieht sich dann mit 'Spielgesicht' ('play face') erwartungsvoll nach ihr um."

"Natalie geht langsam und betont kopfwackelnd auf Salonga zu. Als diese dann nach ihrem Gesicht greift, läuft Natalie langsam rückwärts, Salonga hopst, so schnell sie kann, hinterher."

"Mato fixiert Camillo, nickt leicht mit dem Kopf, stampft mit dem Fuß auf. Dieser 'flieht' zunächst übertrieben, nach einer Runde durch den Käfig wechseln die Rollen, nun ist Camillo der 'Verfolger'. Beide Männchen zeigen ein deutliches 'Spielgesicht' ('play face')."

Insgesamt gesehen forderten die dominanten Tiere häufiger zum Spiel auf als die rangtiefen. Dieser Unterschied zeigte sich bei den Bonobos aber bei weitem nicht so deutlich, wie LOIZOS (1969) und JANTSCHKE (1972) es für Schimpansen bzw. Orang-Utan beschreiben. Dies bestätigt auch BÜRKLE (1974). Während des nachfolgenden Spiels hielt sich die Aktivität beider Partner etwa die Waage.

Formen des Jagd- und Fluchtspiels

Sehr häufig wird sowohl die Aufforderung als auch das eigentliche Spiel vom 'Spielgesicht' ('play face') begleitet, während das 'panting' (japsende 'he-he'-Laute) eher für Spiele ohne lokomotorische Komponente charakteristisch ist.

Im typischen Falle enden die Jagd- bzw. Fluchtspiele dann, wenn es einem der Partner gelungen ist, den 'Verfolgten' zu berühren, es kann aber dann auch zu einer Umkehrung der Rollen kommen. Sehr beliebt sind "Kreisspiele", bei denen die beiden Tiere sich gegenseitig verfolgen, indem sie um einen Mittelpunkt (Stange, anderes Tier) herumlaufen. Bereits HÜBSCH (1969) hat dies bei den Frankfurter Bonobos beobachtet, KÖHLER (1971) und van LAWICK-GOODALL (1975) berichten Ähnliches von Schimpansen. Dazu ein Beispiel:

"Daniela und Mato rennen nach einer Spieljagd durch den Käfig um die am Boden sitzende Margrit herum, sich dabei an ihr festhaltend und sie so hin- und herziehend. Auf diese Weise zum unfreiwilligen Mittelpunkt des Geschehens geworden, versucht sie einige Male zu entkommen, wird aber in der Hitze des Gefechts immer wieder zurückgestoßen. Als Mato jetzt auch noch mit einem kühnen Sprung über sie hinwegsetzt, bellt Margrit unwillig und schlägt nach ihm. Daraufhin setzen die beiden ihre ursprüngliche Jagd durch den Käfig fort."

Besonders reizvoll wird die Jagd anscheinend, wenn der Verfolgte ein Objekt bei sich hat, das 'geraubt' werden kann. Dabei ist die sonstige Beliebtheit dieses Gegenstandes von keinerlei Bedeutung, es kann sich um ein Stück Holz etc. handeln, das vor und nach dem Spiel unbeachtet in einer Ecke liegt. Auch dazu ein Beispiel:

"Masikini verfolgt Kombote, die flieht eilig, ein Stück Gummitau zwischen Bauch und Oberschenkel geklemmt. Jetzt gelingt es Masikini, ihr das Tau mit einem kräftigen Ruck zu entreißen, daraufhin wird er von ihr verfolgt. Die Rollen wechseln auf diese Weise wieder und wieder, die beiden beschäftigen sich fast eine Viertelstunde mit dem Spiel. Sind mit Eifer bei der Sache, zeigen deutlich 'Spielgesicht' ('play face')."

Ist ein Partner dem anderen an Geschwindigkeit, Geschicklichkeit etc. weit überlegen, wie z.B. die adulten Tiere in Frankfurt gegenüber dem Jungtier Salonga, so läuft er oft 'absichtlich' ungeschickt, lässt sich hinfallen, rollt sich weiter usw., damit der andere Zeit hat, nachzukommen.

In Stuttgart befinden sich im Käfig noch mehrere intakte Gummitaue, die weitere Varianten des Jagdspiels ermöglichen. So haben die Tiere im Laufe der Zeit eine Reihe von Taktiken entwickelt, wie sie selbst ein Tau zum Schwingen benutzen können, um es dann dem anderen vor der Nase wegzuziehen etc.

Möglicherweise auch wegen dieser geeigneteren Käfigausstattung, wahrscheinlich aber hauptsächlich aufgrund des geringeren Alters und der größeren Beweglichkeit nehmen Jagdspiele in der Stuttgarter Gruppe einen großen Teil der Zeit ein. Jedes Tier spielt dort im Durchschnitt etwa 14 Minuten pro Stunde mit den anderen. In Frankfurt liegt der mittlere Wert nur bei 8 Minuten, außerdem überwiegen dort die ruhigeren Rangelspiele.

Eine negative Korrelation zwischen Lebensalter und Spielfreudigkeit ist auch bei den Bonobos festzustellen und bereits von vielen Autoren für die übrigen Pongiden bestätigt worden. HINDE (1971) berichtet von einem Maximum der Spielfreudigkeit bei Schimpansen im Alter von 2-4 Jahren.

b.4.2. Rangel-, Beiß- und Kitzelspiele

Hat ein Partner im Verlauf eines Jagdspiels den anderen erreicht, so kann es zu einer spielerischen Balgerei kommen. In diesem Fall ist das vorausgegangene Jagen gleichzeitig Spielaufforderung. Das Kitzeln eines anderen, vorsichtiges Beißen nach dessen Extremitäten, Ziehen an den Haaren, Greifen nach dessen Hand etc. sind weitere Möglichkeiten, ihn zum Balgen aufzufordern. Sie sind meist verbunden mit 'Spielgesicht' und 'Lachen'. Für diese Kategorie des Sozialspiels gibt es wenige typische Formen der Initiierung, da es fast ausschließlich beginnt, wenn die Partner bereits in Körperkontakt miteinander sind. Eine charakteristische Aufforderung ist lediglich das Herabhängenlassen der Extremitäten und das Pendeln damit vor dem

Gesicht des anderen. Auch beim Balgen zeigen die Bonobos eine Vielfalt von Variationen. Drei Grundmuster aber wiederholen sich in nahezu jedem dieser Spiele (englische Begriffe nach van LAWICK-GOODALL 1975 und van HOOFF 1973).

Rangeln ('wrestling')

Bei niedrigster Intensitätsstufe besteht es häufig nur darin, daß die Tiere gegenseitig nach den Extremitäten greifen, die eigenen aber gleichzeitig loszuringen versuchen:

"... both may try to get a good grip of the other's hand, simultaneously trying to wrest away from the other's grip." (van HOOFF 1973).

Mit zunehmendem Engagement werden immer mehr Körperteile in das Spiel einbezogen, so daß man schließlich Mühe hat, in dem Knäuel von Armen, Beinen etc. festzustellen, was zu welchem der beiden Tiere gehört.

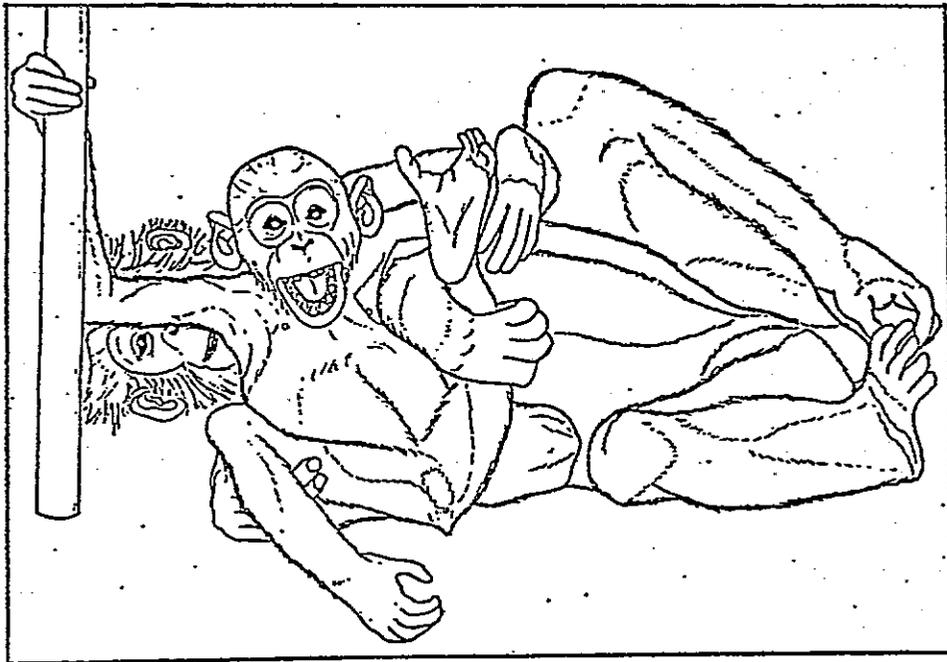


Abb. 77: Rangeln ('wrestling'). Das vordere Tier zeigt deutlich das 'Spielgesicht' ('play face')

Spielbeißen ('gnawing')

Häufig wird dabei auch spielerisch nach dem Partner gebissen. Eine

Form besteht darin, daß der Mund in genau der gleichen Stellung, in der er sich beim 'Spielgesicht' ('play face') befindet, also weit geöffnet, auf den Rücken, Bauch etc. des anderen gedrückt wird. Dies kann mehrmals wiederholt werden, um den Effekt zu verstärken.

Die zweite Möglichkeit ist ein Festhalten der Hände, Füße usw. des anderen mit den Zähnen. Dabei wird jedoch nie fest zugepackt. Gelegentlich kommt es bei solchen Spielen auch zu einem Mund-Mund-Kontakt, wenn beide gleichzeitig zubeißen:

"Salonga nähert ihren weitgeöffneten Mund spielerisch dem von Daniela, die zeigt ebenso 'Spielgesicht' ('play face'). Daraufhin legt Daniela ihren Mund um den von Salonga herum, umfaßt deren gesamte untere Gesichtshälfte für einige Sekunden. Auch später kommt es immer wieder zu Mund-Mund-Kontakten zwischen den beiden."

In Abb. 79 ist ein spielerischer Mund-Mund-Kontakt zwischen zweien der Stuttgarter Jungtiere wiedergegeben.



Abb. 78: Spielbeißen ('gnawing')
nach dem Rücken des Partners



Abb. 79: Spielerischer Mund-Mund-
Kontakt zwischen zwei Jungtieren

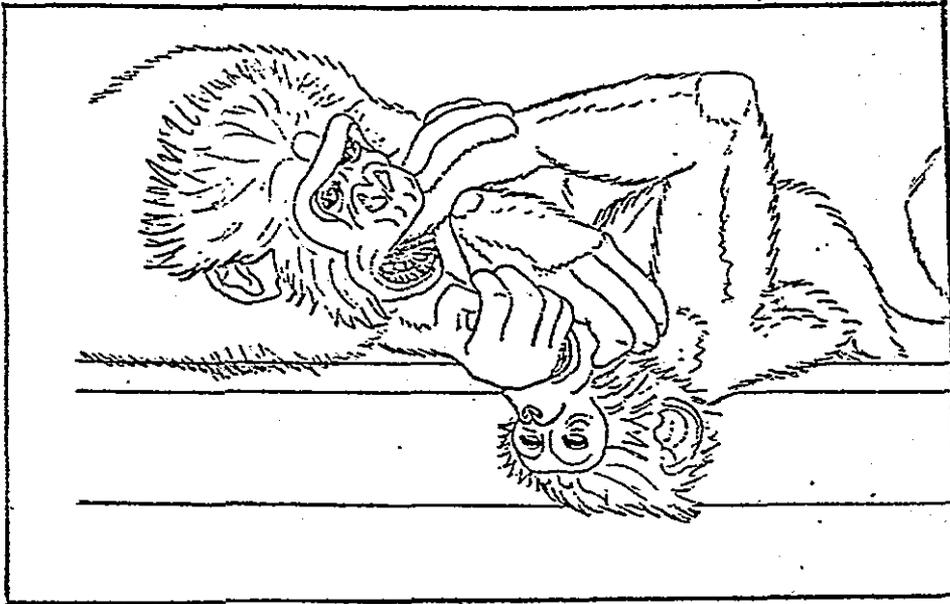


Abb. 80: Rangeln ('wrestling') mit Spielbeißen ('gnawing') nach den Händen des Partners

Kitzeln ('tickling')

Bei dieser Spielform tippen die Tiere mit einem oder mehreren ausgestreckten Fingern dem Partner in die Rippengegend, auf den Bauch und an andere berührungsempfindliche Stellen. Der antwortet darauf meist mit einem lauten 'Lachen' ('panting') und dem Versuch, die kitzelnden Hände wegzuschieben und die empfindliche Stelle zuzuhalten.

Diese Reaktion tritt auch bei dem oben erwähnten 'Spielbeißen' ('gnawing') häufig ein, das 'Spielgesicht' ('play face') wird bei allen drei beschriebenen Formen fast ständig gezeigt.

"Masikini liegt mit Vernon oben auf dem Podest, dieser kitzelt ihn mit den Fingern, beißt spielerisch nach Masikinis Bauch. Der äußert langgezogene 'haaaa-haaaa'-Laute, windet sich, versucht sich auf den Bauch zu drehen, um diesen zu schützen. Er schafft es aber nicht, weil Vernon auf ihm liegt, beißt seinerseits spielerisch nach Vernons Händen."

Diese drei Komponenten sind Bestandteil fast jeder spielerischen Balgerei. Seltener kommt es vor, daß ein Tier sich auf ein am Boden liegendes stellt und auf ihm herumtritt (s. auch HÜBSCH 1969):

"Margrit steigt vorsichtig auf die geduckt am Boden liegende Salonga, hält sich dabei oben an einer Stange fest. Tritt einigemale von einem Fuß auf den anderen, steigt schließlich wieder ab. Beide, Salonga und Margrit, zeigen die ganze Zeit über 'Spielgesicht' ('play face')."

"Natalie hält sich an einer Kette fest, springt von dort auf die am Boden liegende Daniela, hopst auf deren Rücken kräftig herum. Das scheint diese aber nicht zu stören, sie äußert lautes 'Lachen'."

Möglicherweise handelt es sich bei diesem Herumtrampeln aufeinander um eine spielerische Abwandlung des aggressiven Trampelns, wie es von Schimpansen berichtet wird (van LAWICK-GOODALL 1968b, van HOOFF 1973) und bei den Bonobos nicht im Rahmen aggressiver Verhaltensweisen zu beobachten war.

Auch bei den spielerischen Balgereien werden gelegentlich Objekte einbezogen:

"Aus dem Tauziehen um einen Stock zwischen Masikini und Kombote entwickelt sich allmählich ein Rangelspiel. Jedes der Tiere versucht, in die festhaltende Hand des anderen zu beißen. Schließlich wirft sich Kombote über den Stock und begräbt ihn unter sich, woraufhin Masikini sie mit Kitzeln traktiert."

"Natalie und Daniela rangeln neben einem großen Büschel Holzwolle. Plötzlich greift Natalie nach dem Haufen und stülpt die Holzwolle Daniela über den Kopf, wirft sich dann selbst auch noch darauf. Daniela wühlt sich frei, wirft ihrerseits mit Holzwolle. Das Ganze erinnert sehr an eine 'Kissenschlacht'."

Häufig kombinieren die Tiere auch Fluchtspiele und Balgereien. Vor allem die letztgenannte Spielform scheint auf andere Gruppenmitglieder ansteckend zu wirken, denn oft greifen Dritte in Spielkämpfe ein, gelegentlich sah ich sogar bis zu fünf Tiere in einem Knäuel miteinander balgen. Von einer ähnlichen Erscheinung berichtet JANTSCHKE (1972) für Orang-Utan. Auch bei Schimpansen ist dieser Effekt bekannt.

b.4.3. Die Beziehung zwischen spielerischen und ernsthaften Auseinandersetzungen

Schon im Laufe der Beschreibung der oben erwähnten Elemente des Sozialspiels wird die enge Verwandtschaft zum agonistischen Verhalten deutlich. Beißen, Jagen, Treten - all das tritt in ähnlicher Form auch in aggressivem Zusammenhang auf. Besonders LOIZOS (1969) hat sich mit der Beziehung zwischen diesen beiden Verhaltensbereichen

befasst. Zunächst einmal macht sie deutlich, daß es sich trotz aller Gemeinsamkeiten um zwei getrennte Gebiete handelt. Dafür nennt sie drei Hauptargumente:

1. Es haben sich spezielle Signale für das Sozialspiel entwickelt (Spielgesicht, Lachen etc.).
2. Das Sozialspiel hat, im Gegensatz zum agonistischen Verhalten, nicht Ausweichen oder ernsthafte Flucht eines Partners zur Folge.
3. Der Adressat spielerischen Verhaltens antwortet höchstwahrscheinlich mit ähnlichem Verhalten, statt mit völlig unterschiedlichen Verhaltensmustern wie im Rahmen agonistischen Verhaltens.

Die Übereinstimmungen zwischen den beiden Verhaltensbereichen aber legen andererseits den Gedanken an gemeinsame Komponenten in Motivation und Funktion nahe, so daß LOIZOS (1969) als eine Möglichkeit der Deutung folgendes in Betracht zieht:

"... agonistic behaviour and social play are causally related and ... social play may be thought of as one variety of agonistic behaviour, or possibly even as low intensity agonistic behaviour."

Die zweite Möglichkeit, eine Emanzipation des Sozialspiels von agonistischen Verhaltensweisen in Bezug auf die Motivation, hält sie für weniger wahrscheinlich und begründet dies mit der Tatsache, daß es vor allem die dominanten Tiere sind, die solche Spiele initiieren und dabei die Rolle des Unterlegenen übernehmen. Dadurch wird die aggressive Komponente der spielerischen Auseinandersetzung abgeschwächt. Dies wäre nicht nötig, wenn es eine solche nicht gäbe.

Soweit die Argumentation von LOIZOS (1969). Van HOOFF stellte bei den Beobachtungen an seiner Schimpansengruppe ebenfalls einen Zusammenhang zwischen Sozialspiel und aggressivem Verhalten fest (van HOOFF 1973).

Bei den von mir beobachteten Bonobos waren die Spielaufforderungen durch dominante Tiere zwar häufiger, aber keinesfalls in der von LOIZOS beschriebenen Deutlichkeit. Auch BÜRKLE (1974) und HÜBSCH (1969) berichten von der Stuttgarter bzw. Frankfurter Bonobogruppe, daß ein echter Rollenwechsel selten auftrat. Dies kann aber seinen Grund durchaus in der besonderen Sozialstruktur der Gruppen haben. So sind die dominanten Tiere hier wegen ihres höheren Alters generell

weniger spielfreudig und überlassen die Initiative oft den Jüngeren. Daher möchte ich mich trotzdem der oben erwähnten Argumentation anschließen. Für die Annahme einer grundsätzlich ähnlichen Motivation spricht auch die Beobachtung, daß die Bonobos häufig fließende Übergänge zwischen Sozialspiel und aggressivem bzw. defensivem Verhalten zeigten.

"Natalie und Daniela balgen miteinander, beide mit Spielgesicht und lautem Lachen. Allmählich wird der Spielkampf heftiger, bis Natalie schließlich ängstlich zu quieken beginnt. Daraufhin läuft Mato auf Daniela zu, die Natalie losläßt."

"Mato scheucht Daniela in einer halb spielerischen, halb aggressiven Weise durch den Käfig. Diese weiß anscheinend nicht recht, was sie von der Sache halten soll, zeigt abwechselnd Spielgesicht und ängstliches Grinsen. Die nun folgende Balgerei hat zunächst überwiegend spielerischen Charakter, bis Mato einigemal heftig nach Daniela tritt und diese schreiend flieht."

Balgereien zwischen Natalie und Daniela endeten häufig in ernsthaften Auseinandersetzungen, sicherlich auch durch Natalies überängstliches Verhalten bedingt. Ähnliches berichtet van LAWICK-GOODALL (1971a) für Schimpansen. In der von ihr beobachteten Gruppe holten die Mütter in solchen kritischen Situationen oft ihre Kinder aus den Spielgruppen, bevor die Auseinandersetzung wirklich ernsthaft wurde. Das gleiche Verhalten zeigte anscheinend auch Margrit (Frankfurt):

"Daniela und Natalie raufen spielerisch, zunächst mit sehr geringer Intensität. Allmählich aber steigern sie sich in eine heftige Balgerei hinein. Plötzlich springt Margrit auf, die die Vorgänge bis dahin ruhig beobachtet hatte, und zieht Daniela am Bein schwungvoll von Natalie weg. Daniela bleibt einige Sekunden lang verdutzt liegen, stürzt sich dann wieder auf Natalie. Kaum hat sie sie erreicht, greift Margrit nochmals ein. Diesmal zieht sie Daniela nicht nur mehrere Meter weg, sondern beginnt anschließend selbst intensiv und ausdauernd mit ihr zu balgen."

Dies ist insofern erstaunlich, als Margrit im allgemeinen sehr selten am Sozialspiel teilnahm. Das läßt vermuten, daß nicht die eigene Spiellaune den Ausschlag für ihr Verhalten gab. Gerade in der Kombination Natalie-Daniela lag insofern eine besondere Brisanz, als Natalie stets von Mato verteidigt wurde, sobald sie zu quieken begann. Daraufhin aber war Margrit ihrerseits gezwungen, sich in Verteidigung ihrer Tochter Daniela mit Mato auseinanderzusetzen. Das Voraussehen

dieses Ablaufes könnte durchaus der Grund ihres oben geschilderten Verhaltens sein.

Ein weiterer Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen Sozialspiel und aggressiven Auseinandersetzungen ergibt sich aus dem Verlauf der Spielhäufigkeit zwischen Mato und Camillo kurz vor und während der Zeit ihrer Rankämpfe. Obwohl die Spielhäufigkeit aller übrigen Gruppenmitglieder während dieser Zeit absank (bis auf die des Jungtieres), war gerade zwischen Mato und Camillo eine deutliche Steigerung zu verzeichnen. Sie begann bereits einige Wochen vor den eigentlichen Auseinandersetzungen, die damit gewissermaßen spielerisch vorweggenommen wurden. Nach dem Rangwechsel dagegen wich Camillo allen Spielaufforderungen Matos und auch denen der anderen Gruppenmitglieder aus. Lediglich mit der knapp 2jährigen Salonga spielte er noch.

Dies 'spielerische Ausprobieren' von ernsthaften Auseinandersetzungen ist wohl eine der wesentlichen Funktionen des Sozialspiels. Vor allem bei der Sozialisation eines Jungtieres spielt es eine große Rolle.

"Play behavior serves to fully acquaint an animal with its species-specific, and perhaps group specific, communication matrix. ... Although all basic postures, gestures and vocalizations are probably unlearned, their effectiveness in social interaction is dependent upon experiences." (POIRIER & SMITH, 1974).

In dieser Funktion liegt auch die Erklärung für das enorme Ansteigen der Spielhäufigkeit des Schimpansen- und Bonobojungtieres im Alter von 2-4 Jahren, also der Phase, in der die erste intensive Zuwendung zu anderen Partnern als der Mutter erfolgt. HARLOW et al. (1969) stellten bei Rhesusaffen sogar fest, daß die Interaktion mit Spielpartnern für die Entwicklung normalen Sozialverhaltens von größerer Bedeutung ist als die Interaktion mit der Mutter.

Die vollständige Integration von Natalie, dem einzigen fremd hinzugekommenen Tier der Frankfurter Gruppe, wurde wesentlich beschleunigt durch ihre spielerische Beziehung zu Salonga, dem jüngsten Gruppenmitglied. Hier hatte sie Gelegenheit zum 'Üben' sozialer Verhaltensweisen, ohne ein Abgleiten in aggressives Verhalten fürchten zu müssen.

Nähere Einzelheiten und genaue Daten zu diesem Thema sollen im dritten Teil dieser Arbeit erläutert werden.

b.5. Soziale Körperpflege (grooming)

Insbesondere unter Gefangenschaftsbedingungen nimmt die soziale Körperpflege einen großen Teil der Zeit ein, sowohl bei Schimpansen wie auch bei Bonobos. Diese Verhaltensweise erfüllt eine Doppelfunktion: einmal die der gegenseitigen Fellreinigung etc., zum anderen hat sie aber eine wesentliche, spannungslösende Funktion im Rahmen der Sozialbeziehungen innerhalb der Gruppe.

b.5.1. Formen des grooming und die Bevorzugung bestimmter Körperregionen

Aufforderung zum groomen

Im einfachsten Falle geht das Tier auf ein anderes, meist rangtieferes zu und stellt oder setzt sich nahe zu ihm. Verbunden mit einem kurzen Blick reicht dies meist schon aus, um den Partner zum groomen zu veranlassen. Häufig kratzt sich das auffordernde Tier auch betont an einer Körperstelle, untersucht sie vielleicht sogar selbst. Das weckt fast immer das Interesse des anderen, der diese Stelle zu inspizieren beginnt.

In den meisten Fällen aber beginnt der Partner, von dem die Initiative ausgeht, selbst mit dem groomen. Vor allem ranghohe Tiere hören jedoch häufig nach kurzer Zeit auf, um sich dann ihrerseits dem anderen zu präsentieren. Ich habe selten beobachtet, daß eine solche Aufforderung völlig ignoriert worden wäre. In der Regel sind es die subdominanten Tiere, die mit dem groomen beginnen, jedoch besteht für die von mir beobachteten Gruppen keine erkennbare Korrelation zwischen dem Rang eines Tieres und der Dauer und Häufigkeit, mit der es gegroomt wird. Ist eine Sitzung einmal initiiert worden, so groomen sich die Partner wechselseitig.

Verhaltenselemente des groomens

Mit den leicht gebeugten Fingern einer Hand bzw. mit einem oder beiden Daumen wird das Fell des Gegroomten entgegen der Wuchsrichtung



Abb. 81 (oben): Fingerkauen war eine häufige Reaktion auf Stressituationen, vor allem, wenn sie länger anhielten

Abb. 82 (oben rechts) und 83 (rechts): Charakteristische Verhaltensmerkmale des Sozialgrooming



gestrichen, so daß die Haut sichtbar wird. Die so freigelegte Stelle wird mit aufmerksamem Gesicht, manchmal auch unter leisem Schmatzen, zunächst optisch untersucht. Auffallende Hautpartikel, Wundschorf, Fremdkörper etc. entfernt das groomende Tier mit Fingernägeln, Lippen oder Zähnen und steckt sie meist in den Mund. Gelegentlich zieht oder schiebt es den Partner in eine andere Position, was dieser bereitwillig mit sich geschehen läßt. Manchmal wird auch die leicht vorgestülpte Oberlippe eingesetzt, um die Haare beiseite zu schieben, ähnlich wie beim Selbstgrooming. Eine wohl durch die reizarmen Gefangenschaftsbedingungen hervorgerufene Abwandlung des grooming besteht darin, daß dem Partner einzelne Haare ausgerissen werden. Vor allem in der Frankfurter Gruppe war dies üblich (s. auch HÜBSCH 1970). Margrit groomte ihre Kinder so intensiv, daß diese in den ersten Lebensjahren einen völlig kahlen Kopf hatten. Das so behandelte Tier blieb aber meist genauso entspannt wie während der anderen Formen des grooming und zeigte keine Anzeichen von Unbehagen. Erwähnt werden soll an dieser Stelle auch schon, daß deutliche Partnerpräferenzen zu erkennen waren, d.h. bestimmte Kombinationen von Individuen traten beim groomen überdurchschnittlich häufig auf. Die Dauer einer grooming-Sitzung schwankte zwischen 2 und 40 Minuten, der Durchschnitt lag bei 7 Minuten.

Die Bevorzugung einzelner Körperregionen

Betrachtet man die Häufigkeit, mit der bestimmte Teile des Körpers gegroomt werden, so ergeben sich deutliche Unterschiede in der "Beliebtheit". Die folgende Darstellung zeigt die Werte der Frankfurter Gruppe:

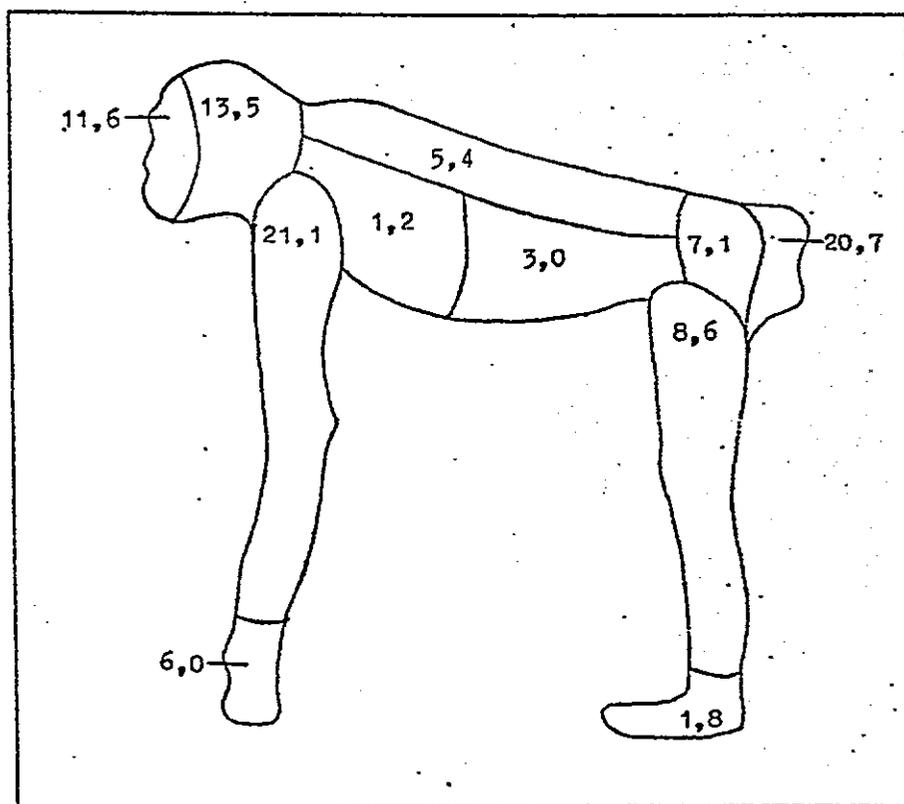


Abb. 84: Häufigkeitsverteilung des grooming in Frankfurt.
Angaben in %, Basis 1897 Einheiten

Diese Daten können wahrscheinlich am ehesten als repräsentativ für eine Gruppe mit gemischter Alters- und Geschlechtsstruktur gelten. Die Antwerpener Tiere wichen in Bezug auf die Untersuchung der Genitalregion ab, da zwischen zwei Weibchen natürlich das gegenseitige Inspizieren der Geschlechtsorgane nicht so häufig vorkommt wie in gemischten Gruppen. Für alle anderen Körperteile aber war eine weitgehende Übereinstimmung zu verzeichnen ($r = +0,94$). Die Korrelation zwischen der Stuttgarter und der Frankfurter Gruppe in Bezug auf die grooming-Häufigkeit liegt etwas niedriger ($r = +0,60$).

Der Grund liegt vor allem in der stärkeren Bevorzugung der Kopfregion in Stuttgart. Dies erklärt sich aus der Tatsache, daß ein großer Teil der grooming-Handlungen hier gegenüber den sich anklammernden Jungtieren stattfand, so daß deren Kopf der am leichtesten erreichbare Körperteil war. Außerdem lag auch in Stuttgart der Wert für die Untersuchung der Geschlechtsregion niedriger als in Frankfurt. Dies ist bei nicht geschlechtsreifen Tieren ebenfalls verständlich. Insgesamt gesehen aber scheint die "Wertigkeit" der einzelnen Körperregionen beim sozialen grooming nicht ausschließlich auf individuellen Vorlieben und Abneigungen zu beruhen.

Es ist schon häufig die Frage aufgeworfen worden, ob die gegenseitige Fellpflege in Ergänzung der Eigenpflege die Teile des Körpers bevorzugt einbezieht, die von den Tieren selbst schlecht erreicht werden können, also vor allem Kopf und Rücken sowie Anal- und Genitalregion. Ein Vergleich der entsprechenden Werte für die Frankfurter Gruppe ergibt folgendes:

	gr	pfl
Kopfregion	13,5%	4,5%
Rücken	5,4%	1,4%
Hüfte und Gesäß	7,1%	5,3%
Genitalregion	20,7%	2,0%
Gesamt	46,7%	13,2%

Differenz = 33,5%

(signifikant, $p < 0,01$)

Tab. 5: Vergleich der Häufigkeiten des Gegroomt-werdens (gr) und der eigenen Körperpflege (pfl) an schwer zugänglichen Körperteilen in der Frankfurter Gruppe

Die Differenz ist also hochsignifikant. Es wäre jedoch übereilt, wollte man daraus den Schluß ziehen, die Tiere groomten "absichtlich" diese Körperteile häufiger bzw. würden sie "gezielt" zur Reinigung darbieten. Bei näherem Hinsehen stellt man nämlich fest, daß vor allem Kopf- und Genitalregion am Zustandekommen dieses Ergebnisses beteiligt sind, also zwei sozial bedeutungsvolle Bereiche. Der Unterschied läßt sich wahrscheinlich einfach dadurch erklären, daß diese Körperteile einen hohen sozialen Anreiz zum Untersuchen bieten, von dem Tier selbst aber nicht erreicht werden können. Natürlich ergibt sich dadurch indirekt auch eine die eigene Fellpflege ergänzende Reinigungswirkung. Entsprechende Vorfälle sind von Schimpansen mehrfach berichtet worden (MILES 1963, MCGREW & TUTIN 1973, s. auch YERKES 1943).

Wäre diese hygienische Funktion aber der Grund für die Bevorzugung, so müssten auch Rücken- und Hüftregion wesentlich häufiger gegroomt werden. Da dies aber nicht der Fall ist, scheint vor allem die soziale "Wertigkeit" der verschiedenen Körperteile für die Präferenzen im sozialen grooming verantwortlich zu sein.

Weitere, speziell die einzelnen Gruppen betreffende Einzelheiten werden auch hier in Teil III erläutert.

b.5.2. Die soziale Funktion der wechselseitigen Körperpflege

Von Bedeutung ist also offensichtlich weniger die hygienische als die soziale Funktion des grooming. Wie schon weiter oben erwähnt, hat die gegenseitige Körperpflege anscheinend eine entspannende Wirkung auf beide Partner. Zu diesem Ergebnis kommt auch TERRY (1970) an Schimpansen und anderen Primaten:

"An immediate result of grooming is a reduction in tension and a restoration of integration."

Der belohnende Charakter des grooming wird unter anderem auch daran deutlich, daß Schimpansen eine Diskriminierungsaufgabe lernten, wenn sie nach einer Richtigwahl ein anderes Tier kurz groomen durften (FALK 1958).

SIMPSON (1973) stellt in seiner ausführlichen Studie über die gegenseitige Körperpflege adulter wildlebender Schimpansenmännchen einen

Zusammenhang zwischen dem Rang eines Tieres und der Dauer und Häufigkeit fest, mit der es gegroomt wird, und andere groomt. Auch er betont aber, daß individuelle Unterschiede eine große Rolle spielen und in Einzelfällen sogar zur Umkehrung der im allgemeinen geltenden Regeln führen. In den von mir beobachteten Bonobogruppen konnte ich keine Korrelation zwischen den oben erwähnten Werten finden. Daraus ist zu schließen, daß entweder kein solcher Zusammenhang besteht oder aber, daß er durch individuelle Eigenheiten der beobachteten Tiere überlagert wurde. Es ist eine gewisse Tendenz zu erkennen, daß die subdominanten Tiere häufiger eine grooming-Sitzung initiieren, sie liegt aber nicht in einem Bereich, der sich statistisch absichern ließe. Die einzige gesicherte Aussage in Bezug auf die individuelle Dauer und Häufigkeit der gegenseitigen Körperpflege besteht darin, daß Jungtiere öfter und länger von anderen gegroomt werden, als das umgekehrt der Fall ist, und zwar auch noch in einem Alter, wo ihnen schon das gesamte Verhaltensrepertoire dieses Bereichs zur Verfügung steht. Wie auch van LAWICK-GOODALL (1975) hervorhebt, tritt das Gegroomt-werden von der Mutter beim etwas älteren Jungtier an die Stelle des vorherigen, unmittelbaren physischen Kontaktes.

Der Gesamtwert der Dauer und Häufigkeit der gegenseitigen Körperpflege innerhalb der Gruppe jedoch steht in einem deutlichen und eindeutigen Zusammenhang zur jeweiligen Situation. Wie schon weiter oben erwähnt, stieg der entsprechende Wert bei allen drei beobachteten Gruppen an, wenn die Stabilität der Gruppe in irgendeiner Weise gefährdet war. Dies wurde vor allem in Frankfurt im Verlauf des Rangwechsels deutlich.

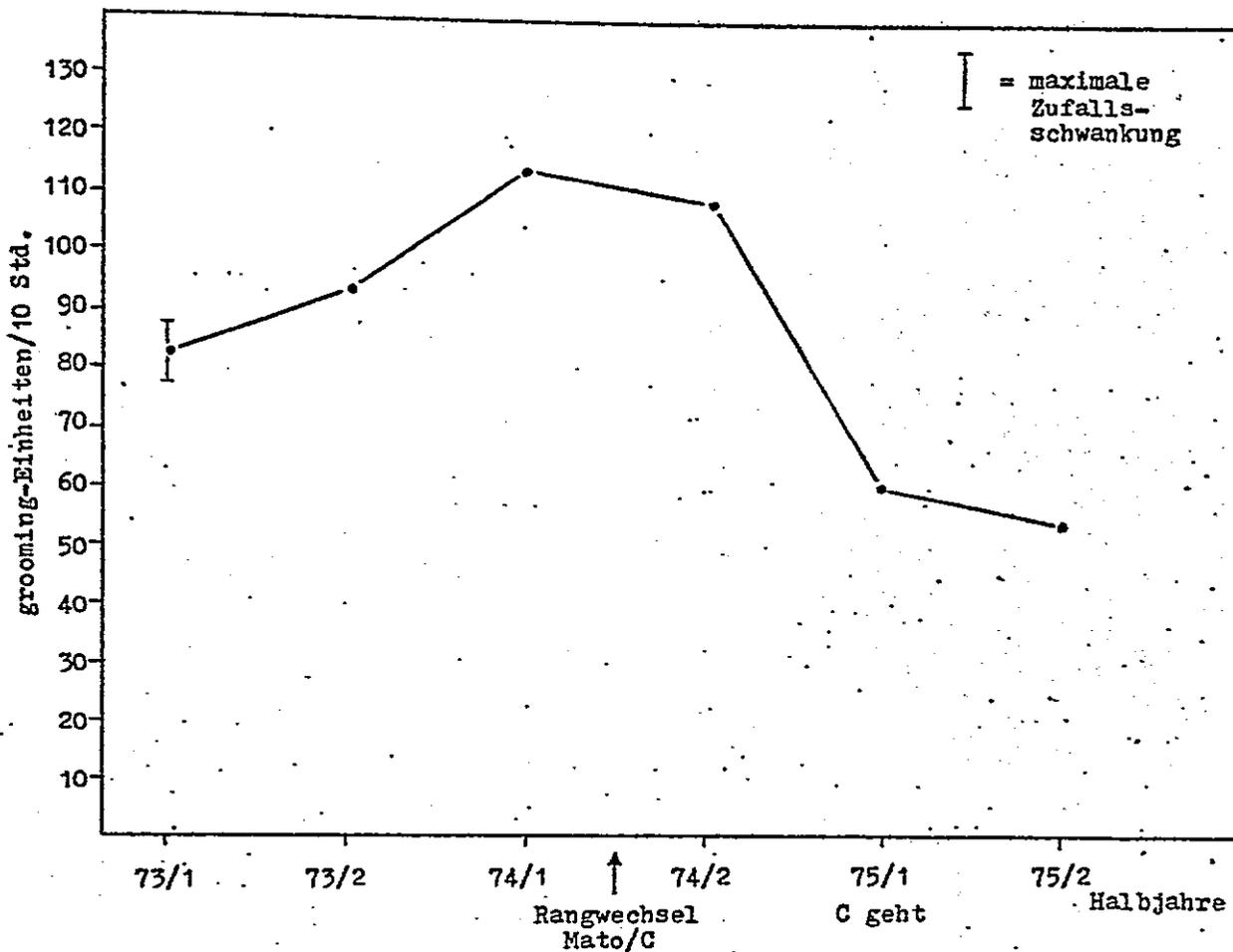


Abb. 85: Verlauf der Gesamthäufigkeit des grooming in der Frankfurter Gruppe von 1973-1975. Es ist eine deutliche Steigerung während der Rankämpfe zu verzeichnen. Nach dem Ausscheiden Camillos aus der Gruppe sinkt die grooming-Häufigkeit stark ab. (Nähere Einzelheiten zu den Daten werden in Teil III erläutert)

In Stuttgart war ein ähnlicher Anstieg während der Eingewöhnung der Jungtiere zu verzeichnen. Am krassesten wirkte sich die Einführung des adulten Frankfurter Männchens Camillo bei den zwei Antwerpener Weibchen aus: In dieser Zeit groomte jedes Tier etwa dreimal so lange und häufig wie vorher.

Diese Daten machen deutlich, daß für die Bonobos ebenso wie für Schimpansen die spannungslösende, integrierende Funktion der sozialen

Körperpflege von zentraler Bedeutung ist. Damit steht auch ihnen ein wirkungsvoller Mechanismus zur Aufrechterhaltung einer stabilen Gemeinschaft mit engen gegenseitigen Bindungen zur Verfügung. Das Vorhandensein eines solchen Mechanismus aber legt die Vermutung nahe, daß die Bonobos auch im Wildleben relativ enge soziale Beziehungen zueinander pflegen.

b.6. Sozialverhalten im Rahmen der Nahrungsaufnahme

Auch im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme kommt es häufig zu sozialen Interaktionen. Hat ein Tier ein Futterstück in seinem Besitz, so reizt das andere häufig zu dem Versuch, es ihm abzujagen (wenn der Besitzer rangtiefer ist), oder zum Bettelverhalten (in der Regel, wenn er ranghöher ist).

Bettelverhalten wird nicht nur im Zusammenhang mit Nahrungsstücken gezeigt, es tritt auch bei anderen interessanten Gegenständen auf.

b.6.1. Der 'Besitz' von Nahrung und anderen Objekten

Im Laufe meiner Beobachtungen habe ich häufig festgestellt, daß Objekte, die frei im Käfig lagen, fast immer vom ranghöchsten jeweils daran interessierten Tier genommen wurden, ohne daß die anderen auch nur den Versuch machten, es zu bekommen. Hatte jedoch ein rangtiefes Tier einen Gegenstand einmal in der Hand, oder lag er vor ihm, wenn es saß, so änderte sich das Bild schlagartig. Zum ersten kam es dann seltener vor, daß ein anderes Gruppenmitglied danach griff, selbst wenn es einen höheren Rang innehatte. Zweitens aber, und das ist der wesentliche Unterschied, verteidigte auch ein rangtiefes Tier seinen 'Besitz' sehr energisch. Versuchte ein dominantes Individuum danach zu greifen, so warf es sich bäuchlings darüber und schrie laut. Dies hatte zumindest in einigen Fällen den gewünschten Erfolg:

"Daniela angelt aus der Wasserrinne vor dem Käfig einen Maiskolben. Gerade als sie ihn hat, kommt Margrit, greift danach. Daniela wirft sich laut schreiend darüber. Nach einigen vergeblichen Ansätzen, sie wegzuschieben, gibt Margrit schließlich auf."

Die im allgemeinen sehr ängstliche Natalie, die oft schon bei Annäherung Margrits auswich, verteidigte mit Ausdauer ein Bündel Holz- wolle vor ihr, das sie im wahrsten Sinne des Wortes be-saß:

"Natalie sitzt auf einem kleinen Bündel Holz- wolle, baut damit Nest. Sieht jetzt immer wieder aufmerksam zu Margrit hinüber. Diese nähert sich Natalie, zieht an deren Holz- wolle. Im Gegensatz zu ihrem sonstigen Verhalten gegenüber Margrit zeigt Natalie keine Angst, sondern legt sich stattdessen auf die Holz- wolle, so daß sie sie mit ihrem Körper bedeckt. Margrit zieht ein paar Fasern heraus, läßt Natalie aber den Rest."

Van LAWICK-GOODALL (1971b) hat ähnliche Beobachtungen an wilden Schimpansen gemacht:

"A chimpanzee in possession of much prized food may become more willing to fight for it and less apprehensive of his superiors."

Allem Anschein nach verändert die Tatsache, daß sich ein Objekt in der Hand oder in Reichweite eines sitzenden Tieres befindet, sowohl dessen eigene Einstellung dazu als auch die der Gruppenmitglieder.

"It seems that by sitting, objects within an individual's reach come into the sphere of his possessive power." (TORII, 1975).

Dieser "Besitzanspruch" wird, zumindest bis zu einem gewissen Grade, selbst von Ranghöheren akzeptiert:

"Food in one's hand was rarely robbed even by a superior among macaques, baboons and apes." (TORII 1975)

Dies alles trifft nach meinen Beobachtungen auch für Bonobos zu. Die ranghöhere Margrit (Frankfurt) beispielsweise, die ihren adulten Sohn Mato häufig zum Ausweichen zwingt, machte keinen Versuch, ihm begehrtes Futter, das sich bereits in seinem Besitz befand, wegzunehmen:

"Mato sitzt auf dem Podest, vor sich ein Häufchen der sehr beliebten Kirschen. Er ist in aller Ruhe davon. Etwa 2m entfernt auf dem Boden sitzt Margrit, ist den weit weniger beliebten Zwieback. Sie sieht gelegentlich zu Mato hoch. Als er schließlich aufsteht und weggeht, bleiben einige Kirschen liegen. Sofort steht Margrit auf, setzt sich an Matos Platz, ist davon."

Natürlich hängt der Grad des Respekts, der fremdem Besitz entgegengebracht wird, auch von der Ranghöhe des Besitzers ab. Im oben er-

wähnten Beispiel ist sicher von Bedeutung, daß Mato zu diesem Zeitpunkt im Rang direkt auf Margrit folgte. Der Besitz eines ranghohen Tieres wie Margrit wird sogar in dessen Abwesenheit respektiert:

"Margrit stürzt nach draußen, als dort ihre Tochter Daniela schreit. Sie läßt ihren Futterhaufen zurück. Mato läuft sofort hin, nimmt sich aber unter ständigen Blicken auf die Luke nach außen nur Früchte, die aus dem unmittelbaren Bereich von Margrits vorherigem Sitzplatz weggerollt sind."

Nähert sich ein Gruppenmitglied einem essenden Tier, so sammelt dies meist alle in Reichweite liegenden Futterstücke ein und legt sie unmittelbar vor sich, gewissermaßen um seinen Besitzanspruch zu demonstrieren. In diesem Zusammenhang eine Episode am Rande:

Mato sitzt in einigen Metern Entfernung von Margrit, hat seine Futterportion bereits verzehrt. Bei Margrit dagegen liegen noch 6 Äpfel, einer davon ist etwa 1m weit weggerollt. Mato macht zunächst eine Bewegung darauf zu, bleibt aber doch auf seinem Platz. Wahrscheinlich sieht er voraus, daß Margrit seine Annäherung sofort bemerken und als Reaktion den Apfel zu sich heranziehen würde. Schließlich nähert sich Mato hopsend und mit deutlichem 'Spielgesicht' ('play face') Salonga, die in etwa 2m Entfernung von Margrit an einer Stange Schaukelt. In dem nun folgenden, etwa 5 Minuten dauernden Spiel mit Salonga nähert sich Mato unmerklich immer mehr dem Apfel, bis er ihn schließlich mit einer beiläufigen Bewegung ergreift. Margrit hat anscheinend nichts bemerkt, obwohl sie den Spielenden immer wieder einen Blick zugeworfen hatte. Nach wenigen Sekunden verliert Mato nun plötzlich jedes Interesse an dem Spiel und zieht sich nach oben zurück, wo er den Apfel verzehrt.

Diese Art der Umgehung des Besitzanspruchs könnte man als 'tool-using' im sozialen Bereich bezeichnen, ähnlich wie das KUMMER (1971) für den 'protected threat' bei Pavianen tut.

BÜRKLE (1974) beobachtete bei den Stuttgarter Tieren ebenfalls einen gewissen Respekt vor dem Besitz eines anderen:

"Wenn ein Tier mit einem Gegenstand manipulierte, schauten die anderen genau zu, jedoch entwendeten sie dem spielenden Tier das Objekt nicht."

Zusammenfassend bleibt festzuhalten, daß das Verhalten sowohl des besitzenden Tieres als auch der übrigen Gruppenmitglieder gegenüber einem Objekt sich ändert, wenn dies in Reichweite eines bestimmten Individuums ist.

b.6.2. Beobachten und Betteln

Diese eben erwähnte Änderung ist es, die Verhaltensweisen wie Futterbetteln oder -teilen erst möglich macht:

"The behavior patterns of food-begging and food-sharing indicate that possession is acknowledged by the partner and by the individual himself." (TORII 1975).

Im Gegensatz zum sehr differenzierten Bettelverhalten des Schimpansen, wie es von vielen Autoren beschrieben wird (u.a. von LAWICK-GOODALL 1968b, SUGIYAMA 1973, MCGREW 1976, für wildlebende Schimpansen), konnte ich in den von mir untersuchten Bonobogruppen nur relativ einfache Formen des Bettelns beobachten. Hat ein Gruppenmitglied ein begehrtes Objekt in seinem Besitz, so versammeln sich die anderen im Umkreis und beobachten dessen Manipulationen genau. Dieses intensive Zusehen kann allmählich und ohne deutliche Abgrenzung in Bettelverhalten übergehen.



Abb. 86: Beobachten und Betteln

"Natalie sitzt neben Camillo, beobachtet ihn intensiv beim Essen eines Apfels. Nähert ihr Gesicht allmählich immer mehr dem seinen, bis sie nur noch wenige Zentimeter von seinem Mund entfernt ist. Camillo dreht sich unwillig weg, nimmt den nächsten Apfel, beißt hinein. Natalie aber rutscht hinterher, sieht ihn mit leicht offenem Mund intensiv an. Sieht jedem Stück Apfel nach, das in Camillos Mund verschwindet. Schließlich bittelt sie ihn mit weitgeöffnetem Mund, etwa 2 cm von seinem entfernt, an. Er aber läßt sich nicht beeindruckt, ißt den Apfel selbst. Als alles gegessen ist, geht Natalie mit einem unwilligen Bellen weg."

Dies ist die bei weitem häufigste Form des Bettelns in den drei untersuchten Gruppen. Sehr selten treten auch weitere Verhaltenselemente auf, wie sie von Pan troglodytes bekannt sind:

"Desmond sieht zu, wie Masikini auf einem Stück Banane kaut, greift ihm bettelnd unters Kinn. Daraufhin öffnet Masikini den Mund, Desmond schaut hinein, nimmt aber nichts von dem Bananenbrei."

Eine Schnute ('pout face') sah ich im Zusammenhang mit dem Futterbetteln nie.

Mit den Berichten von Schimpansen übereinstimmend ist die Tatsache, daß am häufigsten adoleszente oder adulte Weibchen adoleszente oder adulte Männchen anbetteln (s. vor allem SUGIYAMA 1973). Dies trifft auch für die von mir beobachteten Bonobos zu, obwohl im Prinzip jedes Tier, das etwas Begehrtes in seinen Besitz gebracht hatte, von jedem anderen angebettelt werden konnte.

Der Erfolg solcher Bemühungen ist allerdings nicht sehr groß. Ein echtes Teilen des Futters, wie es bei Schimpansen vorkommt, sah ich nie. Obwohl Natalie Camillo häufig und intensiv anbettelte (s. oben), gab er ihr nie etwas. Nur selten gelang es ihr, einen seiner Äpfel etc. zu nehmen; er verbarg sie alle sorgfältig in der Oberschenkelbeuge oder unter den Füßen. Hatte sie aber trotzdem einen ergattert, so ließ er sie meist ohne Anzeichen von Aggression damit wegklettern. Ähnlich verhielt sich später Mato gegenüber seiner jüngsten Schwester Salonga. Diese war auch die einzige, die es wagen durfte, nach dem Futter ihrer Mutter Margrit zu greifen, denn Margrit verteidigte ihren Besitz sehr energisch und aggressiv. Ich sah nie, daß sie Salonga etwas gab, aber wenn diese von dem Apfel etc. abbeißen wollte, den die Mutter in der Hand hielt, so wurde das manchmal toleriert. Margrit und Mato versuchten sogar gelegentlich, der adoleszenten Dani-

ela Futter abzufragen. Sie nahmen ihr nie etwas direkt aus der Hand, jagten sie aber solange, bis sie das Futterstück fallen ließ. Nach dieser Taktik gingen auch alle anderen von mir beobachteten Tiere in einem solchen Falle vor, oder aber, seltener, versuchten sie dem Opfer die Beute im Vorbeirennen überraschend aus der Hand zu reißen.

Zusammenfassend läßt sich zum Erfolg des Futterbettelns bei den beobachteten Bonobos sagen:

1. Ein echtes Teilen, d.h. freiwilliges Weitergeben von Futter, sah ich nie.
2. Bestenfalls wurde das Stehlen von Futter toleriert.
3. Dies kam vor allem zwischen adulten Männchen und adoleszenten oder juvenilen Weibchen vor, oder zwischen Mutter und Kind.

Hier liegt also eine Abweichung gegenüber dem von Schimpansen geschilderten, wesentlich toleranteren Verhalten vor. Allerdings handelt es sich um Freilandbeobachtungen. Es ist durchaus möglich, daß der Unterschied durch die Gefangenschaftsbedingungen hervorgerufen wurde. Gerade die Fütterungsmethoden in zoologischen Gärten tragen viel zur Steigerung aggressiven Verhaltens und damit indirekt zur Unterdrückung nicht aggressiver Verhaltenselemente wie dem Futterteilen bei.

b.7. Kontakte außerhalb der eigenen Gruppe

Wohl am deutlichsten durch die Gefangenschaftsbedingungen beeinflusst sind das Ausmaß und die Art der Kontakte zu Lebewesen außerhalb der eigenen Gruppe. Zum ersten ist in den meisten Fällen nur eine indirekte Kontaktaufnahme durch das Gitter möglich, zum anderen kommen die Bonobos im Zoo mit Lebewesen zusammen, denen sie in der Natur nicht begegnen können. Es erscheint sinnvoll, ihre Reaktionen gegenüber Primaten von denen gegenüber Nichtprimaten zu differenzieren, da im ersten Falle ausschließlich Verhaltensweisen aus dem sozialen Bereich gezeigt werden; gegenüber anderen Lebewesen dagegen ist dies selten der Fall.

b.7.1. Kontakte zu Primaten

Nur wenige Menschen und Tiere kommen mit den Bonobos regelmäßig und häufig in Kontakt, wie Pfleger, Stammesbesucher, die Affen in den Nachbarkäfigen etc. Die Mehrzahl der Zoobesucher dagegen bleibt für sie anonym. Obwohl die Tiere die Besucher häufig völlig ignorieren, kommt es doch vor, daß sie von sich aus Kontakte suchen. In den meisten Fällen aber beachten sie nur ihnen bekannte Personen.

Kontakte zu Besuchern

Ähnlich wie JANTSCHKE (1972) für zoogehaltene Orang-Utan schildert, können Bonobos verschieden auf Menschen oder Tiere außerhalb ihres Käfigs reagieren, soweit sie von ihnen Notiz nehmen: Mit Imponier- und Drohverhalten, mit Neugierde, oder aber mit dem Versuch zur direkten Kontaktaufnahme. Imponiert wird vor allem gegenüber Personen, mit denen die Tiere in irgendeiner Weise schon einmal schlechte Erfahrungen gemacht haben und auch häufig bei Menschen, die in Aussehen oder Verhalten auffällig vom Gewohnten abweichen, stark lärmern etc. Neugierverhalten wird durch alle ungewöhnlichen Dinge oder Ereignisse hervorgerufen, soweit sie nicht gleichzeitig aggressionsauslösend wirken. Im Gegensatz zu den von JANTSCHKE (1972) beschriebenen Orang-Utan lassen sich die Bonobos sehr leicht aus der Ruhe bringen. Schon eine größere Menschenansammlung vor ihrem Käfig, eine lärmende Schulklasse etc. reichen aus, um Imponieren und Drohen hervorzurufen.

"Eine Gruppe von etwa 20 Kindern stürzt kreischend auf den Bonobokäfig zu, da die Tiere gerade Maiskolben bekommen haben. Als erste beginnt Margrit zu schreien, sofort stimmen alle anderen ein. Camillo rüttelt drohend an einer Kette, Mato rennt quer durch den Käfig aufrecht auf das Gitter zu, springt dort zunächst laut platschend auf den Boden, dann ans Gitter. Einige Kinder weichen erschrocken zurück, um dann allerdings umso lauter zu kreischen. Camillo sitzt am Gitter, versucht sie durch drohendes Kopfrücken zu beeindrucken. Bald geht aber auch er nach hinten und ignoriert die Besucher völlig."

Das hastige Zurückweichen und andere Reaktionen der Besucher reizten die Tiere anscheinend dazu, entsprechend wirkungsvolle Verhaltensweisen zu wiederholen. Dabei entwickelten sie verschiedene, individuelle Taktiken. Mato rannte und schlitterte häufig in der oben beschriebenen Weise aufs Gitter zu, um dann kräftig dagegenschlagen. War der Käfig

frisch ausgespritzt worden, so erzielte er mit der beim Schlittern entstehenden Wasserfontäne noch einen zusätzlichen Effekt. Daniela hatte sich auf das Werfen von Zweigen u.ä. spezialisiert, ihr Zielvermögen war beträchtlich. Natalie spuckte nach den Zuschauern. In Stuttgart, wo der Käfig der Tiere nur mit einer Glasscheibe vom Besucherraum getrennt war, hatten die Tiere eine weitere wirkungsvolle Methode entdeckt: Wenn eine besonders aufdringliche Person ihr Gesicht an die Scheibe drückte, so schlugen oder traten die Bonobos mit einer plötzlichen Bewegung genau an dieser Stelle gegen das Glas.

Waren nur einzelne oder ihnen bekannte Menschen vor dem Käfig, so kam es auch zu weniger aggressiven Formen der Kontaktaufnahme. In Stuttgart liefen die Tiere häufig an der Scheibe hin und her, um Kinder zu einem Jagdspiel zu animieren. Diese Verhaltensweise war in ähnlicher Form auch in Frankfurt zu beobachten. Das Präsentieren der Anogenitalregion und ähnliche Gesten der Kontaktaufnahme bei den Stuttgarter Bonobos wurden bereits erwähnt (s. S. 123).

Vor dem Frankfurter Außenkäfig befindet sich ein Grünstreifen, so daß die Tiere die Zuschauer nicht mit den Händen erreichen können. Häufig wurden Äste etc. durchs Gitter gesteckt, dann wedelten die Bonobos damit herausfordernd vor den Besuchern hin und her. Die so herangelockten Menschen wurden häufig geneckt, indem die Tiere den Gegenstand immer dann wegzogen, wenn der andere danach greifen wollte. Ähnliche Formen der spielerischen Kontaktaufnahme beschreibt van LAWICK-GOODALL (1975) von wilden Schimpansen.

Hatte der Besucher den Zweig dennoch erwischt, so fand meist ein Tauziehen statt. Diese Methoden der Kontaktaufnahme mit Fremden machen deutlich, wie vielfältig die Möglichkeiten sind, auf die die Tiere verfallen, obwohl hier nur wenige Beispiele geschildert werden konnten. Die Lernfähigkeit der Bonobos ist auch auf diesem Gebiet erstaunlich. Als die beiden Stuttgarter Jungtiere sich noch im Spielkäfig aufhielten, machten sie häufig durch ein Klopfsignal auf sich aufmerksam, das dem typischen Klopfen der Zoobesucher sehr ähnlich war (drei kräftige Schläge in gleichmäßigem, kurzem Abstand). Prompt sahen alle zu ihnen hin, und nicht selten wurden Schulkinder daraufhin von den Lehrern gescholten, weil sie entgegen aller Verbote doch an die Scheibe geklopft hätten.

Kontakte zu bekannten Personen

Vor allem zum Pflegepersonal, aber auch zu einigen Stammesbesuchern unterhielten die Tiere engere und persönliche Kontakte. Obwohl auch hier aggressive Verhaltensweisen zu beobachten waren (einem Pfleger wurde beispielsweise ein Finger abgebissen), und vor allem gegenüber neuen Pflegern oft Imponieren auftrat, überwogen doch Aufforderungen zum Sozialspiel u.ä. Meist drückten die Tiere den Rücken ans Gitter und erwarteten, gekitzelt zu werden, oder sie liefen und hüpfen auf und ab, um ein Jagdspiel anzuregen. Auch das Hinstrecken der Hand war häufig zu beobachten. Dies geschah, ebenso wie das Hinstrecken von Ästen etc. auch gewissermaßen symbolisch, wenn sich eine bekannte Person vor der Scheibe des Wärterganges befand und nicht direkt erreichbar war.

In Stuttgart betraten die Pfleger während meiner Beobachtungen noch den Käfig der Bonobos (inzwischen ist dies nicht mehr möglich, da einige der Tiere zu beißen begannen). Die Pfleger wurden häufig umarmt, am Bein festgehalten etc. und zum Sozialspiel aufgefordert. Gelegentlich groomten die Tiere sie auch. Diese enge Beziehung der Stuttgarter Bonobos zu Menschen ist nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß die Tiere schon von frühester Jugend an fast nur menschliche Bezugspersonen kannten.

Kontakte zu Affen

Lediglich ein Sichtkontakt war zwischen Bonobos und Gorillas in Frankfurt möglich. Außer einem gelegentlichen Beobachten sah ich keine Anzeichen von Kontaktaufnahme. Allerdings zeigte das jüngste Tier der Bonobogruppe manchmal ein Brusttrommeln, das dem der Gorillas sehr ähnlich schien.

Akustischer Kontakt mit Schimpansen wurde bei allen drei Gruppen mit Hilfe des 'Aufregungsschreiens' (bzw. der 'pant-hoots') gehalten. Direkte Kontakte aber bestanden zwischen den benachbarten Orang-Utan und den Zwergschimpansen des Frankfurter Zoo, sie sind zum Teil bereits von JANTSCHKE (1972) beschrieben worden. Auch hier trat häufig Handhinstrecken auf, wobei die Orangs die dargebotene Hand meist nur ergriffen und eine Weile festhielten (s. auch Abb. 88). Gelegentlich fand auch ein Rangelspiel mit den Händen statt. Die Initiative zu den Kontakten ging fast ausschließlich von den Bonobos aus.

Das gilt auch für die oben beschriebenen Verhaltensweisen wie Heranlocken und Necken mit Ästen, die auch gegenüber den Orang-Utan auftraten, ähnlich, wie gegenüber den Besuchern. Auch hier folgte häufig ein Tauziehen. Die Orangs reichten ebenfalls, wenn auch selten, Objekte zu den Bonobos hinüber. So beschreibt JANTSCHKE (1972), daß eine Kette hinübergegeben wurde und dann alle Orangs die gemeinsamen Bemühungen der Bonobos im Nachbarkäfig beobachteten, die sie ganz zu sich zu ziehen versuchten.

Wie die de Wijs mir berichteten, nahm Katrin, eines der Stuttgarter Tiere, im Kongo Sozialkontakt zu einem weiteren zahmen Affen (*Cercocebus spec.*) auf, der ebenfalls in der Familie lebte. Die beiden klammerten sich häufig aneinander und schliefen auch oft gemeinsam.

Insgesamt gesehen machen die Formen der Kontaktaufnahme zwischen den Bonobos und den anderen Primaten deutlich, daß anscheinend eine Kommunikation möglich ist und daß die gezeigten Verhaltensweisen der Art der Kontakte innerhalb der Gruppe weitgehend entsprechen. Auch van LAWICK-GOODALL (1975) beschreibt relativ intensive Sozialkontakte über die Artgrenzen hinweg, zwischen wilden Schimpansen und Pavianen. Hier wird ebenfalls von einer gegenseitigen Lernfähigkeit für die typischen Signale der anderen Art berichtet. Im allgemeinen sind es vor allem die jüngeren Tiere, die Kontakte nach außen aufnehmen.

b.7.2. Kontakte zu Nichtprimaten

Auch einigen Nichtprimaten gegenüber zeigen die Bonobos gelegentlich Versuche zu sozialer Kontaktaufnahme. So nahm Katrin, heute Stuttgart, während ihrer Zeit im Kongo einer Katzenmutter wiederholt ein Junges weg, trug es umher und bemutterte es. Ähnliches wird von Schimpansen in Gefangenschaft berichtet (SAVAGE et al. 1975). Aggressives Verhalten ist ebenfalls nicht selten. So ist in einem der Filme von den de Wijs zu sehen, wie die Tiere nach einem zahmen Schliefer (*Heterohyrax syriacus?*) schlagen und treten, obwohl hier spielerische Elemente hinzukommen. Häufig wurde auch der Versuch gemacht, Pferde durch Stampfen, Imponierlaufen etc. zu erschrecken. Eine Reihe weiterer, kleinerer Tiere, mit denen die Bonobos im Kongo zusammenkamen (Vögel, Mäuse,

Frösche, Heuschrecken, Termiten usw.), wurden offensichtlich nicht als Nahrung, sondern eher als Spielzeug betrachtet.

Diese Beobachtungen stimmen auch mit dem Verhalten der Tiere in Gefangenschaft überein. Alle Frankfurter Bonobos zeigten sich interessiert an Vögeln, Insekten, Spinnen, Eichhörnchen etc. Während die Spatzen im Käfig stets durch drohendes Stampfen, Schlagen oder Werfen mit Stöcken u.ä. vertrieben wurden, riefen die vor dem Gehege herumlaufenden Pfauen größeres Interesse hervor, vor allem, wenn sie Junge bei sich hatten:

"Alle Bonobos sitzen dichtgedrängt am Gitter, sehen aufmerksam einer Pfauenhenne zu, die mit ihren Jungen aufgeregt hin und her läuft, da die Zuschauer ihr den Fluchtweg versperren. Mato und Daniela recken den Hals, um besser sehen zu können, Daniela wirft mit einem Stück Kot gezielt nach den Vögeln. Als die Pfauen jetzt schließlich doch einen Ausweg gefunden haben, sehen die Bonobos ihnen noch lange nach."

Ein im benachbarten Baum herumkletterndes Eichhörnchen löste zunächst Schrecken, dann aber auch Interesse aus. Schreckhaftes Reagieren auf das laute Flügelklatschen von Tauben etc. war ebenfalls häufig, Ähnliches berichten van LAWICK-GOODALL (1968b) sowie ALBRECHT & DUNNETT (1971) für wilde Schimpansen. Spiele von Schimpansen mit Vögeln beschreibt bereits KÖHLER (1925).

Das Verhalten gegenüber Insekten und Spinnen war unterschiedlich. Mit Kakerlaken und Spinnen wurde gelegentlich gespielt, oft unter Zuhilfenahme eines Stöckchens etc.:

"Kombote (Stuttgart) sitzt auf einem Holzklötz, sieht zu, wie eine Spinne über ihren Arm rennt. Sie nimmt sie mit den Lippen vorsichtig auf, schneidet Grimassen, um sie dort betrachten zu können. Fängt die Spinne jetzt mit dem Finger auf, als sie sich abseilt, betrachtet sie aufmerksam, als sie über ihre Hand rennt."

Ob es sich im folgenden Fall um ein Insekt oder eine Made, Raupe usw. handelt, war leider nicht festzustellen:

"Daniela ißt seit einigen Minuten ruhig Keimgetreide. Plötzlich springt sie mit einem hohen Quieken auf, starrt an eine Stelle am Boden, wischt erst mit einem Stock, dann mit einem Büschel Keimgetreide hastig darüber, als ob sie etwas Ekelhaftes wegwischen wollte. Zeigt auch entsprechende Mimik, Mund etwas geöffnet, Lippen leicht von den Zähnen zurückgezogen, quiekt immer wieder. Die anderen Bonobos kommen auch, starren an dieselbe Stelle. Daniela schüttelt das eben verwen-

dete Bündel Keimgetreide heftig, wirft es schließlich nach draußen. Mato betrachtet seine Hände von allen Seiten, Salonga sieht mit gestäubten Haaren auf den Boden. Dann rutschen alle von dieser Stelle weg, machen in der nächsten Viertelstunde einen weiten Bogen darum. Erst allmählich und unter aufmerksamem Betrachten des Bodens gehen sie wieder dorthin."

Daniela schlug auch oft hastig nach Bienen, Wespen etc. Anscheinend hatte sie bereits schlechte Erfahrungen damit gemacht, denn ihre jüngere Schwester Salonga versuchte einmal, eine Wespe zu fangen, ohne irgendwelche Zeichen von Vorsicht. Glücklicherweise gelang ihr dies nicht, ebenso verliefen die häufigen Fliegenfangversuche der anderen Tiere erfolglos. Sie zeigten dabei übrigens genau die auch für Menschen typische Fliegenfangbewegung. Abschließend ein Beispiel, das typisch für das Verhalten der Stuttgarter Tiere gegenüber Insekten ist:

"Kombote untersucht eine Biene, die vor ihr auf dem Rücken liegt und zappelt, stupst sie mit dem Finger mehrmals an, wischt sie über den Boden. Nimmt sie an einem Flügel hoch, legt sie wieder hin, faßt sie am Hinterleib zwischen Daumen und Zeigefinger. Sieht die Biene interessiert an, läßt sie dann plötzlich fallen, tritt danach (Stich?). Kombote nimmt ein Stöckchen, berührt die Biene damit, schiebt sie über den Boden. Desmond und Masikini sehen inzwischen zu. Kombote läßt die Biene auf den Stock krabbeln, hebt sie damit hoch, sieht sie an, nimmt sie zwischen die Lippen. Wischt sich aber dann sofort hastig über den Mund, so daß das Insekt herunterfällt. Nimmt sie wieder mit dem Stock auf, legt sie auf den Holzklötz; drückt mit dem Stock darauf, spielt auf diese Weise noch einige Zeit. Geht schließlich weg. Sofort kommen Masikini und Desmond, suchen den Holzklötz und die Umgebung sehr sorgfältig ab, drehen den Klötz immer wieder herum. Die Biene bleibt jedoch verschwunden."

b.8. Sexualverhalten im sozialen Bereich

b.8.1. Zeitpunkt der Geschlechtsreife und Sexualzyklus

Über den Zeitpunkt der Geschlechtsreife bei Bonobos liegen bisher nur wenige Werte vor. Das Frankfurter Weibchen Margrit gebar ihr erstes Kind im Alter von 9-10 Jahren (1962). Der Vater, Camillo, war bei der Zeugung ebenfalls etwa 9 Jahre alt. Eine volle Schwellung der Vulva war bei Margrit bereits im Alter von 7-8 Jahren beobachtet worden (alle obigen Daten von KIRCHSHOFER 1962).

Laut Studbook of Pan paniscus (GIJZEN, 1975) war das Weibchen Linda in San Diego bei der Geburt des ersten Kindes im August 1966 etwa 11 Jahre alt. Der Vater, Kakowet, soll danach Ende 1959 geboren sein, wäre damit bei der Zeugung etwa 6 Jahre alt gewesen. Allerdings wird berichtet, daß er bei seiner Ankunft in San Diego am 2. Juni 1960 bereits 6,8 kg gewogen habe (HILL 1968). Zu diesem Zeitpunkt müsste er laut Studbook 7 Monate alt gewesen sein. Das Frankfurter Jungtier aber wog in diesem Alter nur etwa 4 kg, so daß das Geburtsdatum Kakowets vielleicht etwas zu spät angesetzt wurde. Salonga in Frankfurt erreichte erst im Alter von 2 Jahren ein Gewicht von 7 kg.

Eine Unterschätzung des Alters ist bei wildgefangenen Bonobos wegen ihres zierlicheren Körperbaues leicht möglich, da junge Schimpansen im gleichen Alter bereits wesentlich robuster wirken und bis heute keine ausreichende Vergleichsbasis vorhanden ist. Entsprechend unsicher sind demnach auch die oben erwähnten Frankfurter Altersangaben. Die älteren Stuttgarter Tiere sollen Ende 1967 bis Anfang 1968 geboren sein. Kombote hatte zu Beginn des Jahres 1976 eine Fehlgeburt, wäre zu diesem Zeitpunkt also etwa 8 Jahre alt gewesen, ebenso der Vater Masikini. Die ersten deutlichen Anzeichen von Brunstschwellungen zeigte Kombote Anfang bis Mitte 1975.

Das einzige weibliche, fast erwachsene Tier mit bekanntem Geburtsdatum, Daniela (Frankfurt, geboren am 17.6.1968), zeigte Mitte 1976 erste deutliche Anzeichen einer Schwellung, also im Alter von 8 Jahren. Ende 1976 traten erstmals regelmäßige Schwellungen auf. Diese Daten stimmen mit den Angaben für Schimpansen in Gefangenschaft weitgehend überein (s. u.a. YERKES 1943).

Über den normalen Sexualzyklus der weiblichen Bonobos liegen bis jetzt noch keine Daten vor. Das Frankfurter Tier, Margrit, zeigte nach der Geburt der jüngsten Tochter Salonga am 2. Mai 1973 zum erstenmal Anfang Dezember 1974 wieder eine volle Schwellung, jedoch blieb ihr Zyklus danach noch lange unregelmäßig (s. Abb. 87). Die folgende Abbildung zeigt die Sexuelschwellungen Margrits und die beobachteten Menstruationen von November 1974 bis Januar 1976.

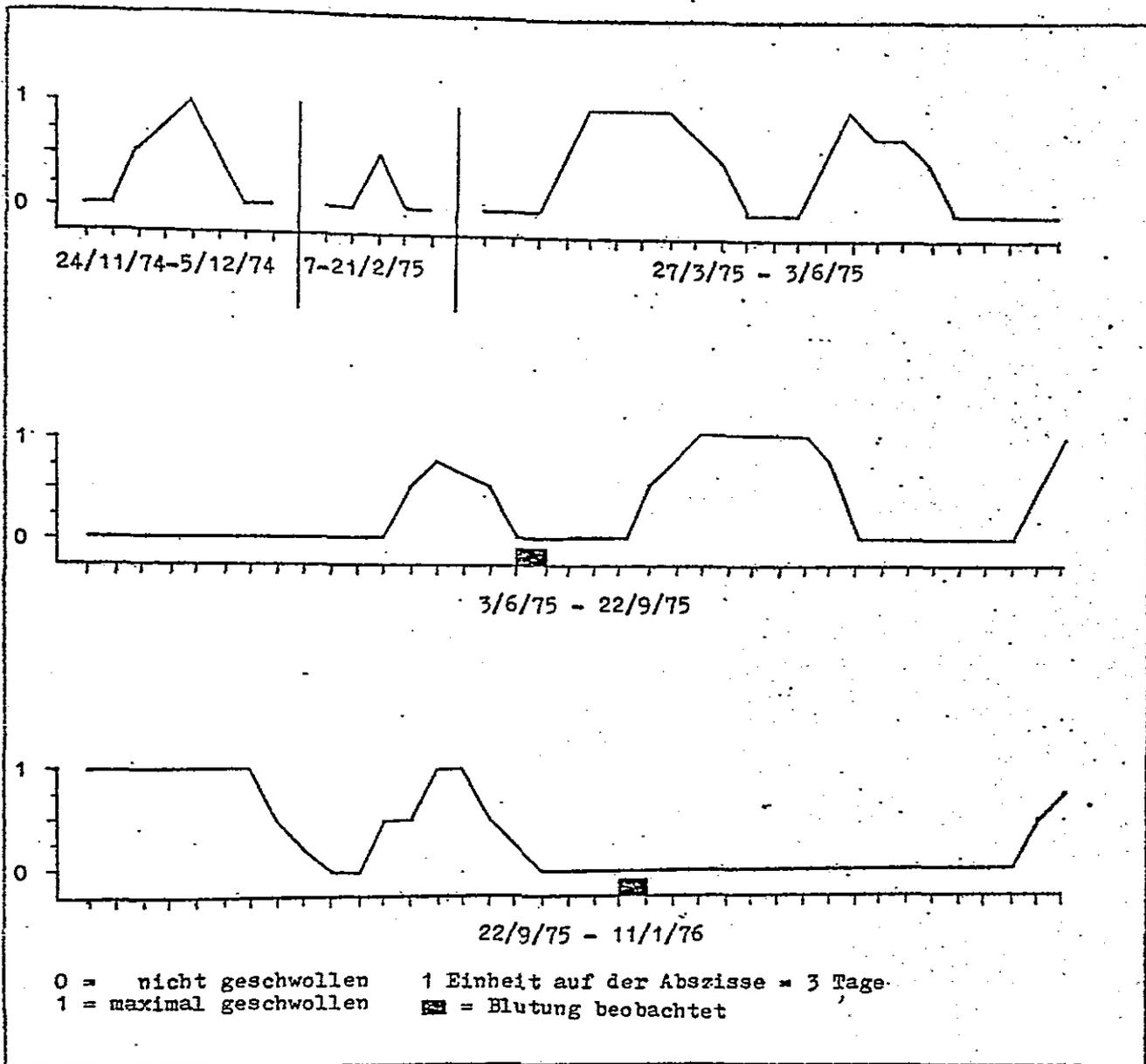


Abb. 87: Sexualzyklus des Frankfurter Weibchens Margrit, dargestellt nach TUTIN & MCGREW (1973).

2/5/73: Geburt des 4. Kindes

Die Werte liegen von Mitte bis Ende 1975 in etwa in dem auch für Schimpansen angegebenen Schwankungsbereich, sowohl was die Länge der Zyklen als auch was die Dauer der Schwellung betrifft (TUTIN & MCGREW 1973, van LAWICK-GOODALL 1975). In der Zeit von Anfang November 1975 bis Anfang Januar 1976 blieben die Schwellungen völlig aus, und der leitende Tierpfleger, Herr KLOSE, glaubte auch an Margrit die für eine Schwangerschaft typischen Verhaltensänderungen bemerkt zu haben. Ab Januar 1976 jedoch setzten wieder regelmäßige Zyklen ein. Möglicher-

weise hatte in der Zwischenzeit eine nicht bemerkte Fehlgeburt stattgefunden.

b.8.2. Inspizieren der Genitalregion

Dies ist die niedrigste Intensitätsstufe aktiven sexuellen Interesses an einem Partner. In den von mir beobachteten Bonobogruppen zeigten fast ausschließlich die Männchen diese Verhaltensweise, und zwar vor allem gegenüber den adoleszenten Weibchen. Dabei war Desmond (Stuttgart) im Alter von 4 Jahren bereits recht aktiv. Gelegentlich kam es auch vor, daß Weibchen, gleich welchen Alters, gegenseitig ihre Genitalregion inspizierten. Nur in Ausnahmefällen aber sah ich solches Inspizieren gegenüber adulten Männchen, etwas häufiger bei adoleszenten oder juvenilen männlichen Tieren. Insgesamt werden alle beobachteten Weibchen zusammengenommen sechsmal so häufig inspiziert, wie sie selbst aktiv einen Partner inspizieren, für Männchen gilt der entsprechende umgekehrte Wert. Diese Differenz ist signifikant ($p < 0,01$).

Erwähnenswert erscheint auch die Tatsache, daß Margrits jüngste Tochter Salonga im Alter von ca. 2 Jahren einigemal die Sexuelschwellung ihrer Mutter intensiv und aufmerksam untersuchte. Diese zeigte gelegentlich ebenfalls Interesse an Salongas Genitalregion. Van LAWICK-GOODALL (1968b) berichtet von ähnlichen Beobachtungen bei wilden Schimpansen:

"(Inspection) was a common pattern on the part of infants of both sexes, especially when the female concerned had a sexual swelling."

Auch alle übrigen oben erwähnten Ergebnisse stimmen mit den an Schimpansen gewonnenen Daten weitgehend überein (van LAWICK-GOODALL 1968b, ALBRECHT & DUNNETT 1971).

Der charakteristische Verlauf einer solchen Genitalinspektion soll an dem folgenden, in jeder Hinsicht typischen Beispiel verdeutlicht werden:

"Natalie (adoleszentes Weibchen, leichte Schwellung) geht dicht an dem adulten Männchen Mato vorbei, bleibt dann so stehen, daß ihre Genitalregion in seiner Reichweite ist. Mato blickt auf, betrachtet Natalies Vulva mehrere Sekunden lang intensiv. Rutscht ein Stück näher zu ihr hin, betastet die leichte Schwellung mit beiden Händen, macht ähnliche Bewegungen wie beim grooming. Nähert sein Gesicht bis auf

wenige Zentimeter (olfaktorische Prüfung?), interessiert sich vor allem für die Vaginalöffnung. Dann sondiert er sie vorsichtig mit dem Zeigefinger, betrachtet diesen nun. Natalie ist die ganze Zeit über ruhig stehengeblieben, hat sich ab und zu nach Mato umgesehen."

Nicht immer treten alle oben beschriebenen Verhaltenselemente des Inspezierens gleichzeitig auf. Bei geringerer Intensität wird die Genitalregion nur eingehend betrachtet oder kurz berührt.

b.8.3. Die Paarung

Paarungsaufforderung

Wie auch von wildlebenden Schimpansen berichtet wird (van LAWICK-GOODALL 1968b, ALBRECHT & DUNNETT 1971), ging die Aufforderung zur Paarung bei den von mir beobachteten Bonobos sehr oft von dem männlichen Partner aus. HÜBSCH (1969) kam in ihrem Bericht über die Frankfurter Zwergschimpansen zwar zu einem anderen Ergebnis, weist aber selbst ausdrücklich auf die Möglichkeit hin, daß das Paarungsverhalten der damaligen Gruppe stark durch ein dominantes Weibchen mit gestörtem Sexualzyklus bestimmt wurde und daher evtl. nicht typisch sein könnte. Inzwischen ist dieses Tier verkauft worden. Außerdem zeigte der damalige hauptsächliche Paarungspartner, Camillo, während meiner Beobachtungen kaum noch sexuelle Aktivität.

In den wenigen Fällen, in denen die Paarung von einem Weibchen initiiert wurde, stellte sich dieses in der Regel in eine "günstige" Position zum vorgesehenen Partner, streckte ihm die Genitalregion entgegen und sah ihn über die Schulter an. Nie zu beobachten war in diesem Zusammenhang das typische Präsentieren von *Pan troglodytes* in Duckhaltung; die Tiere standen stets auf allen vier gestreckten Extremitäten. Margrit streckte gelegentlich ihre Hand nach hinten zu dem Männchen aus dabei.

In den weitaus meisten Fällen aber übernahm das Männchen die Initiative. Das Werbezeremoniell erscheint nicht so vielfältig wie bei *Pan troglodytes*; das kann seine Ursache aber in den beengten Raumverhältnissen im Käfig haben, die Paarungsaufforderungen über größere Distanzen von vornherein ausschließen. Zu beobachten waren drei Hauptelemente der Paarungsaufforderung:

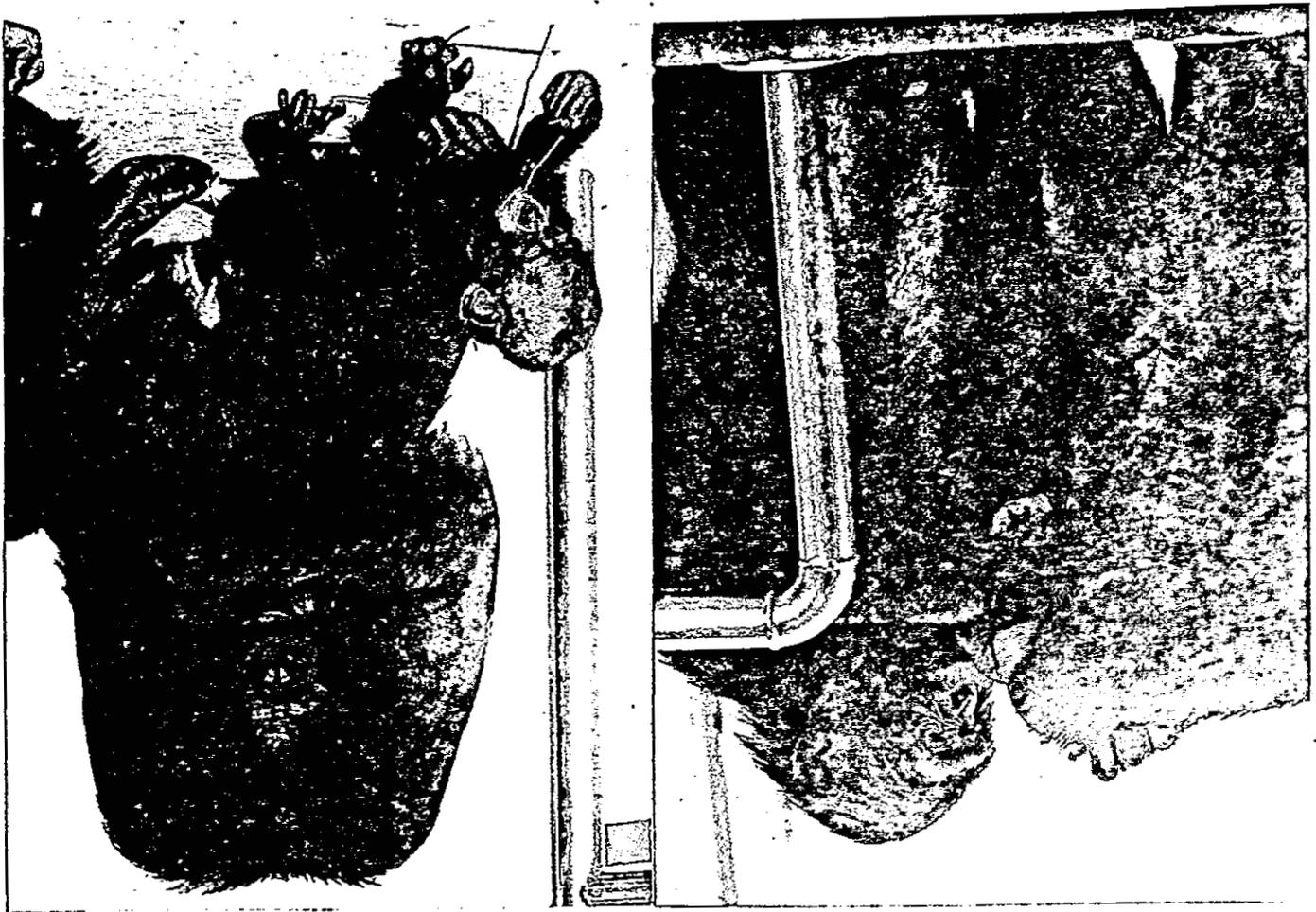


Abb. 88 (oben): Kontakt zwischen Bonobos und Orang-Utan im Frankfurter Zoo. Die Initiative ging meist von den Bonobos aus
 Abb. 89 (unten links): Inspizieren eines adoleszenten Weibchens
 Abb. 90 (unten rechts): Inspizieren eines weiblichen Säuglings



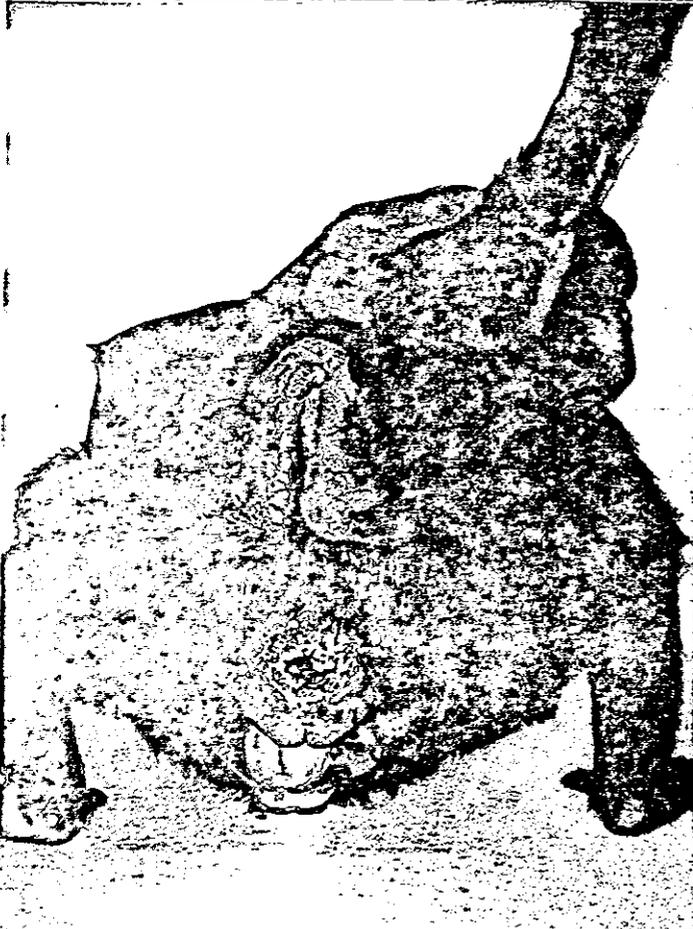


Abb. 91 (oben links): Typische Haltung bei der Paarungsaufforderung (das Angstgrinsen ist nicht charakteristisch) (Foto: de Wijs)

Abb. 92 (oben rechts): "Dorsale Stellung", eine der beiden bevorzugten Paarungsstellungen (Foto: de Wijs)

Abb. 93 (links): Haltung bei der Scheinpaarung zweier Weibchen, sie entspricht der "ventralen Stellung", der zweiten typischen Paarungsstellung der Bonobos

1. Eine Hockstellung, in der die Beine an den Körper gezogen, aber gespreizt sind, die Arme werden seitlich bzw. nach hinten gehalten oder aufgestützt. Das Männchen drückt in typischer Weise das Kreuz nach vorne durch, so daß Bauch und erigierter Penis auffällig präsentiert werden. Diese Stellung kann mit einem leichten Hin- und Herwiegen verbunden sein, oder das Tier wiederholt das Durchdrücken des Kreuzes mehrmals. Diese auffordernde Geste entspricht wahrscheinlich dem 'sitting hunch', wie er im gleichen Zusammenhang von van LAWICK-GOODALL (1975) für wilde Schimpansen beschrieben wird (s. auch Abb. 91).
2. Eine dem aggressiven Kopfrucken ähnliche Bewegung des Kopfes, die aber meist ohne einen Drohlaut, häufig mit einem Quicken gezeigt wird.

Im Gegensatz zu den Berichten über Schimpansen konnte ich aggressive Verhaltenselemente während der Paarungsaufforderung höchst selten und auch dann nur in abgeschwächter Form beobachten. Das gilt auch für Fälle, wo das aufgeforderte Weibchen rangtiefer ist als das Männchen. Selbst wenn dieses nach mehrfacher Aufforderung nicht kam, gab es keine "Vergewaltigungen", sondern das Männchen entfernte sich ohne Anzeichen direkter Aggression.

In manchen Fällen versuchte es auch, das Weibchen in ein Rangelspiel zu verwickeln und es dabei allmählich in die geeignete Position zu dirigieren. Dies gelang auch einigemale. Ähnliches berichten TUTIN & MCGREW (1973) von Schimpansen.

3. Eine Berührung mit der Hand an der Hüfte des Weibchens, die zum Teil werbende, zum Teil auch dirigierende Funktion hat. Es ist möglich, daß gewisse Parallelen zum 'stretch over' (van HOOFF 1973) und 'arm stretch' (van LAWICK-GOODALL 1975) vorhanden sind, wie sie für Pan troglodytes beschrieben werden.

Die Reaktion der Weibchen auf die Paarungsaufforderung der Männchen variierte individuell sehr stark, so daß ich erst im speziellen Teil (s. Teil III) näher darauf eingehen kann.

Kopulation

Beobachtet man das Paarungsverhalten der Bonobos, so fällt zunächst die enorme Variabilität der möglichen Stellungen ins Auge. Die Expe-

rimentierfreudigkeit der Tiere auf diesem Gebiet ist so groß, daß es wohl kaum eine praktisch mögliche Paarungsstellung gibt, die nicht vorkommen könnte. Kopulationen im Liegen, Sitzen, Stehen, Hängen sind zu beobachten; sie können Bauch an Bauch oder dorsal stattfinden. Auch HÜBSCH (1969) berichtet von einer Vielfalt der Haltungen bei den Paarungen der Bonobos.

Zwei Aussagen zur Paarungsstellung der beobachteten Zwergschimpansen sind aber trotz aller Variabilität möglich.

1. Es gibt zwei typische Formen; mindestens eine von beiden wurde von allen der beobachteten Tiere überwiegend gezeigt, soweit sie sich überhaupt paarten.
2. Welche Position gewählt wird, hängt unter anderem vom Alter, der Erfahrung und der relativen Aktivität beider Partner ab.

Zu 1)

Die Abbildung 92 zeigt eine der beiden typischen Paarungsstellungen der Bonobos; im weiteren wird sie als "dorsale Stellung" bezeichnet. Das Weibchen steht dabei auf allen vier Extremitäten, die höchstens schwach gebeugt sind, meist aber gestreckt. Diese Haltung entspricht der Stellung der Bonoboweibchen beim 'Präsentieren'. Das Männchen steht aufrecht dahinter, stützt sich entweder auf das Weibchen oder hält sich an einem Ast etc. fest.

Die zweite typische Position ist die "ventrale Stellung". Dabei liegt eines der Tiere, in den meisten Fällen das Weibchen, rücklings auf der Unterlage, hat die Beine oft um die Hüften des Partners geschlungen. Das Männchen (bzw. Weibchen) hockt sich darüber, stützt sich nach vorne mit den Armen neben dem anderen ab. Die Tiere sehen sich bei dieser Stellung meist intensiv an; das ist bei der "dorsalen Position" häufig nicht der Fall. Abb. 93 zeigt die "ventrale Stellung" zwischen zwei Weibchen bei einer Scheinpaarung, sie unterscheidet sich nicht von derjenigen bei gemischtgeschlechtlichen Paaren.

Diese beiden Stellungen (mit leichten Abwandlungen) machen etwa 80% aller beobachteten Paarungen aus. Der Rest waren ausgefallener Positionen, die in den meisten Fällen nur einmal auftraten. Um ein Beispiel zu nennen: Das Männchen liegt auf dem Rücken, das Weibchen hockt über seinem Penis, den Rücken zu seinem Gesicht gewandt.

Das Verhältnis zwischen der Häufigkeit ventraler und dorsaler Positionen war bei den beobachteten Gruppen unterschiedlich, wie die folgende Tabelle zeigt.

Tab. 6: Häufigkeit ventraler und dorsaler Paarungspositionen bei den beobachteten Bonobogruppen

	Frankfurt	Stuttgart	Antwerpen	Gesamt
dorsal	165 (93%)	35 (31%)	---	200 (68%)
ventral	12 (7%)	77 (69%)	5	94 (32%)
Summe	177 (100%)	112 (100%)	5	294 (100%)

Berücksichtigt man die unterschiedliche Anzahl beobachteter Paarungen in Frankfurt und Stuttgart und bildet die Mittelwerte der Prozentzahlen beider Gruppen, so ergeben sich Werte von 62% (dorsale Stellung) bzw. 38% (ventrale Stellung).

Auf jeden Fall wird deutlich, daß nicht von ausschließlich oder überwiegend ventraler Paarungsstellung bei Bonobos gesprochen werden kann, wie das früher vermutet wurde (s. vor allem TRATZ & HECK 1954).

Aus der Tabelle geht auch hervor, daß die Variabilität größer ist als bei *Pan troglodytes*. Allerdings zeigt auch dieser kein stereotypes Verhalten in Bezug auf die Haltung bei der Kopulation. Van HOOFF (1973) berichtet von einer dorsalen Paarung im Stehen, und van LAWICK-GOODALL (1968b) beschreibt eine Position, die der "dorsalen Stellung" des Bonobo sehr ähnlich ist:

"Occasionally copulation took place while the female stood quadrupedally with only very slightly flexed limbs; the male either stood behind her and leaned directly forward, his chest on her back and his arms encircling her body, or he stood bipedally behind her and copulated while holding onto an overhead branch."

Der Unterschied zwischen der Paarungsstellung der beiden Schimpansenarten scheint demnach nicht qualitativer Natur zu sein. Es handelt sich anscheinend eher um eine quantitative Verschiebung zugunsten zweier sonst selten auftretender Haltungen und einer generell größeren

Variabilität. Über den 'Sinn' dieser Veränderungen kann man nur Vermutungen anstellen. Die "dorsale Stellung" wäre evtl. besser für eine Kopulation im Geäst geeignet als die für Schimpansen typische Haltung. Allerdings berichtet SUGIYAMA (1969) von einer Paarung bei Pan troglodytes, die in der üblichen dorso-ventralen Position auf einem Baum stattfand, wenn auch auf einem recht dicken Ast.

Die "ventrale Stellung" der Bonobos betont durch den engen Kontakt der sich paarenden Tiere die soziale Komponente des Sexualverhaltens.

Zu 2)

Unter diesem Punkt soll die Abhängigkeit der Wahl der Paarungsstellung von Faktoren wie Lebensalter, sexueller Erfahrung und relativer Aktivität beider Partner bei der Kopulation diskutiert werden.

Die "ventrale Stellung" weist Parallelen zur kindlichen Klammerhaltung auf. Wahrscheinlich ist das der Grund, weshalb infantile und juvenile Tiere meist mehr zu dieser Haltung tendieren (s. die Werte für die Stuttgarter Gruppe).

Auch sexuell unerfahrene Tiere zeigen eine stärkere Tendenz zur ventralen Stellung, selbst wenn sie voll erwachsen sind, wie das Beispiel der Antwerpener Weibchen beim Zusammentreffen mit Camillo zeigt. Während der ersten Zeit der sexuellen Kontakte zwischen Mato und Natalie fanden diese relativ oft ventral statt. Seit 1974 jedoch bevorzugen beide ausschließlich die "dorsale Stellung".

Zugunsten der "ventralen Stellung" wirkt es sich aus, wenn die an der Paarung beteiligten Weibchen aktiv zum Zustandekommen beigetragen haben. Auch den Weibchen steht nämlich eine dem 'sitting hunch' (s. Abb. 91) entsprechende Form der Paarungsaufforderung zur Verfügung, die allerdings mehr gegenüber dem eigenen Geschlecht zur Initiierung von Scheinpaarungen (s. S. 178) eingesetzt wird. Dabei strecken die Weibchen dem Partner den Bauch und die ja bekanntlich relativ weit ventralwärts gelegene Vulva entgegen. Kommt dieser mit einer ähnlichen Geste, so erfolgt die Paarung nahezu zwangsläufig in einer ventralen Position, wobei auch die Weibchen manchmal Hüftstöße zeigen.

Der eigentliche Paarungsakt dauert 5-10 Sekunden. Häufig kommt es erst nach mehreren Intromissionen zur Ejakulation. In Entsprechung zum weitgehenden Fehlen aggressiver Verhaltensmuster der werbenden

Männchen sah ich kaum Anzeichen von Angst bei den Weibchen, im Gegenteil, sie beteiligten sich häufig aktiv durch Festhalten des Partners etc. Der Gesichtsausdruck der sich paarenden Tiere änderte sich kaum, nur gelegentlich wurde der Mund leicht geöffnet. Vokalisationen waren keine zu hören.

Kopulationen fanden meist in Situationen sozialer Erregung statt, vor allem vor und nach den Fütterungen. Dies war aber keineswegs obligatorisch. Besonders die Stuttgarter Tiere zeigten Sexualverhalten auch in fast spielerischer Art. Allerdings überwog immer deutlich die sexuelle Komponente, so daß ich nicht von sexuellen Spielen im Sinne von MEYER-HOLZAPFEL (1956) sprechen kann.

Erwähnenswert scheint mir auch, daß das älteste Stuttgarter Männchen, Masikini, auffällig häufig und anscheinend gezielt Kopulationen zwischen dem jüngeren Vernon und Katrin störte, obwohl er selbst in diesem Zeitraum praktisch keine sexuellen Kontakte mit ihr hatte. Ähnliche "Eifersuchtsszenen" haben NISHIDA (1968) und SUGIYAMA (1969) bei wilden Schimpansen beobachtet. Interventionen von Jungtieren, wie sie von Pan troglodytes häufig berichtet werden (s. z.B. van LAWICK-GOODALL 1975), kamen gelegentlich durch Salonga vor.

Zusammenfassend könnte man die Unterschiede im Paarungsverhalten beider Schimpansenarten aus der Sicht der Bonobos wie folgt charakterisieren:

- a. Die Variabilität der Paarungsstellung ist größer, und die bevorzugten Positionen sind andere.
- b. Im männlichen Verhalten scheinen weniger aggressive Elemente aufzutreten.
- c. Die Weibchen zeigen gelegentlich auch männliche Verhaltensmuster.

Das männliche und weibliche Sexualverhalten hat sich also angenähert. Bei der ventralen Paarungsstellung beispielsweise sind die Rollen nahezu austauschbar.

b.8.4. Scheinpaarungen gleich- oder verschiedengeschlechtlicher Partner
Scheinpaarungen laufen weitgehend nach demselben Verhaltensmuster ab wie echte Kopulationen, mit dem Unterschied, daß keine Intromission

stattfindet. Sie können sowohl zwischen zwei Männchen als auch zwischen zwei Weibchen auftreten, wie es bereits KIRCHSHOFER (1962) und HÜBSCH (1969) berichtet haben. Wenn einer oder beide Partner juvenil oder jünger sind, kommt es auch zwischen Tieren verschiedenen Geschlechts zu Scheinpaarungen.

Bevorzugt wird häufig die "ventrale Stellung"; vor allem zwischen Männchen aber war auch die "dorsale Stellung" zu beobachten. Bei der letztgenannten Position übernahm stets der dominante Partner die männliche Rolle, auch zwischen Weibchen. So stand bei den von HÜBSCH (1969) zwischen dem damals juvenilen Mato und seinem Vater Camillo beobachteten Scheinpaarungen stets Camillo hinter Mato, während nach dem Rangwechsel (1974) Mato die männliche Haltung einnahm. Auch die obengenannte Autorin hat bereits einen Zusammenhang zwischen den Scheinpaarungen und der Rangstellung vermutet.

Der Verlauf einer Scheinpaarung zwischen Weibchen soll an einem Beispiel verdeutlicht werden (s. auch Abb. 93):

"Margrit streckt Natalie das Becken und die Vulva hin, sich rückwärts auf die Hände stützend. Die kommt sofort. Margrit legt sich auf den Rücken, zieht Natalie an sich, hält sie mit den Beinen umschlungen. Beide sehen sich intensiv an, Margrit mit leicht entblößten Zähnen, und führen seitlich reibende Bewegungen mit der Vulva aus."

Auch hier also wieder eine Paarungsaufforderung, die der männlichen sehr ähnlich ist. Hauptunterschied zum männlichen Verhalten ist die Tatsache, daß die Genitalien seitlich aneinander gerieben werden. Dieses seitliche Reiben ist auch typisch für eine weiter oben erwähnte, sexuell getönte 'Begrüßungsgeste' (s. S. 131), die praktisch eine verkürzte Scheinpaarung darstellt. Ebenso wie "echte" Kopulationen wurden auch Scheinpaarungen in Situationen sozialer Erregung besonders häufig beobachtet.

b.8.5. Die soziale Funktion des Sexualverhaltens und die Auswahl der Sexualpartner

Insbesondere das Auftreten von Scheinpaarungen macht deutlich, daß das Sexualverhalten der Bonobos über die reine Fortpflanzung hinaus eine weitere, soziale Funktion haben muß.

Auf die allgemein spannungsmindernde Wirkung wurde bereits hingewiesen. Im Vergleich zum ebenfalls entspannend wirkenden grooming aber stehen beim Sexualverhalten anscheinend eher das Entstehen und die Festigung individueller Beziehungen im Vordergrund.

Bei der Auswahl der Partner wurden offensichtlich Präferenzen gesetzt. Die Häufigkeit sexueller Handlungen zwischen bestimmten Tieren lag weit über dem Durchschnitt, während andere, vom Alter und Geschlecht der Beteiligten her genauso wahrscheinliche Kontakte nur sehr selten zustande kamen. Ähnliches berichtet auch TUTIN (1975) von wilden Schimpansen.

Dies kann auch mit den Aufzuchtbedingungen der Tiere zusammenhängen. Mato (Frankfurt) beispielsweise paarte sich während der Beobachtungszeit 163mal mit Natalie, dem fremd zur Gruppe gekommenen juvenilen Weibchen; jedoch nur ein einziges Mal mit seiner etwa gleichentwickelten Schwester Daniela. Im selben Zeitraum sah ich 7 Paarungen mit seiner Mutter Margrit, als diese wieder regelmäßige Schwellungen zeigte, außerdem 58 Angebote Matos, die aber von Margrit ignoriert wurden. Wenn Mato sich zu aufdringlich verhielt, schlug sie sogar nach ihm. Das ist insofern erstaunlich, als sie nach den Berichten von HÜBSCH (1969) gegenüber Matos Vater Camillo durchaus nicht zurückhaltend war, sondern ihn im Gegenteil häufig zur Paarung aufforderte.

Ob diese Zurückhaltung zwischen den Geschwistern und zwischen Mutter und Sohn individueller Natur ist, oder ob eine Art 'Inzesttabu' vorliegt, muß durch weitere Untersuchungen geklärt werden. Ähnliche Erscheinungen werden auch von Schimpansen, sowohl gefangenen als auch wilden, berichtet (LEMMON 1971, van LAWICK-GOODALL 1973, LEMMON et al. 1975). Möglicherweise ist eine entsprechende Hemmung eine der Ursachen für die relativ geringe sexuelle Aktivität zwischen den drei adoleszenten Stuttgarter Tieren. Masikini, Kombote und Katrin waren im Kongo gemeinsam aufgewachsen. Das ältere Männchen paarte sich während des Beobachtungszeitraumes nur 10mal mit einem der beiden genannten Weibchen, der jüngere Vernon dagegen 97 mal. Er war während der Aufzucht weniger häufig mit den Weibchen in Kontakt gekommen. Enger Kontakt bereits vor der Pubertät ist eine der Voraussetzungen für das Entstehen einer Geschwisterbeziehung (MENZEL jr. 1974).

Auch diese Differenzen jedoch können individueller Natur oder altersbedingt sein und lassen noch keine allgemeinen Schlüsse zu.

In zwei Fällen aber zeigte sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen sexuellen und sonstigen Sozialbeziehungen zweier Partner.

- a. Mato, der mit Natalie häufig sexuellen Kontakt hat, verteidigt diese gegen andere Gruppenmitglieder in ganz ähnlicher Weise, wie Margrit ihre Kinder verteidigt. Außerdem verhält er sich ihr gegenüber sehr selten aggressiv, versucht nie, ihr Futter wegzunehmen etc. Dies steht im Gegensatz zu seinem sonstigen Verhalten.
- b. Nachdem das adulte Männchen Camillo (Frankfurt) aus der Gruppe entfernt worden war, stieg die Anzahl der Scheinpaarungen zwischen Margrit und Natalie zeitweise stark an (s. Abb. 94). Gleichzeitig besserte sich das vorher recht gespannte Verhältnis zwischen den beiden Weibchen wesentlich.

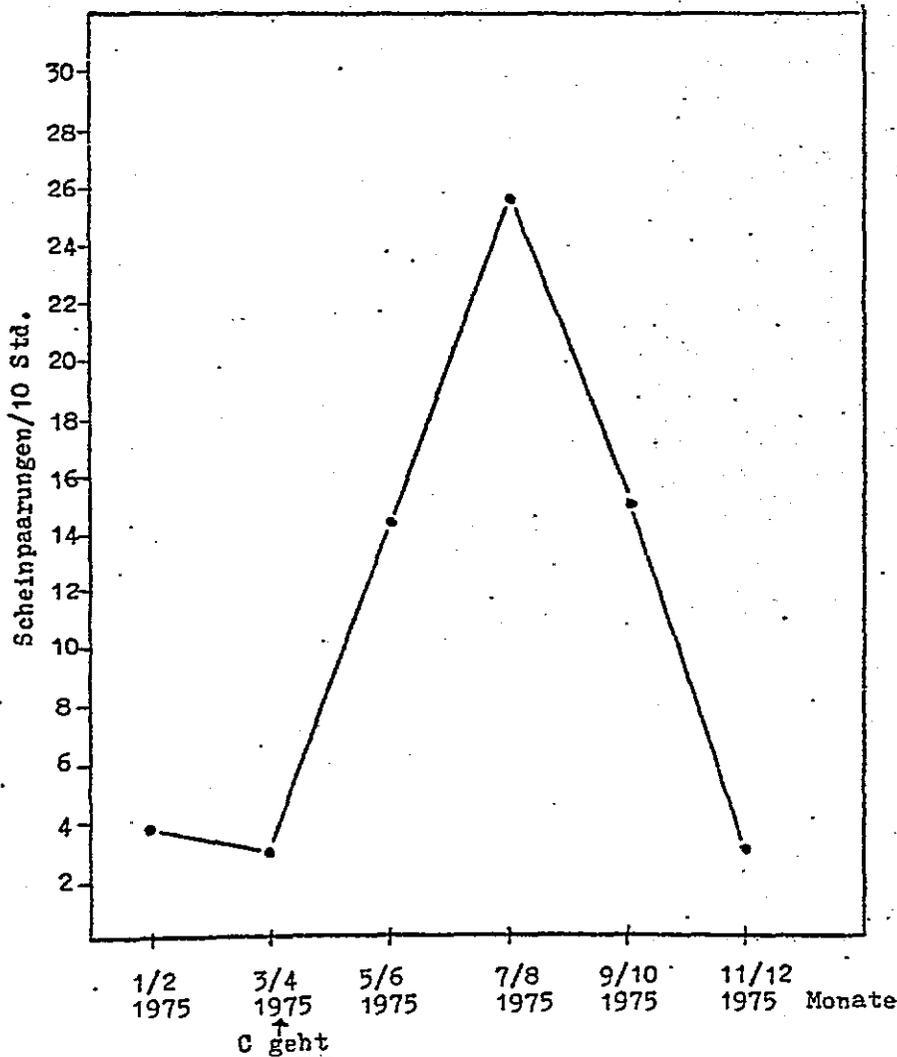


Abb. 94: Scheinpaarungen zwischen Natalie und Margrit (Ffm) 1975

Die Initiative dazu ging fast ausschließlich von Margrit aus. Über die Ursache ihrer plötzlichen Verhaltensänderung kann man nur Vermutungen anstellen. Es ist aber möglich, daß sie die bereits mehrmals mit Erfolg erprobte Taktik der Allianz zweier Tiere gegen ein drittes anwendete. HÜBSCH (1969) berichtet von einem Zusammenschluß der beiden Weibchen Margrit und Camilla gegen Camillo. Als Camilla wegging, richtete sich Margrit gemeinsam mit Camillo gegen Mato. Nach Camillos Ausscheiden aus der Gruppe blieb nur noch Natalie als Alternative, und sofort danach richtete Margrit immer wieder sexuelle Aufforderungen an diese, häufig in Konkurrenz zu den Aufforderungen Matos. Man kann ihr Verhalten natürlich auch als Dominanzdemonstration auffassen, dann bleibt jedoch die Frage offen, warum es erst zu diesem Zeitpunkt gezeigt wurde. Außerdem entspannte sich während dieser Zeit das Verhältnis zwischen den beiden Weibchen merklich.

Trotz aller persönlichen Momente der sexuellen Partnerwahl muß natürlich betont werden, daß auch überindividuelle Gesichtspunkte von Bedeutung sind. Ein adultes Weibchen mit Sexuelschwellung ist für ein Männchen grundsätzlich attraktiver als ein Tier ohne Schwellung. Als Partner von Scheinpaarungen waren vor allem die Jungtiere der Frankfurter und Stuttgarter Gruppen beliebt.

Der allgemeine Zusammenhang zwischen der Häufigkeit sexueller Handlungen und der sozialen Situation einer Gruppe zeigt sich auch darin, daß während der hektischen Zeit der Eingewöhnung der beiden Kleinen in die Stuttgarter Gruppe die durchschnittliche Zahl sexueller Handlungen pro Tier und Stunde etwa 3mal so hoch lag wie anderthalb Jahre später, nach der Stabilisierung der Gruppenstruktur. Der letzte Wert entspricht etwa dem Durchschnittswert der Frankfurter Gruppe.

Insgesamt gesehen kann man die starke Betonung der sozialen Komponente, neben der Variabilität in der Form, als charakteristisch für das Sexualverhalten der Bonobos bezeichnen. Dies wird besonders daran deutlich, daß die Anzahl 'nicht-funktioneller' (im Sinne der Fortpflanzung) Scheinpaarungen bei den beobachteten Tieren etwa genauso hoch liegt wie die der Kopulationen.

b.9. Das Verhalten gegenüber Jungtieren

Mit dem Begriff 'Jungtiere' sollen hier alle infantilen und juvenilen Gruppenmitglieder zusammengefaßt werden. Die Einteilung der Altersklassen erfolgt nach van LAWICK-GOODALL (1975). Sie bezeichnet als

- a. Infantile Periode : Lebensalter 0-5 oder 6 Jahre
- b. Juvenile Periode : Lebensalter 5-6 bis ca. 9 Jahre
- c. Adoleszente Periode: Lebensalter ca. 9 bis etwa 13-14 Jahre

Unter Gefangenschaftsbedingungen geht die Entwicklung anscheinend etwas rascher vor sich, wahrscheinlich wegen der besseren Ernährungsbedingungen.

Nach dieser Einteilung befanden sich in den Bonobogruppen während der Beobachtungszeit

- 1 infantiles Tier (Salonga)
- 2 Tiere (Desmond und Vernon) in der infantil/juvenilen Übergangsphase
- 4 juvenile Tiere (Daniela, Katrin, Kombote, Masikini)
- 1 Tier (Natalie) in der juvenil/adoleszenten Übergangsphase.

Diese Daten machen deutlich, daß die hier beschriebenen Verhaltensweisen weniger noch als in anderen Bereichen eine allgemeingültige Aussage darstellen können. Es handelt sich um die Beschreibung von Einzelfällen, insbesondere in Bezug auf Mutter-Kind-Beziehungen und das Verhältnis zwischen adulten Bonobos und Jungtieren. Der Bericht von HÜBSCH (1969) über die soziale Entwicklung von Daniela während der ersten Lebenswochen ist wegen der damaligen dominierenden Stellung und des abnormen Verhaltens von Camilla, die sich während meiner Beobachtungen nicht mehr bei der Gruppe befand, nicht direkt vergleichbar.

b.9.1. Die Mutter-Kind-Beziehung

Wie bereits oben erwähnt, kann diese Beziehung nur am Beispiel Margrit-Salonga bzw. Margrit-Daniela geschildert werden. Das Verhalten Margrits während und unmittelbar nach der Geburt ihres ersten Kindes Pan ist von KIRCHSHOFER (1962) beschrieben worden. HILL (1968) berichtet über das Verhalten des Weibchens Linda kurz nach ihrer ersten Geburt.

⊗ Das im Februar 1977 in Bantustan geborene Jungtier (s. S. 103) mußte in menschliche Pflege gegeben werden, da die Mutter (Kombote) sich nicht um sie kümmerte. Sie prägte das Kind zwar an sich, ließ aber die Umgebung nicht annehmen. Sie war sehr scheu und ließ sich nicht anfassen.

Meine Beobachtungen begannen an Salongas zweitem Lebenstag. Sie ist, nach Mato und Daniela, das dritte überlebende Kind Margrits. Die beiden älteren Geschwister befinden sich bis heute noch bei der Gruppe, beide sind von Margrit aufgezogen worden. Sie erwies sich von Anfang an als gute und sorgfältige Mutter. (s. auch KIRCHSHOFER 1962).

Tragen und Halten des Kindes

In den ersten Lebenswochen unterstützte Margrit Salonga meist mit einer Hand, wenn sie lief (s. Abb. 76). Gelegentlich aber hing das Kind frei unter ihrem Bauch und klammerte sich selbständig fest. Im Sitzen stützte Margrit Salonga mit den Oberschenkeln und verschränkten Armen; diese Haltung ist als typischer 'Bonobositz' nach HÜBSCH (1969) bekannt geworden. (s. auch Abb. 25).

Die Mutter schob den Kopf des Kindes immer wieder an ihre Brust, wenn dieser hintenüberfiel. Etwa von der 8. Lebenswoche an hielt sich Salonga völlig selbständig an Margrit fest und wurde nur noch selten beim Laufen unterstützt. Die oben beschriebene Sitzhaltung dagegen zeigte Margrit auch bei Ende der Beobachtungen noch, so daß Salonga stets entspannt bei der Mutter schlafen konnte. Kurze Strecken legte das Weibchen dann im 'Krückengang' (s. S. 26) zurück.

Die nächste, einschneidende Veränderung fand um die 21. Lebenswoche des Kindes herum statt. Zu diesem Zeitpunkt sah ich Salonga das erste Mal im Jockeysitz auf ihrer Mutter reiten. Dabei machte sie bereits einen recht sicheren Eindruck. Da jedoch im Käfig keine größeren Entfernungen zurückgelegt werden müssen, ritt sie nicht sehr häufig auf ihrer Mutter. Bei Aufregung oder Gefahr aber klammerte sich Salonga auch bei Ende der Beobachtungen, im Alter von 2 Jahren und 9 Monaten, sofort an Margrits Bauch.

Die eigenen Bemühungen Salongas, sich fortzubewegen, wurden von Margrit zumindest nicht verhindert, häufig sogar unterstützt. Bereits in der ersten Lebenswoche ließ sie die Kleine frei neben sich in der Holzwolle liegen und strampeln. Gegen Ende der 3. Lebenswoche begann sie mit Bewegungsspielen, wie sie auch HÜBSCH (1969) beschreibt,

indem sie Salonga hochhob, sie schaukelte etc. 'Laufübungen' sah ich von der 19. Lebenswoche an. Margrit hielt Salonga dabei an einem Arm und rutschte langsam rückwärts, woraufhin diese hinterherzukrabbeln versuchte. Eine Entfernung des Kindes aus der Reichweite der Mutter wurde durch Festhalten an Armen oder Beinen verhindert.

Die ältere Tochter, Daniela, war zum Zeitpunkt der Geburt ihrer Schwester knapp 5 Jahre alt. Ein Reiten auf der Mutter konnte ich nie beobachten, stattdessen aber zeigte sie eine Verhaltensweise, die van HOOFF (1973) bei Schimpansen als 'mount-walking' bezeichnet (s. Abb. 76). Dabei legte sie von hinten die Arme auf oder um Margrit, wenn diese lief, und ging auf diese Weise an sie gedrückt hinter ihr. Van HOOFF hält das 'mount-walking' für ontogenetisch verwandt mit dem dorsalen Reiten des Jungtieres, so daß sich das Verhalten Danielas möglicherweise daraus entwickelt hat.

Beaufsichtigung und Schutz des Kindes

Wie schon erwähnt, war Margrit eine aufmerksame und sorgfältige, aber keineswegs überängstliche Mutter. Hier machte sich wohl ihre Erfahrung mit den beiden anderen Kindern bemerkbar. So legte sie Salonga schon vom ersten Tag an frei neben sich in die Holzwohle, und Camillo, der Vater, durfte das Kind bereits zu diesem Zeitpunkt groomen; allerdings beobachtete die Mutter ihn dabei sehr genau. Den anderen Gruppenmitgliedern gegenüber war sie zurückhaltender und drehte sich weg, wenn diese das Jungtier berühren wollten. Sie ließ aber zu, daß sie es aus der Nähe betrachteten.

Die ersten Krabbelübungen auf dem mütterlichen Körper unterband Margrit nur dann, wenn Salonga in Gefahr geriet, hinunterzufallen. Später ermutigte sie das Kind zum selbständigen Krabbeln, hielt es aber fest, wenn es außer Reichweite laufen wollte. Zu dieser Zeit, zwischen der 12. und 15. Lebenswoche, durfte die ältere Schwester Daniela die Kleine häufig umhertragen (zum erstenmal beobachtet in der 12. Woche). Außerdem wurde Margrit auch den Annäherungsversuchen ihres erwachsenen Sohnes Mato gegenüber toleranter, gelegentlich durfte er Salonga berühren. Natalie gelang dies erst einige Wochen später, wahrscheinlich aber nicht zuletzt durch ihre ängstliche Haltung gegen-

über Margrit bedingt. Camillo konnte Salonga inzwischen nahezu uneingeschränkt berühren, solange Margrit sie festhielt.

Um die 19. Lebenswoche herum begann Salonga, sich auch außerhalb der direkten Reichweite Margrits zu bewegen. Diese ließ das zwar zu, beobachtete das Kind aber sehr genau.

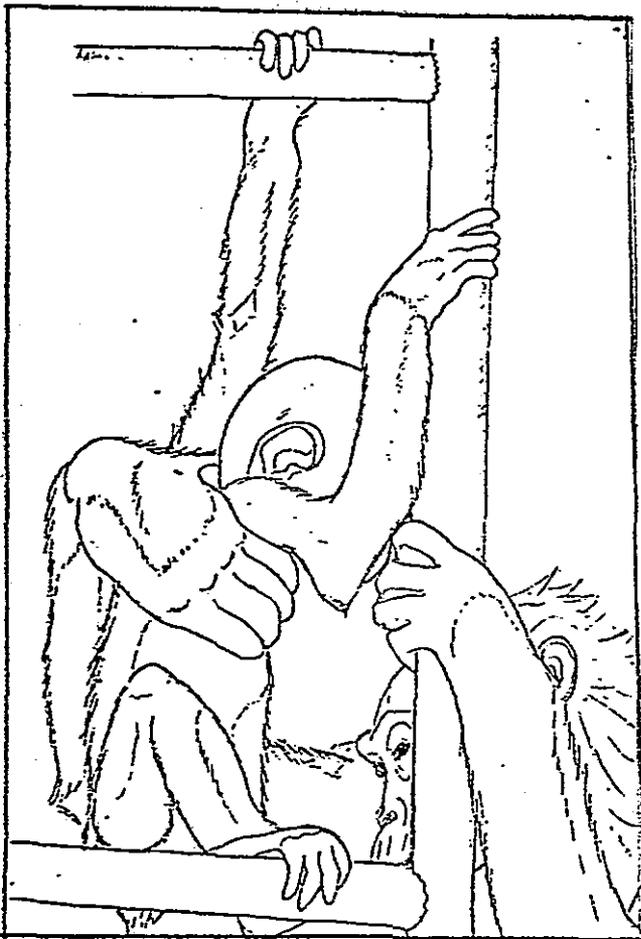


Abb. 95: Sobald das Kind in Gefahr schien, z.B. beim Klettern herunterzufallen drohte, wurde es von der Mutter aufgenommen.

Sobald es irgendwie in Gefahr schien, sei es, daß es zu dicht an eine Kante herankam oder sich Mato näherte etc., stürzte Margrit hin und nahm es auf. Auch die ersten Kletterübungen wurden kritisch beobachtet, sobald eine gewisse Höhe überschritten war, wurde Salonga anfangs zurückgeholt. Besonders aufmerksam war Margrit, wenn Daniela das Kind trug. Schon die Andeutung einer Spieljagd zwischen Mato und Daniela oder die Tatsache, daß Daniela die Kleine einen Augenblick alleine auf einem Podest sitzen ließ, reichten aus, um Margrit zum Zurückholen zu veranlassen. Allmählich aber wurde sie auch in diesem Punkt gelassener, und so durfte Salonga später einige Sekunden bei Camillo oder Daniela alleine bleiben, wenn Margrit einmal kurz den Käfig wechselte. Auch ein Abstürzen beim Klettern schien die Mutter nicht mehr zu

befürchten, denn sie ließ das Kind ruhig ca. 3m über dem Boden alleine stützen es nur gelegentlich oder half ihm auf ein Podest. In einem Punkt allerdings war sie nach wie vor sehr aufmerksam und vorsichtig: Wenn sich Salonga der Podestkante im Käfig näherte, die etwa 70 cm über dem Bodenniveau lag. Immer wieder holte sie sie zurück, wenn sie

in die Nähe der Kante kam, und ihre Vorsicht ließ hier auch nur sehr langsam nach.

Diese Entwicklung zog sich etwa bis zum 12. Lebensmonat Salongas hin. Zu dieser Zeit wurden zwei Veränderungen im Verhalten des Kindes deutlich: Seine Lokomotion wurde geschickter und sicherer (s. S. 85), und es begann, intensivere und aktive Sozialbeziehungen zu den übrigen Gruppenmitgliedern aufzunehmen.



Abb. 96: Anschmiegen des Kindes an die Mutter bei Schrecken oder Unsicherheit

te oder verängstigt war, lief sie zur Mutter und setzte sich eng hinter sie; oder aber sie schrie ängstlich, woraufhin Margrit ihr sofort zu Hilfe kam.

Margrits Funktion bestand nun vor allem darin, Salonga aus sozialen 'Gefahren' zu retten, wenn das Spiel mit Daniela zu rauh wurde, oder wenn Camillo und Mato sich gegenseitig bedrohten etc. Auch Salonga stürzte inzwischen bei jeder Aufregung aktiv zu Margrit (s. Abb. 96). Seit dieser Zeit hat sich das Verhältnis zwischen Mutter und Kind nur noch graduell verändert, d.h. Margrit griff auch bei etwas rauheren Spielen nicht mehr sofort ein usw.

Das Verhältnis Margrits zur älteren Tochter, Daniela, entspricht in Bezug auf die Verteidigung durch die Mutter im Prinzip immer noch dem oben beschriebenen Zustand, selbst als diese, gegen Ende der Beobachtungen, 7 1/2 Jahre alt war. Sobald Daniela sich irgendwie bedroht fühlte

Emotionale Beziehungen und Toleranz dem Kind gegenüber
Margrit groomte Salonga von Anfang an häufig und intensiv, die Folge davon war, daß diese zunächst fast kahl wurde. Auch später hielt dies Verhalten an, lediglich die Intensität ließ als Folge der größeren Selbständigkeit des Kindes allmählich nach. Es war oft zu beobachten, vor allem in den ersten Lebenswochen des Kindes, daß Margrit Salonga aufmerksam betrachtete und mit Fingern und Lippen untersuchte. Dies vorsichtige Inspizieren hatte gelegentlich durchaus Ähnlichkeit mit einem Streicheln und Küssen des Kindes. War Salonga verängstigt, so drückte Margrit sie an sich und klopfte ihr leicht den Rücken. Sie reagierte auch immer auf die 'Schnute' ('pout face') der Kleinen, wenn diese aufgenommen werden wollte. (s. Abb. 97). Ein Abstreifen des Kindes kam dagegen sehr selten vor.



Abb. 97: Wenn das Kind aufgenommen werden wollte und die Mutter nicht sofort reagierte, machte es 'Schnute' ('pout face') und sah sie intensiv an. Außerdem wurden 'huh-huh'-Laute geäußert.

Ich sah nie, daß die Mutter Salonga bestrafte; selbst wenn diese zum zehnten Male hintereinander auf die Podestkante zulief, holte Margrit sie zwar ungeduldig, aber ohne Anzeichen direkter Aggression zurück.

Spiele zwischen Mutter und Kind waren selten, das lag sicher nicht zuletzt an der generell sehr geringen Spielfreudigkeit Margrits. Dagegen durfte Salonga auf Margrit herumklettern, sie an den Haaren ziehen, ihr auf den Kopf steigen usw., ohne daß diese unwillig reagierte.

Obwohl im allgemeinen ihr Verhalten in Bezug auf Nahrung recht aggressiv war, zeigte die Mutter gegenüber Salongas Versuchen, etwas von ihrem Futter zu bekommen, eine relativ hohe Toleranz. So erlaubte sie dem Kind einige Male, von ihren Früchten etc. abzubeißen, gelegentlich duldete sie auch, daß Salonga ein Stück Nahrung wegnahm. Allerdings zog sie ihr auch oft unsanft das Futterstück fort, von dem diese gerade abbeißen wollte. Dagegen durfte Salonga bis zum Ende meiner Beobachtungen, im Alter von 2 Jahren und 9 Monaten, ungehindert an der Brust trinken.

Nachts teilte Salonga stets das Schlafnest mit ihrer Mutter. Während der beiden Nachtbeobachtungen sah ich Margrit und ihr Kind nach Einbruch der Dunkelheit bis zum Hellwerden stets in Körperkontakt, bei der letzten Beobachtung war Salonga 3 Jahre und vier Monate alt. Daniela, die ältere Tochter, schlief im Alter von 7 1/2 Jahren, während der ersten Nachtbeobachtung, nicht mehr im Nest der Mutter. Bereits zu Beginn der Untersuchungen, als sie 5 Jahre alt war, sah ich sie nicht mehr bei Margrit trinken.

Dagegen bestand noch eine starke emotionale Bindung zwischen Daniela und Margrit. Wie schon erwähnt, verteidigte Margrit auch ihre ältere Tochter in sozialen Auseinandersetzungen. Bei plötzlichem Schrecken etc. setzte sich Daniela hinter die Mutter und preßte sich an sie. Vor allem kurz nach der Geburt der Schwester, gelegentlich aber noch bis zum Ende der Beobachtungen versuchte sie mit 'Schnute' ('pout face') und leisen 'huh-huh'-Lauten vor Margrits Bauch zu rutschen. Diese schob sie stets sanft, aber nachdrücklich wieder hinter ihren Rücken (s. Abb. 98 und 99).

Das Anschmiegen an den Rücken und das 'mount-walking' (s. Abb. 76) dagegen versuchte Margrit nicht zu unterbinden. Wenn Daniela ängst-

lich schrie, lief sie häufig zu ihr hin und umarmte sie beruhigend. Oft groomte sie sie ausgiebig, wobei sich diese ebenfalls zu beruhigen schien. Die Toleranz in Bezug auf Nahrung war geringer als gegenüber Salonga, allerdings gelang es Daniela gelegentlich, eine Frucht von Margrit zu stehlen und dann durch lautes Geschrei zu verhindern, daß diese sie ihr wieder abnahm. Das hätte kein anderes Gruppenmitglied (außer Salonga) gewagt. Margrit war stets Bezugs- und Fluchtpunkt für Salonga und Daniela. Unter diesem Gesichtspunkt kann man auch den panischen Schrecken Danielas verstehen, als Margrit selbst einmal versehentlich nach einem Sprung auf ihr landete und sie sehr erschreckte. Daniela sprang auf, sah sich nach der Mutter um und mußte feststellen, daß eben diese auch der Grund für ihren Schrecken war. Daraufhin stand sie einige Sekunden wie versteinert, um sich dann mit schrillen Schreien selbst zu umklammern, bis Margrit kam und sie umarmte. Es dauerte aber einige Minuten, bis Daniela sich wieder beruhigt hatte.

Zeitweise machte Daniela fast einen unselbständigeren Eindruck als ihre jüngere Schwester, sie lag häufig neben ihrer Mutter, groomte sie und drückte sich an sie, während Salonga mit den anderen spielte. Das könnte mit den frühkindlichen Erfahrungen Danielas zusammenhängen, von denen HÜBSCH (1969) berichtet. Danach wurde sie im Alter von wenigen Wochen häufig von Camilla, einem dominanten, kinderlosen älteren Weibchen 'gekidnappt', trotz ihres heftigen Protestes. Bei der Geburt Salongas dagegen war Margrit unangefochten das ranghöchste Tier der Gruppe, und die jüngste Tochter geriet nie in Gefahr, gegen ihren Willen von einem anderen Gruppenmitglied festgehalten zu werden. Dies gab ihr wahrscheinlich die Sicherheit, mehr freiwillige Kontakte aufzunehmen.

b.9.2. Das Verhalten der Gruppenmitglieder gegenüber einem Jungtier und die Rolle der älteren Geschwister

Auch hier steht wieder nur die Beziehung zu Salonga als Modellfall zur Verfügung. Das Verhalten der übrigen Frankfurter Bonobos ihr gegenüber soll kurz geschildert werden.

Daniela, die ältere Schwester

Daniela war bei der Geburt des Jungtiers knapp 5 Jahre alt. Von Anfang an zeigte sie großes Interesse für den Säugling, betrachtete ihn und versuchte ihn zu berühren. In der zweiten Lebenswoche Salonga gestattete die Mutter ihr schließlich, das Kind zu groomen. In der 12. Woche gelang es Daniela, den Säugling nach wiederholten Versuchen von der Mutter weg vor ihren Bauch zu ziehen. Sie trug ihn vorsichtig herum, hielt ihn sorgfältiger fest, als es Margrit zu dieser Zeit tat. Mindestens mit einer Hand drückte sie das Kind dauernd an sich und kletterte sehr langsam. Häufig lief sie auch biped und hielt Salonga mit beiden Händen fest. Spielaufforderungen von Mato wurden ignoriert. Das Verhalten Danielas war dem Margrits sehr ähnlich. Sie groomte das Kind, streichelte und küsste es. Wenn es zu jammern oder strampeln begann, klopfte sie ihm beruhigend auf den Rücken. Sie hielt sich, ebenso wie die Mutter, im Liegen oft mit den Füßen an einer Stange etc. über sich fest, um Salonga mit den Oberschenkeln zu stützen. Diese Haltung zeigte sie sonst sehr selten. Eine ähnliche Nachahmung des mütterlichen Verhaltens durch die Tochter schildert auch van LAWICK-GOODALL (1973) bei wilden Schimpansen.

Margrit beobachtete Daniela zwar aufmerksam, überließ ihr aber das Kind meist für einige Minuten, hopste fast übermütig durch den Käfig, schaukelte, etc. Auch Salonga zeigte keinerlei Anzeichen von Angst oder Unbehagen, wenn die Schwester sie hielt. Daniela verteidigte den Säugling vor den übrigen Gruppenmitgliedern fast intensiver, als Margrit das tat. Wenn jemand das Kind berühren wollte, drehte sie sich weg oder wich aus. Etwa vom 6. Lebensmonat an spielte sie häufig mit ihm, meist sanfte Varianten des Rangelns und Spielbeißens.

Diese enge Beziehung zwischen den beiden Schwestern änderte sich kaum, bis Salonga etwa 14 Monate alt war. Zu diesem Zeitpunkt veränderte sich auch deren Verhältnis zur Mutter. Salonga wurde selbständiger und nahm von sich aus Kontakt mit anderen Mitgliedern der Gruppe auf. Margrit konzentrierte ihre Aufmerksamkeit in sozialen Konfliktsituationen jetzt vor allem auf die jüngere Tochter, um sie rechtzeitig 'retten' zu können. Möglicherweise empfand Daniela die Schwester erst jetzt als echte Konkurrenz für sich selbst, da die Aufmerksamkeit der

Mutter in solchen Situationen bisher noch mehr ihr gegolten hatte, weil Salonga meist ohnehin an der Mutter hing. Auf alle Fälle wurde Danielas Verhalten gegenüber der Schwester allmählich aggressiver, sie neckte sie häufig, nahm ihr Futter weg, schubste sie, sobald sie sie allein erwischte. Gelegentlich trug sie Salonga zwar noch, dies endete aber meist in einem rauen Spiel. Salonga schrie dann empört, woraufhin prompt Margrit kam und sie an sich drückte. Obwohl sich dies häufig wiederholte, wurde die Mutter nur sehr selten Daniela gegenüber aggressiv. Als sie schließlich doch einmal nach ihr schlug, schrie diese entsetzt und wurde von Margrit getröstet. Dieses 'eifersüchtige' Verhalten der älteren Schwester hatte sich bis zum Abschluß der Beobachtungen nicht geändert, damals war Daniela 7 1/2 Jahre alt.

Ein ähnlich gespanntes Verhältnis bestand zwischen Mato und seiner Schwester Daniela. Obwohl auch er mit Daniela gespielt und sie gestreichelt hatte, als diese wenige Wochen alt war (s. HÜBSCH 1969), schubste und jagte er sie während meiner Beobachtungen häufig, und Margrit griff ebenso zu ihrer Verteidigung ein, wie sie das zwischen Salonga und Daniela tat. Allerdings schlug sie dabei recht energisch nach ihm. Er zeigte dann zwar ein 'Angstgrinsen', ließ sich aber nicht davon abhalten, bei nächster Gelegenheit wieder nach seiner Schwester zu treten. Salonga gegenüber dagegen verhielt sich Mato nie aggressiv. Allerdings muß hinzugefügt werden, daß auch die Angriffe Matos und Danielas auf die jeweils jüngeren Geschwister nicht sehr heftig waren und eher den Eindruck einer Provokation machten.

Zusammenfassend gesehen, erweist sich das Verhältnis zu den jüngeren Geschwistern als ambivalent. Einerseits versucht vor allem Daniela, das Verhalten der Mutter nachzuahmen, andererseits aber stellt die jüngere Schwester eine Konkurrenz in Bezug auf die Aufmerksamkeit Margrits dar. Zwischen altersmäßig weiter auseinander liegenden Geschwistern scheint dagegen kaum Konkurrenz zu herrschen.

Mato, der ältere Bruder

Mato war zum Zeitpunkt von Salongas Geburt 9 1/2 Jahre alt. Auch er zeigte großes Interesse an seiner Schwester. Allerdings gestattete ihm Margrit in den ersten Wochen nur selten eine Berührung. Später

nutzte er meist die Gelegenheiten, bei denen Daniela sie trug, zu einem Kontakt mit Salonga. Dabei strich er ihr vorsichtig über Bauch oder Rücken, woraufhin diese häufig mit 'Spielgesicht' ('play face') reagierte. Während Salongas erstem Lebensjahr blieb die Beziehung zwischen den beiden auf solche recht seltene Begebenheiten beschränkt. Dann aber, als das Kind selbständiger zu werden begann, nahm es auch von sich aus häufig Kontakt zu Mato auf. Im Gegensatz zu dem mütterlichen Verhalten Danielas entwickelte sich zwischen Salonga und ihrem Bruder eine Art 'Spielpartnerschaft'. Im zweiten Halbjahr 1974, als die Kleine 1 1/2 Jahre alt war, bevorzugten sich die beiden gegenseitig vor allen anderen als Spielpartner. Dies änderte sich bis zum Ende der Beobachtungen nicht. Anfangs waren Kitzel- und Rangelspiele häufiger, später auch Jagdspiele, wobei sich Mato absichtlich ungeschickt anstellte, damit Salonga ihn einholen konnte. Im dritten Lebensjahr Salongas kam zu dieser Spielpartnerschaft auch eine sexuelle Komponente hinzu, denn Mato war Salongas bevorzugter Partner für Scheinpaarungen. Er wurde ihr gegenüber nie aggressiv, und als diese nicht mehr ausschließlich auf Margrit als Bezugspunkt fixiert war, flüchtete sie vor den Angriffen Danielas gelegentlich auch hinter seinen Rücken. Salonga durfte im Alter von drei Jahren hin und wieder von Matos Früchten abbeißen oder ihm einen Apfel stehlen, ohne daß er sie bedrohte. Entsprechend häufig bettelte sie bei ihm. Gelegentlich durfte sie auf seinem Rücken reiten. Trotzdem erschien die Beziehung zwischen Mato und Salonga am ehesten geeignet, einen Ersatz für die Spielpartnerschaft mit Gleichaltrigen zu bieten, die für die Entwicklung adäquaten Sozialverhaltens von großer Bedeutung ist.

Camillo, adultes Männchen

Camillo, der Vater Salongas, war zum Zeitpunkt der Geburt etwa 21 Jahre alt. Er war bereits bei der Aufzucht von Mato und Daniela dabei. Nach dem Bericht von HÜBSCH (1969) hatte er kaum Kontakte zu dem Säugling Daniela und teils freundliche, teils aber auch aggressive Kontakte zu Mato, der damals knapp 5 Jahre alt war. Um Salonga jedoch bemühte er sich sehr intensiv. Schon in der ersten Lebenswoche versuchte er immer wieder, das Kind zu groomen, und schließlich wurde es ihm von Margrit auch gestattet. Später, als

Salonga ihre ersten Krabbelübungen machte, lag er häufig in der Nähe Margrits und sah ihr zu, streckte ihr den Kopf oder eine Hand hin. Näherte sich Salonga, so strich er ihr behutsam über den Bauch oder den Rücken, oft auch unter dem Kinn entlang, wobei er ihr den Kopf hob, und sah sie dann intensiv an.

Gelegentlich berührte er sie sanft mit dem Mund. Spiele zwischen Camillo und Salonga waren selten, manchmal fuhr er ihr mit einem Finger immer wieder um den Mund herum und zog ihn fort, wenn diese danach beißen wollte. Später, als sich Salonga im Alter von ca. 11 Monaten bereits einigemale außerhalb der direkten Reichweite Margrits aufhalten durfte, saß sie häufig vor Camillo wie vorher vor ihrer Mutter. Sie schien es zu mögen, daß er seine Hand von hinten um ihren Bauch legte, wenn sie bei ihm saß. Nahm er sie nämlich fort, so zog sie sie oft wieder vor sich (s. Abb. 100).

Camillo bot Salonga anscheinend ein ähnliches Gefühl der Sicherheit wie Margrit, denn bei kleineren Konflikten mit Daniela setzte sie sich oft auch vor ihn. Margrit ließ das Kind gelegentlich vor dem Männchen sitzen, wenn sie kurz in den anderen Käfig wechseln wollte. Hatte Camillo genug von solchem 'Babysitting', so stand er auf, blieb aber hinter Salonga stehen. Margrit kam auf dieses Signal hin stets sofort und nahm Salonga auf.

Spielverhalten zwischen Vater und Tochter war zwar auch gelegentlich zu beobachten, stand aber nicht so im Mittelpunkt der Beziehung wie gegenüber Mato. Insgesamt überwogen die 'betreuenden' Anteile im Verhalten Camillos. 'Mütterliche' Verhaltensweisen von Schimpansenmännchen gegenüber Kindern wurden schon in einigen Fällen beobachtet (u.a. HINDE 1971, LEMMON 1971, van LAWICK-GOODALL 1975). Auch Camillo gestattete Salonga häufig, von seinem Futter abzubeißen. Möglicherweise läßt sich der folgende Vorfall in irgendeiner Weise mit einem Futterbetteln oder -weitergeben in Verbindung bringen:

"Camillo und Salonga sitzen sich gegenüber, beide auf Futterresten kauend. Dann berühren sich beide mit Lippen und Zungen gegenseitig am Mund, belecken wechselseitig die Lippen. Camillo umschließt dann mit seinem Mund den von Salonga ganz."

Ich möchte die Deutung dieser Begebenheit zunächst offenlassen. Zusammenfassend ist hervorzuheben, daß Camillos Verhältnis zu Salonga



Seite 195:

Abb. 98 (oben links): Die ältere Tochter Daniela schmiegte sich auch nach der Geburt der Schwester noch häufig an die Mutter

Abb. 99 (oben rechts): Versuchte sie jedoch vor die Mutter zu rutschen, so schob sie diese stets wieder hinter sich

Abb. 100 (unten links): Das adulte Männchen Camillo spielte oft "Babysitter" für das Jungtier. Nahm er seine Hand vor ihr fort, so zog sie sie häufig wieder um sich

Abb. 101 (unten rechts): Camillo groomte Salonga ausgiebig

Seite 197:

Abb. 102 (oben links): Als Salonga etwa 2 Jahre alt war, hielt sie sich häufig bei ihrer "Zweitmutter" Natalie auf, die gleichzeitig Spielpartner war

Abb. 103 (unten links): Von den drei juvenilen Stuttgarter Tieren war das Männchen, Masikini, das "mütterlichste" und betreute häufig die beiden Jungtiere

Abb. 104 (rechts): Die juvenilen Stuttgarter Bonobos trugen die kaum kleineren Jungtiere häufig umher



zwar mehr spielerische Elemente enthielt als die Beziehung zu Daniela und Margrit, daß aber die 'mütterliche' Komponente dennoch weit überwog. Trotz allem jedoch war Salonga gegenüber den beiden Männchen sehr vorsichtig, wenn diese imponierten, und wich ihnen dann sofort aus.

Natalie, adoleszentes Weibchen

Natalie, zum Zeitpunkt der Geburt Salongas ca. 7jährig, lebte damals erst seit 16 Monaten in der Gruppe. Ihre Integration schien noch sehr mangelhaft, insbesondere das Verhältnis zu Margrit und auch Daniela war gespannt. So ist es sicherlich nicht mit mangelndem Interesse, sondern mit der ablehnenden Haltung Margrits und der Ängstlichkeit Natalies zu erklären, daß sie erst Kontakt mit dem Kind aufnahm, als dieses etwa 5 Monate alt war. Sie hatte bis dahin alle Vorgänge offensichtlich interessiert, aber stets aus Entfernung beobachtet. Dann arbeitete sie sich bei den grooming-Sitzungen mit Margrit allmählich näher an Salonga heran und berührte sie schließlich vorsichtig mit den Lippen.

Auf solche gelegentlichen Berührungen blieb die Beziehung auch in den nächsten Monaten beschränkt. Als das Kind aber ein Alter von ca. 10 Monaten erreicht hatte, machte Natalie die ersten vorsichtigen Versuche, Salonga an sich zu ziehen, wenn diese einmal alleine saß. Salonga näherte sich ihr zwar häufig und sah sie an, sobald Natalie aber Anstalten machte, sie zu ergreifen, rannte sie davon. Das Weibchen ließ sie auch stets gehen und erreichte damit, daß das Kind allmählich zutraulicher wurde. Außerdem versuchte Natalie Salonga durch Grimassenschneiden, Wackeln mit dem Kopf etc. für sich zu interessieren. Später nahm sie häufig Zweige quer in den Mund dabei, erstens wurde die Wackelbewegung damit verstärkt, und zweitens konnte Salonga meist nicht widerstehen und griff danach. Mit dieser beharrlichen Taktik erreichte Natalie schließlich, daß Salonga sich von ihr tragen ließ, das erste Mal, als sie etwa 16 Monate alt war. Seit dieser Zeit wurde die Beziehung zwischen den beiden zusehends enger, und Natalie übernahm eine ganze Reihe 'mütterlicher' Funktionen, hob Salonga von Podesten herunter, wenn diese die Hand nach ihr ausstreckte etc. Begünstigt wurde diese Entwicklung durch das zuneh-

mend aggressive Verhalten Danielas gegenüber ihrer Schwester, und zwar in doppelter Weise. Einmal wich Salonga ihr jetzt meist aus, während sie früher häufig von Daniela getragen wurde. Zum anderen aber hatte Natalie möglicherweise bemerkt, daß sie auf diese Weise ihre Position gegenüber Daniela wesentlich verbessern konnte. Hatte sie früher bei Auseinandersetzungen mit ihr stets den Kürzeren gezogen, weil Margrit immer zu Danielas Gunsten eingriff, so mußte Daniela unweigerlich einen Angriff Margrits auf sich ziehen, wenn sie Natalie mit Salonga attackierte. Natalie erschien auf alle Fälle wesentlich selbstbewußter gegenüber Daniela, wenn sie Salonga trug. Später griff Natalie auch selbst ein, wenn Daniela ihre Schwester wieder einmal ärgerte, da ihr die Unterstützung Margrits sicher war.

Gegen Ende ihres zweiten Lebensjahres schließlich, vor allem, nachdem Camillo aus der Gruppe entfernt worden war, hielt sich Salonga ebensohäufig bei Natalie wie bei Margrit auf. Sie ritt auf ihr oder wurde vor dem Bauch getragen. Natalie groomte sie gelegentlich und ließ sie auch von ihrem Futter abbeißen. Sogar aus dem Mund nahm ihr Salonga ab und zu Futterstücke, ohne daß das Weibchen aggressives Verhalten zeigte. Was aber Natalie im Vergleich zu Margrit wahrscheinlich am attraktivsten machte, war die Tatsache, daß sie häufig mit dem Kind spielte, und zwar in einer weniger rauhen Weise als Mato. (s. auch Abb. 102). Seit dieser engeren Beziehung zu Natalie versuchte Salonga häufig, Paarungen zwischen dieser und Mato zu stören. Wurde sie aber ernstlich erschreckt, so stürzte Salonga nach wie vor auf Margrit zu und umgekehrt. Dies muß abschließend noch einmal betont werden: Trotz aller "Ersatzmütter" war Margrit immer noch Mittelpunkt und wichtigste Bezugsperson für Salonga.

b.9.3. Pflegeverhalten zwischen Tieren gleicher oder benachbarter Altersgruppen

Gelegentlich sind Verhaltenselemente, die typischerweise zwischen Mutter und Kind auftreten, auch zwischen anderen Gruppenmitgliedern zu beobachten. Einige Beispiele wurden bereits im letzten Kapitel genannt. Dabei handelte es sich vor allem um Beziehungen, die von dem Altersunterschied der Tiere her ein wirklich 'mütterliches' (bzw. 'väterliches') Verhalten ermöglichten, d.h. das ältere Tier zeigte eine relativ große und vor allem konstante Toleranz dem jüngeren gegenüber. Die Beziehungen zwischen Individuen gleicher oder benachbarter Altersgruppen sind häufig nicht von dieser ständigen Toleranz geprägt. Neben betreuenden Verhaltensweisen sind oft auch aggressive Verhaltenselemente sichtbar. Ein Sonderfall ist in dem Verhältnis der beiden Schwestern Daniela/Salonga bereits oben beschrieben worden. Daher möchte ich an dieser Stelle noch einige weitere Beispiele solcher Beziehungen beschreiben.

Die Frankfurter Bonobogruppe

In den Tagen unmittelbar nach der Geburt Salongas sah ich Daniela das erste Mal auf Natalies Rücken reiten. Möglicherweise war dies bereits vorher der Fall, nach der Geburt aber kam es mehrmals in fast jeder Stunde vor, daß sie versuchte, im Jockeysitz auf Natalie zu reiten. Da diese kaum größer war als Daniela, ergab sich eine veränderte Haltung, d.h. sie ließ die Füße herunterhängen.

Dieses Reiten hielt an, bis Daniela etwa 6 Jahre alt war. Auch dann aber lief sie manchmal hinter Natalie her, die Hände auf deren Rücken gelegt, oder sie schmiegte sich im Sitzen an sie, wie sonst an Margrit. Während des Ruhens suchte sie ebenfalls oft Körperkontakt mit dem Weibchen, und während der Nachtbeobachtungen, im Alter von 7 1/2 (bzw. 7) Jahren schlief sie eng an Natalie gedrängt.

Anscheinend suchte Daniela hier eine Form von Kontakt, die der Beziehung zu ihrer Mutter Margrit ähnlich war. Natalie reagierte bereitwillig auf diese Annäherung. Dies alles hinderte Daniela aber nicht daran, oft unmittelbar darauf das Weibchen anzugreifen, nach ihm zu treten etc. Hier wird die oben erwähnte Ambivalenz dieses Verhältnisses deutlich.

Auch Matos Beziehungen zu Natalie enthielten Elemente, die man als 'mütterlich' bezeichnen könnte, allerdings in diesem Falle von dem Männchen aus gesehen. So verteidigte er sie in Konfliktsituationen in ähnlicher Weise, wie Margrit das bei ihren Töchtern tat. Nachts schliefen die beiden ebenfalls in Körperkontakt (Daniela, Natalie und Mato lagen zu dritt nebeneinander). Ähnliches berichten auch RISS & GOODALL (1976) von in Gefangenschaft lebenden Schimpansen. Natalie schmiegte sich bei Angriffen Danielas zwar nicht direkt an das Männchen, setzte sich aber möglichst dicht dahinter. Solange Camillo noch ranghoch war, wählte sie häufig ihn als Zuflucht. Er griff sie zwar nie an, verteidigte sie aber andererseits auch nicht. Mit Mato hatte Natalie von Anfang an auch intensive sexuelle Kontakte. Er war der einzige, der ihr Beachtung schenkte und sie groomte, nachdem sie von einem Gruppenmitglied gebissen worden war (s. S. 119).

Die Stuttgarter Bonobogruppe

Wie schon weiter oben erwähnt, wuchsen die drei inzwischen juvenilen Tiere Katrin, Kombote und Masikini im Kongo gemeinsam auf, seit sie etwa 1/2 Jahr alt waren. Während Katrin sich enger an Menschen anschloß, klammerten sich die beiden anderen häufig aneinander fest. Dies behielten sie auch noch eine Zeitlang bei, nachdem sie in den Stuttgarter Zoo gekommen waren, bis zum Alter von etwa 6 Jahren (s. BÜRKLE 1974). Zu Beginn meiner Beobachtungen sah ich dies Verhalten nicht mehr, allerdings ritt Kombote gelegentlich in der typischen Jockeyhaltung auf Masikini.

Die beiden jüngeren Tiere, Desmond und Vernon, waren im Kongo schon mit den älteren zusammengekommen. Engere Kontakte bestanden aber nur zwischen Vernon und Masikini, da Masikini diesen dort bereits umhergetragen und gegroomt hatte. Desmond hatte nur vom Arm seiner Pflegemutter aus den anderen zugesehen. In Stuttgart wurden die beiden zunächst gemeinsam im Jungtierkäfig untergebracht. Desmond klammerte sich an Vernon, der ihn auch umhertrug, obwohl er selbst kaum größer war. Spielverhalten war ebenfalls zu beobachten, allerdings selten, da Desmond auf jede Unterbrechung des Körperkontaktes mit heftiger 'Schnute' ('pout face') reagierte. Vernon nahm ihn daraufhin

meist auf, groomte ihn auch häufig, biß aber andererseits manchmal leicht nach Desmond, wenn der ihm lästig wurde. Als die beiden etwa 4 Jahre alt waren, wurde mit der allmählichen Eingewöhnung in die Gruppe der drei anderen begonnen. BÜRKLE (1974) schildert die Anfangsphase, später konnte ich den weiteren Verlauf selbst beobachten.

Als sie das erste Mal im Käfig der Großen waren, drückten sich die beiden Kleinen schreiend und aneinandergeklammert unter ein Podest an die Wand. Das Verhalten der juvenilen Tiere erschien ausgesprochen ambivalent: einerseits bearbeiteten sie die beiden mit Fußtritten und zerrten heftig an ihnen, um sie zu trennen. Auf das Schreien der Kleinen hin jedoch zogen sie sie dann an sich, umarmten sie und versuchten sie zu beruhigen. Desmond und Vernon aber klammerten sich stets aufs neue aneinander und verteidigten sich gegenseitig vor den anderen. Sobald einer von beiden geschlagen wurde, rannte der andere hin und griff seinerseits den Aggressor an. Die Dauer des täglichen Beisammenseins mit den juvenilen Tieren wurde allmählich verlängert, und allmählich besserte sich auch das Verhältnis der Tiere zueinander. Vernon schloß sich wieder enger an Masikini an, und Kombote trug Desmond häufig mit sich. Katrin übernahm die beiden Jungtiere, wenn sie gerade 'frei' waren. Es bildeten sich auch hier Spiel-, grooming- und sexuelle Partnerschaften, und die ursprüngliche enge Bindung zwischen Vernon und Desmond lockerte sich. Die vorher gegen die drei Großen gerichtete Verteidigungsreaktion der beiden Kleinen untereinander zeigte sich nun in ähnlicher Form gegenüber Außenstehenden: Als ein Pfleger Desmond und Vernon nach einigen Tagen der Gewöhnung wieder in ihren Spielkäfig bringen wollte, klammerten sich diese an den Großen fest und waren nicht zum Loslassen zu bewegen. Er beugte sich hinunter, um nach einem der beiden zu greifen, und plötzlich hingen alle drei anderen an ihm und bissen ihn in Arm und Nase. Von einer ähnlichen Verteidigungsreaktion wurde bei den Frankfurter Bonobos ebenfalls berichtet.

Auch 1 1/2 Jahre nach diesem Zusammengewöhnen jedoch war das Verhältnis zu den jüngeren Tieren immer noch ambivalent. Die Häufigkeit und Intensität aggressiver Verhaltensweisen hatten zwar nachgelassen, und die Partnerschaften hatten sich stabilisiert. Ein Protokollauszug

einer typischen Verhaltenssequenz soll die Verhältnisse illustrieren:

"Kombote jagt Desmond ein Stück, schiebt ihn dann auf ihren Rücken. Er reitet ein paar Meter weit auf ihr, springt mit 'Schnute' ab. Sie packt ihn an der Hand, zerrt ihn hinter sich her. Als er sie mit heftiger 'Schnute' ansieht, zieht sie ihn an sich, drückt ihn vor ihren Bauch, beginnt ihn zu groomen."

Zusammenfassend ist zu sagen, daß die Stuttgarter Bonobos untereinander eine ganze Reihe 'mütterlicher' Verhaltensweisen zeigten, wie Tragen, Umarmen, gelegentliche Toleranz beim Futterstehlen, oder die Verteidigungsreaktion. Dies alles ändert jedoch nichts daran, daß sie sich gegenüber den so betreuten Tieren fast gleichzeitig recht aggressiv verhielten.

b.10. Die Entwicklung der sozialen Verhaltensweisen beim Jungtier

Selbsterkennen

Laut HILL et al. (1970) zeigen junge Schimpansen schon im Alter von ca. 2 Jahren die Fähigkeit, sich selbst im Spiegel zu erkennen. Voraussetzung ist jedoch Erfahrung im Kontakt mit Artgenossen. Möglicherweise mangelte es den beiden Stuttgarter Jungtieren, Desmond und Vernon, zu Beginn der Beobachtungen (im Alter von ca. 4 Jahren) noch an solcher Erfahrung, denn sie wendeten sich gelegentlich mit partnerorientiertem Verhalten an ihr Spiegelbild in der Chromtür des Käfigs. Dies beschreibt auch BÜRKLE (1974). Später, nach der Eingewöhnung in die Gruppe der juvenilen Tiere, war kein fremdorientiertes Verhalten gegenüber ihrem Spiegelbild mehr zu beobachten.

Das innerhalb der Frankfurter Gruppe aufgewachsene Jungtier dagegen, Salonga, verhielt sich schon im Alter von 2 Jahren und 8 Monaten bei der Konfrontation mit einem Spiegel nicht anders als die übrigen Gruppenmitglieder auch. Anzeichen fremdorientierten Verhaltens waren nicht zu beobachten.

Kommunikationsformen

Im Kontakt mit ihrer Mutter Margrit standen Salonga von Anfang an die 'Schnute' ('pout face') mit den dazugehörigen leisen 'huh-huh'-Lauten sowie ein gellendes Quicken bei Angst oder Schrecken zur Verfügung (s. auch KIRCHSHOFER 1962).

Bereits im Alter von 8 Wochen drehte Salonga den Kopf, wenn ein anderes Gruppenmitglied vorbeiging. In der 9. Lebenswoche streckte sie die Hand nach ihnen aus, drei Wochen später reagierte sie mit deutlichem 'Spielgesicht' ('play face') auf deren Kitzeln.

Die oben angegebenen Daten beziehen sich auf den Zeitpunkt der ersten Beobachtung, wahrscheinlich liegt das Datum des ersten Auftretens etwas früher. Noch schwerer zeitlich einzuordnen ist die Entwicklung der übrigen Formen der Kommunikation, wie Drohen, Angstgrinsen etc., da im ersten Lebensjahr Salongas wenig Gelegenheit zur Anwendung bestand. Daher möchte ich mich hier auf die Aussage beschränken, daß bis zum Ende des zweiten Lebensjahres von Salonga das Kommunikationsverhalten des Jungtiers weitgehend dem der Erwachsenen in vergleichbaren Situationen entsprach.

Verhalten im Rahmen sozialer Auseinandersetzungen

Während des ersten Lebensjahres war Salonga kaum direkt an den Auseinandersetzungen innerhalb der Gruppe beteiligt, da sie stets in Kontakt mit Margrit blieb.

Zu Beginn des zweiten, als sie sich schon gelegentlich aus der unmittelbaren Reichweite ihrer Mutter entfernte, zeigte sie auch die ersten Ausweichreaktionen gegenüber ihrer Schwester Daniela. Das Verhältnis zwischen den beiden Geschwistern verschlechterte sich in dieser Phase. Wenn sich Daniela der Schwester zu weit näherte, flüchtete diese deshalb zur Mutter.

In der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres nahm die Anzahl ihrer Sozialkontakte zu, und vor allem mit Daniela wurde sie immer häufiger in Auseinandersetzungen verwickelt. Die ältere Schwester drohte Salonga, schubste und jagte sie, wenn Margrit nicht in unmittelbarer Nähe war. Salonga begann fast gleichzeitig, Daniela aufmerksam zu beobachten, um gegebenenfalls rechtzeitig zur Mutter flüchten zu können. Im Alter von 14 Monaten beobachtete ich beim Jungtier die ersten Anzeichen von Drohen, wenn sie sich nach einem Angriff Danielas zu ihrer Mutter geflüchtet hatte. Dann kreischte sie empört und schlug in Richtung der Schwester in die Luft. Gelegentlich schon gegen Ende des zweiten Lebensjahres, häufiger aber erst zu Beginn des

dritten, zeigte Salonga Elemente des Imponierens. Sie klatschte heftig mit dem Fuß auf, rüttelte an Ketten, schlug gegen die Metallschieber etc. Gelegentlich sah ich ein Brusttrommeln, das dem der Gorillas ähnelte. Ebenso wie die übrigen Verhaltensmuster des Imponierens war es aber auch häufig mit spielerischen Elementen verbunden.

Als Salonga 1 1/2 Jahre alt war, sah ich bei ihr das erste Mal ein Temper tantrum, nachdem Daniela ihr etwas weggenommen hatte. Allerdings bestand vorher kaum ein Anlaß für solches Verhalten, da Margrit ihr selten etwas verwehrte.

Auch die beruhigende Geste des Berührens mit der Hand zeigte Salonga bereits in diesem Alter, vor allem gegenüber Camillo. Insgesamt betrachtet schien die Form der im Rahmen sozialer Auseinandersetzungen gezeigten Verhaltenselemente bei Salonga zu Beginn des dritten Lebensjahres nicht mehr wesentlich von der für adulte Tiere typischen abzuweichen. Auch die entsprechenden Verhaltensweisen der Stuttgarter Jungtiere waren im Alter von ca. vier Jahren nicht mehr von denen erwachsener Bonobos zu unterscheiden. Auffällig blieb nur das nach wie vor häufige Auftreten der 'Schnute' ('pout-face') bei allen drei Kindern in gespannten Sozialsituationen.

Wie schon weiter oben erwähnt (s. S. 134), differierten der 'basic rank' und der 'dependent rank' von Salonga erheblich. Ohne Margrit war sie rangtiefstes Tier der Gruppe, in der Nähe ihrer Mutter jedoch folgte sie im Rang unmittelbar auf diese. In der letzten Hälfte des zweiten Lebensjahres nutzte sie diese Konstellation zusehends geschickter aus: Immer wieder gelang es ihr, im Überraschungsangriff einem anderen Gruppenmitglied einen begehrten Gegenstand zu entreißen und damit bei Margrit in Deckung zu gehen. Das führte allerdings manchmal dazu, daß die Mutter selbst ihr das Objekt wegnahm. Als Folge davon suchte Salonga öfter hinter Camillo Schutz, da dieser sich in solchen Situationen eher passiv verhielt.

Bereits gegen Ende des zweiten Lebensjahres konnte Salonga also die sozialen Konstellationen soweit überblicken, daß sie den Rang der anderen und deren Reaktionen, auch untereinander, in ihr Verhalten

einbezog. Die beiden vierjährigen Stuttgarter Tiere differenzierten ebenfalls sehr genau zwischen den einzelnen Gruppenmitgliedern und deren Rang und paßten ihr Reaktionen den jeweiligen sozialen Gegebenheiten an.

Sozialspiel

Salonga zeigte bereits im Alter von drei Monaten die ersten Ansätze zum Sozialspiel samt der entsprechenden Mimik etc. Dabei blieb sie selbst zunächst weitgehend passiv, während die anderen sie vorsichtig kitzelten. Schon einen Monat später aber griff auch sie meist nach dem Spielpartner, so daß dann leichtes Rangeln als häufigste Spielform auftrat. Ein Balg-Spiel mit Kitzeln, Rangeln und Spielbeißen, also prinzipiell in der gleichen Form wie bei Erwachsenen, war Salongas bevorzugtes Spiel im zweiten Lebenshalbjahr. Zu dieser Zeit ging die Initiative noch überwiegend von den älteren Tieren aus, indem sie das Jungtier mit der Hand oder den Lippen leicht anstießen, eine Extremität in auffallender Weise vor dessen Gesicht herabbaumeln ließen etc. Zu Beginn des zweiten Lebensjahres forderte auch Salonga häufig zum Sozialspiel auf. Gleichzeitig kamen als neue Komponenten Jagen und Fliehen hinzu, da inzwischen die lokomotorischen Fähigkeiten des Jungtiers weit genug entwickelt waren. Im Alter von etwa 18 Monaten schließlich unterschied sich das Sozialspiel Salongas nur noch quantitativ von dem erwachsener Tiere (zur Entwicklung der Spielformen s. auch POIRIER & SMITH 1974). Die Spielhäufigkeit während der verschiedenen Entwicklungsstufen soll anhand der Abb. 105 (s. nächste Seite) verdeutlicht werden. Das Zustandekommen der Daten wird in Teil III eingehender erläutert.

Im ersten Halbjahr 1973 lagen nur zwei Lebensmonate des Kindes, alle übrigen Punkte auf der Abszisse repräsentieren den Wert eines Halbjahres. Ein starker Anstieg der Spielhäufigkeit ist also gegen Ende des ersten Lebenshalbjahres zu verzeichnen. Er hält an, bis Salonga etwa 1 1/2 Jahre alt ist. Das Nachlassen der Frequenz im folgenden Halbjahr ist im wesentlichen auf zwei Dinge zurückzuführen: Einer ihrer bis dahin beliebtesten Spielpartner, Camillo, zeigt nach seinem Rangverlust kaum noch Interesse am Spiel. Außerdem hat die Spielaktivität der Gesamtgruppe wegen der angespannten Situation nach dem

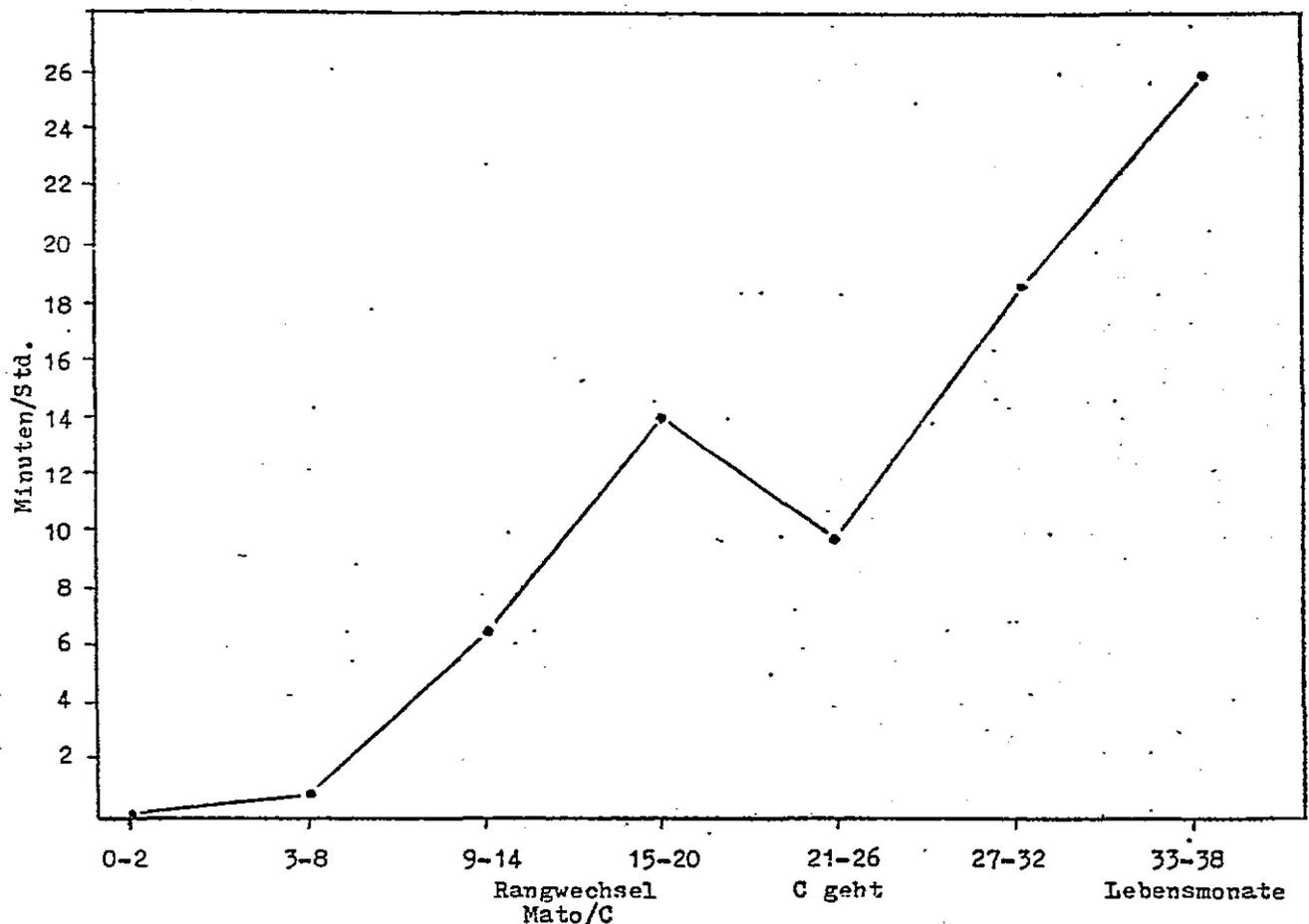


Abb. 105: Entwicklung der Frequenz des Sozialspiels beim Jungtier im Alter von 0-38 Monaten (Erwachsene spielen ca. 7 Min/Std)

Rangwechsel deutlich nachgelassen (s. S. 230). Nachdem Camillo aus der Gruppe entfernt wurde, steigt die Frequenz des Sozialspiels von Salonga wieder steil an. Dies ist vor allem auf Mato und Natalie zurückzuführen, die beide stark von der angespannten Situation betroffen waren. Beim letzten Punkt der Darstellung ist das Jungtier 3 Jahre und 2 Monate alt, und es ist anzunehmen, daß noch eine weitere Steigerung der Spielfrequenz eintritt. Vernon (Stuttgart) spielte im Alter von ca. vier Jahren ebenfalls etwa 25 Minuten pro Stunde, zwei Jahre später lag der Wert nur noch bei 18 Minuten. Diese Zahlen sind zwar nicht unmittelbar vergleichbar, da die Stuttgarter Tiere eine andere Herkunft und Gruppenzusammensetzung aufweisen etc. Sie deuten aber ebenfalls auf ein ausgeprägtes Maximum der Frequenz des Sozialspiels im Alter zwischen 2 und vier Jahren hin. Zum glei-

chen Ergebnis kommt auch van LAWICK-GOODALL (1968b) an wilden Schimpansen (s. auch HINDE 1971).

Soziale Körperpflege (grooming)

Die ersten charakteristischen Verhaltenselemente des grooming sah ich bei Salonga, als diese 9 Monate alt war. Sie untersuchte vorsichtig mit beiden Daumen das Ohr ihrer Mutter, berührte die Stelle dann leicht mit dem Mund. Der Zeitpunkt des ersten Auftretens kann aber durchaus einige Wochen früher liegen, da diese Verhaltensweise über lange Zeit bei einer sehr niedrigen Frequenz blieb. So hatte Salonga zu Beginn des vierten Lebensjahres erst einen durchschnittlichen Wert von 1 Minute aktiven groomings pro Stunde erreicht, für Erwachsene liegt dieser Wert bei etwa 3,5 Minuten/Std.

Van LAWICK-GOODALL gibt für Schimpansen das Alter von 8 Monaten beim ersten grooming-Versuch an. Auch hier ist es die Mutter, die zuerst Partner wird, und auch hier steigt die Dauer erst im Alter von über 18 Monaten etwas stärker an.

Salonga groomte zu Beginn des zweiten Lebensjahres bereits auch andere Gruppenmitglieder gelegentlich. Als sie zwei Jahre alt war, pflegte sie ihrer Mutter auch einmal länger als zwei Minuten hintereinander das Fell. Zuvor hatten ihre grooming-Ansätze meist nur wenige Sekunden gedauert.

Die Dauer der sozialen Fellpflege hatte auch bei den zwei Stuttgarter Jungtieren im Alter von 6 Jahren noch nicht den für Erwachsene typischen Bereich erreicht, und selbst Daniela lag in Bezug auf ihre grooming-Aktivität im Alter von 7 Jahren noch deutlich unter den adulten Tieren. Obwohl auch individuelle Momente und Rangunterschiede eine Rolle spielen können, wäre doch mit der nötigen Vorsicht die Schlußfolgerung möglich, daß der für Erwachsene charakteristische Bereich der grooming-Häufigkeit und -Dauer bei den Bonobos erst kurz vor oder bei Beginn der Pubertät erreicht wird.

Futterbetteln

Etwa im Alter von einem halben Jahr begann Salonga Futterstücke oder andere Gegenstände, die sie in der Hand hielt, ebenso wie die erwachsenen Tiere zu verteidigen, d.h. sie leistete Widerstand, wenn ihr

jemand etwas aus der Hand nehmen wollte. Etwas später, mit 7 Monaten, sah ich bei ihr das erste Mal Ansätze zum Bettelverhalten. Als Daniela auf einem Futterstück kaute, näherte Salonga ihr Gesicht bis auf wenige Zentimeter dem der Schwester und beobachtete sie intensiv, griff aber nicht direkt nach dem Stück, wie sie das vorher getan hatte. Auch die Entwicklung dieser Verhaltensweise aber zog sich über längere Zeit hin, so daß ein genaues Anfangsdatum nicht angegeben werden kann. Außerdem differierte das Verhalten des Jungtiers in diesem Punkt gegenüber den verschiedenen Gruppenmitgliedern. Bei ihrer Mutter Margrit z.B. versuchte Salonga selbst im Alter von 2 Jahren noch häufig Futter zu stehlen, im Vertrauen auf deren Toleranz ihr gegenüber, statt sie anzubetteln.

Kontakte außerhalb der eigenen Gruppe

Im Alter von 5 Monaten reagierte das Jungtier bereits deutlich auf Vorgänge außerhalb des Käfigs, sah beim Füttern den Pfleger an, drehte den Kopf, wenn es Schlüsselgeklapper hörte etc. Mit 9 Monaten streckte es bekannten Personen die Hand entgegen. Als Salonga ein Jahr alt war, sah ich, wie sie einigen Besuchern ein Stück Zwieback hinhielt. Im Alter von 14 Monaten schließlich spielte sie mit den Zuschauern, indem sie - ebenso wie die anderen - diese mit einem Stock neckte (s. S. 163). Gegen Ende des zweiten Lebensjahres erschreckte sie auch gerne Besucher mit einem raschen, gezielten Tritt gegen die Scheibe des Innenkäfigs.

Sexualverhalten

Zur Selbststimulation s. S. 47.

Passiver Sexualpartner, vor allem bei ihrer Mutter, war Salonga bereits im Alter von wenigen Wochen. Schon bald nach der Geburt begann Margrit die Genitalregion ihres Kindes zu inspizieren, und als es vier Monate alt war, sah ich die ersten Ansätze zu Scheinpaarungen zwischen den beiden. Margrit vollführte dabei seitliche Reibebewegungen, wenn Salonga unter ihr hing oder lag. Im Alter von einem knappen Jahr wurde das Jungtier auch von Camillo, dem adulten Männchen der Gruppe, häufig inspiziert (s. auch Abb. 101). Das Berühren der Genitalregion des Kindes schien eine beruhigende Wirkung auf Camillo auszuüben. Bald danach sah ich auch die ersten Scheinpaarun-

gen zwischen dem Männchen und Salonga. Als sie etwa 16 Monate alt war, begannen auch die übrigen Gruppenmitglieder damit, ihre Genitalregion zu inspizieren. Bis zum Ende ihres zweiten Lebensjahres war sie beliebtester Partner bei Scheinpaarungen geworden.

Der Beginn und das Ausmaß der aktiven Teilnahme Salongas an diesen Kontakten sind nicht festzustellen. Sie zeigte aber nie erkennbaren Widerstand und ergriff im Alter von einem Jahr auch gelegentlich bereits selbst die Initiative zu Scheinpaarungen.

Van LAWICK-GOODALL (1971a) gibt an, daß junge männliche Schimpansenkinder bereits mit 8 Monaten Weibchen mit Sexuelschwellungen zu besteigen versuchen. Die beiden Stuttgarter Jungtiere, Desmond und Vernon, waren im Alter von 4 Jahren und auch später, mit 6 Jahren, beliebte Sexualpartner. Beide zeigten sowohl echte als auch Scheinpaarungen. Das Ausmaß der Aktivität differierte jedoch stark (s. auch S. 259).

Die Beziehung zur Mutter

Als Daniela, die ältere Schwester, Salonga im Alter von drei Monaten umhertragen durfte, zeigte diese keine Anzeichen von Angst oder Unbehagen. Dies steht im Gegensatz zu dem Bericht von HÜBSCH (1969), nachdem Daniela selbst im Alter von 18 Wochen weinte und 'Schnute' machte, wenn das zweite adulte Weibchen, Camilla, sie an sich nahm. Möglicherweise liegt die Ursache in der inzwischen veränderten Gruppensituation und der anderen Reaktion Margrits, vielleicht ist der Unterschied auch auf individuelle Differenzen zurückzuführen. Salonga erwies sich von Anfang an als relativ selbständig.

Im Alter von einem halben Jahr krabbelte sie bereits häufig gezielt auf andere Gruppenmitglieder zu und versuchte Kontakt aufzunehmen, soweit Margrit dies zuließ. Sie kehrte jedoch stets spätestens nach wenigen Minuten zur Mutter zurück. Im 9. Lebensmonat suchte sie diesen engen Kontakt nur noch, wenn Margrit aufbrach. Solange diese ruhig lag oder saß, begnügte sie sich damit, die Mutter zu beobachten. Zwei Monate später dann blieb sie bei kleineren Beunruhigungen und Auseinandersetzungen in der Gruppe gelegentlich bei der 'Ersatzmutter' Camillo. Im Alter von einem Jahr differenzierte Salonga schon recht genau zwischen 'harmlosen' und 'bedrohlichen' Situationen.

Tobte z.B. eine Schulklasse durchs Haus, so sah sie nur noch interessiert zu. Trafen aber Mato oder Camillo Vorbereitungen zu einem Imponierlauf, so rannte sie sofort zur Mutter. Als das Jungtier 14 Monate alt war, genügte bereits ein kurzer Berührungskontakt mit Margrit, um es zu beruhigen, und Salonga blieb auch ohne Zeichen allzugroßen Unbehagens für eine halbe Minute ohne die Mutter im Käfig, wenn diese in den Außen- bzw. Innenkäfig ging. Die diesbezügliche Toleranzspanne verlängerte sich allmählich, vor allem, als Salongas Kontakte zu Natalie häufiger wurden. Im Alter von 2 Jahren wich sie der Mutter sogar gelegentlich schon aus, wenn sie ein Futterstück in der Hand hatte oder spielen wollte, statt von Margrit aufgenommen zu werden.

Prinzipiell die gleiche Art von Beziehung bestand auch noch zwischen Margrit und ihrer älteren Tochter Daniela, selbst bei Abschluß der Beobachtungen, als diese 7 1/2 Jahre alt war. Bei Angst oder Beunruhigung lief sie häufig zur Mutter, drückte sich an sie etc. Allerdings scheint es möglich, wie bereits oben erwähnt, daß diese anhaltende enge Bindung in ihrer Intensität nicht typisch ist, sondern sowohl durch individuelle Faktoren als auch durch die Erlebnisse in der frühen Kindheit beeinflusst wurde.

c. Der Einfluß der Gefangenschaftsbedingungen auf das Verhaltensrepertoire

Das Leben unter Gefangenschaftsbedingungen weicht für die meisten Primaten vor allem in den folgenden Punkten vom Wildleben ab:

1. Gruppenzusammensetzung und -größe entsprechen sehr selten den natürlichen Bedingungen.
2. Der zur Verfügung stehende Bewegungsspielraum ist viel zu klein.
3. Die Einrichtung der Gehege bietet kaum ausreichende Ausweich- und Sichtschutzmöglichkeiten sowie wenig Anreiz zur Beschäftigung.
4. Die Nahrung ist zwar qualitativ hochwertig, dafür sind aber die Mengen relativ gering und die Zusammensetzung ist wenig abwechslungsreich. Auch hier fallen Beschäftigungsmöglichkeiten weg, stattdessen gibt die Form der zeitlich festgelegten Fütterung immer wieder Anlaß zu Auseinandersetzungen.
5. Die Tiere sind fast ständig den Blicken und dem Lärm der Besucher ausgesetzt.
6. Auch erwachsene Tiere werden durch das Pflegepersonal in einem Abhängigkeitsverhältnis gehalten (s. auch LOIZOS 1967).

In diesem Abschnitt sollen mögliche Auswirkungen dieser Faktoren auf das Verhaltensrepertoire von Primaten, speziell auch der Bonobos, diskutiert werden.

Einige Autoren haben das Verhalten freilebender Primaten mit dem in Gefangenschaft lebender Tiere derselben Art verglichen (u.a. HALL et al. 1965, KUMMER & KURT 1965, EISENBERG & KUEHN 1966, BERNSTEIN 1967a, b, ROWELL 1967, SOUTHWICK 1967). Sie alle kamen zu dem Schluß,

"that the expression of responses in the species studied were virtually identical under field and captive conditions, although the frequencies of such expressions have varied considerably." (BERNSTEIN, 1971).

Der Einfluß der Gefangenschaftsbedingungen scheint sich also nicht so sehr in der Form, als vielmehr in der Frequenz der Verhaltensmuster bemerkbar zu machen, obwohl andererseits KUMMER & KURT (1965) festgestellt haben, daß in der zweiten Gefangenschaftsgeneration von Mantelpavianen auch völlig andere Verhaltensweisen als im Wildleben auftreten können. Diejenigen Elemente des Verhaltens jedoch, die un-

ter beiden Bedingungen zu beobachten sind, weisen keine wesentlichen Formunterschiede auf.

Die oben erwähnten Faktoren scheinen sich demnach hauptsächlich auf die Häufigkeit der gezeigten Reaktionen auszuwirken. Da die Tiere ständig in Kontakt miteinander sind und keine Zeit für die Futtersuche aufwenden müssen, ist die Frequenz aller sozialen Verhaltensweisen wahrscheinlich erhöht. Dies ist für qualitative Untersuchungen des Sozialverhaltens von Vorteil. Da das Leben in Gefangenschaft einen allgemein höheren Anspannungsgrad mit sich bringt, werden vor allem diejenigen Verhaltensweisen gehäuft auftreten, die durch diesen Stress gefördert werden (s. ROWELL 1972). Dabei handelt es sich in erster Linie um agonistische Verhaltenselemente (s. auch SINGH 1966, WRANGHAM 1974, REYNOLDS 1975a); weiterhin können aber auch die grooming-Aktivität oder die Frequenz des Sexualverhaltens verstärkt werden. Die Häufigkeit des Sozialspiels dagegen wird möglicherweise erniedrigt, weil dafür im allgemeinen ein entspanntes soziales Klima Voraussetzung ist (s. auch S. 32). Andererseits könnte dieser Effekt durch die fehlenden Beschäftigungsmöglichkeiten überkompensiert werden (s. auch JANTSCHKE 1972).

Für die vorliegende Beschreibung des Bonoboverhaltens wären aus den oben erwähnten Überlegungen folgende Schlußfolgerungen möglich:

1. Die Form der Verhaltenselemente hat sich gegenüber dem Wildleben wahrscheinlich nicht wesentlich verändert, zumal die Mehrzahl der Tiere wild gefangen wurde.
2. Die Frequenz streßabhängiger Verhaltensweisen kann sich stark geändert haben.
3. Die Häufigkeit aller übrigen unter Gefangenschaftsbedingungen möglichen Verhaltensweisen liegt wahrscheinlich generell höher.
4. Als Folge dieser Veränderungen kann auch die soziale Struktur der beobachteten Bonobogruppen von der im Wildleben abweichen, z.B. in Bezug auf Starrheit und Strenge der Rangordnung etc.
5. Durch die Abhängigkeit vom Pflegepersonal zeigen auch erwachsene Tiere möglicherweise mehr infantiles Verhalten (s. auch LOIZOS 1967).

III. Die Sozialstruktur einzelner Bonobogruppen

Während in Teil II dieser Arbeit fast ausschließlich diejenigen Verhaltensselemente erwähnt worden sind, die bei der überwiegenden Mehrzahl der Tiere und unter abweichenden Haltungsbedingungen auftraten, sollen in diesem Abschnitt spezielle Daten der verschiedenen Gruppen und Individuen beschrieben werden. Es wird versucht, die Besonderheiten mit den Unterschieden in der spezifischen Situation in Beziehung zu setzen.

Anders als im vorangegangenen Abschnitt werden die Ergebnisse nicht überwiegend beschreibend dargestellt, sondern in stärkerem Maße auch quantifiziert. Die Problematik eines solchen Vorgehens ist bereits bei der Darstellung der Methode erläutert worden (s. S. 17). Auch an dieser Stelle jedoch möchte ich noch einmal darauf hinweisen, daß nicht die Absolutwerte von Bedeutung sind (dazu sind die Fehlerquellen zu groß), sondern daß die vertretbare Aussage in der Relation der Werte zueinander liegt. Um es an einem Beispiel zu verdeutlichen: Ich kann nicht entscheiden, ob ein Tier durchschnittlich 6 oder 7 Minuten pro Stunde gespielt hat. Ich kann aber die statistisch gesicherte Aussage machen, daß die Spielaktivität der Frankfurter Bonobos nach der Entfernung eines adulten Männchens aus der Gruppe stark angestiegen ist (s. S. 230).

Auf dieser Basis sind auch die übrigen quantitativen Beschreibungen zu verstehen. Sie sollen die qualitativen Ergebnisse unterstützen und verdeutlichen, dürfen aber keinesfalls isoliert betrachtet werden. Als Signifikanzgrenze gilt, falls nichts anderes angegeben ist, stets das 1%-Niveau.

a. Die Frankfurter Bonobos: Eine gewachsene Familiengruppe

a.1. Besonderheiten in Situation und Zusammensetzung der Gruppe

Charakterisierung der Gruppenmitglieder

1. Salonga (S), weiblich, am 2.5.1973 geboren. Eltern: Camillo/Margrit
Salonga ist die derzeit jüngste Tochter von Margrit und ihr drittes

überlebendes Kind. Sie wurde seit der Geburt von der Mutter adäquat betreut, sieht man von dem übertriebenen grooming-Eifer Margrits ab. Alle anderen Gruppenmitglieder waren während Geburt und Aufzucht ständig anwesend. Salonga erscheint als ein psychisch und physisch gesundes, lebhaftes Bonobokind. Nach den bisherigen Vergleichsdaten ist sie für ihr Alter relativ selbständig.

2. Daniela (D), weiblich, am 17.6.1968 geboren. Eltern: Camillo/Margrit. Daniela ist die nächstältere Schwester Salongas. Für die Aufzucht gelten die gleichen Bedingungen wie bei Salonga. Allerdings war die Gruppenzusammensetzung während Danielas Kindheit insofern anders, als Margrit damals nicht ranghöchstes Tier der Gruppe war. Diese Rolle hatte das adulte, kinderlose Weibchen Camilla inne. Sie 'kidnappte' Daniela häufig, als diese wenige Wochen alt war, gegen deren lebhaften Widerstand (s. HÜBSCH 1969). Die Mutter jagte das Kind dem Weibchen zwar stets bald wieder ab, möglicherweise aber hat die relativ ängstliche und unsichere Grundhaltung Danielas hier ihren Ursprung. Camilla wurde Anfang 1972 aus der Gruppe entfernt. Noch im Alter von 7 1/2 Jahren suchte Daniela häufig Zuflucht bei der Mutter, schmiegte sich an sie etc. Andererseits war sie diejenige, die das neu hinzugekommene Jungtier (Natalie) am häufigsten schlug, trat und jagte, später griff sie auch ihre Schwester Salonga an. Gesamteindruck: Einerseits nervös und unsicher, gegenüber Unterlegenen und mit Rückendeckung durch die Mutter jedoch aggressiv.

3. Natalie (N), weiblich, etwa 1966 geboren. Wildfang/Zaire. Es ist nicht eindeutig zu rekonstruieren, in welchem Alter Natalie gefangen wurde. Sie kam jedoch als Kleinkind in Privathand und wuchs in einer Familie auf, wahrscheinlich in engem Kontakt mit den Familienmitgliedern. Im Alter von 4-5 Jahren wurde sie an den Frankfurter Zoo verkauft (Ankunft 25.11.1970), wo sie ein Jahr in Quarantäne saß, um eine Infektion mit Parasiten auszuheilen. In dieser Zeit führte zunächst DÖHL Intelligenztests mit ihr durch (DÖHL 1975), später hatte ich Gelegenheit zu einigen Versuchen zum Symbolverständnis (JORDAN 1975, JORDAN & JORDAN 1977). Im Laufe dieser Tests erwies sich Natalie in den meisten Fällen in ihren Leistungen einem Schimpansen als mindestens ebenbürtig. Anschließend, Ende 1971, wurde sie mit dem dominanten Weibchen der damaligen Bonobogruppe, Camilla, zu-

sammengewöhnt und dann zusammen mit ihr in die Gruppe eingeführt. Obwohl (nach dem Bericht von JANTSCHKE, pers. Mittlg.) keine direkt aggressiven Handlungen ihr gegenüber gezeigt wurden (s. aber S. 119), blieb sie doch lange Zeit Außenseiter. Der Grund dafür lag nicht zuletzt in ihrem sehr unsicheren und ängstlichen Verhalten, möglicherweise waren auch ihre Reaktionen auf die Signale der anderen nicht immer adäquat. Vor allem Daniela schlug und trat Natalie häufig, Margrit zeigte sich ebenfalls oft aggressiv. Die beiden Männchen dagegen griffen sie nur sehr selten an. Praktisch erst seit 1975, als sie die Funktion der "Zweitmutter" für Salonga übernahm, scheint Natalie voll in die Gruppe integriert.

4. Mato (Mato), männlich, am 22.12.1963 geboren. Eltern: Camillo/Margrit. Mato ist der älteste überlebende Sohn von Margrit (Pan, 1962 geboren, starb im Alter von knapp zwei Monaten an einer infektiösen Lungenentzündung). Für die Aufzucht gelten die gleichen Bedingungen wie für seine beiden Schwestern. 1973, zu Beginn meiner Beobachtungen, war er seinem Vater Camillo noch unterlegen. Im Laufe des Jahres 1974 jedoch, im Alter von knapp 11 Jahren, gelang es ihm in einer Reihe von Auseinandersetzungen, die Dominanz über Camillo zu erringen. Dieser frühe Zeitpunkt deutet auf relativ großes Selbstbewußtsein und Durchsetzungsvermögen hin. Dies wird auch durch die Beobachtungen von HÜBSCH (1969) bestätigt. Sie berichtet, daß die Bindung zwischen Mato und seiner Mutter bereits im Alter von knapp 5 Jahren, zum Zeitpunkt der Geburt seiner Schwester Daniela, stark gelockert gewesen sei. Nur bei "ernstlicher Gefahr" suchte er noch Schutz bei Margrit. Selbst bei Abschluß der Beobachtungen aber, als Mato 12 Jahre alt war, respektierte er die dominante Stellung seiner Mutter innerhalb der Gruppe und machte keinen Versuch, sie zu einer offenen Auseinandersetzung herauszufordern.

5. Margrit (M), weiblich, etwa 1952 geboren. Wildfang/Zaire. Margrit kam im Alter von ca. 7 Jahren aus Leopoldville in den Frankfurter Zoo. Zur Zeit ihrer Ankunft (18.11.1959) war sie noch nicht geschlechtsreif, daher kann mit Sicherheit gesagt werden, daß Pan (geb. 22.1.1962) ihr erstes Kind war. Die Geburt wird von KIRCHSHOFER (1962) ausführlich beschrieben. Margrit zeigte von Anfang an adäquates mütterliches Verhalten (s. KIRCHSHOFER). Auch ihre drei wei-

teren Kinder betreute sie sorgfältig. Sie wurde, zusammen mit dem adulten Weibchen Camilla, nach ihrer Ankunft mit dem etwa gleichaltrigen Männchen Camillo zusammengewöhnt. Die beiden Weibchen gemeinsam dominierten über Camillo, ranghöchstes Tier war Camilla. Diese Rangfolge wurde auch nach dem Entfernen des älteren Weibchens beibehalten. Der Grund für Margrits Dominanz liegt offensichtlich weniger in ihrer Körperkraft als in ihrem ausgeprägten Selbstbewußtsein.

6. Camillo (C), männlich, etwa 1952 geboren. Wildfang/Zaire. Camillo kam bereits im Alter von ca. 3 1/2 Jahren über Leopoldville nach Frankfurt (Ankunft 19.4.1955). Bis 1959 lebte er mit der Schimpansengruppe in einem Käfig. Dann bezog er zusammen mit den Bonobo-weibchen Camilla und Margrit ein eigenes Gehege. Camilla, älter als er, und die etwa gleichaltrige Margrit dominierten von Anfang an über ihn. Diese Kindheitserfahrungen haben sicherlich dazu beigetragen, daß er stets nervös und unsicher wirkte, auch gegenüber dem Pflegepersonal (s. auch HÜBSCH 1969). Dieser Mangel an Selbstbewußtsein war möglicherweise auch einer der Gründe für sein schnelles Resignieren in der Auseinandersetzung mit seinem 11 jährigen Sohn, so daß ihn dieser im Rang verdrängen konnte. Danach wirkte er noch deprimierter als zuvor. Obwohl er gegenüber dem Pflegepersonal gelegentlich sehr aggressiv war, griff er jedoch nie ein unterlegenes Gruppenmitglied ernsthaft an. Gegenüber den beiden jüngsten Töchtern, Daniela und Salonga, zeigte er sogar häufig Pflegeverhalten. Camillo wurde Anfang Mai 1975 nach Antwerpen gebracht, wo er nach einem halben Jahr starb.

Die Situation der Gruppe

Die Frankfurter Bonobos waren die einzige Gruppe, deren Mitglieder während des größten Teils der Beobachtungszeit die Möglichkeit hatten, den anderen Individuen durch einen Wechsel des Käfigs auszuweichen. Innen- und Außengehege waren nur durch einen Plastikvorhang getrennt, so daß die Tiere völlig aus dem Sichtbereich der anderen verschwinden konnten. Vor allem der Außenkäfig bot relativ vielseitige Ausblicke; die Bonobos konnten eine große Fläche überblicken, Eichhörnchen und Pfauen beobachten, bei der Elefantendressur zusehen etc. Der Innenkäfig bot Einblick in die Futterküche. Dies alles hatte

zur Folge, daß die Tiere einen ziemlich großen Teil ihrer Zeit mit dem Beobachten der Vorgänge außerhalb des Geheges zubrachten. Die Fütterungsmethoden ermöglichten eine relativ lange Beschäftigung mit der Nahrung, da häufig kleine und über den Käfig verstreute Portionen angeboten wurden. Die Zeit zwischen den Fütterungen konnte zum Teil durch das Manipulieren von Ästen, Plastikkanistern, Gummistücken etc. zugebracht werden. Der sonst häufige Mangel an Beschäftigung bei Zootieren war also hier kein solch gravierendes Problem. Lediglich die Obstfütterung am Nachmittag, bei der die Tiere hungrig auf das Öffnen einer schmalen Luke warteten, hinter der die Früchte lagen, bot häufig Anlaß zu Konflikten und Spannungszuständen, da Margrit als ranghöchstes Tier stets in der Nähe der Luke sitzen blieb und alle dicht an ihr vorbeigehen mussten. Die Breifütterungen führten zwar auch zu engem körperlichem Kontakt der Gruppenmitglieder, Auseinandersetzungen wurden aber meist durch die Autorität des Pflegers verhindert.

Das Verhältnis zu den Pflegepersonen war unterschiedlich. Durch das im Frankfurter Zoo übliche System ergab sich ein häufiger Wechsel und der Einsatz vieler verschiedener Pfleger. Die Tiere differenzieren sehr genau zwischen bekannten und weniger bekannten Personen. Dem Revierwärter, Herrn Klose, gegenüber sowie bei wenigen anderen, langjährig bekannten Betreuern verhielten sie sich zutraulich und wenig aggressiv. Insbesondere Herrn Klose streckte Margrit oft Bestätigung suchend die Hand entgegen, Mato forderte ihn zum Spiel auf etc. Neue und unsichere Pfleger dagegen wurden meist ein Opfer der Überraschungsangriffe Matos, der sich imponierend ans Gitter warf, nach ihnen griff oder, zusammen mit seiner Schwester Daniela, Schrubber, Eimer, Brillen etc. entwendete. Einem den Tieren nicht bekannten Pfleger gelang es auch meist nicht, Auseinandersetzungen während der Fütterungen zu verhindern.

Die Besonderheiten in Bezug auf die Gruppenzusammensetzung der Frankfurter Bonobos bestehen vor allem darin, daß es sich um eine gewachsene Familiengruppe mit langjähriger Zooerfahrung handelt. Die Tiere kennen sich schon jahrelang, die Jungtiere sind in der Gruppe großgeworden. Die Rangordnung ist im Prinzip sehr stabil, und die Alters-

struktur der Gruppe dürfte den natürlichen Bedingungen nahe kommen. Zusammenfassend könnte man folgende Schlußfolgerungen aus der Situation der Frankfurter Bonobos ziehen:

Die Haltungsbedingungen bieten relativ viele Beschäftigungs- und Ablenkungsmöglichkeiten, so daß die durch Langeweile hervorgerufenen Verhaltenselemente kein übermäßiges Gewicht haben dürften. Der durch mangelnde Ausweichmöglichkeiten entstehende Streß wird durch die Möglichkeit, den Käfig zu wechseln, gemildert. Auch in Bezug auf Zusammensetzung der Gruppe und Bekanntheitsgrad der Mitglieder ist relativ normales Verhalten der Tiere zu erwarten.

Einschränkende Faktoren sind neben den allgemein durch Gefangenschaftsbedingungen hervorgerufenen Verhaltensänderungen vor allem die gestörte Kindheit von Margrit und Camillo, ihr langer Zooaufenthalt und die Tatsache, daß es sich bei ihren Kindern bereits um die zweite Gefangenschaftsgeneration handelt. Alles in allem aber dürfte die überwiegende Mehrzahl der bei den Frankfurter Tieren beobachteten Verhaltenselemente in der Form nicht grundsätzlich vom Normalverhalten freilebender Bonobos abweichen. Die Frequenz muß allerdings, wie schon mehrfach betont wurde, mit Vorsicht interpretiert werden. Schon der Wechsel des Pflegers beispielsweise kann, wie oben erwähnt, eine Änderung in der Häufigkeit aggressiver Handlungen hervorrufen.

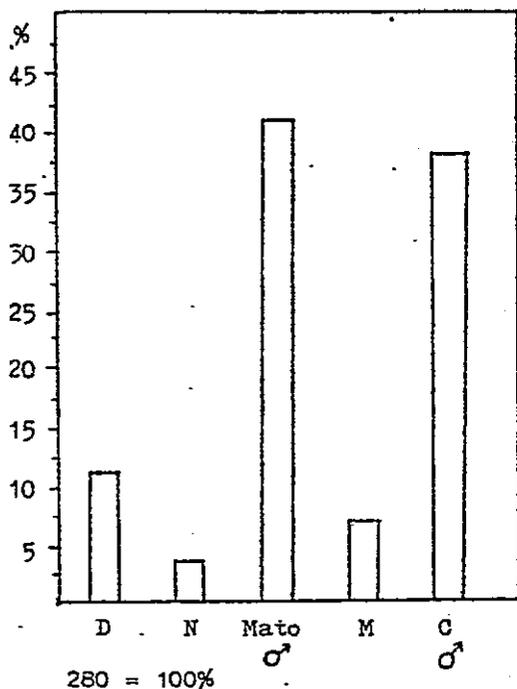
a.2. Soziale Auseinandersetzungen

Die Form der in diesem Zusammenhang beobachteten Verhaltenselemente ist bereits beschrieben worden (s. S. 109).

Imponierverhalten

Die folgende Darstellung (Abb. 106) gibt die relative Häufigkeit des Imponierverhaltens der Frankfurter Tiere im gesamten Beobachtungszeitraum an. Salonga ist nicht einbezogen, da sie erst Ende 1974 Ansätze zu Imponierveranstaltungen zeigte.

Es wird deutlich, daß die Imponierfrequenz anscheinend auch vom Geschlecht des Tieres abhängt, denn die beiden Männchen erreichen zusammen über 80%, statt, wie bei einer Gleichverteilung zu erwarten, 40%. Allerdings wird die Differenz wahrscheinlich durch die Tatsache vergrößert, daß während des Beobachtungszeitraumes Rangkämpfe zwi-



schen Vater und Sohn stattfanden. In der Entscheidungsphase der Auseinandersetzungen erreichte die Frequenz des Imponierens bei beiden ein Maximum (s. Abb. 74). Der eigentliche Rangwechsel hat anscheinend Mitte 1974 stattgefunden. Dies wird auch anhand weiterer Hinweise bestätigt.

Abb. 106: Imponierhäufigkeit der Frankfurter Bonobos 1973-1975

Die Rangstruktur der Frankfurter Bonobogruppe

Zur Diskussion und Definition der Rangkriterien s. S. 132. Der Rang eines Individuums wurde demnach aufgrund von drei Kriterien ermittelt:

1. Gespanntes Beobachten
2. Verdrängen (bzw. Ausweichen)
3. Droh- und Angriffshandlungen

Dabei wurde in Zweifelsfällen das Verdrängen ('supplanting') als entscheidendes Maß herangezogen, da es erstens sehr häufig zu beobachten war und sich zweitens dort der Einfluß des 'dependent rank' (s. S. 134) am wenigsten bemerkbar machte. Ein bloßes Ausweichen ihrer Tochter vor einem anderen Gruppenmitglied veranlaßte nämlich weder Margrit zum Eingreifen noch Salonga bzw. Daniela zum 'Angstkreischen'. Die im folgenden beschriebenen Strukturen geben also nahezu ausschließlich den 'basic rank' wieder.

Die Partner bei den drei als Kriterien herangezogenen Verhaltensweisen lassen sich nicht austauschen. Wenn ein Individuum ein anderes

z.B. von seinem Platz vertreiben konnte, so war das nur in Ausnahmefällen (z.B. während einer Phase des Rangwechsels) auch mit vertauschten Rollen möglich. Margrit beispielsweise vertrieb zwar alle anderen häufig, ich habe aber nie beobachtet, daß sie selbst jemandem auswich. Das gleiche gilt für alle anderen Gruppenmitglieder in Bezug auf die im Rang unter ihnen stehenden Individuen. Gelegentlich kamen zwar Umkehrungen vor, aber ihre Zahl macht weniger als 5% der Gesamtsumme aller drei Verhaltensweisen aus. Von ähnlicher Einseitigkeit des Ablaufs berichtet auch SIMPSON (1973) bei Verdrängungsreaktionen unter wilden Schimpansenmännchen.

Vom selben Autor stammt auch die folgende Methode der Rangdarstellung nach dem Kriterium des Verdrängens: Dabei werden die Gruppenmitglieder in der linken Spalte senkrecht in der Reihenfolge des rechts angegebenen Ranges aufgeführt. Ermittelt wurde dieser durch Anzahl und Rang der verdrängten Gruppenmitglieder. Dazwischen, in den waagerechten Spalten, stehen Tiere, die von dem vorne aufgeführten Individuum verdrängt worden sind. Zunächst zählt deren Ranghöhe, wurden dieselben Tiere verdrängt, so ist die Anzahl der Vertreibungsakte ausschlaggebend. Das gleiche gilt für die wenigen Fälle wechselseitigen Verdrängens. Diese Darstellungsmethode läßt sich sinngemäß auch auf das Beobachten bzw. Drohen und Angreifen anwenden.

In der folgenden Darstellung (Tab. 7) ist die Rangstruktur der Frankfurter Bonobos von 1973 bis 1975 wiedergegeben. Die Tabellen selbst zeigen den aufgrund der Verdrängungsreaktionen ermittelten Rang an, die beiden Spalten dahinter den auf die entsprechende Weise gewonnenen Rang für die anderen beiden Verhaltensweisen.

Die Lücken der waagerechten Spalten deuten auf persönliche Toleranzen trotz höheren Ranges hin. So wich z.B. Natalie 1973 nicht vor Camillo aus, da er sie nie angriff. Sie suchte im Gegenteil bei ihm häufig Schutz vor den anderen. Salonga, im ersten Lebensjahr noch ständig bei der Mutter, wich zu Beginn des zweiten allen Gruppenmitgliedern außer Margrit aus, wenn diese sich ihr näherten. Das war auch im zweiten Halbjahr 1974 noch der Fall. Zu Beginn des dritten Lebensjahres aber wich sie auch ihrer Mutter gelegentlich aus, z.B.

Tab. 7: Rangstruktur der Frankfurter Bonobogruppe 1973-1975
 B = Beobachten, Dr = Drohen und Angriff

	verdrängt	Rang	(Rang) B	(Rang) Dr
M	C Mato D N	1	1	1
C	Mato D	2	2	2
Mato	D N	3	3	3
D	N	4	4	4
N		5	5	5
S	im Rang mit M gekoppelt			

1973

	verdrängt	Rang	Rang B	Rang Dr
M	C Mato D N	1	1	1
C	Mato N S	2	2	2
Mato	D N S	3	3	3
D	N S	4	4	4
N	S	5	5	5
S		6	-	-

1974/1

	verdrängt	Rang	Rang B	Rang Dr
M	Mato C D N	1	1	1
Mato	C D N S	2	2	2
C	D N S	3	3	3
D	N S	4	4	4
N	S	5	5	5
S		6	6	6

1974/2

Fortsetzung Tab. 7

	verdrängt					Rang	Rang B	Rang Dr
M	Mato	D	C	N	S	1	1	1
Mato		D	C	N	S	2	2	2
D			C	N	S	3	3	4
C				N		4	4	3
N						5,5	5,5	5,5
S						5,5	5,5	5,5

1975/1

	verdrängt				Rang	Rang B	Rang Dr
M	Mato	D	N	S	1	1	1
Mato		D	N	S	2	2	2
D			N	S	3	3	3
N				S	4	4,5	4
S					5	4,5	5

1975/2

wenn sie ein Futterstück in der Hand hatte etc. Gegen eine Annäherung ihrer "Zweitmutter" Natalie dagegen hatte sie nichts einzuwenden, und auch ihre Scheu vor Camillo hatte sich gelegt. Dieser zeigte ja ebenfalls Pflegeverhalten ihr gegenüber (s. S. 194).

Die gravierendste Veränderung aber besteht in der Umkehr der Reaktionen zwischen Mato und Camillo. Im ersten Halbjahr 1974 wich Mato dem Vater häufig aus, gegen Ende konnte ich bereits einen gelegentlichen Rollentausch beobachten. In der zweiten Jahreshälfte aber überwogen die Ausweichreaktionen Camillos gegenüber seinem Sohn bei weitem.

(Da die Reaktionen erst von einem Limit von 10 Vorfällen an in die Tabellen aufgenommen wurden, erscheinen diese wenigen Umkehrungen dort nicht).

In der dem Rangwechsel folgenden Zeitspanne (erstes Halbjahr 1975) vermied Camillo weitgehend alle Auseinandersetzungen, so daß er auch Daniela gelegentlich aus dem Wege ging oder sie beobachtete. Kam es allerdings zu ernsthaften Auseinandersetzungen zwischen den beiden, so dominierte noch immer das Männchen.

Der Verlauf der oben erwähnten Veränderungen soll noch einmal anhand einiger graphischer Darstellungen verdeutlicht werden (s. Abb. 107 und 108).

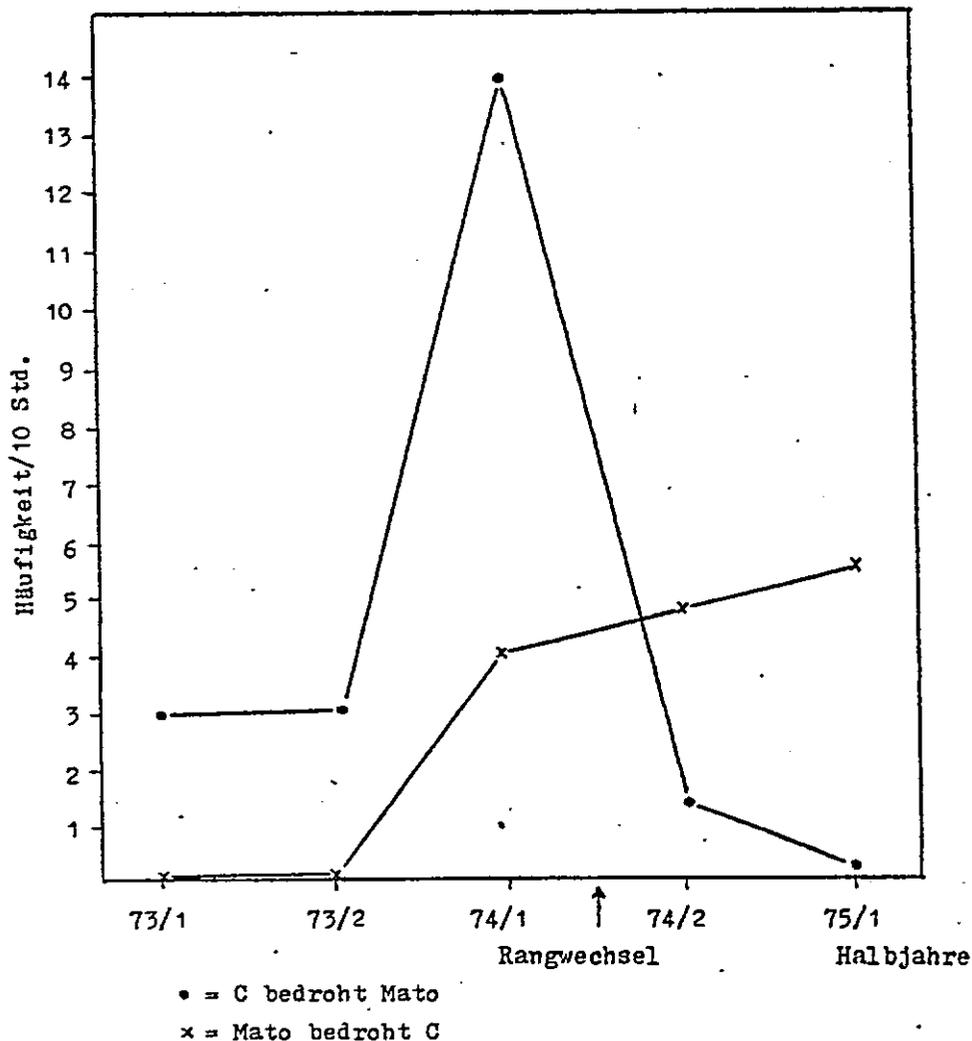


Abb. 107: Drohungen und Angriffe C-Mato und Mato-C 1973-1975

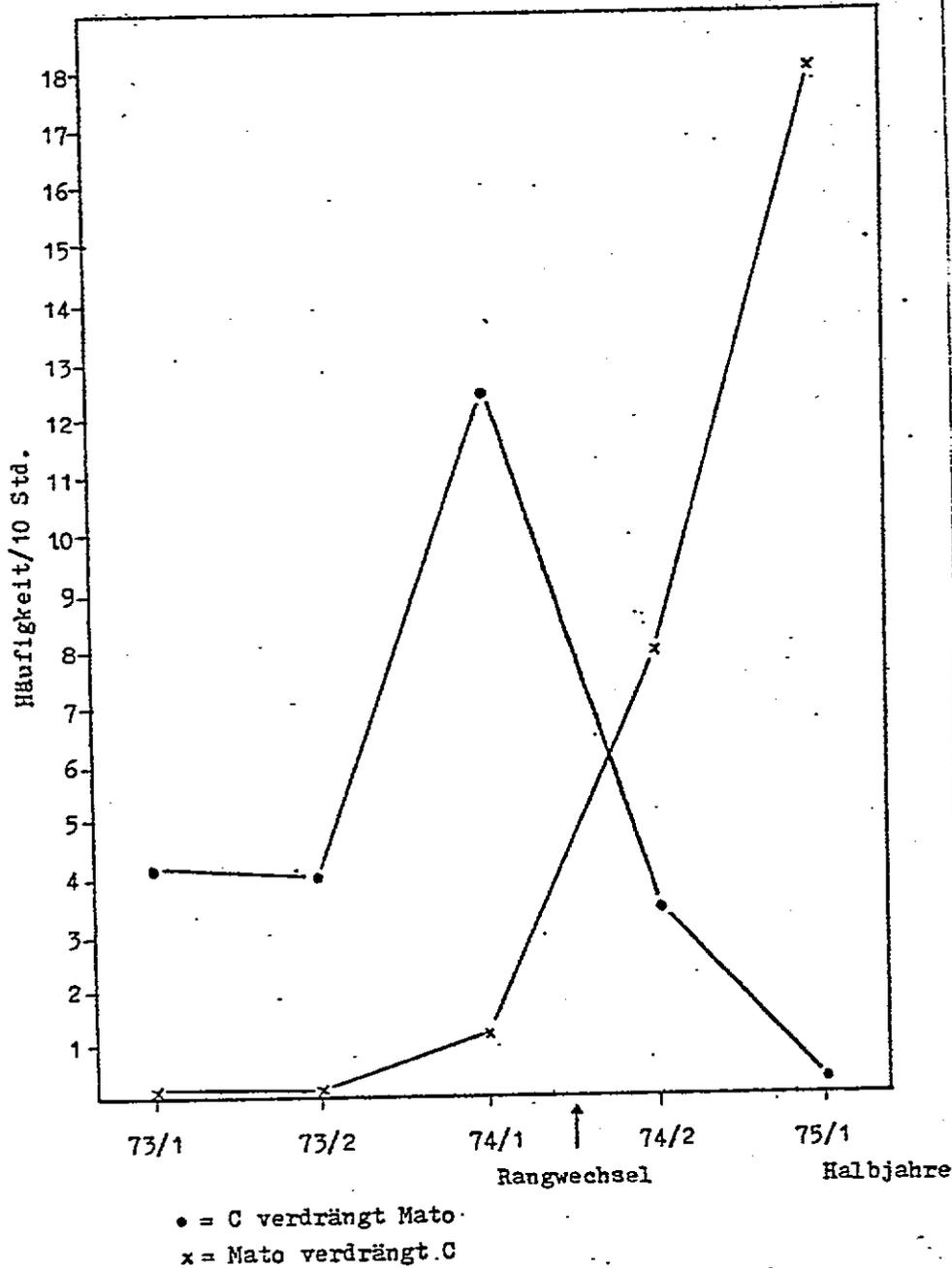


Abb. 108:
Verdrängen C-Mato
und Mato-C
1973-1975

Interessanterweise schien die Initiative zu diesen Auseinandersetzungen überwiegend von Camillo ausgegangen zu sein, denn seine Angriffe und Drohungen gegenüber Mato sind zunächst weit in der Überzahl. Dies entspricht auch dem subjektiven Eindruck bei den einzelnen aggressiven Vorfällen. Meist war es der Vater, der den Sohn immer wieder provozierte. Nachdem er jedoch einmal resigniert hatte, vermied Camillo sorgfältig jede Auseinandersetzung mit dem Sohn und wich ihm weitestgehend aus, obwohl Mato sich relativ wenig aggressiv zeigte.

Dieser Rangwechsel hatte auch eine Verhaltensänderung des rangnächsten Tieres, Daniela, zur Folge (s. Abb. 109 und 110).

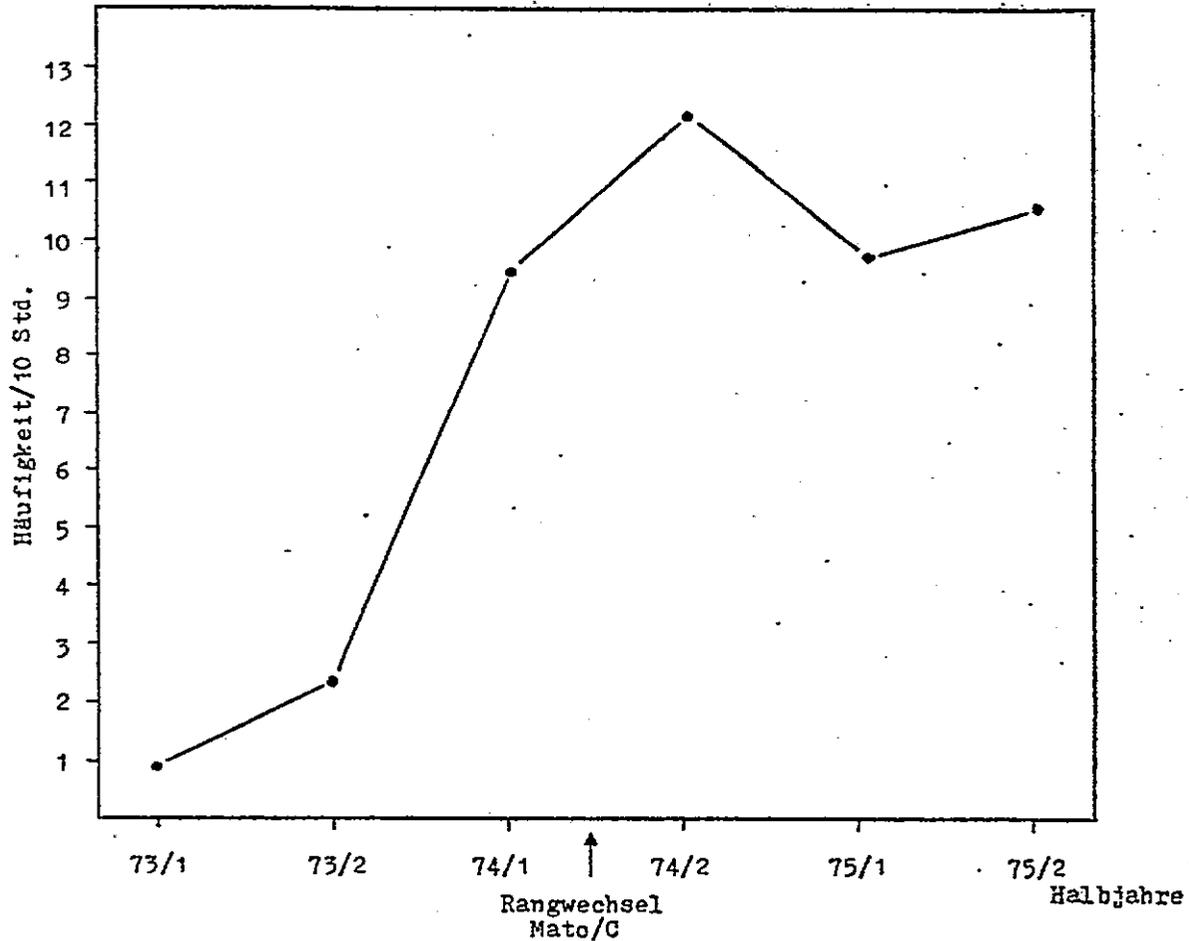


Abb. 109: Verdrängungs- bzw. Ausweichreaktionen Mato-Daniela 73-75

Während sie vorher oft bei Camillo Deckung vor Mato gesucht hatte, war dies während und nach den Rankämpfen nicht mehr möglich. Daher war Daniela gezwungen, dem Bruder wesentlich häufiger aus dem Wege zu gehen, weil sie nicht wie früher durch ihre Position in der Nähe Camillos geschützt war. Danielas Angriffe auf Natalie dagegen waren nach dem Rangwechsel seltener, da nun Mato häufig zu deren Verteidigung eingriff, ohne einen Angriff Camillos fürchten zu müssen. Entsprechend ging auch die Anzahl der Ausweichreaktionen Natalies zurück. Insgesamt gesehen, hat sich Natalies Position gegenüber Daniela er-

heblich verbessert, da auch Margrit nicht mehr sofort zu deren Hilfe herbeieilte, seit Salonga ihre Aufmerksamkeit stärker beanspruchte. Gegen Ende der Beobachtungen, im Dezember 1975, registrierte ich sogar einige Ausweichreaktionen Danielas gegenüber Natalie, und diese bedrohte Daniela auch gelegentlich. Möglicherweise steht hier ebenfalls eine Verschiebung im Rang bevor, zumal Margrit seit ihrer 'Koalition' mit Natalie (s. S. 182) diese nicht mehr ernsthaft angriff und entsprechend auch ihre Tochter hier weniger energisch verteidigte. Es kann sich aber auch um die Auswirkung der Aufwertung im 'dependent rank' handeln, die durch Matos Aufstieg verursacht wurde.

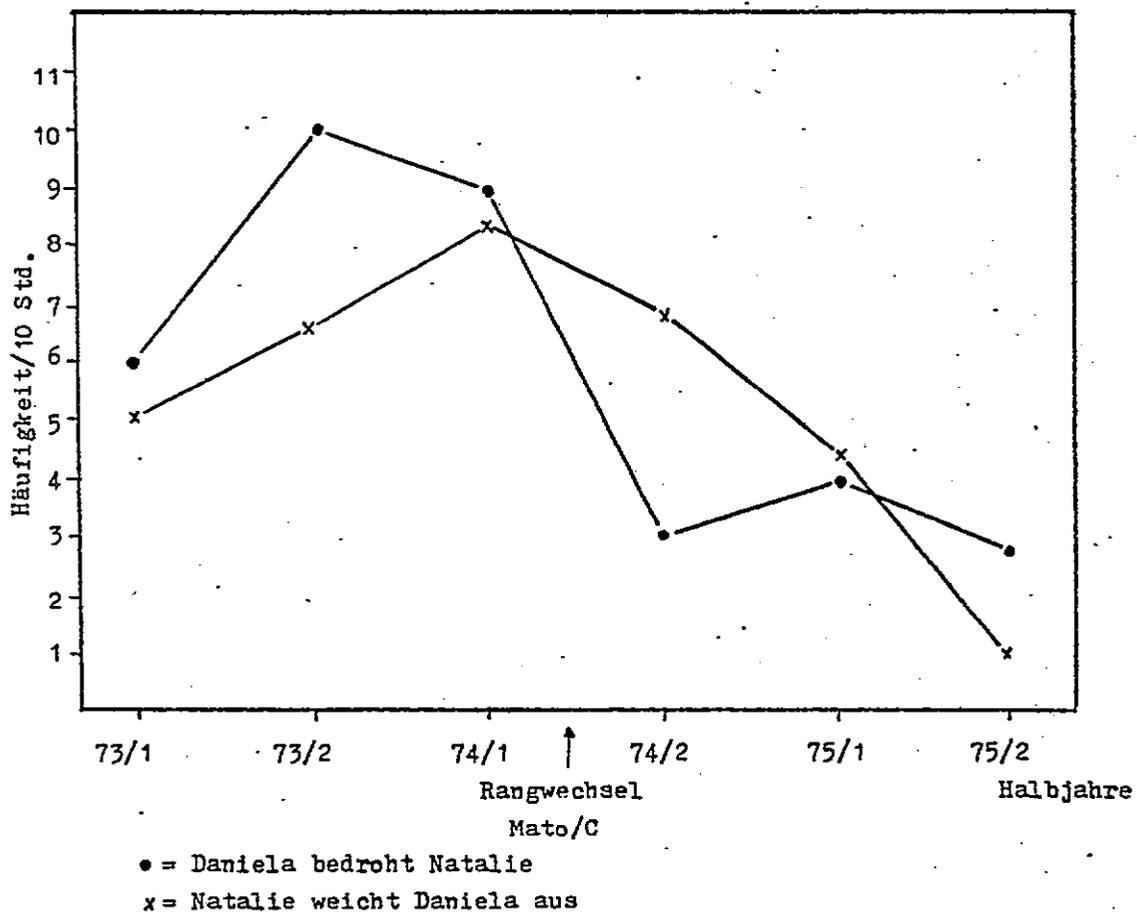


Abb. 110: Drohungen und Angriffe Danielas gegenüber Natalie sowie Ausweichen Natalies gegenüber Daniela 1973-1975

Wie bereits erwähnt (s. S. 136), wirkte sich der Rangwechsel auch im Gewicht der beiden Kontrahenten aus:

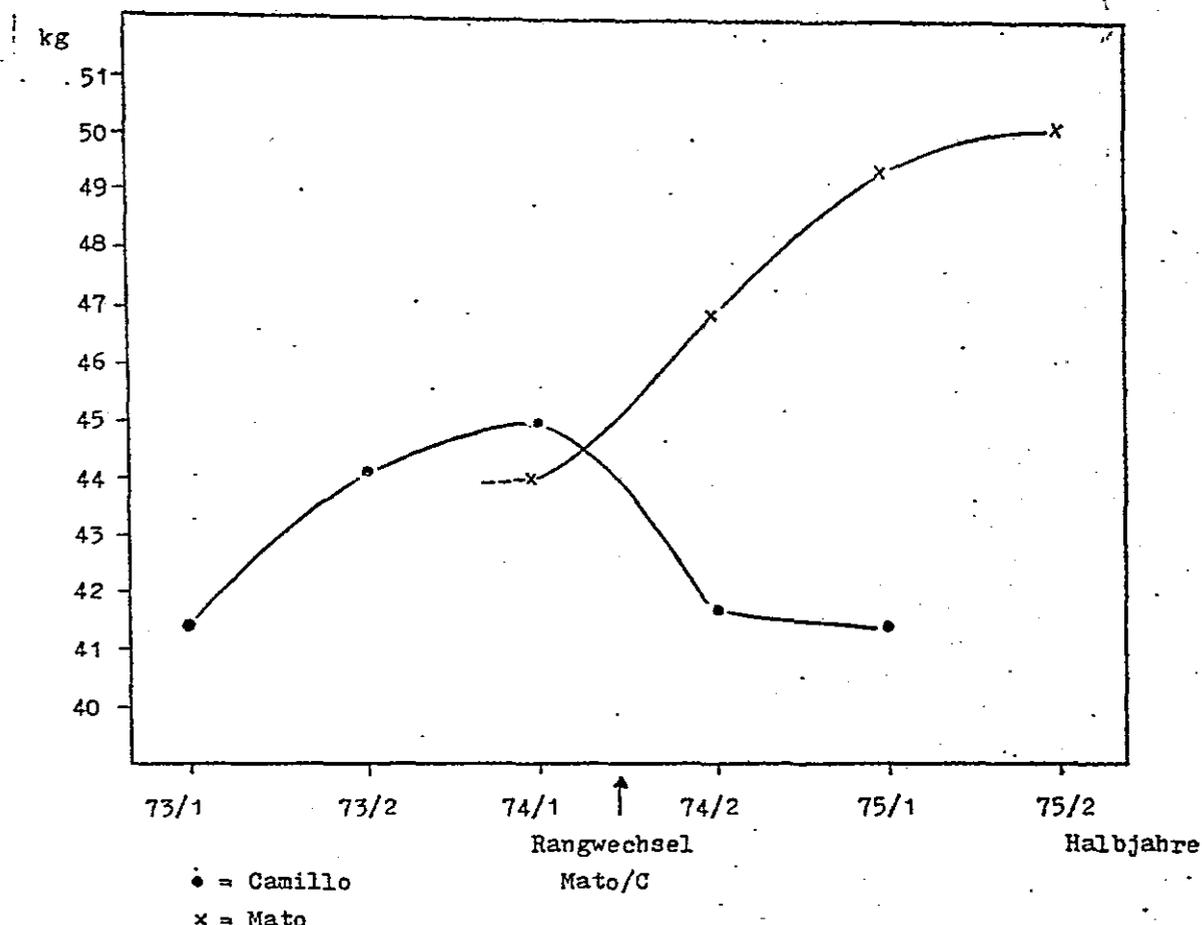


Abb. 111: Körpergewicht Camillos und Matos 1973-1975 (Angaben \pm 1 kg)

Interessanterweise nahmen auch alle anderen Gruppenmitglieder nach dem Fortgang Camillos (Mai 1975) an Gewicht zu, Margrit 2 kg, Daniela knapp 3 kg und Natalie sogar 5 kg. Dies hängt sicherlich mit der allgemein entspannteren Situation zusammen, bei Natalie vielleicht auch mit der Verbesserung ihrer Rangposition. Ihre sexuelle Entwicklung beschleunigte sich ebenfalls zu dieser Zeit.

Abschließend sei noch darauf hingewiesen, daß für alle drei als Rangkriterien verwendeten Verhaltensweisen eine Häufung der Reaktionen zwischen im Rang benachbarten Tieren aufzutreten scheint. Dies soll anhand der folgenden Aufstellung verdeutlicht werden.

Tab. 8: Häufigkeit der rangkennzeichnenden Verhaltensweisen zwischen im Rang benachbarten Gruppenmitgliedern (Frankfurt)

Beobachtungsreaktionen gegenüber den nächsten ranghöheren Individuen

Gesamtzahl	: 309 = 100%	
Erwartungswert	: 83 = 26,9%	Differenz 11%
Gefundener Wert	: 117 = 37,9%	signifikant ($p < 0,01$)

Verdrängungsreaktionen gegenüber den nächsten rangtieferen Individuen

Gesamtzahl	: 889 = 100%	
Erwartungswert	: 221 = 24,9%	Differenz 8,6%
Gefundener Wert	: 298 = 33,5%	signifikant ($p < 0,01$)

Drohen und Angriff gegenüber den nächsten rangtieferen Individuen

Gesamtzahl	: 702 = 100%	
Erwartungswert	: 224 = 31,9%	Differenz 26,5%
Gefundener Wert	: 410 = 58,4%	signifikant ($p < 0,01$)

Anscheinend wirken also die im Rang unmittelbar benachbarten Tiere besonders aggressions- bzw. angstausslösend. Das ist insofern verständlich, als von dem jeweils rangnächsten Individuum natürlich die stärkste Bedrohung der eigenen Position ausgeht.

a.3. Spielerischer Sozialkontakt

Zur Form der Verhaltenselemente s. S. 137.

Der Verlauf der Spielaktivität Salongas ist bereits an anderer Stelle (s. Abb. 105) dargestellt worden. Der Eifer des Jungtiers in dieser Beziehung führte zunächst auch zu einem Anstieg der Gesamtspielaktivität der Gruppe (s. Abb. 112). Eine relative Einheit wurde registriert, wenn ein Tier den Spielpartner wechselte, nach einer dazwischenliegenden, andersgearteten Aktivität weiter mit demselben Partner spielte oder ein Zeitlimit von 2 1/2 Minuten beim Spiel mit demselben Partner überschritten wurde. Im Rahmen der Erläuterungen zur Methode (s. S. 19) wurde dieses Vorgehen bereits eingehender dis-

kutiert. Der Wert von 2 1/2 Minuten stellt die Zeitspanne dar, die bei einem einmal begonnenen Spiel sehr selten unterschritten wurde; entweder der aufgeforderte Partner lehnte es von vornherein ab, mitzuspielen, oder aber er spielte fast immer mindestens diese 2 1/2 Minuten lang mit dem anderen.

Die so ermittelten relativen Spieleinheiten stellen natürlich nur ein sehr grobes Maß dar, vor allem in Bezug auf Dauer und Frequenz der Spielereignisse muß ein Informationsverlust in Kauf genommen werden. Sie ermöglichen aber eine Aussage über die relative Spielhäufigkeit der Frankfurter Gruppe von 1973-1975. Die folgende Abbildung basiert auf der Auswertung von insgesamt 3655 solcher Spieleinheiten.

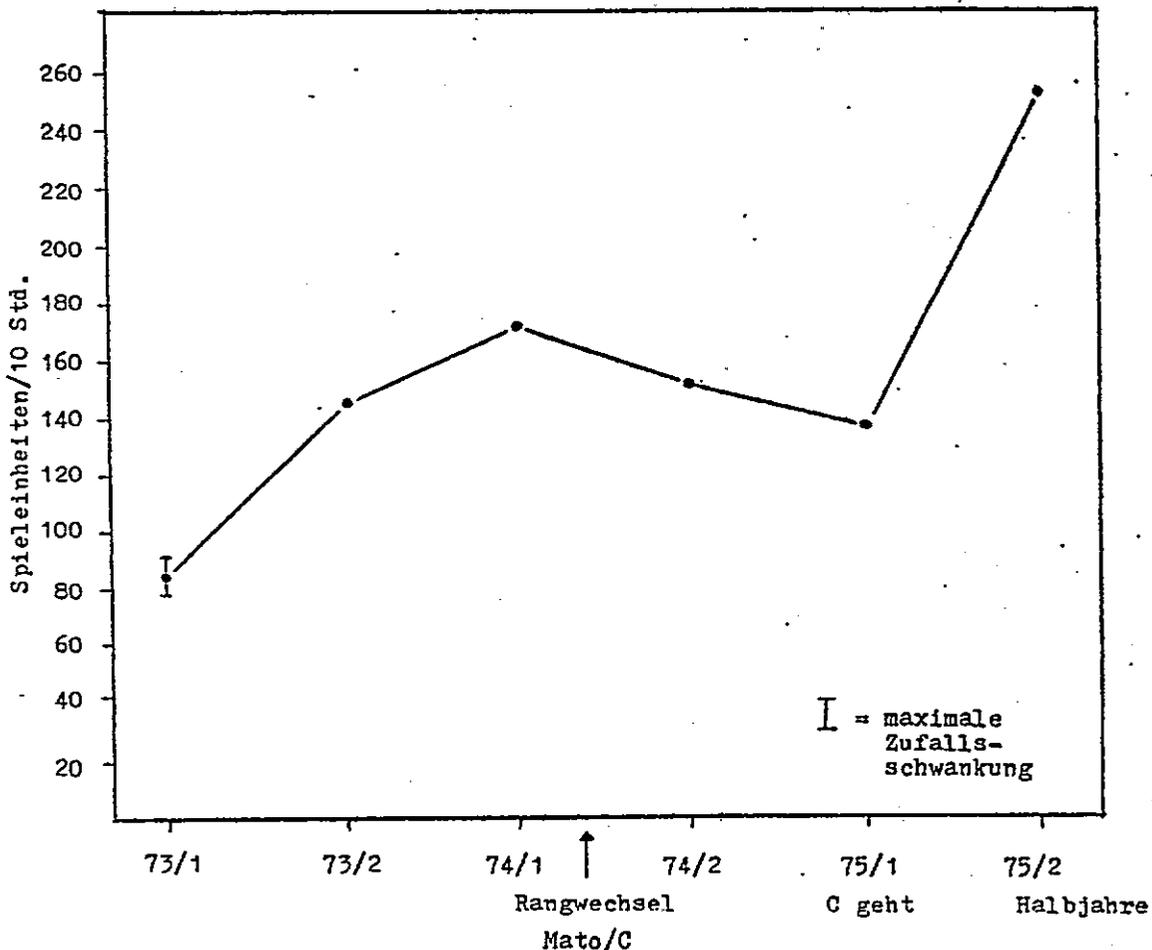


Abb. 112: Spielaktivität der Frankfurter Gruppe 1973-1975

Wie bereits erwähnt, ist das Ansteigen der Spielhäufigkeit von 1973 bis zum ersten Halbjahr 1974 unter anderem auf die steigende Spielaktivität des Jungtiers zurückzuführen. Ein zweiter, wesentlicher Grund aber liegt in der Erhöhung der Spielhäufigkeit zwischen Mato und Camillo. Die beiden Männchen nahmen so die späteren Rankämpfe gewissermaßen spielerisch vorweg. In der Zeit ernsthafter Auseinandersetzungen dagegen sank die Spielaktivität der Gesamtgruppe ab, um nach der Entfernung Camillos aus der Gruppe schlagartig wieder anzusteigen. Auch nach dem Rangwechsel spielten die Tiere insgesamt also zunächst seltener, denn es herrschte noch immer eine sehr angespannte Atmosphäre. Camillo selbst wirkte nach seinem Rangverlust deprimiert, und das äußerte sich auch in einem starken Absinken seiner Spielaktivität (s. Abb. 113). Der letzte Wert ist fast ausschließlich auf Spielaktivitäten mit Salonga zurückzuführen.

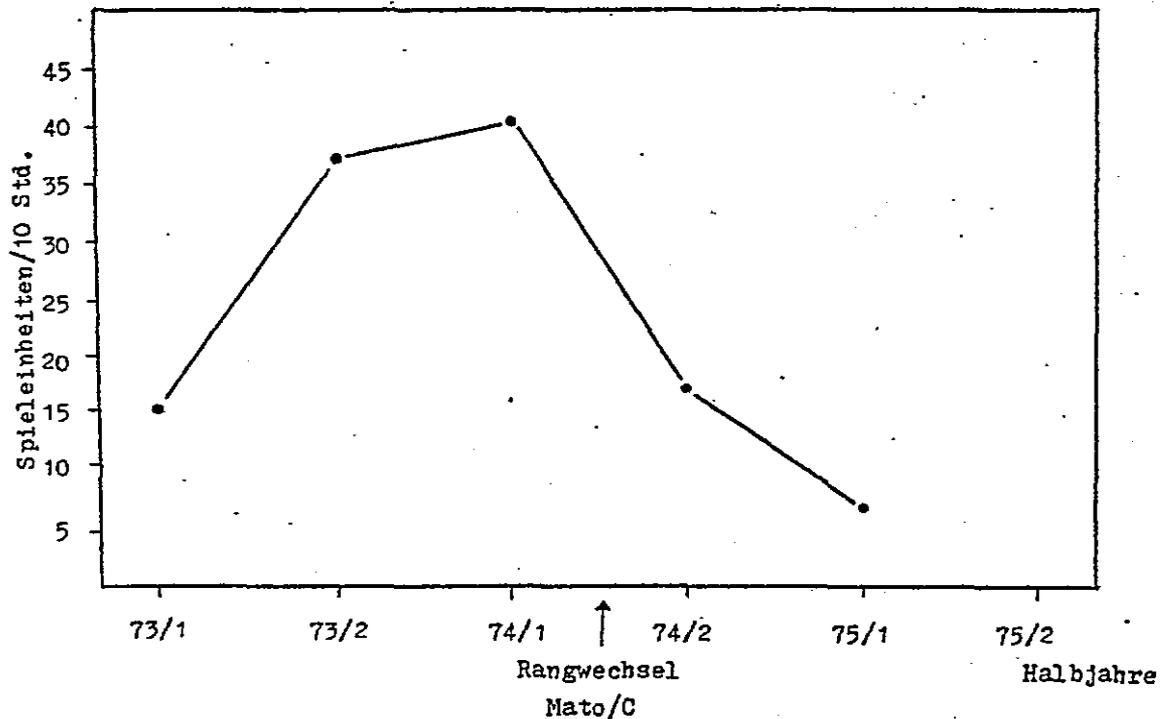


Abb. 113: Spielaktivität Camillos 1973-1975

Anders als aggressive Verhaltensmuster ist das Spielverhalten häufig mit einem Rollentausch verbunden. Ein spielerisch verfolgtes Tier z.B. kann im nächsten Moment seinerseits den Verfolger jagen etc. Ein Vergleich der aktiven und passiven Rollenanteile für die Frankfurter Tiere ergab eine weitgehende Gleichverteilung. Die Abweichung von der Symmetrie betrug im Höchsthalle etwa 4% des Gesamtwertes bei einem Individuum. Vor allem Natalie und Daniela, während der ersten 1 1/2 Lebensjahre auch Salonga, wurden zwar häufiger zum Spielen aufgefordert, als sie selbst andere aufforderten. In einem einmal begonnenen Spiel aber waren die Aktivitäten weitgehend gleichmäßig verteilt. Durch diese Symmetrie war es nicht erforderlich, die Werte der Spielhäufigkeit für zwei Partner nach aktiven und passiven Rollen zu unterteilen. Wenn also beispielsweise Natalie Daniela zum Spielen aufgefordert hatte, wurde das darauffolgende Spiel genauso bewertet wie in den Fällen umgekehrter Initiierung.

Durchaus nicht gleichmäßig verteilt aber waren die Spielaktivitäten der Tiere in Bezug auf die Wahl des Partners; es bildeten sich deutliche Bevorzugungen heraus. Zur Darstellungsmethode der Partnerpräferenzen zunächst einige Vorbemerkungen. Als Grundlage diente eine Tabelle der Anzahl von gemeinsamen Spieleinheiten für alle möglichen Partnerkombinationen:

Tab. 9: Spieleinheiten der Frankfurter Tiere untereinander, 1975

	S	D	N	Mato	M	C
S		370	245	551	159	113
D	370		336	252	60	51
N	245	336		295	49	8
Mato	551	252	295		37	16
M	159	60	49	37		6
C	113	51	8	16	6	
Summe	1438	1069	933	1151	311	194

Diese Tabelle enthält zwei Informationen über jedes Individuum: einmal die Gesamtzahl seiner Spieleinheiten, zum anderen die Rangfolge, in der seine Aktivitäten auf die verschiedenen Partner verteilt sind. Es wäre nun möglich, diese Werte direkt graphisch darzustellen, die Gesamtzahl z.B. als Maß für den Radius eines Kreises, der das betreffende Tier repräsentiert, die Beziehungen zu verschiedenen Partnern als Breite der Verbindungsbalken zwischen den Kreisen. Diese Methode hat z.B. JANTSCHKE (1972) angewendet. Bei wenigen Partnern und relativ gleichmäßiger Verteilung der Aktivitäten ist diese Darstellung überschaubar und praktisch. Je größer die Anzahl der beteiligten Tiere und je differenzierter aber ihr Verhalten, desto unübersichtlicher und irreführender wird das Bild jedoch in Bezug auf die Bevorzugung bestimmter Partner durch die verschiedenen Individuen. Wenn ein Tier beispielsweise in einem bestimmten Zeitraum nur 11 mal spielt, davon 10 mal mit demselben Partner, dann ist seine Präferenz diesem gegenüber ungleich größer als die eines anderen, der insgesamt 200 Spieleinheiten in derselben Zeit aufweist und davon 20 mit einem bestimmten Partner. Bei der oben erwähnten Darstellungsmethode jedoch fiel zunächst ins Auge, daß der Verbindungsbalken im letztgenannten Falle doppelt so dick ist wie im ersten. Damit wird eine engere Verbindung vorgetäuscht.

Um den Faktor der unterschiedlichen Gesamtaktivität auszuschalten, müssen die Daten also zunächst normalisiert werden. Dazu gibt es mehrere Verfahren (zur generellen und ausführlichen Diskussion dieses Problems und der unterschiedlichen Darstellungsmethoden solcher und ähnlicher Daten s. MORGAN et al. 1976). Ein Weg ist die Methode nach DICE (1945). Sie soll an einem Beispiel verdeutlicht werden. Natalie und Daniela haben 1975 336 Spieleinheiten gemeinsam (s. Tab. 9). Natalie hat insgesamt 933 solcher Einheiten aufzuweisen, Daniela 1069. Der gefundene gemeinsame Wert wird nun dividiert durch die Summe der Gesamtspieleinheiten der Partner, also die Anzahl, die jeder (theoretisch) mit dem anderen hätte spielen können. Das Ergebnis wird üblicherweise mit dem Faktor 1000 multipliziert und auf ganze Zahlen gerundet (um die Werte etwas 'handlicher' zu machen).

$$168 = \frac{(1000) \times (336)}{(933 + 1069)}$$

Der so gefundene Wert ist ein relatives Maß für die Wahrscheinlichkeit, daß Daniela und Natalie miteinander spielen, falls sie überhaupt Spielaktivität zeigen. Er gibt nicht an, wie groß die absolute Wahrscheinlichkeit ist, in jedem beliebigen Augenblick die beiden beim gemeinsamen Spiel anzutreffen, denn das hängt auch von der Gesamtaktivität beider Tiere ab. Wendet man das Dice-Verfahren auf alle Werte der obigen Tabelle an, so ergibt sich eine Tabelle der 'Zusammengehörigkeit' (allg. 'similarity') in Bezug auf die Wahl des Spielpartners. Je höher der Wert, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, die betreffenden Partner beim gemeinsamen Spiel anzutreffen, vorausgesetzt, sie zeigen zu diesem Zeitpunkt überhaupt Spielverhalten.

	S	D	N	Mato	M	C
S						
D	148 ₃					
N	103 ₆	168 ₂				
Mato	213 ₁	114 ₅	142 ₄			
M	91 ₇	44	39	25		
C	69 ₈	40	7	12	12	

Der Index gibt die Rangfolge der Werte an

Tab. 10: Spieleinheiten der Frankfurter Tiere untereinander, 1975
Normalisiert nach DICE

Auch diese Daten können auf verschiedene Weise graphisch dargestellt werden. Die Vor- und Nachteile der einzelnen Methoden sind von MORGAN et al. (1976) ausführlich beschrieben worden. Im Falle des vorliegenden Problems erwies sich eine Veranschaulichung mit Hilfe des SLCA-Verfahrens (single link cluster-analysis) als geeignet. Dabei wird auf der Ordinate die 'similarity', also das Maß der Gemeinsamkeit zweier Individuen etc. in Bezug auf die spezielle Verhaltensweise u.ä., aufgetragen, und zwar in umgekehrter Reihenfolge. Auf

der Abszisse werden die verschiedenen Tiere angeordnet. Dies geschieht so, daß die jeweils am engsten verbundenen Partner sich im wörtlichen Sinne am nächsten stehen. Auf dem Niveau der entsprechenden 'similarity' werden die beiden dann verbunden. Diese Gruppierungen werden nun auf einem Zusammengehörigkeitsniveau miteinander verbunden, das dem höchsten Wert zwischen zwei den verschiedenen 'clusters' angehörenden Individuen entspricht etc. Dies bedeutet insofern einen Informationsverlust, als nachträglich nicht mehr festzustellen ist, um welche Tiere es sich dabei handelte.

Darauf kann aber, soweit dies von speziellem Interesse ist, im Einzelfalle hingewiesen werden. Im übrigen erhält man mit dieser Methode Darstellungen (sog. Dendrogramme), die ein übersichtliches und anschauliches Bild der Gruppenstruktur vermitteln (s. auch van HOOFF 1973). In Bezug auf das Spielverhalten stellten sich demnach die Partnerpräferenzen der Frankfurter Bonobos von 1973-1975 wie folgt dar.

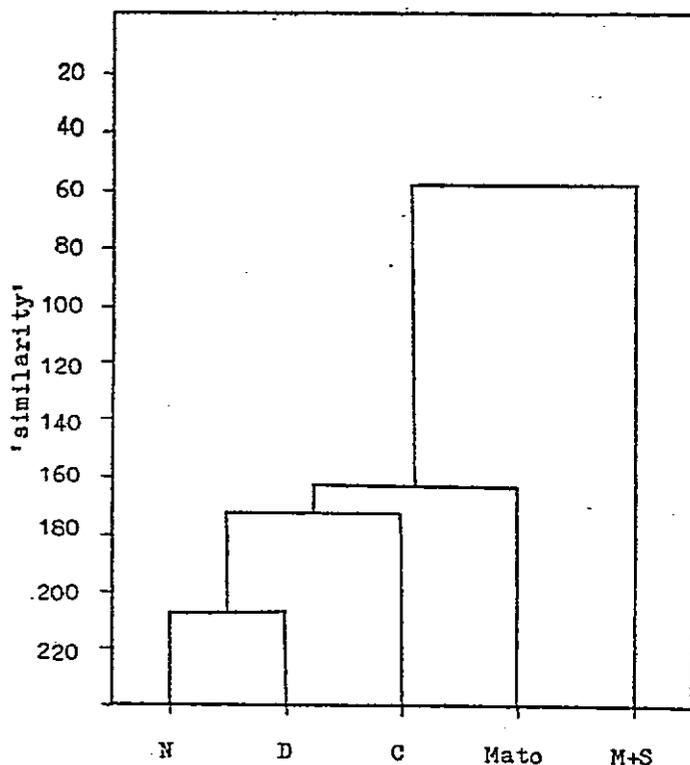
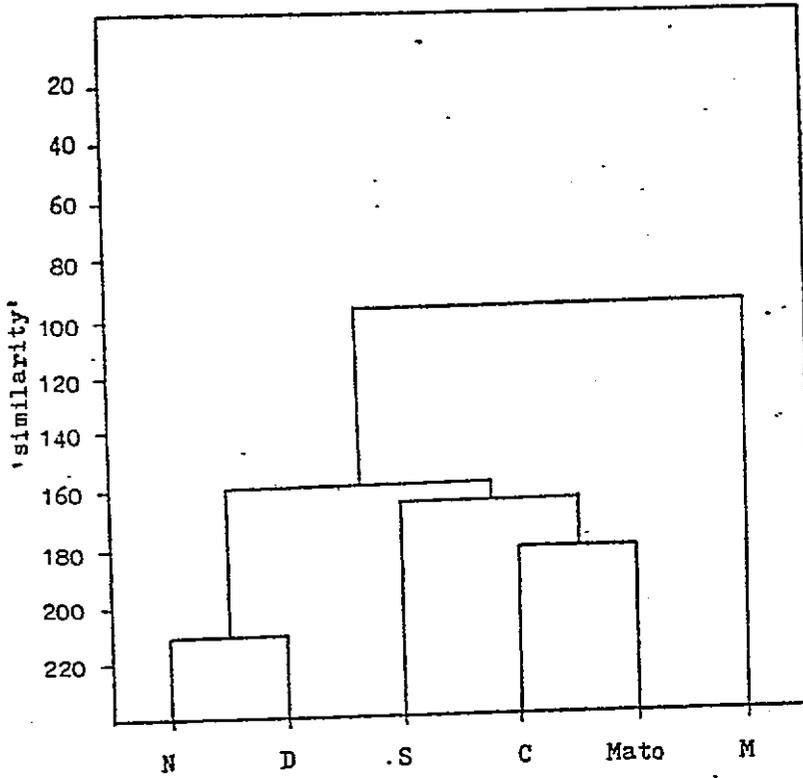


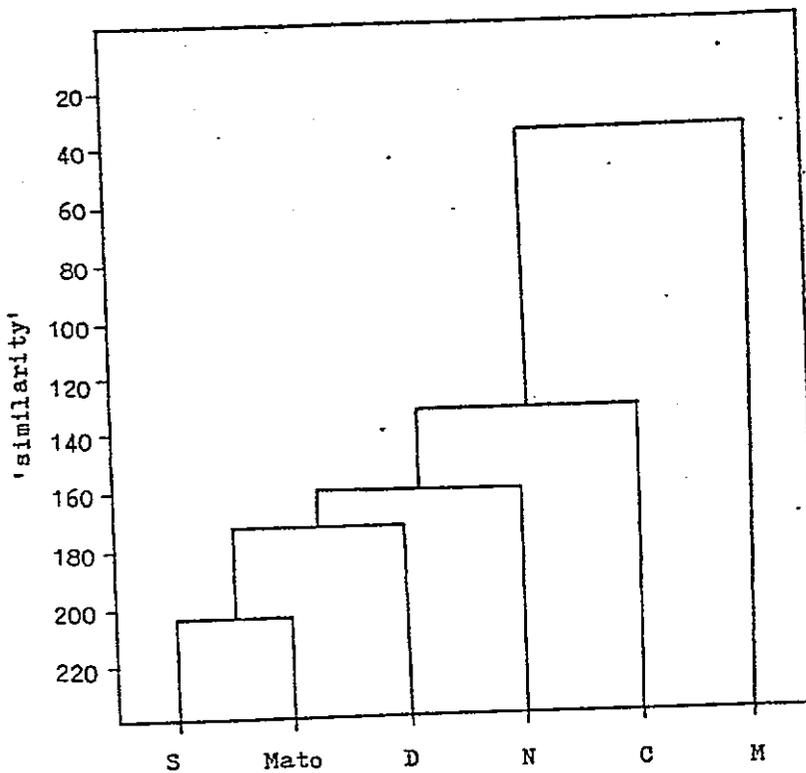
Abb. 114: Partnerpräferenzen der Frankfurter Bonobos beim Sozialspiel

1973

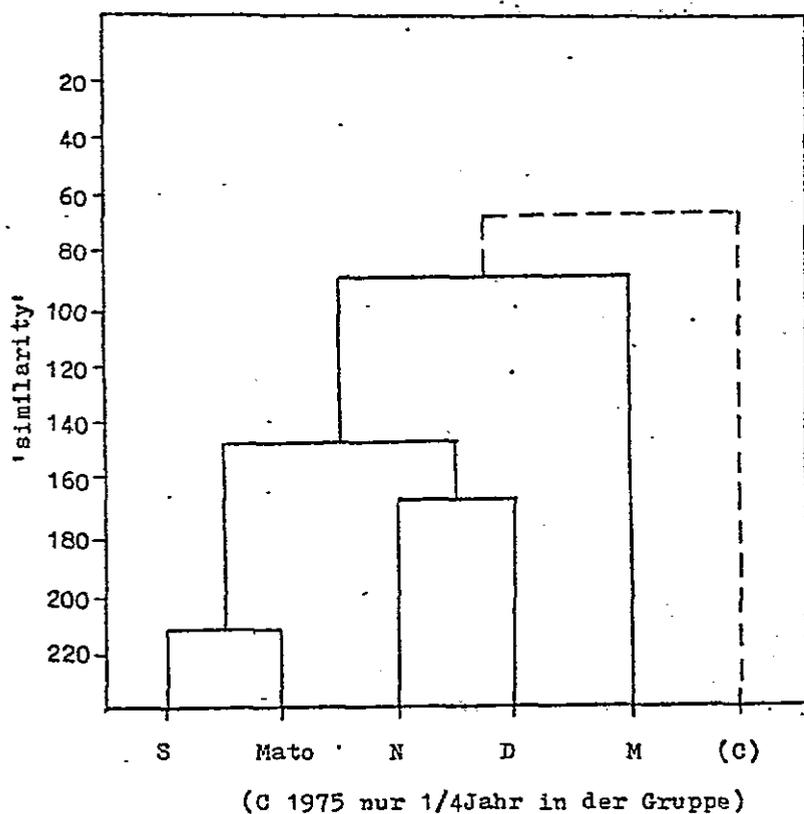
Fortsetzg. Abb. 114
Partnerpräferenzen
Spiel Ffm



1974/1



1974/2



Fortsetzg. Abb. 114
Partnerpräferenzen
Spiel Ffm

1975

1973 bilden Natalie, Daniela, Camillo und Mato eine eng verbundene Spielgruppe, wobei innerhalb der Gruppe Camillo oft mit Daniela, Mato aber auch häufig mit Camillo spielen. Margrit trägt Salonga, so daß sich beide kaum an den Spielen der anderen beteiligen. Im ersten Halbjahr 1974 sind zwei wesentliche Änderungen zu verzeichnen: Die Präferenz Camillo-Mato hat sich verstärkt, und Salonga hat sich von Margrit gelöst und (über Camillo) dieser Spielgruppe angeschlossen. Margrit dagegen beteiligt sich nach wie vor selten am Sozialspiel. In der zweiten Hälfte desselben Jahres aber ergibt sich ein völlig anderes Bild: Salonga ist in den Mittelpunkt des Interesses gerückt, und alle anderen gruppieren sich um sie. Camillo dagegen ist nach seinem Rangverlust aus dem Zentrum der Spielaktivität verdrängt. Dies wird im Jahre 1975 noch deutlicher: Er rangiert sogar noch hinter Margrit, er ist, bildlich gesprochen, zur Randfigur der Gruppe geworden. Die Spielpartnerschaft zwischen Mato und Salonga hat sich gefestigt, Daniela und Natalie sind zu ihrer vorherigen Präferenz füreinander zurückgekehrt. Möglicherweise war der 'Reiz des Neuen' beim Spiel mit Salonga vorbei, außerdem verhielt sich Daniela zunehmend aggressiver gegen die Schwester.

Insgesamt gesehen zeigte sich, wie auch zu erwarten, in der Frankfurter Bonobogruppe eine negative Korrelation zwischen dem generellen Rang als Spielpartner und dem Lebensalter ($r = - 0,9$). Jüngere Tiere sind also beliebtere und aktivere Spielpartner. Die allgemeine Spielaktivität scheint bis zu einem gewissen Grade ebenfalls vom Alter abzuhängen, denn die beiden ältesten Tiere der Gruppe, Margrit und Camillo, spielen nur mit ca. $1/4$ der Häufigkeit der jüngeren. Zumindest subjektiv aber machten auch sie einen wesentlich spielfreudigeren Eindruck als beispielsweise Schimpansen im gleichen Alter.

a.4. Soziale Körperpflege

Zur Form der Verhaltenselemente s. S. 148.

Dort wurde auch bereits der Verlauf der grooming-Aktivität während der Rankämpfe erläutert (s. Abb. 85). Der Anstieg während der Phase der Instabilität und das Absinken nach dem Wechsel sollen noch einmal anhand individueller Daten verdeutlicht werden. Die Steigerung kam vor allem durch die Verlängerung der einzelnen Sitzungen zustande.

Die Häufigkeit, mit der Salonga gegroomt wurde, stieg während der Rankämpfe deutlich an (s. Abb. 115, die relativen grooming-Einheiten wurden nach demselben Prinzip ermittelt wie die Spiel-Einheiten, s. S. 229). Dies galt in Bezug auf alle ihre Partner. Anscheinend hatte das groomen eines Jungtieres eine beruhigende Wirkung auch auf das aktive Tier, denn die Initiative ging fast ausschließlich von den Partnern aus.

Der generelle Verlauf der grooming-Aktivität der übrigen Tiere wird am Beispiel Natalies besonders deutlich. Auch hier ist ein steiler Anstieg der Häufigkeit während der Auseinandersetzungen zu verzeichnen, nach dem Wechsel jedoch sinkt sie sofort ab. (s. Abb. 116).

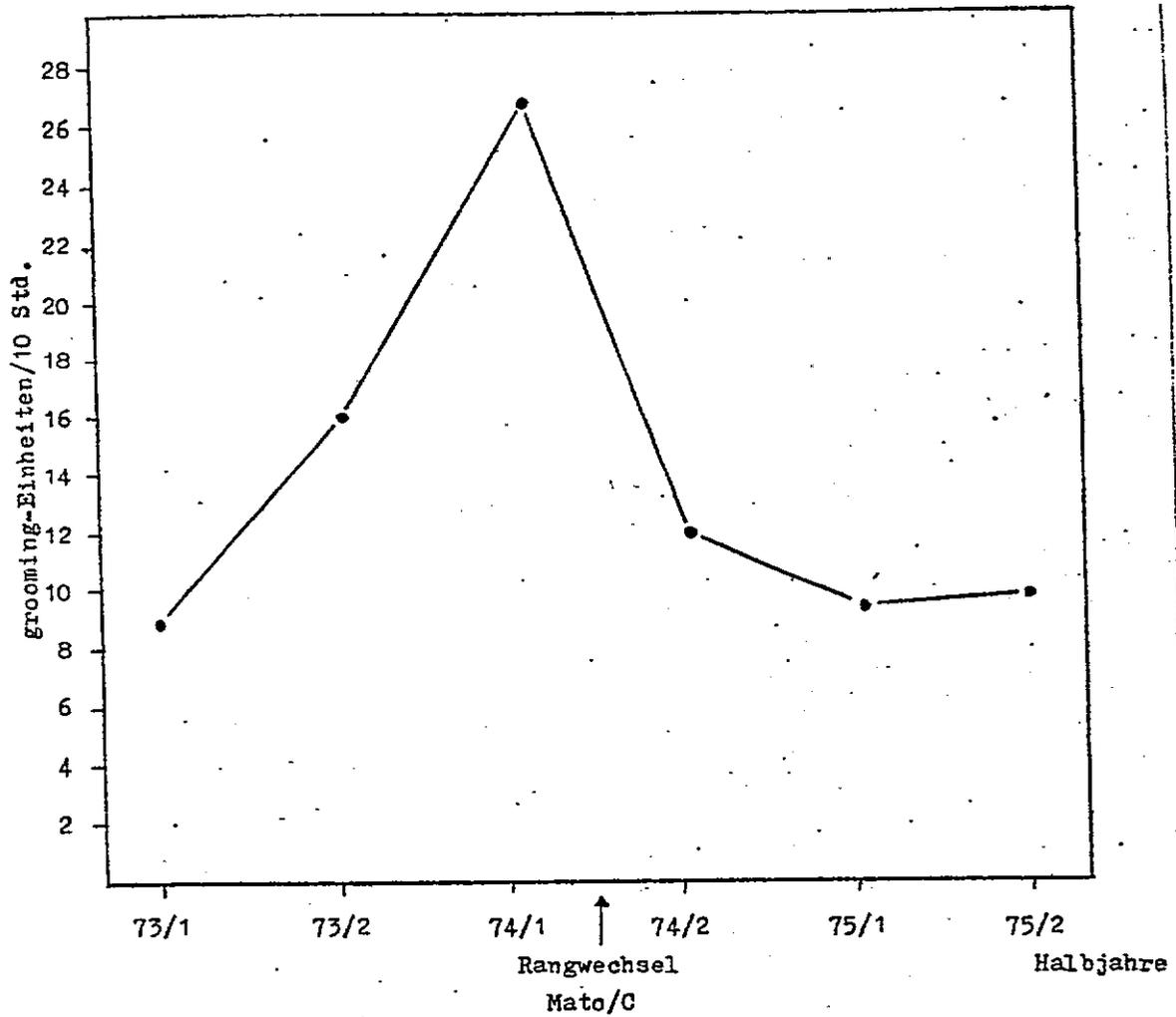


Abb. 115: Häufigkeit des gegroomt-Werdens von Salonga 1973-1975

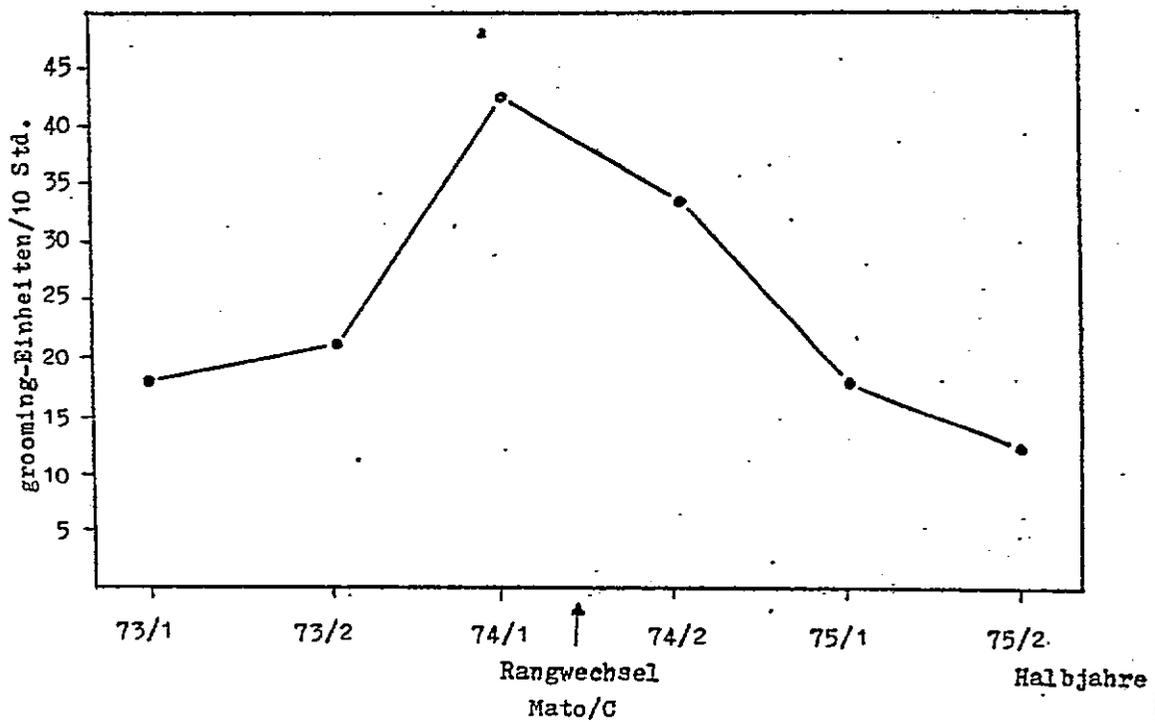


Abb. 116: Häufigkeit des groomens von Natalie 1973-1975

Natalies Fellpflege-Aktivitäten richteten sich vor allem auf die beiden streitenden Männchen:

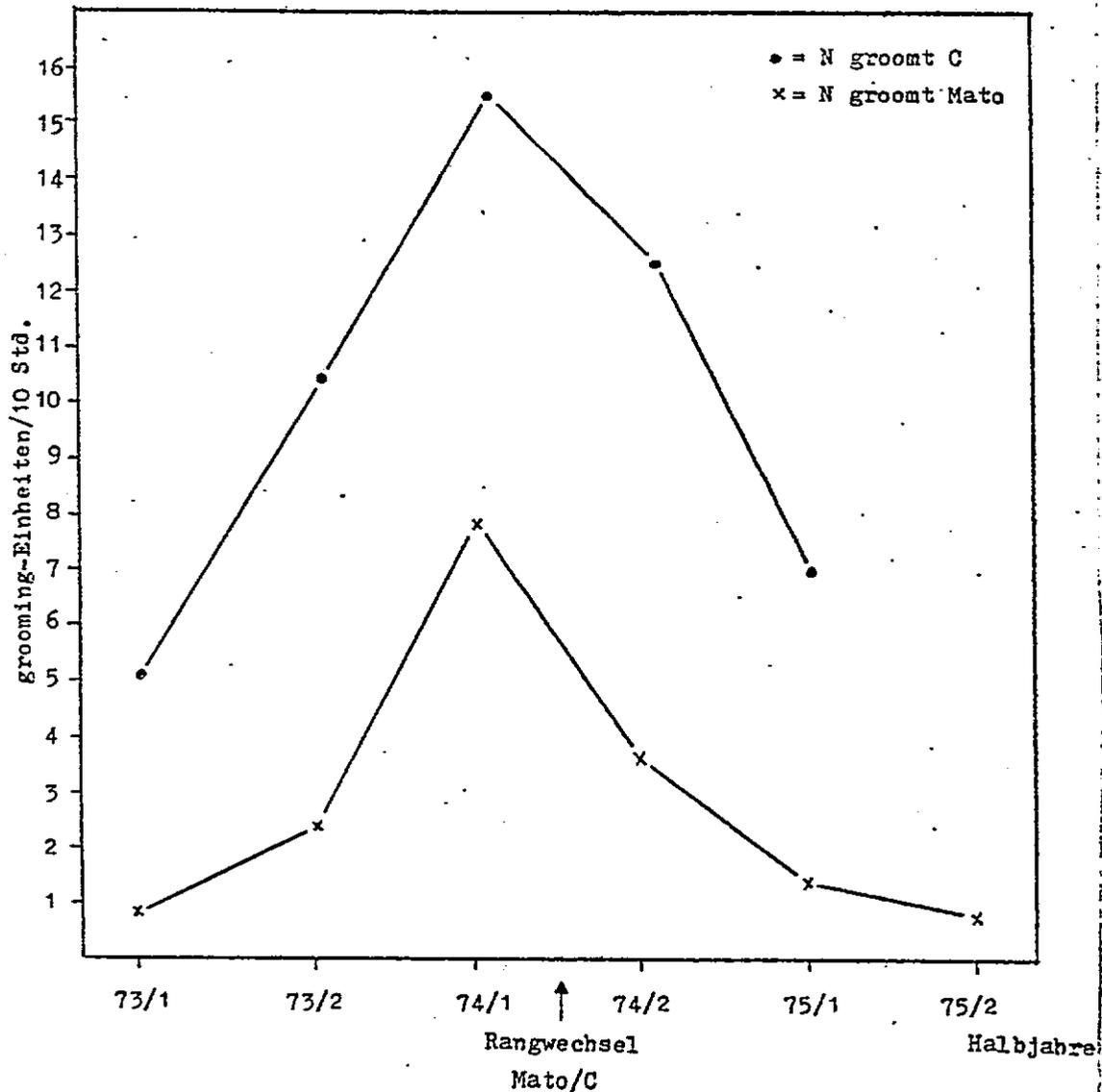


Abb. 117: Grooming-Häufigkeit Natalie-Camillo und Natalie-Mato 1973-1975

Bemerkenswert ist, daß die grooming-Häufigkeit relativ rasch nach dem Rangwechsel wieder in die Nähe der vorherigen Werte kommt. Die Spielaktivität dagegen war auch nach dem Wechsel bis zum Fortgang Camillos deutlich gehemmt (s. S. 230).

Die Ermittlung der Partnerpräferenzen wurde nach demselben Prinzip vorgenommen wie beim Spielverhalten (s. S. 232ff). Zugunsten einer übersichtlichen Darstellung wurde auch hier nicht zwischen aktivem und passivem Partner unterschieden, obwohl die Abweichungen von der Symmetrie etwas größer waren als dort. Dies ändert jedoch nichts daran, daß die soziale Fellpflege grundsätzlich reziprok ist, und so scheint eine Darstellung als SLCA-Dendrogramm hier dennoch gerechtfertigt.

Die Verbindungen geben ein Maß für die Wahrscheinlichkeit an, die jeweiligen Partner bei der wechselseitigen Fellpflege anzutreffen, sofern sie zu diesem Zeitpunkt überhaupt grooming-Aktivität zeigen.

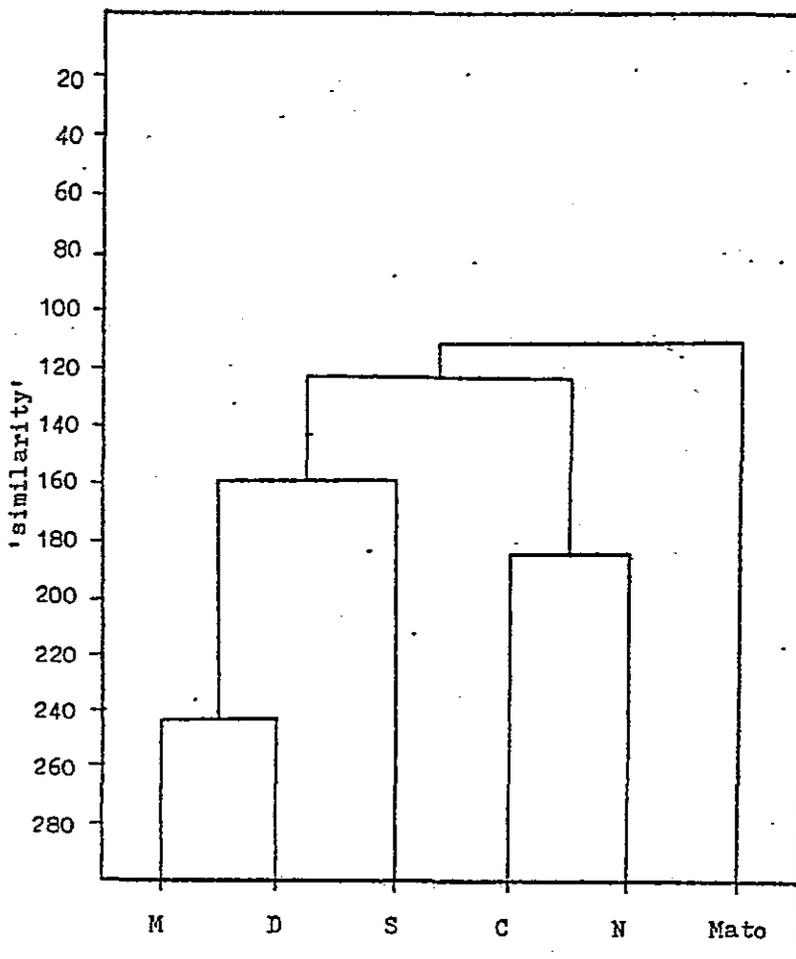
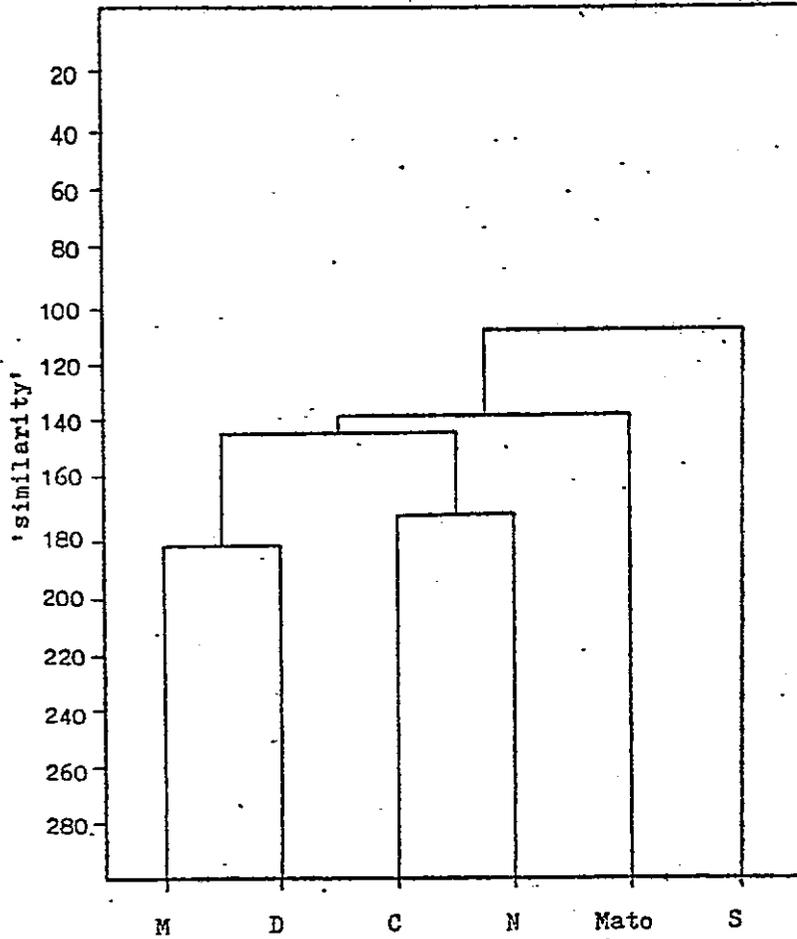


Abb. 118: Partnerpräferenzen der Frankfurter Bonobos beim grooming

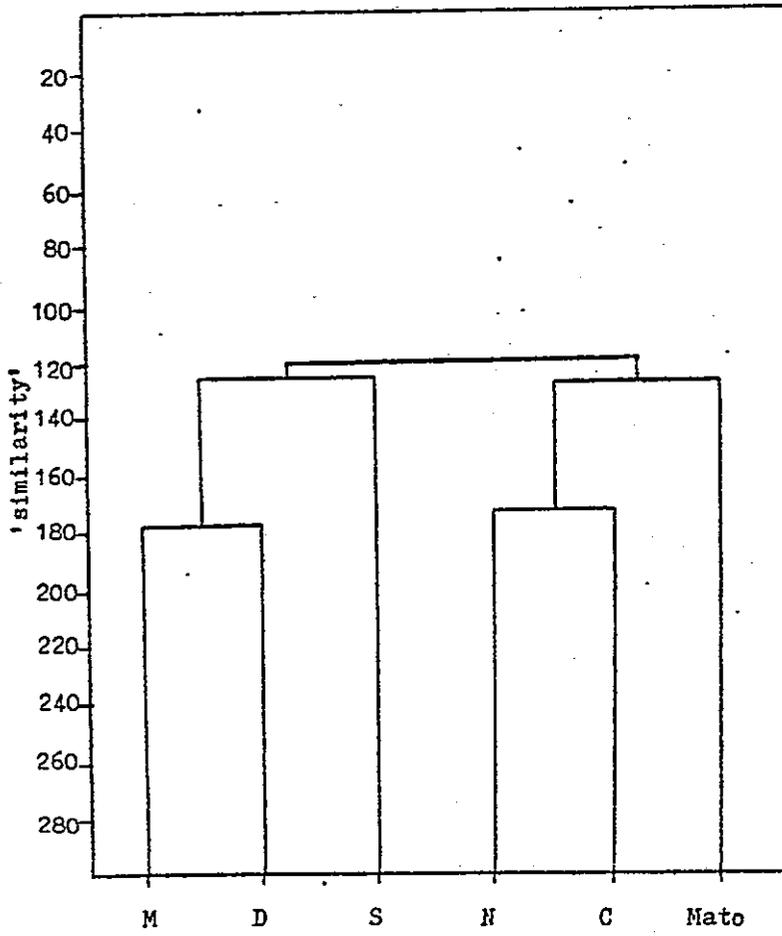
1973

An der Darstellung von 1973 wird vor allem das enge Verhältnis zwischen Margrit und Daniela deutlich. Auch Salonga wird von der Mutter gegroomt, aber nicht so intensiv wie ihre ältere Schwester. Eine enge Beziehung besteht auch zwischen Natalie und Camillo, während Mato als Partner anscheinend wenig beliebt ist.

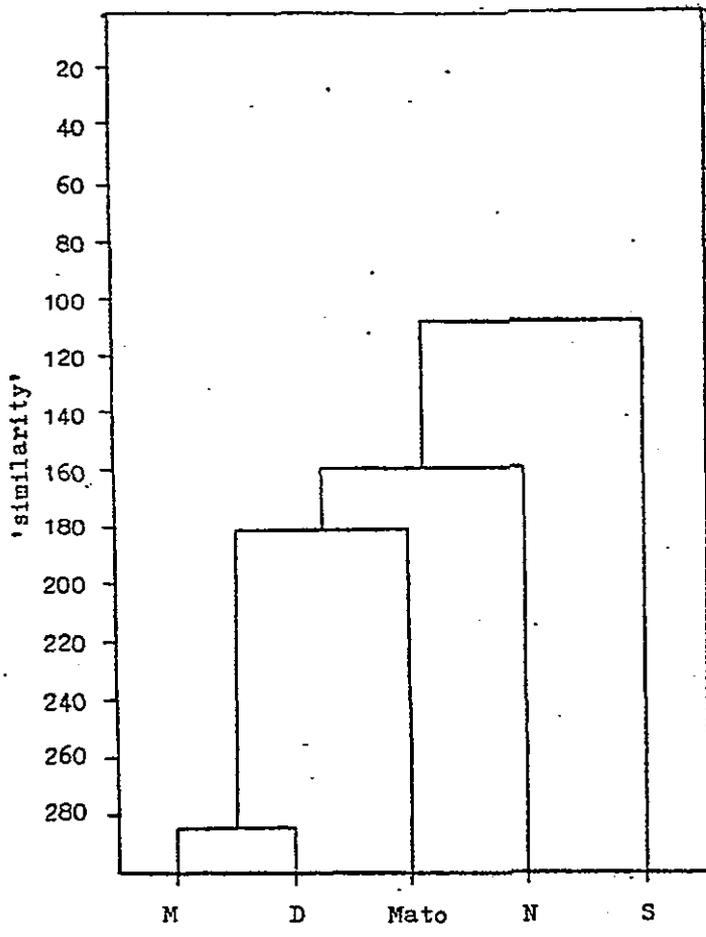
Fortsetzg. Abb. 118
Partnerpräferenzen
grooming Ffm



1974



1975/1



Fortsetzg. Abb. 118
Partnerpräferenzen
grooming Ffm

1975/2

1974 ändert sich nichts an diesem Bild mit Ausnahme der Tatsache, daß Salonga (wahrscheinlich aufgrund ihrer stark gestiegenen Spielaktivität und verbesserten lokomotorischen Fähigkeiten) den anderen selten Gelegenheit gibt, sie zu groomen.

Im ersten Halbjahr 1975 steigt die generelle Bereitschaft Salongas zur Fellpflege, und so schließt sie sich in dieser Beziehung wieder enger an die Mutter an. Auch Matos Position hat sich verbessert, Natalie wählt außer Camillo nach Matos Aufstieg im Rang auch ihn häufig als Partner.

Nach dem Verschwinden Camillos schließlich, im zweiten Halbjahr 1975, ist eine starke Auflockerung und Verschiebung der grooming-Beziehungen zu verzeichnen. Nur Margrit und Daniela behalten ihre enge gegenseitige Bevorzugung bei. Mato schließt sich enger an Margrit an, Natalie an Daniela auf der einen und Salonga auf der anderen Seite. Vor allem bei Salonga macht sich der Anstieg der Spielaktivität nach Camillos Ausscheiden negativ bemerkbar, bis zu einem gewissen Grade

auch bei Mato und Natalie. Insgesamt gesehen aber hat sich die Struktur der Partnerpräferenzen beim grooming durch den Rangwechsel kaum verändert, im Gegensatz zu den Auswirkungen beim Spielverhalten. Eine Verschiebung ergab sich erst bei der Entfernung eines Gruppenmitgliedes. Möglicherweise ist die Rangposition eines Tieres wenig ausschlaggebend für seine Beliebtheit als grooming-Partner, zumindest spielen individuelle Faktoren eine große Rolle. Dies wird auch dadurch unterstützt, daß der Korrelationskoeffizient zwischen diesen beiden Größen nicht signifikant von 0 verschieden ist. Auch SIMPSON (1973) hat in Bezug auf die grooming-Partnerpräferenzen bei wilden Schimpansenmännchen betont, daß individuelle Unterschiede unter Umständen eine größere Rolle spielen könnten als die Rangposition eines Tieres.

a.5. Sexualverhalten

Zur Form der Verhaltenselemente s. S. 170.

In Bezug auf das Inspizieren der Genitalregion anderer hatten sich in der Frankfurter Bonobogruppe deutliche Partnerpräferenzen herausgebildet. So konzentrierte Mato über die Hälfte seiner Gesamtaktivität in diesem Bereich auf Natalie, obwohl diese im Gegensatz zu Matos Mutter Margrit keine oder nur eine sehr geringe Sexualschwellung aufzuweisen hatte. Das kann mit der abweisenden Haltung Margrits zusammenhängen.

Erst in zweiter Linie zeigte Mato auch Interesse an der Genitalregion von Mutter und Schwester (Daniela). Margrit und Salonga inspizierten sich fast ausschließlich gegenseitig. Camillos Aktivitäten in Bezug auf das Inspizieren lagen generell wesentlich niedriger als bei Mato, so daß für ihn keine eindeutigen Differenzen festzustellen waren (von den 392 insgesamt beobachteten Vorfällen war Mato für 262, Camillo dagegen nur für 39 verantwortlich).

Die enge Partnerschaft zwischen Mato und Natalie galt auch für die Paarung selbst. Die folgende Tabelle zeigt die Verteilung der 177 in Frankfurt beobachteten Kopulationen (1973-1975) auf die verschiedenen Partner.

Tab. 11: Paarungen in der Frankfurter Bonobogruppe 1973 - 1975

Mato/Natalie	:	165 Paarungen (8 ventral, 157 dorsal) (7 abgelehnte Angebote Matos)
Mato/Margrit	:	7 Paarungen (1 ventral, 6 dorsal) (58 abgelehnte Angebote Matos)
Mato/Daniela	:	1 Paarung (ventral)
Camillo/Natalie:		2 Paarungen (ventral)
Camillo/Margrit:		2 Paarungen (dorsal)
Camillo/Daniela:		keine Paarung beobachtet

Über mögliche Gründe dieser Partnerwahl ist bereits an anderer Stelle (S. 180) diskutiert worden.

Für Scheinpaarungen (ohne Intromission, s. S. 178) ergaben sich in der Frankfurter Bonobogruppe ebenfalls Partnerpräferenzen (zur Ermittlung s. S. 232), die in Abb. 119 dargestellt sind.

Wie bereits an anderer Stelle erwähnt und diskutiert wurde (S. 182), besteht eine sehr ausgeprägte Präferenz zwischen Natalie und Margrit. Alle anderen Tiere gruppieren sich mehr oder weniger eng um Salonga. Auch für Margrit ist anscheinend Natalie, das fremd hinzugekommene Weibchen, der attraktivste Sexualpartner der Gruppe. Dies kann jedoch u.a. mit Margrits Position gegenüber Mato zusammenhängen.

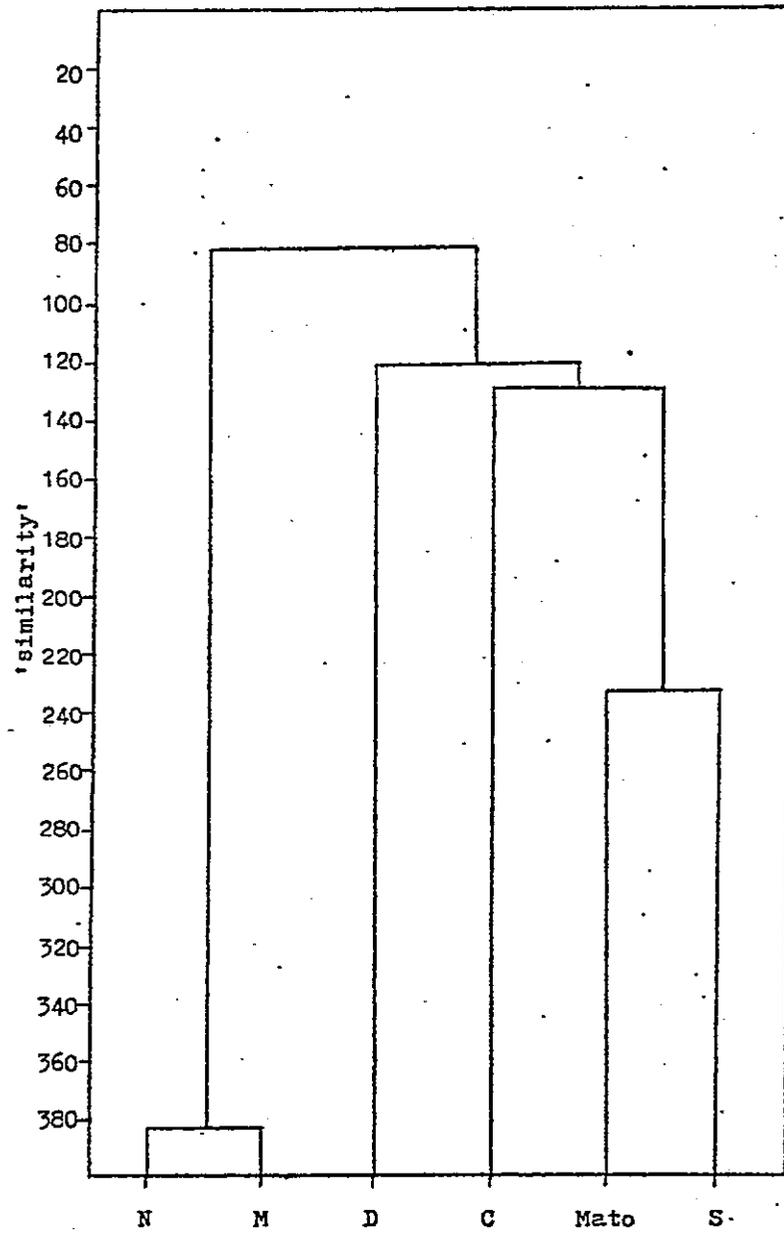


Abb. 119: Partnerpräferenzen bei den Scheinpaarungen in der Frankfurter Bonobogruppe 1973-1975

b. Die Stuttgarter Bonobos: Eine "Geschwistergruppe" mit Freiland-
erfahrung

b.1. Besonderheiten in Situation und Zusammensetzung der Gruppe

Charakterisierung der Gruppenmitglieder

1. Desmond (Des), männlich, etwa 1970/71 geboren. Wildfang/Zaire
Soweit Desmonds Vorgeschichte zu rekonstruieren ist, wurde er 1972 von Eingeborenen gefangen und blieb einige Monate in der Obhut des Arztehepaares de Wijs, das sich damals im Kongo aufhielt. Zusammen mit den anderen heute in Stuttgart lebenden Bonobos wurde er vor allem von Frau de Wijs betreut. Sie trug ihn fast ständig mit sich umher, spielte mit ihm etc., so daß seine soziale Entwicklung in dieser Zeit möglicherweise noch relativ normal verlaufen konnte. Kontakte mit den älteren Bonobos waren nur in beschränktem Umfang möglich, da er sich stets an seine Ersatzmutter klammerte. Als die de Wijs Zaire schließlich verließen, wurde Desmond zusammen mit den übrigen 4 Tieren der heutigen Stuttgarter Gruppe in die dortige "Wilhelma" gebracht. Sie trafen dort im Dezember 1973 ein, vorangegangen waren einige Monate Zwischenaufenthalt im Zoologischen Garten von Antwerpen. Desmond bezog zunächst mit Vernon, der etwa in seinem Alter ist, den Jungtierspielkäfig. Dort klammerte er sich ständig an Vernon, der bis zu einem gewissen Grade auch Betreuungsverhalten zeigte. Diese ängstliche Grundhaltung Desmonds, vor allem wohl verursacht durch den ständigen Wechsel der Bezugspersonen und der Umgebung, hinderte seine gesamte Entwicklung, so daß er sowohl auf sozialem wie auch auf nichtsozialem Gebiet wahrscheinlich nicht altersgemäß entwickelt ist. Die Integration der beiden jüngeren in die Gruppe der drei älteren Tiere (Mitte bis Ende 1974) verstärkte zunächst Desmonds Angst, er saß fast ständig schreiend in eine Ecke gekauert. Die drei juvenilen Tiere verhielten sich zunächst ambivalent, sie zeigten teils aggressives, teils betreuendes Verhalten (die erste Phase der Eingliederung beschreibt BÜRKLE, 1974). Dies hielt während der gesamten Beobachtungszeit 1974 an. 1976, bei der zweiten Beobachtung, überwog bereits das Pflegeverhalten, und entsprechend sah ich bei Desmond wesentlich mehr spielerisches Verhalten und weniger ängstliche Verhaltenselemente. Insgesamt gesehen aber dürften die Erlebnisse seiner frühen Kindheit Desmond wahrscheinlich

stärker belasten als die anderen Stuttgarter Tiere, da er als jüngstes Tier der Gruppe am härtesten von den ständig wechselnden Bedingungen betroffen wurde.

2. Vernon (Ver), männlich, etwa 1970 geboren. Wildfang/Zaire
Vernons Vorgeschichte stimmt weitgehend mit der von Desmond überein, mit Ausnahme der Tatsache, daß er zum Zeitpunkt der Übersiedelung aus dem Kongo die unmittelbare Bindung an die Ersatzmutter bereits gelockert hatte, so daß er sich während der gemeinsamen Ausflüge von Masikini umhertragen und groomen ließ. Auch die anderen beiden Tiere der älteren Gruppe hatten bereits Kontakt mit ihm aufgenommen. Diese größere Selbständigkeit und der wesentlich engere Bekanntschaftsgrad erleichterten Vernon sowohl die Umsiedelung als auch die Eingewöhnung bei den juvenilen Tieren, wo er auch bald seine enge Beziehung zu Masikini wieder aufnahm. Insgesamt gesehen machte Vernon in Bezug auf sein Verhalten einen wesentlich weiter entwickelten Eindruck als Desmond; möglicherweise ist dies durch seine Rolle als "Betreuer" des Kleinen mitbedingt. Andererseits schien er durch seine relativ "erwachsene" Rolle manchmal überfordert, wirkte nervös, kaute auf den Fingernägeln etc. (s. Abb. 81). Subjektiv gewann man den Eindruck, er versuche mit den 'Großen' zu konkurrieren, zum Teil gelang ihm dies auch. Desmond dagegen appellierte von vornherein nur an das Betreuungsverhalten der juvenilen Tiere.

3. Masikini (Mas), männlich, etwa 1968 geboren. Wildfang/Zaire
Die drei älteren Stuttgarter Bonobos gelangten 1968 im Abstand von wenigen Wochen in die Obhut der de Wijs, alle drei im Alter von etwa einem halben Jahr. Masikini hatte zuvor bereits einige Zeit bei einem Pater verbracht, saß dort alleine in einem Käfig und wurde von Eingeborenenkindern geneckt und drangsaliert, so daß er bei seiner Ankunft bei dem Arztehepaar verstört und apathisch wirkte. Durch die liebevolle Betreuung von Frau de Wijs normalisierte sich sein Verhalten jedoch relativ rasch. Er lebte dann vier Jahre lang zusammen mit Katrin und Kombote, die meiste Zeit verbrachten die Tiere gemeinsam in einem Käfig. Fast täglich jedoch unternahm Frau de Wijs Spaziergänge mit den Tieren, die dann frei auf dem Boden und in den Bäumen herumtollen durften. Sie setzte sich mit Desmond auf dem Arm ir-

gendwo hin, und die anderen Tiere unterbrachen immer wieder einmal ihr Spiel, um nach ihr zu sehen. Sobald sie aufbrach, folgten ihr alle sofort. Anscheinend hatte sich eine Beziehung entwickelt, die der zur Mutter ähnelte, so daß die älteren Stuttgarter Tiere die Möglichkeit zu einer relativ normalen sozialen Entwicklung hatten. Masikini und Kombote schlossen sich auch enger aneinander an, umklammerten sich gegenseitig in angstausslösenden Situationen etc. Dies Anklammern war auch 1974, im Stuttgarter Zoo, noch zu beobachten, allerdings nur in der ersten Hälfte des Jahres. Die Beziehung zwischen diesen beiden Tieren blieb aber auch nach diesem Zeitpunkt recht eng. Wie schon erwähnt, hatte Masikini Vernon bereits im Kongo häufig betreut und nahm diese Verhaltensweise auch in Stuttgart wieder auf. Insgesamt gesehen machte Masikini einen sehr ruhigen und bedächtigen Eindruck, gelegentlich wirkte er fast apathisch.

4. Katrin (Kat), weiblich, etwa 1968 geboren. Wildfang/Zaire
Katrin kam als erstes der fünf Stuttgarter Tiere zu den den Wijs und nahm insofern eine gewisse Sonderstellung ein. Ihre Beziehung zu Menschen war besonders eng, sie lebte eine Zeitlang praktisch als 'Kind' im Hause. Ihre Kontakte zu den anderen Tieren waren dementsprechend weniger intensiv, sie orientierte sich mehr am menschlichen Verhalten, plantschte mit den Kindern der de Wijs in der Badewanne etc. Wahrscheinlich war die Umstellung auf die Zoo-Bedingungen deshalb für sie härter als für die beiden anderen. Während der ersten Beobachtungsphase war sie rangtiefstes Tier der drei älteren, und Masikini jagte sie häufig. Insgesamt gesehen wirkte sie, obwohl sie eher etwas älter ist als die anderen, gelegentlich naiv und unreif. Sie kasperte oft herum, unterhielt die Zoobesucher etc. Ihr Gefühl dafür, wann sie durch ihre Spiele (Werfen mit Klötzen, Wedeln mit Stöcken usw.) Masikini provozierte, war sehr schwach entwickelt. So wurde sie von seinen Angriffen häufig überrascht. Charakteristischerweise kam sie mit dem jüngeren Vernon als Partner sehr gut aus, ihr Sozialverhalten schien seiner Entwicklungsstufe eher zu entsprechen als der der gleichaltrigen Tiere. Bis zur zweiten Beobachtung im Jahre 1976 hatte sie aber anscheinend etwas von ihrem diesbezüglichen Entwicklungsrückstand aufgeholt. Sie wirkte sicherer und die Konflikte mit Masikini waren nicht nur seltener geworden, sondern ich sah stattdessen gelegentliche grooming-Sitzungen, gemeinsame Spiele etc.

5. Kombote (Kom), weiblich, etwa 1968 geboren. Wildfang/Zaire
Kombote wirkte, ähnlich wie Masikini, von Anfang an verschlossen und zurückhaltend im sozialen Bereich. Ihre Vorgeschichte gleicht weitgehend der des Männchens, allerdings kam sie wahrscheinlich bald nachdem sie gefangen wurde zu den de Wijs. Ihre Kontakte zu Menschen waren schon während der Zeit im Kongo relativ locker, sie schloß sich, wie bereits erwähnt, eng mit Masikini zusammen. In Stuttgart war sie eindeutig das dominante Tier der Gruppe. Im Gegensatz zu Masikini hatte sie großes Interesse am Manipulieren mit Gegenständen, sie probierte z.B. ständig neue Konstruktionen mit den Gummiseilen aus, untersuchte neue Objekte sehr intensiv etc. Möglicherweise war es unter anderem die so erworbene Geschicklichkeit, die ihr die dominante Position sicherte. Ein weiterer, wesentlicher Faktor aber war ihr selbstsicheres Auftreten, ähnlich wie das bei Margrit in Frankfurt der Fall war.

Zwischen Kombote und Masikini sah ich nie ernsthaftes Auseinandersetzen, es hatte den Anschein, als ob einer die Position des anderen respektierte. Den beiden Jungtieren gegenüber dagegen verhielt sie sich zeitweise recht aggressiv, dann wieder zeigte sie Betreuungsverhalten.

Die Manipulationsfreudigkeit Kombotes hatte allerdings auch zur Folge, daß sie sich anscheinend recht bald langweilte, sobald nichts Neues mehr zur Verfügung stand. So sah ich sie gelegentlich an einem Gummिताu hängen und den Oberkörper stereotyp von einer Seite zur anderen werfen. Derartige Verhaltensweisen waren bei den anderen Tieren der Gruppe nicht zu beobachten.

Die Situation der Gruppe

Das Gehege der Stuttgarter Bonobos war relativ geräumig und bot durch geschickte Einrichtung viele Bewegungsmöglichkeiten und auch Sichtschutz voreinander (s. Abb. 7). Da der Zugang zum Außenkäfig aber wegen der Empfindlichkeit der Tiere nur bei sehr warmem Wetter geöffnet war, konnten die Tiere sich dennoch nicht immer ausreichend aus dem Wege gehen, so daß sie sich mit ihren Aktivitäten manchmal gegenseitig störten. Dies war einer der Ansatzpunkte für aggressive Handlungen (wenn z.B. ein dösendes Tier immer wieder durch das lebhaftes Spiel der anderen aufgeschreckt wurde etc.). Das Beobachten des Be-

sucherraumes bot bis zu einem gewissen Grade Abwechslung, wenn auch nicht im gleichen Maße wie in Frankfurt. Weitere Beschäftigungsmöglichkeiten waren durch verschiedene Holzstücke, Äste, Tennisbälle etc. gegeben. Auch die Fütterungsmethode war, ähnlich wie in Frankfurt, so angelegt, daß die Tiere einen relativ großen Teil ihrer Zeit mit dem Manipulieren und Essen der Nahrung zubringen konnten. Trotz all dieser Bemühungen jedoch dürfte die relativ reizarme Umgebung im Zoo die Stuttgarter Bonobos mehr belasten als die Frankfurter Tiere, da sie erstens mehrere Jahre unter wesentlich abwechslungsreicheren Bedingungen zugebracht haben und zum zweiten insgesamt gesehen wesentlich jünger und damit spiel- und manipulierfreudiger sind als die Frankfurter Gruppe. Möglicherweise zeigen sich daher bei dem in dieser Hinsicht aktivsten Tier, Kombote, bereits erste Auswirkungen in Form von Stereotypen (s. oben). Auch das von allen Tieren sehr intensiv praktizierte Essen des eigenen Kots kann hier eine Ursache haben.

Das Verhältnis zu den Pflegepersonen war enger als in Frankfurt, einestheils wohl wegen der Erfahrungen während der Aufzucht, ein zweiter Grund aber bestand sicherlich darin, daß die Tiere nur von relativ wenigen, ihnen gut bekannten Personen betreut wurden. So war es 1974 noch möglich, daß die Pfleger den Käfig zum Füttern und Reinigen betraten. 1976 allerdings war dies nicht mehr üblich, da die Tiere inzwischen bereits recht kräftig waren und eine gemeinsame Verteidigungsreaktion, wie sie schon einmal durch einen geringfügigen Anlaß ausgelöst wurde (s. S. 202), schlimme Folgen haben könnte. Bei gelegentlichen Besuchen der "Pflegeeltern" de Wijs wurden diese auch mitten in einer Menschenmenge sofort erkannt und mit langanhaltendem Aufregungsschreien, Hinstrecken der Genitalregion etc. begrüßt.

Interessanterweise war gerade Katrin, die früher die intensivsten Kontakte zu den Menschen unterhalten hatte, die zurückhaltendste bei den drei älteren Tieren und biß sogar nach Frau de Wijs. Im allgemeinen aber zeigten sich die Stuttgarter Bonobos wenig aggressiv gegenüber Menschen.

Die Besonderheiten der Gruppenzusammensetzung bestehen darin, daß es sich um Tiere gleicher oder benachbarter Altersgruppen handelt, die sich bereits seit Jahren z.T. intensiv kennen und in Frau de Wijs dieselbe Betreuungsperson hatten, so daß ihr Verhältnis zueinander dem von Geschwistern ähnlich ist. Während der Beobachtungszeit 1974 hatte die Gruppe jedoch gerade einige Änderungen in Umgebung und Zusammensetzung hinter sich, so daß ihre Struktur noch relativ instabil schien. 1976 dagegen deuteten alle Ergebnisse auf eine Festigung der Gruppenstruktur hin.

Zusammenfassende Schlußfolgerung aus der Situation der Stuttgarter Bonobos:

Die Haltungsbedingungen bieten relativ viele Beschäftigungs- und Ablenkungsmöglichkeiten. Trotzdem schienen sich die Tiere manchmal zu langweilen. In Anbetracht der zeitweiligen starken Spannungen nach der Eingewöhnung der Jungtiere waren die Ausweichmöglichkeiten innerhalb des Käfigs nicht immer ausreichend. Trotz all dieser durch das Alter der Tiere und die Gruppenzusammensetzung bedingten Einschränkungen sind die von den Stuttgarter Bonobos gezeigten Verhaltens Elemente insofern von großer Bedeutung, als alle Tiere vor relativ kurzer Zeit noch in ihrer natürlichen Gruppe lebten und wahrscheinlich dort bereits einige Erfahrungen sammeln konnten. Auch die Jahre bei den de Wijs verbrachten sie unter weitgehend adäquaten Bedingungen. Von allen beobachteten Tieren dürften die Stuttgarter Bonobos daher die natürlichsten Verhaltensweisen zeigen. Eine vorsichtige Interpretation scheint jedoch vor allem wegen der belastenden Erlebnisse in früher Kindheit und der nicht naturgemäßen Altersstruktur der Gruppe geboten.

b.2. Soziale Auseinandersetzungen

Zur Form der Verhaltens Elemente s. S. 109.

Imponierverhalten

Grundsätzlich zeigten alle Tiere der Stuttgarter Gruppe Verhaltens Elemente des Imponierens. Eine charakteristische Sequenz von mindestens zweien solcher Verhaltensmuster wurde jedoch nur 15 mal beobachtet, davon 9 mal bei dem ältesten Männchen der Gruppe, Masikini.

Diese Zahlen sind zu klein, um irgendwelche Schlüsse über die Verteilung daraus zu ziehen. Sie widersprechen in ihrer Tendenz jedoch nicht den Frankfurter Ergebnissen, wo die beiden Männchen der Gruppe für über 80% des Imponierverhaltens verantwortlich waren.

Die Rangstruktur der Stuttgarter Bonobogruppe

Zur Diskussion und Definition der Rangkriterien s. S. 132. Das Zustandekommen und die Deutung der Darstellungen zur Rangstruktur wird auf S. 221 erläutert.

In der folgenden Abbildung (Tab. 12) ist die Rangstruktur der Stuttgarter Bonobogruppe 1974 und 1976 wiedergegeben. Die Tabellen zeigen zunächst den aufgrund der Verdrängungsreaktionen ermittelten Rang an, die beiden letzten Spalten geben den auf entsprechende Weise gewonnenen Rang für die beiden anderen als Kriterium gewählten Verhaltensweisen, Beobachten und Angreifen + Bedrohen, wieder.

Tab. 12: Rangstruktur der Stuttgarter Bonobogruppe 1974 und 1976

B = Beobachten, Dr = Drohen und Angriff

	verdrängt				Rang	Rang B	Rang Dr
Kom	Mas	Kat	Ver	Des	1	1	1
Mas		Kat	Ver	Des	2	2	2
Kat			Ver	Des	3	-	3
Ver				Des	4	-	4
Des					5	-	5
	verdrängt				Rang	Rang B	Rang Dr
Kom	Mas	Kat	Ver	Des	1	1	1
Mas			Ver	Des	2 ⁺	-	2
Kat			Ver	Des	3 ⁺	-	3
Ver				Des	4	-	4
Des					5	-	5

1974

1976

+ : Mas hat höhere Anzahl an Reaktionen aufzuweisen

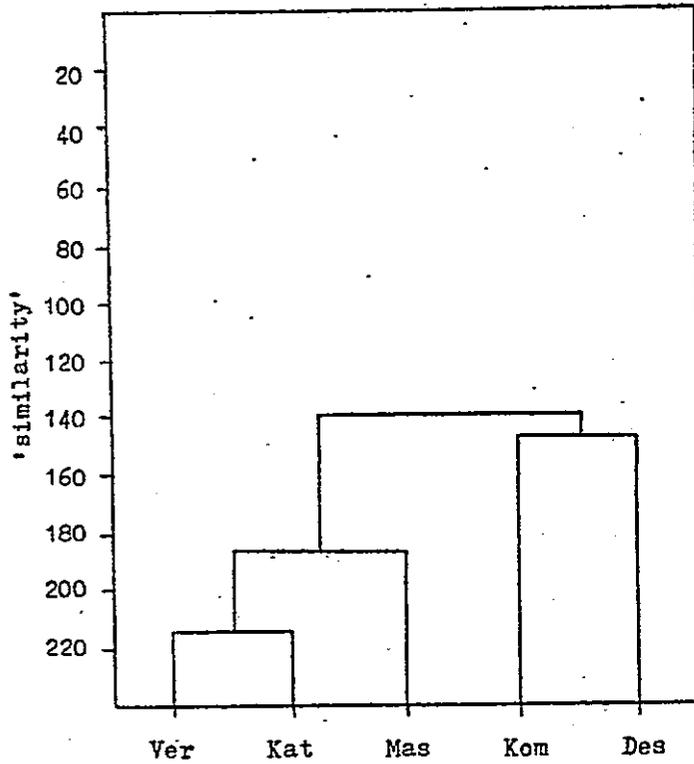
Auch hier also, ebenso wie in Frankfurt, ergibt sich eine eindeutige lineare Rangordnung innerhalb der Gruppe. Alle drei Kriterien führen zu übereinstimmenden Ergebnissen, allerdings fällt das Beobachten 1974 kaum und 1976 gar nicht ins Gewicht, da die Anzahl der Reaktionen zu gering war. Das betreffende Tier wich meist gleich aus bzw. ergriff die Flucht. Im Gegensatz zu Frankfurt jedoch sind Angreifen und Bedrohen fast doppelt so häufig wie das weniger aggressive Verdrängen. An diesem Verhältnis ändert sich auch bis 1976 nichts. So wurden 1974 im selben Zeitraum 467 Angriffs- und Drohreaktionen beobachtet, jedoch nur 263 Verdrängungsreaktionen. 1976 betrug das Verhältnis 115 zu 67. (Beobachten: 1974 47 mal, 1976 9mal). Geändert hat sich jedoch die durchschnittliche Häufigkeit der ranganzeigenden Reaktionen im Laufe der zwei Jahre: Während Verdrängen und Angreifen 1974 ca. 4,6 bzw. 8 mal pro Stunde zu sehen waren, betrug die entsprechenden Werte 1976 nur noch etwa 1,3 bzw. 2,4/h. Dies stimmt überein mit dem generellen Eindruck einer Stabilisierung der Gruppenstruktur.

Trotz dieser quantitativen Unterschiede bleibt die Rangstruktur im Laufe der zwei Jahre qualitativ gleich. Das verbesserte Verhältnis zwischen Katrin und Masikini macht sich insofern bemerkbar, als sie ihm häufig nicht mehr ausweicht, wenn er sich in nicht aggressiver Weise nähert, sondern stattdessen gemeinsames Spiel oder grooming etc. stattfindet. Auch die beiden Kleinen sind 1976 nicht mehr so ängstlich Kombote gegenüber, die sie während der Eingewöhnung am häufigsten bedroht hatte; und diese zeigt (vor allem bei Desmond) weniger aggressives und mehr betreuendes Verhalten.

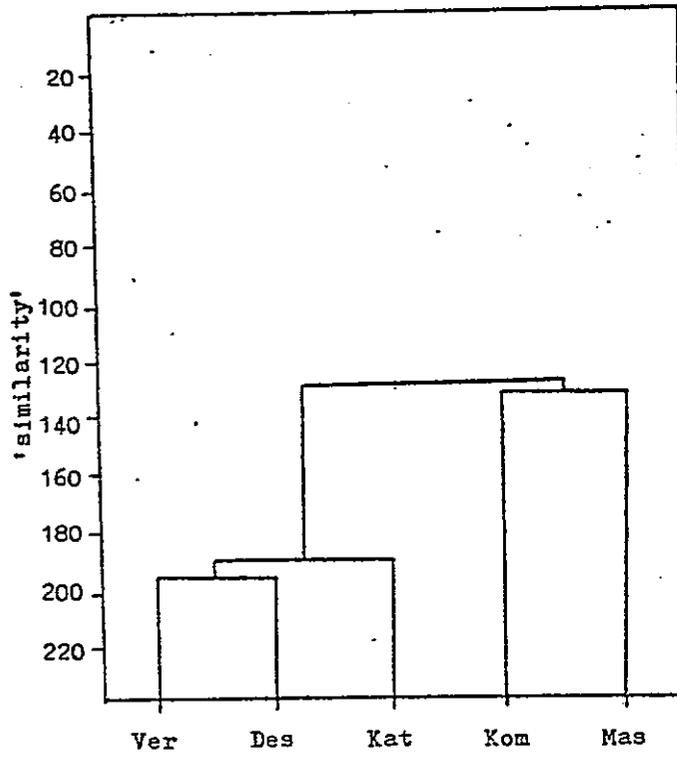
b.3. Spielerischer Sozialkontakt

Zur Form der Verhaltenselemente s. S. 137. Die Methode der Ermittlung und Auswertung der Spieleinheiten wird auf S. 229 beschrieben. Ähnlich wie in der Frankfurter Gruppe zeigten auch die Stuttgarter Bonobos deutliche Partnerpräferenzen im Rahmen ihres Spielverhaltens (s. Abb. 120).

Abb. 120: Partnerpräferenzen der Stuttgarter Bonobos beim Sozialspiel
1974 und 1976



1974



1976

1974, kurz nach der Eingewöhnung der beiden Kleinen in die Gruppe, zeichnen sich Partnerpräferenzen ab, die weniger vom Spiel als vom Betreuungsverhalten geprägt sind. So bleibt Desmond kaum eine Wahl, als mit Kombote zu spielen, wenn er überhaupt Gelegenheit zum Spielen haben will, da diese ihn ständig mit Beschlag belegt, umherträgt etc. Vernon ist Masikini gegenüber bereits etwas selbständiger, so daß er häufiger mit der von ihm bevorzugten Katrin spielen kann. 1976 bietet sich auf den ersten Blick fast das gleiche Bild. Bei näherem Hinsehen jedoch stellt man fest, daß eine völlige Umstrukturierung stattgefunden hat. Die Wahl der Spielpartner entspricht besser dem jeweiligen Entwicklungsstand der Tiere. So sind Kombote und Masikini auf der einen und Desmond und Vernon auf der anderen Seite in Bezug auf Alter und Entwicklung fast ebenbürtige Partner. Katrin bevorzugt weiterhin Vernon und spielt gelegentlich auch mit Desmond. Auch diese Verschiebung in der Wahl des Spielpartners spiegelt die wachsende Selbständigkeit und Integration der Jungtiere wider. Vor allem Desmond hat zumindest einen Teil seines Entwicklungsrückstandes aufgeholt und kann so als Partner für Vernon attraktiv werden.

Die durchschnittliche Spieldauer pro Stunde und Tier hat sich von 1974 bis 1976 verkürzt (von ca. 17 auf etwa 11 Min/h). Dies gilt für alle Tiere, wobei zu bemerken ist, daß die Jungtiere generell einen höheren Wert aufzuweisen hatten als die anderen. Dieser Unterschied war 1976 größer als 1974. Das deutet darauf hin, daß das Nachlassen der Spielaktivität möglicherweise eine Folge der starken Altersabhängigkeit dieser Verhaltensweise ist. Eine weitere Ursache liegt sicher auch in dem allgemeinen Nachlassen der hektischen Aktivität der ersten gemeinsamen Wochen.

b.4. Soziale Körperpflege

Zur Form der Verhaltenselemente s. S. 148. Die Ermittlung der Partnerpräferenzen wird auf S. 232 beschrieben.

Ähnlich wie in der Frankfurter Gruppe schien die grooming-Aktivität eines Tieres vor allem individuell bestimmt und wenig von der Rangposition etc. abhängig. Der einzige erkennbare überindividuelle Faktor war das Lebensalter, so wurden Desmond und Vernon häufiger groomt, als sie selbst den anderen das Fell pflegten. Ihre jeweilige

Gesamtaktivität lag bei etwa der Hälfte des für die älteren Tiere geltenden Wertes. Trotz dieser Abweichungen von der Symmetrie soll auch hier zugunsten einer übersichtlichen Beschreibung nicht weiter zwischen aktivem und passivem Partner unterschieden werden, damit eine Darstellung als SLCA-Dendrogramm (s. S. 235) möglich ist.

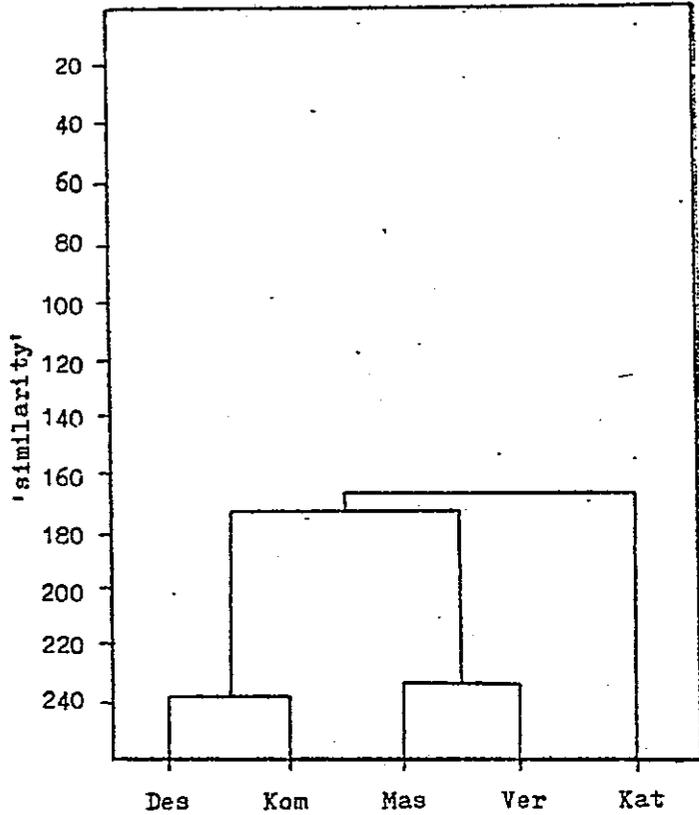
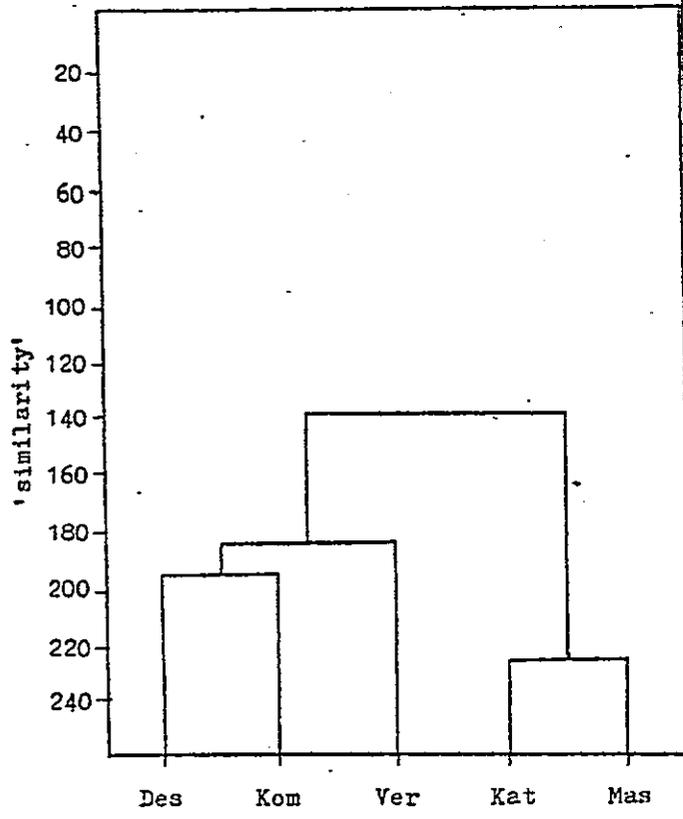


Abb. 121: Partnerpräferenzen der Stuttgarter Bonobos beim grooming

1974



1976

Die Partnerpräferenzen 1974 sind noch weitgehend von den Betreuungspartnerschaften geprägt, ähnlich wie beim Spielverhalten. Katrin als rangtiefstes Individuum der drei Älteren hat selten Zugang zu den zwei Jungtieren und bleibt daher Randfigur in Bezug auf die soziale Fellpflege.

1976 hat sich das Bild stark verändert. Vernon hat sich weitgehend aus der Betreuung durch Masikini gelöst und bildet mit Desmond eine wechselseitige grooming-Partnerschaft, neben der noch bestehenden zwischen Desmond und Kombote. Die schon weiter oben beschriebene Verbesserung der Beziehungen zwischen Masikini und Katrin drückt sich auch in einer Partnerpräferenz bei der Fellpflege aus, wobei vor allem Masikini häufig die Initiative ergreift. Diese Verschiebungen in der Partnerwahl deuten ebenfalls auf größere Unabhängigkeit der Jungtiere im Vergleich zu 1974 hin.

Die durchschnittliche Dauer der sozialen Fellpflege ist zwischen 1974 und 1976 um ein Viertel gesunken. Da die Gesamthäufigkeit des grooming möglicherweise auch vom jeweiligen Maß sozialer Spannungen abhängt (s. S. 155), weist dies Absinken ebenfalls auf eine Stabilisierung der Gruppenstruktur bei den Stuttgarter Bonobos hin.

b.5. Sexualverhalten

Zur Form der Verhaltenselemente s. S. 170.

Ähnlich wie in der Frankfurter Gruppe zeichneten sich auch bei den Stuttgarter Bonobos deutliche Partnerpräferenzen in Bezug auf das gegenseitige Inspizieren der Genitalregion ab. Die Aktivität der einzelnen Tiere war sehr unterschiedlich; von den 104 beobachteten Vorfällen gingen knapp $\frac{3}{4}$ auf das Konto der beiden Jungtiere. Vernon bevorzugte fast ausschließlich Katrin, Desmond konzentrierte sich auf Kombote. Masikini zeigte eine generell niedrige Aktivität auf diesem Gebiet, Partnerpräferenzen ließen sich hier aufgrund der geringen Anzahl nicht feststellen. Das gleiche gilt für die beiden Weibchen. Das Interesse der beiden Jungtiere am Genitalinspizieren stimmt mit entsprechenden Beobachtungen von van LAWICK-GOODALL (1968b) an wilden Schimpansen überein, und auch Salonga in Frankfurt zeigte diese Verhaltensweise relativ häufig.

Ein sehr ähnliches Bild der Partnerwahl ergibt sich in Bezug auf Paarungen und Scheinpaarungen, die hier zusammengefasst werden sollen. Erstens stimmen die jeweiligen Präferenzen überein, und zweitens erwies sich eine Trennung als praktisch sehr problematisch. Geht man nämlich von der Intromission des Penis als Kriterium aus, so lassen sich eine ganze Reihe der beobachteten Vorfälle nicht zuordnen, da es sich um Mischformen handelte. Im Gegensatz zu den Frankfurter Verhältnissen waren fast immer beide Partner aktiv, und so konnte es vorkommen, daß in der ersten Phase das Weibchen seine Vulva seitlich am Penis des Männchens rieb, dieser ihn dann einführte, nach einigen Stößen das Weibchen aber das Reiben fortsetzte etc. Die eindeutig als solche erkennbaren "echten" Paarungen verteilen sich wie folgt:

Tab. 13: Paarungen in der Stuttgarter Bonobogruppe 1974 und 1976

Mas/Kom:	6 Paarungen (ventral)
Mas/Kat:	4 Paarungen (2 ventral, 2 dorsal)
Ver/Kom:	26 Paarungen (24 ventral, 2 dorsal)
Ver/Kat:	71 Paarungen (40 ventral, 31 dorsal)
Des/Kom:	3 Paarungen (ventral)
Des/Kat:	2 Paarungen (ventral)

Dazu kommen 756 Scheinpaarungen bzw. nicht eindeutig zuzuordnende Vorfälle. Die folgende Abbildung (Abb. 122) gibt die Partnerpräferenzen für Paarungen und Scheinpaarungen 1974 und 1976 wieder.

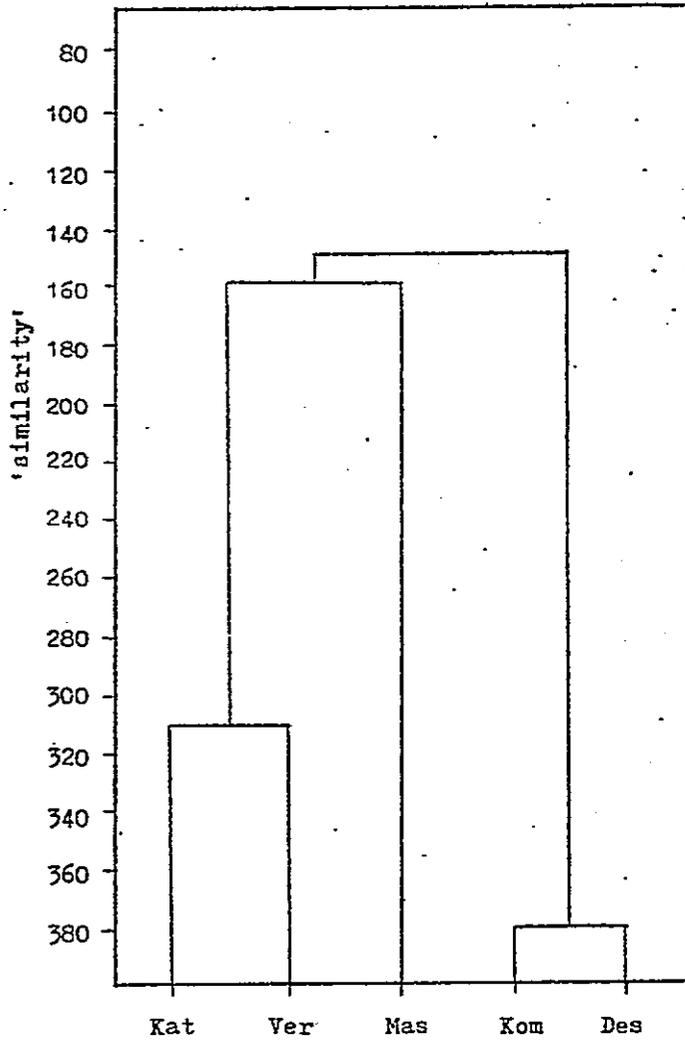
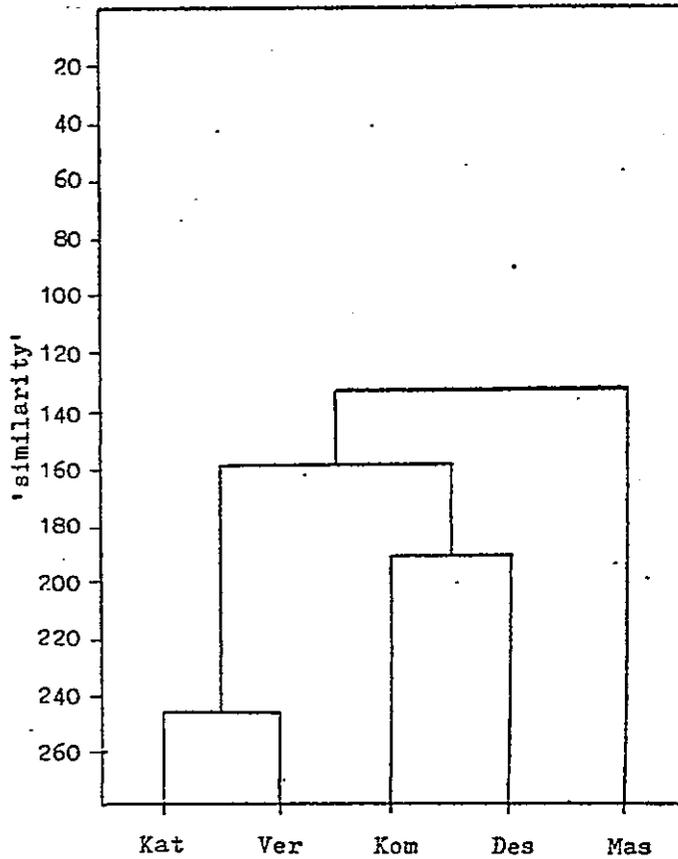


Abb.122: Partnerpräferenzen der Stuttgarter Bonobos bei Paarungen und Scheinpaarungen

1974



1976

Vor allem 1974 wird wieder die enge Bindung zwischen Kombote und Desmond deutlich, während Vernon seine sexuellen Aktivitäten weitgehend auf Katrin konzentriert, die auch stets bereitwillig auf seine Forderungen eingeht. Masikini zeigt, meist im Rahmen des Betreuungsverhaltens, gelegentliche Scheinpaarungen mit Vernon. Insgesamt aber ist seine Aktivität sehr gering. Mögliche Gründe wurden bereits an anderer Stelle (s. S. 180) diskutiert.

1976 haben sich die Bindungen generell etwas gelockert, aber die Präferenzen sind die gleichen. Nur die ohnehin sehr lose Partnerschaft zwischen Masikini und Vernon hat sich mit dem Nachlassen des Betreuungsverhaltens gelöst.

Erwähnenswert scheint noch, daß der Rang als sexueller Partner (ermittelt aus dem Durchschnitt der Rangstufen, die den einzelnen Tieren von den anderen jeweils zugeordnet wurden) dem sonstigen Rang der Individuen umgekehrt proportional war, d.h. Desmond war z.B. als Sexualpartner am beliebtesten, Kombote wurde am seltensten gewählt. Eine ähnliche Tendenz hatte sich auch in Frankfurt gezeigt, jedoch nicht in dieser Deutlichkeit.

c. Die Antwerpener Bonobos: Zwei adulte Weibchen und ein Neuankömmling

c.1. Besonderheiten in Situation und Zusammensetzung der Gruppe

Charakterisierung der Gruppenmitglieder (Daten z.T. aus GIJZEN 1975)

1. Kitty (K), weiblich, etwa 1956 geboren, Wildfang/Zaire

Kitty wurde wahrscheinlich Mitte 1957 gefangen und kam im Dezember 1957 im Antwerpener Zoo an. Dort lebt sie bis heute, während ihre Partner häufig wechselten. Lediglich Lanni blieb seit 1958 bei ihr, sie ist etwa 2 Jahre älter. Die etwa 1950 geborene Anne-Marie (= Hannemieke) lebte von 1954 bis 1974 in der Antwerpener Gruppe, so daß Kitty auch mit ihr intensiven Kontakt hatte. Die etwa gleichaltrige Linda blieb von 1958 bis 1962 in Antwerpen, mit mehreren anderen Tieren war Kitty nur kurze Zeit zusammen. Darunter befanden sich zwar infantile und juvenile Männchen, aber kein einziges adultes männliches Tier, so daß der aus Frankfurt kommende Bonobomann Camillo das erste erwachsene Männchen gewesen sein dürfte, mit dem Kitty - außer in früher Kindheit - zusammentraf.

Möglicherweise hängt es mit ihren frühkindlichen Erfahrungen zusammen, daß Kitty auch 1975, im Alter von etwa 19 Jahren, in ihrem Verhalten kaum erwachsener wirkte als die 7 jährige Daniela in Frankfurt. Sie war allen Berichten zufolge stets rangtiefstes Tier der Gruppe gewesen und verhielt sich während der Beobachtungszeit gegenüber der nur wenig älteren Lanni kaum anders als Daniela gegenüber ihrer Mutter Margrit. Sie folgte ihr häufig durch den Käfig, umarmte sie in angstausslösenden Situationen etc. Auch im Kontakt mit dem adulten Männchen Camillo verhielt sie sich kindlich, klammerte sich an ihn, bettelte ihn an usw. Insgesamt wirkte sie sehr nervös und schreckhaft, nagte häufig auf den Fingernägeln oder fuhr sich ständig nervös mit den Fingerspitzen über den Mund. Andererseits, beispielsweise beim Kontakt mit Tennisbällen (s. S. 65) oder gegenüber den sexuellen Aufforderungen Camillos, machte sie manchmal einen kindlich-naiven Eindruck.

2. Lanni (L), weiblich, etwa 1954 geboren. Wildfang/Zaire

Lanni wurde wahrscheinlich Anfang 1958 gefangen und kam im Juni 1958 in den Antwerpener Zoo. Dort lebte sie bis heute in derselben Gruppe

wie Kitty, so daß die Partner dieselben sind wie dort beschrieben. Der gravierende Unterschied zur Vorgeschichte Kittys besteht darin, daß Lanni erst im Alter von etwa 4 Jahren in Gefangenschaft geriet und demnach über wesentlich größere Freiland Erfahrung verfügen dürfte. Die Entwicklung der grundsätzlichen sozialen Verhaltensweisen ist in diesem Alter weitgehend abgeschlossen und das Jungtier ist - physisch und psychisch - nicht mehr so stark von der Mutter abhängig. Offensichtlich hat Lanni die traumatischen Erfahrungen der Gefangenschaft besser verarbeiten können als Kitty, denn sie wirkte wesentlich selbstsicherer und ruhiger als diese, auch gegenüber Camillo. Ihr Kontakt zu Menschen war sehr intensiv, da sie sich einer längeren und schwierigen medizinischen Behandlung unterziehen mußte und deshalb einige Zeit in Quarantäne mit engem Kontakt zu den Betreuungspersonen zubrachte.

3. Camillo (C), männlich, etwa 1952 geboren. Wildfang/Zaire
Camillo lebte von 1955 bis 1975 in Frankfurt. Seine Vorgeschichte ist im Rahmen des Berichtes über die dortige Gruppe beschrieben worden (s. S. 217).

Die Situation der Gruppe

Die Antwerpener Bonobos sind in einem relativ kleinen Raum untergebracht, dessen spärliche Einrichtung kaum Bewegungs- und Sichtschutzmöglichkeiten bietet. (s. Abb. 8). In den Sommermonaten haben sie manchmal Gelegenheit, sich in einem Freigehege aufzuhalten, das allerdings auch nicht viel mehr Anregungen enthält. In der kalten Jahreszeit verbringen die Tiere den Tag in dem schlecht beleuchteten Innenraum. Ihre Hauptbeschäftigung während der Untersuchungen war meist das Beobachten der Besucher, denn das Futter wurde in wenigen konzentrierten Portionen gegeben und war innerhalb einiger Minuten fast vollständig gegessen. Auch Zweige, Mais etc. wurden nur im Sommer gelegentlich gereicht. Als Beschäftigungsmaterial im Winter erhielten sie alle paar Tage ein kleines Ährenbündel, das spätestens am nächsten Tag in winzige Stückchen zerlegt war, und ein paar Sonnenblumenkerne. Wegen der schlechten Lichtverhältnisse hatten sich die Tiere daran gewöhnt, alle Gegenstände aus nächster Nähe zu betrachten; beim groomen z.B. hielten sie das Gesicht nur wenige Zentimeter

vom Fell des Partners entfernt. Liefen sie durch den Käfig, so geschah das häufig in gebückter Haltung, die Nase dicht über dem Boden.

Das Verhältnis zu den Pflegepersonen war bei beiden Tieren geprägt durch eine langjährige Bekanntschaft; sie wurden seit Beginn ihres Zooaufenthalts weitgehend von denselben Pflegern betreut und erkannten deren Autorität vorbehaltlos an. Obwohl auch Kitty Menschen gegenüber wenig Angst zeigte, war Lanni doch die Kontaktfreudigere. Dies kann mit ihrem Quarantäneaufenthalt zusammenhängen (s. oben), da sie dort intensive Einzelbetreuung erhielt. Auch Bekannte unter den Besuchern forderte sie zum Kontakt auf, indem sie sich ihnen gegenüber an die Scheibe drückte.

Die Gruppenzusammensetzung ist, auch nach Camillos Ankunft, vor allem in Bezug auf die Altersstruktur untypisch. Weiterhin muß berücksichtigt werden, daß Camillo das erste erwachsene Männchen ist, mit dem die Tiere in Gefangenschaft zusammengekommen sind. Unnatürlich ist auch die Tatsache, daß einander vorher völlig unbekannte adulte Tiere plötzlich zusammen in einer Gruppe leben sollen. Das Verhältnis zwischen den beiden Weibchen dagegen entspricht in Bezug auf den Bekanntschaftsgrad eher der Freilandbedingungen. Die häufig wechselnde Gruppenzusammensetzung und die damit verbundenen Trennungserlebnisse könnten zu Kittys Bindung an Lanni als einzigen verbleibenden Partner beigetragen haben.

Insgesamt gesehen dürfte das Verhalten der Antwerpener Bonobos weniger als das der anderen Gruppen dem Normalverhalten unter Freilandbedingungen entsprechen. Stattdessen könnte man es als Beispiel für die Reaktion auf eine Extremsituation betrachten und es auf die Auswirkungen der reizarmen Umgebung, des häufigen Partnerwechsels und des Zusammentreffens einander völlig unbekannter adulter Tiere hin untersuchen. Unter diesem Aspekt gesehen ist es erstaunlich, daß trotz allem in Bezug auf viele Verhaltensmuster eine grundsätzliche Übereinstimmung zwischen der Antwerpener und den beiden anderen Gruppen besteht. Ein Unterschied zu allen übrigen beobachteten Bonobos war allerdings deutlich: Ich sah in Antwerpen keine Verhaltenselemente, die eindeutig dem Sozialspiel zuzuordnen waren.

c.2. Soziale Auseinandersetzungen und die Eingewöhnung Camillos
Zur Form der Verhaltenselemente s. S. 109.

Imponierverhalten

Vor der Ankunft Camillos zeigte Lanni gelegentlich Elemente des Imponierens, vor allem, wenn im Nebenkäfig der Schimpansenmann lärmte und gegen den Trennungsschieber trat. Dann rannte auch sie auf den Schieber zu, die letzten Schritte meist aufrecht, und trat ihrerseits kräftig dagegen. Diese Veranstaltungen wurden fast immer begleitet von den Aufregungsschreien, die häufig auch als Antwort auf die 'pant-hoots' der Schimpansen geäußert wurden. Eine weitere Form des Imponierens zeigte Lanni gegenüber Camillo. Meist standen sich die beiden im Käfig gegenüber, die Hände auf Stroh u.ä. gestützt, und 'schoben' dann aufeinander zu. Bis kurz vor dem Zusammentreffen blieben sie auf Kollisionskurs, bis dann einer (fast immer Lanni) auswich, oder Camillo über das Weibchen hinwegsprang. Diese Vorstellungen verliefen meist schweigend. Solche Imponierveranstaltungen waren übrigens die einzigen aggressiven Verhaltenselemente, die ich - außer einem gelegentlichen Drohen etc. - während der Beobachtungen in Antwerpen überhaupt sah. Das ist angesichts der Tatsache, daß einander völlig unbekannte adulte Tiere zusammentrafen, erstaunlich. Kitty dagegen zeigte, im Gegensatz zu Lanni und allen anderen untersuchten Bonobos, nie erkennbar Verhaltenselemente des Imponierens. Beim geringsten Anlaß zog sie sich fluchtartig nach oben zurück und beobachtete die Situation von dort. Auch Camillo gegenüber änderte sich diese Zurückhaltung nicht, während Lanni nach dessen Ankunft ihre sonstige Imponieraktivität stark gesteigert hatte.

Die Rangstruktur der Antwerpener Bonobogruppe

Unter den beiden Weibchen war eindeutig Lanni die Überlegene. Camillo dominierte bereits beim ersten Zusammentreffen über beide. Lanni leistete zwar eine Zeitlang noch einen gewissen Widerstand (s. oben), versuchte auch zu imponieren, wich aber dann zum Schluß dem Männchen doch aus. Kitty zeigte von vornherein nur kindliche Anhänglichkeit und keinerlei aggressive Verhaltenselemente.

Die Eingewöhnung Camillos in die Gruppe

Das Verhalten der drei Tiere während der ersten Minuten des Zusammentreffens soll anhand einiger Protokollauszüge deutlich gemacht werden. Camillo war am ersten Mai 1975 in Antwerpen eingetroffen und saß bis zum Nachmittag des 2. Mai im Schlafkäfig, der durch einen massiven Holzschieber vom Tageskäfig abgetrennt ist. Bereits am ersten Tag nahmen die Bonobos Rufkontakt durch 'Aufregungsschreien' auf, sehen konnten sie sich nicht. Am Nachmittag des 2. Mai wurde der Schieber zwischen den beiden Käfigen geöffnet, so daß die beiden Weibchen Zugang zu dem ca. 3,5 m² großen Vorraum des Schlafkäfigs hatten. Der Käfig (1,5 m²) war durch Gitterstäbe abgetrennt, die Tiere konnten aber mit den Armen durchgreifen. Lanni war zu diesem Zeitpunkt maximal geschwollen, Kitty etwas schwächer.

"2. Mai 1975, 15.00, vor dem Schlafkäfig. Der Schieber zum Tageskäfig ist noch geschlossen. Camillo sitzt relativ ruhig in seinem Käfig, untersucht ihn genau, betrachtet die Stangen und Holzbretter, pickt daran.

15.41. Der Trennschieber wird geöffnet, Lanni stürzt sofort in den Vorraum. Camillo drückt sich zunächst mit gellenden Angstschreien in die oberste Käfigecke, beruhigt sich aber schon nach wenigen Sekunden und kommt ans Gitter (möglicherweise ließ sein Schreck nach, als er erkannte, daß es sich um ein Weibchen handelte). Die Tiere berühren sich durch das Gitter, beide mit Aufregungsschreien. Auch Kitty kommt in den Vorraum, berührt Camillo, hat anscheinend keine Angst vor ihm.

15.45. Da weiterhin keines der Tiere Anzeichen direkter Aggression zeigt, wird beschlossen, auch die Tür des Schlafkäfigs zu öffnen und ihnen direkten Zugang zueinander zu ermöglichen. Kitty wird zunächst wieder alleine in den Tageskäfig gesperrt, dann Camillo zu Lanni in den Vorraum gelassen. Die beiden stürzen aufeinander zu, umarmen sich kurz, dann folgt eine Paarung in dorsaler Stellung. Während der ganzen Zeit schweigen beide Tiere.

15.47. Der Schieber zum Tageskäfig wird geöffnet, Kitty und Lanni laufen aufeinander zu, umarmen sich. Camillo steht unschlüssig in der Luke zu dem ihm völlig unbekanntem Käfig, sieht sich um. Camillo schreit und tritt imponierend gegen die Luke, geht dann ein paar Schritte nach draußen, sich an den beiden Weibchen festhaltend. Kitty hängt sich kurz an ihn, in kindlicher Haltung, sieht ihn an. Camillo sieht sich weiter im Käfig um, rennt imponierend nach vorne, Lanni geht ihm aus dem Weg. Dann starten beide von entgegengesetzten Seiten zum Imponierlauf, im letzten Moment weicht Lanni aus. Camillos Fell ist stark gestäubt, Lannis kaum.

15.48. Kitty sieht ohne Anzeichen von Angst zu, geht wieder mit leicht angedeuteter Schnute auf das Männchen zu, sieht ihn an, versucht ihn zu umarmen, hängt sich in kindlicher Haltung ventral an ihn, reibt ihre Vulva heftig an seiner Genitalregion. Camillo hat sofort die beiden herumliegenden Tennisbälle in die Hand genommen, inspiziert weiter den Käfig. Zwischendurch immer wieder Imponierläufe, häufig

in Richtung auf Lanni, die zwar keine Anzeichen von Angst zeigt und auch imponiert, aber schließlich doch immer ausweicht. Camillos Fell ist immer noch gestäubt.

15.49. Camillo und Lanni reiben ihre Genitalregionen aneinander, stehen dabei mit dem Gesäß zueinander gewandt. Kitty beginnt Camillos After- und Genitalregion zu groomen, nachdem sie diesen Bereich inspiziert hat. Schon nach wenigen Sekunden hört sie wieder auf, sieht das Männchen mit angedeuteter Schnute an.

15.53. Die Situation hat sich etwas beruhigt, die Aktivitäten der Tiere sind nicht mehr ganz so hektisch. Camillo sitzt ruhig auf einer Stange, sieht sich um. Gelegentlich aber immer noch Imponierläufe Camillo-Lanni, wobei stets das Weibchen ausweicht. Kitty zieht Camillo jetzt sehr energisch am Arm hinter sich her in eine Ecke, setzt sich dort mit ihm hin, beginnt ihn am Kopf zu groomen. Er läßt sich diese Behandlung auch ohne Widerstand gefallen.

15.54. Dann hängt sie sich wieder in kindlicher Haltung an ihn, auch er umarmt sie daraufhin. Camillo inspiziert weiter den Käfig, guckt durch den Glasbaustein hinten an der Wand, drückt gegen den Schieber zum Nachbarkäfig. Kitty ist bei Lanni, sieht sie an, wie Bestätigung suchend. Geht aber dann wieder eilig hinter Camillo her, reibt ihre Vulva an seiner Genitalregion, an ihm hängend.

15.55. Alle drei immer wieder mit Aufregungsschreien, Camillo und Lanni gelegentlich gegeneinander imponierend, mit Kopfrucken und drohendem Aufstampfen mit dem Fuß. Kitty dagegen groomt dem Männchen übereifrig den Rücken, leise quiekend. Jetzt alle drei Tiere schreiend zusammen, Lanni reibt ihre Vulva an Camillos Genitalregion, rückwärts zu ihm stehend. Camillo während der ganzen Zeit mit einer Erektion, seine Haare sind gestäubt, die Lippen leicht vorgeschoben, aber energisch zusammengepresst. Kitty groomt ihn noch immer eifrig, Lanni, daneben sitzend, zunächst ihren eigenen Arm, dann Camillos Rücken.

15.56. Das Männchen wird jetzt von beiden Weibchen übereifrig groomt, Kitty in seinem Gesicht, Lanni untersucht die Genitalregion ausgiebig.

15.59. Situation unverändert, die beiden Weibchen groomen Camillo. Er beginnt seinerseits Kitty am Kopf zu untersuchen, Lanni sieht genau zu, groomt ihn weiter. Kitty legt einen Arm um Camillos Nacken, hält sich an ihm fest, sieht ihn intensiv an. Jetzt versucht Lanni, Kitty von ihrem Platz vor dem Männchen zu verdrängen, die hängt sich daraufhin wieder in kindlicher Haltung an ihn, er dreht Lanni den Rücken zu.

16.00. Die beiden Weibchen groomen Camillo noch immer, interessieren sich vor allem für seine Genitalregion. Kitty ist bei weitem die eifrigste, folgt Camillo auf Schritt und Tritt. Lanni dagegen ist zurückhaltender, zeigt gelegentlich Verhaltenselemente des Imponierens. Immer wieder versuchen die Weibchen mit mehr oder weniger sanfter Gewalt, sich gegenseitig vom bevorzugten Platz vor Camillo wegzuschieben, auch Kitty ist entgegen ihrer sonstigen Art recht energisch. Camillo groomt beide abwechselnd, meist im Gesicht.

16.15. Situation im Prinzip unverändert. Camillo streckt Lanni in der typischen Haltung der Paarungsaufforderung (s. S. 174) seinen erigierten Penis hin, sie streckt sich ihm daraufhin genauso entgegen, beide reiben, Bauch an Bauch, die Genitalregion aneinander. Dann inspiziert Lanni wieder einmal den Penis des Männchens eingehend.

16.25. Immer noch intensives grooming zwischen allen drei Tieren, vor allem Kitty macht nur gelegentlich einmal wenige Sekunden Pause. Sie legt sich auf den Rücken vor Camillo, versucht ihn an sich zu ziehen, er reagiert aber nicht. Inspiziert wieder den Käfig, beriecht die Ablaufrinne hinten. Wieder Imponieren Lanni-Camillo, das Weibchen weicht aus. Kitty immer in der Nähe Camillos, groomt ihn, sobald er ruhig sitzt."

Soweit der Protokollauszug der ersten gemeinsamen Minuten. Auch im Laufe der nächsten Stunden und Tage änderte sich nichts Grundsätzliches im Verhalten der Tiere zueinander. Die grooming-Aktivität ließ zwar nach, blieb aber weiter die dominierende Form der Kontaktaufnahme. Die aggressiven Verhaltenselemente zwischen Lanni und Camillo traten ebenfalls seltener auf, allerdings sah ich noch einmal eine Phase heftigen gegenseitigen Imponierens, nachdem die Tiere die erste Nacht gemeinsam im Schlafkäfig verbracht hatten, wahrscheinlich wegen der beengten Raumverhältnisse dort. In Frankfurt steht den Bonobos nachts der gesamte Käfig zur Verfügung. Paarungen fanden kurz vor den Fütterungen statt, jedoch nur zwischen Lanni und Camillo, da Kitty auf dessen Aufforderungen nicht reagierte. Kitty bettelte das Männchen häufig um Futter an, erhielt jedoch nie etwas von ihm. Elemente des Sozialspiels konnte ich nicht beobachten, das war in der angespannten Situation der ersten gemeinsamen Tage auch nicht zu erwarten.

In einer abschließenden Übersicht stellen sich die während des Zusammengewöhnens beobachteten sozialen Verhaltensweisen wie folgt dar:

Aggressive Verhaltenselemente:

Drohstarren, Kopfrucken, Imponierlauf, Schlagen bzw. Treten auf Gegenstände

Elemente des submissiven Bereichs und Vermeideverhalten:

Beobachten, Präsentieren (in Form des Zueinanderdrehens der Genital- und Afterregion), Ausweichen

Beruhigende und bestätigende Verhaltenselemente:

Berühren, Umarmen, Anklammern, ins Gesicht sehen, Anbetteln, grooming, sexuelle Verhaltensmuster.

Im Vergleich zu den Berichten von der Eingewöhnung der Stuttgarter Jungtiere in die Gruppe der drei juvenilen Bonobos fällt vor allem das völlige Fehlen der direkt aggressiven Verhaltensmuster auf. Sie sind durch Elemente des Drohens und Imponierens ersetzt; ein aggressiver Körperkontakt aber wird vermieden. Möglicherweise hängt dieser Unterschied mit der Differenz im Lebensalter der Tiere zusammen. Auch während der Rangauseinandersetzungen zwischen adulten Individuen in der Frankfurter Gruppe waren nur sehr wenige direkt aggressive Verhaltensmuster (d.h. solche mit Körperkontakt) zu beobachten.

c.3. Soziale Körperpflege

Zur Form der Verhaltenselemente s. S. 148.

Während der Beobachtungen im März 1975, vor der Ankunft Camillos, groomte jedes Tier das andere im Durchschnitt etwa 7 Minuten pro Stunde. Dieser Wert ist etwa doppelt so hoch wie die entsprechenden in Frankfurt und Stuttgart in Phasen relativ geringer sozialer Anspannung. Der Grund dafür könnte in den mangelnden Beschäftigungsmöglichkeiten im Antwerpener Gehege liegen. Möglicherweise trug auch die ängstliche und nervöse Haltung Kittys dazu bei, denn diese initiierte häufig die für sie anscheinend beruhigenden Fellpflegesitzungen. Während der Beobachtungszeit im März war sie für etwas über 60% der grooming-Aktivität verantwortlich, Lanni entsprechend nur für knapp 40%. Bei einer Basis von 181 grooming-Einheiten ist der Unterschied signifikant ($p < 0,01$).

Im Mai dagegen, nach der Eingewöhnung Camillos, stieg die durchschnittliche Häufigkeit der gegenseitigen Fellpflege pro Tier und Stunde auf knapp 18 Minuten und erreichte damit etwa das vierfache der in Stuttgart und Frankfurt auch in den Zeiten starker sozialer Anspannung beobachteten Werte. Dies ist ein weiterer Hinweis für die enorme Spannung zwischen den einander völlig unbekanntem adulten Tieren. Die folgende Abbildung (Tab. 14) zeigt die Verteilung der grooming-Aktivität auf die verschiedenen Partner.

Die engste Partnerschaft besteht also zwischen Kitty und Camillo, deren wechselseitige Aktivitäten 60% des Gesamtwertes ausmachen. Auch Lanni groomt Camillo häufig, dieser erhält aber wenig Gelegenheit, sich zu revanchieren, da sich stets Kitty dazwischendrängt.

<div style="display: inline-block; transform: rotate(-45deg); font-size: small;"> pas- siv aktiv </div>	K	L	C	Summe
K		9%	34%	43%
L	2%		23%	25%
C	26%	6%		32%
Summe	28%	15%	57%	100%

Tab. 14: Verteilung der grooming-Aktivität in der Antwerpener Gruppe, Mai 1975 (321 = 100%)

Sie ist signifikant aktiver als die beiden anderen, noch deutlicher aber ist Camillo derjenige, der am häufigsten gegroomt wird. Der Unterschied zwischen seiner aktiven und passiven grooming-Häufigkeit in dieser Situation ist bei weitem der höchste, den ich bei Bonobos beobachtet habe.

Während der ersten Tage ließ die Intensität des wechselseitigen grooming allmählich nach, stieg aber in aggressionsauslösenden Situationen (z.B. nach den gemeinsamen Nacht im engen Schlafkäfig) wieder an. All diese Beobachtungen sprechen ebenfalls, wie schon früher vermutet wurde, für die beschwichtigende bzw. beruhigende Wirkung der sozialen Fellpflege.

c.4. Sexualverhalten

Zur Form der Verhaltenselemente s. S. 170.

Im März, also vor dem Eintreffen Camillos, inspizierte Kitty einige wenige Male Lannis zu dieser Zeit maximal geschwollene Vulva. Weitere Elemente aus dem Bereich des sozialen Sexualverhaltens konnte ich nicht beobachten. Dagegen zeigten beide Weibchen häufig Selbststimulation, vor allem Kitty. Scheinpaarungen, wie sie in Stuttgart und Frankfurt zwischen Weibchen häufig stattfanden, sah ich kein einziges Mal.

Ein völlig anderes Bild jedoch ergab sich nach der Ankunft Camillos. Selbststimulation trat kaum noch auf. Kitty hängt sich häufig in kindlicher Haltung an ihn und rieb ihre Vulva an seiner Genitalregion, und Scheinpaarungen zwischen Camillo und Lanni waren ebenfalls oft zu beobachten. Danach sah ich auch Scheinpaarungen zwischen den beiden Weibchen. Beide inspizierten immer wieder Camillos Genitalregion ausgiebig, er untersuchte die Weibchen nur einige Male kurz. Lanni war zu diesem Zeitpunkt maximal geschwollen, Kitty etwas schwächer.

Während der Beobachtungszeit konnte ich fünf eindeutige Paarungen sehen, alle zwischen Camillo und Lanni. Das Weibchen lag dabei stets auf dem Rücken und umarmte das Männchen, das über ihm hockte, es handelt sich also um die typische ventrale Stellung (s. Abb. 93). Die Initiative ging von beiden aus, Lanni reagierte auf die Paarungsaufforderungen Camillos meist sofort und zeigte auch selbst das entsprechende Verhaltensmuster. Kitty dagegen, an die das Männchen ebenfalls einige Aufforderungen richtete, sah ihn nur verständnislos und anscheinend etwas irritiert an, betrachtete zwar den hingestreckten Penis eingehend, reagierte aber in keinem Falle adäquat, sondern groomte Camillo, bettelte ihn an etc. Dieser gab nach mehreren Aufforderungen schließlich auf und versuchte nicht, mit Gewalt ans Ziel zu kommen. Andererseits war gerade Kitty sehr eifrig in Bezug auf Scheinpaarungen mit Camillo und bot sich ihm dazu häufig an.

Möglicherweise hängt der Unterschied im Verhalten beider Weibchen auch damit zusammen, daß Lanni wohl mindestens bis zum Alter von drei Jahren Gelegenheit zum Beobachten adäquaten sexuellen Verhaltens im Freiland hatte, bevor sie gefangen wurde. Kitty dagegen kam schon im Alter von wenigen Monaten in den Zoo und traf seitdem nicht mehr mit adulten oder adoleszenten Männchen zusammen. Die sexuellen Verhaltensweisen, die ihr zur Verfügung stehen, leiten sich anscheinend aus dem Bereich der Mutter-Kind-Beziehung ab.

IV. Diskussion und Zusammenfassung: Das Verhalten von Pan paniscus im Vergleich zu Pan troglodytes

Diese zusammenfassende Übersicht soll insbesondere die Verhaltensbereiche noch einmal hervorheben, bei denen aufgrund der vorliegenden Beobachtungen Differenzen zwischen Schimpansen und Bonobos möglich erscheinen. Die Abweichungen werden vor allem unter zwei Aspekten betrachtet: Einmal in Bezug auf die stärker arboreale Lebensweise der Zwergschimpansen, zum anderen (damit zusammenhängend) im Hinblick auf mögliche Anpassungen an das Leben in kleinen, relativ stabilen Sozialgruppen.

Bei der Interpretation der Unterschiede ist aus zweierlei Gründen Vorsicht geboten: Erstens wegen der eingangs erläuterten methodischen Fehlerquellen (s. S. 17), zweitens weil, anders als bei HÜBSCH (1969), das Verhalten zoolebender Bonobos weitgehend mit den Befunden aus den Beobachtungen wildlebender Schimpansen verglichen wird. Einerseits bringt natürlich ein Vergleich des Verhaltens unter so verschiedenen Bedingungen eine Reihe weiterer Unsicherheitsfaktoren mit sich, andererseits hoffte ich, durch die Auswertung aller zur Verfügung stehenden Daten eine möglichst breite Vergleichsbasis zu erhalten.

Diese Erläuterungen machen deutlich, daß die im folgenden geschilderten Verhaltensdifferenzen zwischen Bonobos und Schimpansen nicht bereits als allgemeingültige Tatsachen zu betrachten sind, sondern vielmehr Möglichkeiten darstellen, die durch differenziertere Untersuchungen bestätigt bzw. widerlegt werden können.

1. Lokomotion

In Bezug auf die lokomotorischen Fähigkeiten der Bonobos konnten keine grundsätzlichen Abweichungen von den Verhaltensformen der Schimpansen festgestellt werden. Zu diesem Ergebnis kommt auch HÜBSCH (1969). In Bezug auf Geschicklichkeit und Sicherheit vor allem der Fortbewegung über der Erde aber sind die Zwergschimpansen überlegen. Sobald eine beunruhigende Situation eintritt, weichen sie nach oben aus. Ihre Balancefähigkeit und die enorme Sprungkraft ermöglichen

ihnen, zusammen mit der Technik des gebremsten Fallens, eine rasche und sichere Fortbewegung im Geäst.

2. Körperhaltungen während des Ruhens

Die vor allem für adulte Bonoboweibchen typische Hockhaltung steht möglicherweise im Dienste einer verbesserten Stütz- und Haltefunktion für Säuglinge. Dies wäre als Anpassung an eine stärker arboreale Lebensweise notwendig und sinnvoll.

3. Komfortbewegungen

Die bei allen Bonobos nach Wasserkontakt beobachtete charakteristische Bewegung des Trockenreibens, die wesentlich effektiver ist als das Rückenscheuern der Schimpansen in der entsprechenden Situation, erscheint im Hinblick auf einen häufig überfluteten und regnerischen Lebensraum ebenfalls als sinnvolle Anpassung.

4. Lautäußerungen

Grundsätzlich stimmen die Lautäußerungen der beiden Schimpansenarten weitgehend überein. Die höhere Tonlage der Bonobos verfremdet allerdings viele Laute, weiterhin scheinen die Häufigkeit und die Situation, in der akustische Signale geäußert werden, teilweise verschieden zu sein. Eine auffallende Differenz existiert jedoch in der Lautgebung beider Arten. An die Stelle der "pant-hoots" von *Pan troglodytes* sind die "Aufregungsschreie" der Bonobos getreten, die sich wahrscheinlich aus den ersteren ableiten. HORN (1975) hält das Fehlen des für Schimpansen typischen Kontaktrufes über weite Entfernungen für eine Anpassung an das Leben in kleinen, voneinander getrennten Sozialgruppen, die wegen der begrenzten Nahrungsvorräte in den wenigen nicht überschwemmten Gebieten notwendig sind.

5. Soziale Auseinandersetzungen

Ausgeprägter noch als bei *Pan troglodytes* scheint die Fähigkeit der Zwergschimpansen zum "indirekten" Austragen von Streitigkeiten, ohne ernsthafte physische Attacken, zu sein. Allerdings gilt dies anscheinend nur für voll integrierte Mitglieder der Gruppe, denn ein fremd hinzugekommenes junges Weibchen und auch vertraute Personen des Pfl-

gepersonals wurden bereits ernsthaft angegriffen. Andererseits erfolgte die Eingewöhnung eines adulten Männchens in eine Gruppe zweier ihm völlig unbekannter erwachsener Weibchen ohne jegliche direkte Auseinandersetzungen. Konflikte wurden hauptsächlich durch intensives Imponieren ausgetragen.

Das von TRATZ & HECK (1954) als typisch für Bonobos bezeichnete aggressive Treten ist nach meinen Beobachtungen wenig charakteristisch und wird häufiger in spielerischem Zusammenhang gezeigt. Zu ähnlichen Ergebnissen sind auch KIRCHSHOFER (1962) und HÜBSCH (1969) gekommen. Das bei Schimpansen häufige Herumtrampeln auf dem am Boden liegenden Opfer sah ich ebenfalls fast nur im Rahmen des Spielverhaltens.

Submissives Präsentieren tritt sehr selten, wenn überhaupt, in der für Schimpansen typischen Duckhaltung auf. Meist stehen die präsentierenden Tiere entspannt vor dem Adressaten und wenden ihm fast beiläufig die Ano-Genitalregion zu.

Eine weitere bei Pan troglodytes häufig vorkommende submissive Geste, das "bobbing", konnte ich bei den Bonobos nie beobachten.

Auch submissives Küssen sah ich bei den Tieren nicht. Mund-Mund-Kontakte kamen lediglich gegenüber Jungtieren, meist im Spiel, vor.

Eine in der Schimpansenliteratur meines Wissens nicht erwähnte beschwichtigende Geste der Bonobos besteht darin, daß das unterlegene Individuum das andere bei ausgestrecktem Arm leicht mit der Hand berührt und es intensiv ansieht, wobei die Mimik etwa der beim Betteln entspricht. Ein ähnliches Verhalten zeigt ein Jungtier, das von seiner Mutter aufgenommen werden möchte. Allerdings macht es dabei eine "Schnute" ("pout face"), ein Gesichtsausdruck, den ich bei adulten Tieren, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Pan troglodytes, nie beobachtet habe. Selbst in Extremsituationen wie dem plötzlichen Zusammentreffen mit einem unbekanntem adulten Tier sah ich nur leichte Andeutungen, obwohl weitere Verhaltensweisen aus dem Mutter-Kind-Repertoire sehr ausgeprägt auftraten.

In Bezug auf die Rangordnung fällt auf, daß in zweien der drei untersuchten Gruppen ein Weibchen ranghöchstes Tier ist, trotz größerer Körperkraft der ihm untergeordneten, gleichaltrigen Männchen. Bei Schimpansen dagegen sind adulte Männchen fast immer ranghöher als alle Weibchen.

Zusammenfassend läßt sich folgendes über die Unterschiede der beiden Schimpansenarten im Hinblick auf soziale Auseinandersetzungen sagen:

Direkte physische Attacken scheinen bei Bonobos; auch bei den Männchen, noch seltener zu sein als bei Schimpansen. Konflikte werden vor allem durch Imponieren ausgetragen. Das Verhältnis zwischen ranghohen und rangtieferen Individuen wirkt bei den Zwergschimpansen im Normalfall entspannter, die untergeordneten Tiere zeigen eher beiläufige submissive Gesten und nicht die ausgeprägten Formen der anderen Art. Die Weibchen haben eine relativ höhere Rangposition inne als bei Schimpansen. Die Hemmung direkter Angriffe scheint sich vor allem auf Gruppenmitglieder zu beziehen.

Insgesamt gesehen passt das Verhalten der Bonobos im Rahmen sozialer Auseinandersetzungen durchaus zu einem Leben in relativ kleinen und konstanten Sozialgruppen mit intensiven wechselseitigen Beziehungen der Mitglieder.

6. Bettelverhalten

Im Gegensatz zum sehr differenzierten Bettelverhalten des Schimpansen konnte ich bei den Bonobos nur relativ einfache Formen des Bettelns beobachten, meist lediglich ein Annähern des Gesichts an das des Partners, allerdings oft sehr ausdauernd. Dies kann jedoch eine Folge der Fütterungsmethoden in Zoologischen Gärten sein.

Eine "Schnute" ("pout face") sah ich in diesem Zusammenhang nur bei Kindern.

7. Sexualverhalten

Hier fällt vor allem das Fehlen der typischen weiblichen Duckhaltung im Rahmen des sexuellen Präsentierens auf, wie es für *Pan troglodytes* charakteristisch ist. Stattdessen wenden die Weibchen die Geni-

talregion stehend dem Partner zu, oder aber sie zeigen die sonst nur für Männchen typische Aufforderungsgeste des ventralen Hinstreckens der Genitalien.

Diese Abwandlungen hängen wahrscheinlich zusammen mit den Unterschieden in der Paarungsstellung. Bevorzugt werden von den Bonobos zwei Haltungen: eine ventrale, bei der das Weibchen eine Position einnimmt, die der eines sich an die Mutter klammernden Jungtieres ähnlich ist; und eine dorsale, bei der die Partner hintereinander stehen. Beide Stellungen sind zwar auch von Schimpansen bekannt, treten aber dort sehr selten auf. Die bei diesen am häufigsten vorkommende Duckhaltung sah ich bei den Bonobos nie, zumindest nicht in ihrer charakteristischen Form.

Auffällig sind auch das weitgehende Fehlen aggressiver Verhaltens- elemente im männlichen Sexualverhalten sowie die häufigen Schein- paarungen zwischen Weibchen. Dies hängt wahrscheinlich mit der star- ken Betonung der sozialen Komponente dieses Verhaltensbereichs zu- sammen. So kann, wie schon KIRCHSHOFER (1962) und HÜBSCH (1969) be- richten, jegliche Erregung der Bonobos sofort in sexuelle Erregung umschlagen. In Zeiten allgemeiner sozialer Anspannung, z.B. während eines Rangwechsels, nimmt der Anteil sexueller Verhaltens- elemente zu. Kopulationen, Scheinpaarungen, Manipulationen an den Genitalien anderer etc. haben offenbar sowohl eine beruhigende als auch eine beschwichtigende Funktion. Dies gilt zwar im Prinzip auch für Pan- troglodytes, jedoch besteht ein erheblicher quantitativer Unterschied im Auftreten sexuellen Verhaltens in entsprechenden Situationen.

Zusammenfassend lassen sich die Differenzen im Paarungsverhalten der beiden Schimpansenarten für die Bonobos wie folgt charakteri- sieren:

- a. Die Variabilität in der Paarungsstellung ist größer, und die be- vorzugten Positionen sind andere.
- b. Im männlichen Sexualverhalten treten relativ wenige aggressive Elemente auf.
- c. Die Weibchen zeigen gelegentlich auch männliche sexuelle Verhal- tensmuster. Das Sexualverhalten beider Geschlechter hat sich an- genähert, bei der ventralen Paarungsstellung beispielsweise sind die Rollen nahezu austauschbar.

d. Die soziale Funktion des Sexualverhaltens steht stärker im Mittelpunkt als bei Schimpansen. Dies zeigt sich insbesondere am häufigen Auftreten von Scheinpaarungen zwischen Weibchen.

Neben den Differenzen erscheint auch eine Gemeinsamkeit erwähnenswert: Ebenso wie bei Schimpansen sind Kopulationen zwischen Geschwistern sowie zwischen Mutter und Sohn selten.

8. Verhalten gegenüber Jungtieren

Auffallend ist hier das relativ häufige und intensive Pflegeverhalten auch der Männchen gegenüber den Jungtieren. Die beiden adulten Frankfurter Männchen spielten häufig "Babysitter", und von den drei juvenilen Stuttgarter Bonobos war ausgerechnet das Männchen bei weitem das "mütterlichste" Tier. Ähnliches wird zwar von Schimpansen berichtet, aber auch hier besteht möglicherweise ein quantitativer Unterschied.

Sowohl die Mutter als auch das ältere Frankfurter Männchen ließen das Jungtier im allgemeinen unbesorgt klettern. In einem Punkt jedoch waren beide fast übervorsichtig: Wenn sich das Kind im Laufen einer Podestkante etc. näherte. Immer wieder wurde es zurückgeholt und festgehalten bzw. von der Kante abgedrängt. Möglicherweise hängt auch dies Verhalten mit einer stärker arborealen Lebensweise zusammen.

9. "Temperament"

Von einem generell lebhafteren Temperament, wie es in der Literatur immer wieder für Bonobos geschildert wird, möchte ich aufgrund meiner Beobachtungen nur bedingt sprechen. Die Tiere reagieren zwar sehr viel rascher und heftiger auf alle Reize als Schimpansen. Wenn jedoch alle wesentlichen Störfaktoren entfernt sind, verhalten sich zumindest erwachsene Bonobos nicht viel lebhafter als Schimpansen. So ließ z.B. die Häufigkeit der Vokalisationen in der Frankfurter Gruppe nach dem Entfernen des adulten Männchens, das durch seine Rankämpfe mit dem Sohn ständig für eine gespannte Atmosphäre gesorgt hatte, schlagartig nach.

Das nervöse Händeschütteln, das lange als charakteristisch für Zwergschimpansen angesehen wurde, konnte ich nur einige wenige Male beob-

achten. Anscheinend war auch diese Verhaltensweise eher situationsbedingt. Zusammenfassend könnte man sagen: Die Bonobos sind nicht grundsätzlich nervös, aber sie können es durch Außenreize sehr leicht werden.

Keiner der oben erwähnten Befunde spricht gegen die Vermutung, daß die Bonobos im Freiland typischerweise in kleinen, stabilen Gruppen zusammenleben, entsprechend den gegenüber dem Lebensraum der Schimpansen veränderten Umweltbedingungen. Man gewinnt allgemein den Eindruck variablerer und weniger stark schematisierter Verhaltensmuster im sozialen Bereich, wie es in Gruppen langjährig bekannter, eng zusammenlebender Individuen sinnvoll ist. Spannungen innerhalb der Gemeinschaft werden meist nicht durch direkte Attacken, sondern durch Imponieren, sexuelle Verhaltensmuster und wechselseitige Körperpflege abgebaut. Dies gilt zwar auch für Schimpansen, ist bei den Bonobos jedoch wesentlich intensiviert worden.

Stärker als bei *Pan troglodytes* scheinen auch die Weibchen zu den Zentralfiguren der Gruppe zu gehören. Das Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen sowie Ranghöheren und Rangtieferen macht einen eher partnerschaftlichen Eindruck, sowohl in Bezug auf das Sexualverhalten als auch im Hinblick auf die Betreuung der Jungtiere.

Mit der Formulierung dieser Vermutungen zur Sozialstruktur der Bonobos möchte ich meine Arbeit schließen. Sie greifen - zugegebenermaßen - den entsprechenden Untersuchungen voraus. Ich halte solche Spekulationen dennoch für sinnvoll, wenn sie als Basis für Arbeitshypothesen dienen, die gezielte Beobachtungen erst möglich machen.

Ich hoffe, daß dieser Bericht einige Anregungen für weitere, differenziertere Verhaltensuntersuchungen an Bonobos geben konnte. Nur durch die Auswertung aller verfügbarer Daten wird es möglich sein, die wenigen vorhandenen Mittel wirksam zum Schutz und zur Erhaltung dieser wahrscheinlich menschenähnlichsten rezenten Primatenart einzusetzen.

Literaturverzeichnis

- ALBRECHT, H. & S.C. DUNNETT (1971): Chimpanzees in Western Africa. München, Piper-Verlag
- ALEXANDER, B.K. & H.F. HARLOW (1965): Social behavior of juvenile Rhesus monkeys subjected to different rearing conditions during the first six months of life. Zool. Jb. Physiol. 71, 489-508
- ALTMANN, S.A. (1962): A field study of the sociobiology of Rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. Ann. N.Y. Acad. Sci. 102, 338-435
- , (1965): Sociobiology of Rhesus monkeys. II: Stochastics of social communication. J. Theor. Biol. 8, 490-522
- , (1967): The structure of primate social communication. In: Social communication among primates, S.A. Altmann (ed.), University of Chicago Press, Chicago
- ANDREW, R.J. (1963): The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. Behav. 20, 1-109
- ANGUS, S. (1971): Water-contact behavior of chimpanzees. Folia primat. 14, 51-58
- ANKEL, F. (1970): Einführung in die Primatenkunde. Fischer, Stuttgart
- BALLY, G. (1966): Vom Spielraum der Freiheit. Die Bedeutung des Spiels bei Tier und Mensch. Basel/Stuttgart, Birkhäuser
- BASTIAN, J.R. (1965): Primate signaling systems and human languages. In: I. DeVore (ed.), Primate behavior. Field studies of monkeys and apes. Holt, Rinehart & Winston, New York
- BECK, B.B. (1974): Baboons, chimpanzees and tools. J. hum. Evol. 3, 509-516
- BECK, B.B. (1975): Primate tool behavior. In: Tuttle, R.H. (ed.), Socioecology and psychology of primates. Mouton & Co, The Hague-Paris
- BERNSTEIN, I.S. (1962): Response to nesting materials of wild born and captive born chimpanzees. Anim. Behav. 10, 1-6
- , (1964): The integration of rhesus monkeys introduced to a group. Folia primat. 2, 50-63
- , (1967a): A field study of the pigtail monkey (*Macaca nemestrina*). Primates 8, 217-228
- , (1967b): Age and experience in chimpanzee nest building. Psychol. Rep. 20, 1106

- BERNSTEIN, I.S. (1971): Activity profiles of primate groups.
In: Behavior of nonhuman primates, Vol. 3, 69-106. A.M. Schrier
& F. Stollnitz (eds.), Acad. Press, New York
- BOGART, M. (1976): Pigmy chimpanzee chromosomes. *Zoonoz* 9, 1976, 13
- BOURNE, G.H. (ed.) (1969): The chimpanzee. Vol. I. Basel/New York,
Karger
- BOUTAN, L. (1913): Le pseudo language. Observations effectuées sur
un anthropoïde: Le gibbon (*Hylobates leucogenys* Ogilby).
Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux 67, 5-80
- BRAMBLETT, C.A. (1973): Social organization as an expression of role
behavior among Old World Monkeys. *Primates* 14, 101-112
- BREHME, H. (1975): Epidermal patterns of the hands and feet of the
pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*). *Amer. J. phys. Anthrop.* 42,
255-262
- BÜRKLE, R. (1974): Spielverhalten der Bonobos in der Stuttgarter
Wilhelma. Unveröffentl. Hausarbeit, Zool. Gärten Stuttgart
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1933): Wesen und Sinn des Spiels. Das Spielen
des Menschen und der Tiere als Erscheinungsform der Lebenstrieb.
Berlin, K. Wolff
- BYGOTT, J.D. (1972): Cannibalism among wild chimpanzees. *Nature* 238,
410-411
- CHANCE, M.R.A. (1956): Social structure of a colony of *Macaca mulatta*.
Br. J. Anim. Behav. 4, 1-13
- , (1967): Attention structure as the basis of primate rank orders.
Man, n.s. 2, 503-518
- CHIARELLI, B. (1962): Comparative morphometric analysis of primate
chromosomes. I.: The chromosomes of anthropoid apes and man.
Caryologica 15, 99-121
- , (1973): Numerical data on the chromosomes of the Old World Prima-
tes. *J. hum. Evol.* 2, 297-300
- CHIVERS, D.J. & S.T. CHIVERS (1974): Catalogue of current primate
field studies. *Primate Eye* 3 (Suppl.), 1-20
- COOLIDGE, H.J., Jr. (1933): *Pan paniscus* - pigmy chimpanzee from
south of the Congo River. *Amer. J. phys. Anthrop.* 18, 1-59
- DICE, L.R. (1945): Measures of the amount of ecologic association
between species. *Ecology* 26, 297-302
- DÖHL, J. (1975): Das Verhalten eines Zwergschimpansen (*Pan paniscus*)
bei einfachsten "Puzzle-Spiel"-Aufgaben. *Z. Tierpsychol.* 38,
461-471

- DÜRR, U.M. & R. GÖSSLER (1971): Beitrag zur klinischen Hämatologie der Menschenaffen. *Kleintier-Praxis* 16, 21-24
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1963): Angeborenes und Erworbenes im Verhalten einiger Säuger. *Z. Tierpsychol.* 20, 705-754
- , (1972): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. *Ethologie*. München, Piper
- EISENBERG, J.F. & R.E. KUEHN (1966): The behaviour of *Ateles geoffroyi* and related species. *Smithson Misc. Coll.* 151, 1-63
- FALK, J.L. (1958): The grooming behavior of the chimpanzee as a reinforcer. *J. exp. Anal. Behav.* 1, 83-85
- FENART, R. & R. DEBLOCK (1972): Sexual differences in adult skulls of *Pan paniscus*. *Medical primatology*, part I, 342-348. E.I. Goldsmith & J. Moor-Jankowski (eds.), Basel, Karger
- FIEDLER, W. (1956): Übersicht über das System der Primates. In: *Primatologia*, Bd. 1, 1-266, Karger, Basel
- FLEISCHMAN, M.L. (1968): Vocalizations of chimpanzees in non-caged captivity. *Primates* 9, 273-282
- FRECHKOP, S. (1935): A propos du chimpanzé de la rive gauche du Congo. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belge* 11, 2, 1-43. (Notes sur les mammifères XVII).
- GALLUP, G.G. jr. (1966): Mirror image reinforcement in monkeys. *Psychonomic Science* 5, 39-40
- , (1968): Mirror-image stimulation. *Psychol. Bull.* 70, 782-794
- , (1971): It's done with mirrors: Chimps and self-concept. *Psychology today* 4 (10), 58-61
- , (1975): Towards an operational definition of self-awareness. In: R.H. Tuttle (ed.), *Socioecology and psychology of primates*. Mouton & Co, The Hague-Paris
- , M.K. McCLURE, S.D. HILL & R.A. BUNDY (1971): Capacity for self-recognition in differentially reared chimpanzees. *The Psychological Record* 21, 69-74
- GARDNER, R.A. & B.T. GARDNER (1969): Teaching sign language to a chimpanzee. *Science* 165, 664-672
- GIJZEN, A. (1975): *Studbook of Pan paniscus Schwarz, 1929*. *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia* 61, 119-164
- GOODALL, J. (1962): Nest building behaviour in the free-ranging chimpanzee. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 102, 455-467
- , (1963a): My life among wild chimpanzees. *Nat. Geogr. Mag.* 124, 272-308

- GOODALL, J. (1963b): Feeding behaviour of wild chimpanzees: a preliminary report. Symp. zool. Soc. Lond. 10, 39-48
- , (1964): Tool-using and aimed throwing in a community of freeliving chimpanzees. Nature 201, 1264-1266
- , (1965): Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve. In: DeVore, I. (ed.): Primate behavior, 425-473. New York, Holt, Rinehart & Winston
- GROOS, K. (1930): Die Spiele der Tiere. Jena, G. Fischer
- HALL, K.R.L. (1962): Behaviour of monkeys towards mirror-image. Nature 169, 1258-1261
- , (1963): Tool-using performances as indicators of behavioral adaptability. Curr. Anthropol. 4, 479-494
- , R.C. BOELKINS & M.J. GOSWELL (1965): Behaviour of Patas monkeys, *Erythrocebus patas*, in captivity, with notes on the natural habitat. Folia primat. 3, 22-49
- HARLOW, H.F., K.A. SCHLITZ & M.K. HARLOW (1969): Effects of social isolation on the learning performance of rhesus monkeys. 2nd int. Congr. Primat., Atlanta GA 1968, Vol. I, 178-185. Basel/New York, Karger
- HECK, H. (1939): Die Bonobos. Das Tier und wir. Jan/Febr, 1939, 10-26
- HILL, C.A. (1968): Observations on the birth of a pygmy chimpanzee *Pan paniscus* at San Diego Zoo. Int. Zoo Yearb. 8, 119-120
- HILL, S.D., R.A. BUNDY, G.G. GALLUP jr. & M.K. McCLURE (1970): Responsiveness of young nursery reared chimpanzees to mirrors. Proc. Louisiana Acad. Sci. 23, 77-82
- HILL, W.C.O. (1967): The taxonomy of the genus *Pan*. In: Neue Ergebnisse der Primatologie, 47-54. D. Starck, R. Schneider & H.J. Kuhn (eds.), Stuttgart, Fischer
- HINDE, R.A. (1971): Development of social behavior. In: Behavior of nonhuman primates, Vol. 3, 1-68, A.M. Schrier & F. Stollnitz (eds.), Acad. Press, New York
- HLADIK, C.M. (1973): Alimentation et activité d'un groupe de chimpanzes réintroduits en forêt gabonaise. La Terre et la Vie 27, 343-413
- HOCKETT, C.F. (1960): Logical considerations in the study of animal communication. In: Animal communication, 392-430, W.E. Lanyon & W.N. Tavolga (eds.), Am. Inst. Biol. Sci., Washington
- van HOOFF, J.A.R.A.M. (1967): The facial displays of the catarrhine monkeys and apes. In: Primate ethology, 7-68, D. Morris (ed.), London, Weidenfeld & Nicolson

- van HOOFF, J.A.R.A.M. (1973): A structural analysis of the social behaviour of a semi-captive group of chimpanzees.
In: M. von Cranach & I. Vine (eds.): Social communication and movement, 75-162. Acad. Press London/New York
- HORN, A. (1975): Adaptations of the pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*) to the forests of the Zaire basin. *Amer. J. phys. Anthropol.* 42, 307
- HÜBSCH, I. (1969): Einiges zum Verhalten der Schimpansen (*Pan troglodytes*) und Zwergschimpansen (*Pan paniscus*) im Frankfurter Zoo. Unveröffentl. Hausarbeit, Zool. Garten Frankfurt
- , (1970): Einiges zum Verhalten der Zwergschimpansen (*Pan paniscus*) und der Schimpansen (*Pan troglodytes*) im Frankfurter Zoo. *Zool. Garten N.F.* 38, 107-132
- ITANI, J. & A. SUZUKI (1967): The social unit of chimpanzees. *Primates* 8, 355-381
- JANTSCHKE, F. (1972): Orang-Utans in Zoologischen Gärten. Piper, München
- , (1975): The maintenance and breeding of pygmy chimpanzees. In: R.D. Martin (ed.): Breeding of endangered species in captivity, 245-251. Acad. Press, London
- JAY, Ph.C. (ed.) (1968): Primates. Studies of adaptation and variability. New York, Holt, Rinehart & Winston
- JOHANSON, D.C. (1974): Some metric aspects of the permanent and deciduous dentition of the pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*). *Amer. J. phys. Anthropol.* 41, 39-48
- JORDAN, C. (1975): Symbolgebrauch bei einer Zwergschimpansin. *Umschau* 75 (3), 84-85
- JORDAN, C. & H. JORDAN (1977): Versuche zur Symbol-Ereignis-Verknüpfung bei einer Zwergschimpansin (*Pan paniscus* Schwarz 1929). *Primates* 18 (3) (im Druck)
- KAWAI, M. (1958): On the rank system in a natural group of Japanese monkeys I. *Primates* 1, 111-148
- , (1965): Newly acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Island. *Primates* 6, 1-30
- KHUDR, G., K. BENIRSCHKE & C.J. SEDGWICK (1973): Man and *Pan paniscus*: A karyologic comparison. *J. hum. Evol.* 2, 323-331
- KIRCHSHOFER, R. (1962): Beobachtungen bei der Geburt eines Zwergschimpansen (*Pan paniscus* Schwarz 1929) und einige Bemerkungen zum Paarungsverhalten. *Z. Tierpsychol.* 19, 597-606
- KÖHLER, W. (1921): Intelligenzprüfungen an Menschenaffen. Springer, Berlin (Nachdruck der 2. Aufl. 1963)

- KÖHLER, W. (1925): The mentality of apes. New York, Harcourt, Brace
- KOLLER, S. (1969): Neue graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Steinkopff, Darmstadt
- KORTLANDT, A. (1962): Chimpanzees in the wild. *Sci. Am.* 206 (5), 128-138
- , (1963): Bipedal armed fighting in chimpanzees. *Proc. 16th Int. Congr. Zool.* 3, 64
- , (1966): On tool-use among primates. *Curr. Anthropol.* 7, 215-216
- , (1968): Handgebrauch bei freilebenden Schimpansen. In: *Handgebrauch und Verständigung bei Affen und Frühmenschen*, 59-102. B. Rensch (ed.), Bern/Stuttgart, Huber
- KOYAMA, N. (1967): On dominance rank and kinship of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates* 8, 189-216
- KUMMER, H. (1967): Tripartite relations in Hamadryas baboons. In: *Social communication among primates*, 63-71. S.A. Altmann (ed.), University of Chicago Press, Chicago
- , (1971): *Primate societies*. Aldine, Atherton, Chicago/New York
- , & F. KURT (1965): A comparison of social behaviour in captive and wild Hamadryas baboons. In: *The baboon in medical research*, 65-80. H. Vagtborg (ed.), University of Texas Press, Austin
- LANDOIS, H. (1889): *Affen und Spiegel. Jahresber. Zoolog. Sektion d. Westf. Prov.-Vereins f. Wissenschaft und Kunst* 31, 32
- van LAWICK-GOODALL, J. (1967): Mother-offspring relationships in free-ranging chimpanzees. In: *Morris, D. (ed.): Primate ethology*, 287-346. London, Weidenfeld & Nicolson
- , (1968a): The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream area. *Anim. Behav. Monog.* 1 (3), 161-311
- , (1968b): A preliminary report on expressive movements and communication in the Gombe Stream chimpanzees. In: *Ph.C. Jay (ed.): Primates*, 313-382. New York, Holt, Rinehart & Winston
- , (1970): Tool-using in primates and other vertebrates. In: *Advances in the study of behaviour*, Vol. 3, D.S. Lehrman, R.A. Hinde & E. Shaw (eds.), New York/London, Academic Press
- , (1971a): *Wilde Schimpansen. 10 Jahre Verhaltensforschung am Gombe-Strom*. Reinbek bei Hamburg, Rowohlt
- , (1971b): Some aspects of aggressive behaviour in a group of free-living chimpanzees. *Int. Soc. Sci. Journ.* 23 (1), 89-97
- , (1973): The behaviour of chimpanzees in their natural habitat. *Am.J. Psychiatry* 130 (1), 1-12

- van LAWICK-GOODALL, J. (1975): The behaviour of the chimpanzee. In: G. Kurth & I. Eibl-Eibesfeldt (eds.): Hominisation and behavior, 74-136. Fischer, Stuttgart
- LEMMON, W.B. (1971): Experiential factors and sexual behavior in male chimpanzees. 2nd Conf. exp. Med. Surg. Primates, New York 1969, 432-440. Karger, Basel
- , J. TEMERLIN & E.S. SAVAGE (1975): The development of human-oriented courtship behavior in human-reared chimpanzee (*Pan troglodytes*). In: Contemporary Primatology, 292-294, S. Kondo, M. Kawai & A. Ehara (eds.), Basel, Karger
- LETHMATE, J. (1976): Werkzeugverhalten von Orang-Utans. Biologie in unserer Zeit 6 (1976), 33-40
- LETHMATE, J. (1977): Nestbauverhalten eines isoliert aufgezogenen Orang-Utans. Primates 18 (3) (im Druck)
- LETHMATE, J. & G. DÜCKER (1973): Untersuchungen zum Selbsterkennen im Spiegel bei Orang-Utans und einigen anderen Affenarten. Z. Tierpsychol. 33, 248-269
- LOIZOS, G. (1967): Play behaviour in higher primates: a review. In: D. Morris (ed.), Primate ethology, 176-218. London, Weidenfeld & Nicolson
- , (1969): An ethological study of chimpanzee play. Proc. 2nd int. Congr. Primat., Atlanta GA 1968, Vol. I, 87-93. Basel/New York, Karger
- MacKINNON, J. (1976): Mountain gorillas and bonobos. Oryx 13, 372-382
- MARLER, P. (1965): Communication in monkeys and apes. In: I. DeVore (ed.): Primate behavior. Field studies of monkeys and apes. New York, Holt, Rinehart & Winston
- , (1968): Aggregation and dispersal: two functions in primate communication. In: Ph.C. Jay (ed.): Primates. Studies in adaptation and variability, 420-438. New York, Holt, Rinehart & Winston
- , (1969): Vocalizations of wild chimpanzees, an introduction. 2nd int. Congr. Primat., Atlanta GA 1968, Vol. 1, 94-100. Karger, Basel
- , & P. HOBLET (1975): Individuality in a long-range vocalization of wild chimpanzees. Z. Tierpsychol. 38, 97-109
- MASON, W.A. (1965): Determinants of social behavior in young chimpanzees. In: Schrier, Harlow, Stollnitz (eds.): Behavior of nonhuman primates, Vol. II. Acad. Press, New York
- , (1970): Chimpanzee social behavior. In: The chimpanzee, Vol. 2, 265-288. G.H. Bourne (ed.), Karger, Basel

- McGREW, W.C. (1974): Tool use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants. *J. hum. Evol.* 3, 501-508
- McGREW, W.C. (1976): Socialization and object manipulation of wild chimpanzees. In: *Biosocial development among primates*. S. Chevalier-Skolnikoff & F.E. Poirier (eds.), Garland Publishing Co, New York
- , & C.E.G. TUTIN (1973): Chimpanzee tool use in dental grooming. *Nature (Lond.)* 241, 477-478
- , C.E.G. TUTIN & P.S. MIDGETT jr. (1975): Tool use in a group of captive chimpanzees. *Z. Tierpsychol.* 37, 145-162
- MEDDIS, R. (1975): On the function of sleep. *Anim. Behav.* 23, 676-691
- MENZEL, E.W. jr. (1974): A group of young chimpanzees in a one-acre field. In: *Behavior of nonhuman primates*, Vol. 5, 83-153. A.M. Schrier & F. Stollnitz (eds.), New York, Academic Press
- MEYER-HOLZAPFEL, M. (1956): Das Spiel bei Säugetieren. *Handb. Zool.* 8 (10), 1-36. Berlin, W. DeGruyter
- MILES, W.R. (1963): Chimpanzee behaviour: removal of foreign body from companion's eye. Paper presented at 100th Annual Meeting of National Academy of Sciences
- MOOR-JANKOWSKI, J., A.S. WIENER, W.W. SOCHA, E.B. GORDON, J. MORTELMANS & C.J. SEDGWICK (1975): Blood groups of pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*): Human-type and simian-type. *J. med. Primatol.* 4, 262-267
- MORGAN, B.J.T., M.J.A. SIMPSON, J.P. HANBY & J. HALL-CRAGGS (1976): Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour: Theory and application of cluster-analysis methods. *Behaviour* 56, 1-43
- MORRIS, D. (ed.) (1967): *Primate ethology*. London, Weidenfeld & Nicolson
- , (1968): *Der malende Affe. Zur Biologie der Kunst*. München dtv. (Übers. von: *The biology of art*. London 1962)
- MOYNIHAN, M. (1967): Comparative aspects of communication in New World primates. In: D. Morris (ed.), *Primate ethology*. Weidenfeld & Nicolson, London
- MÜCKE, H. (1975): *Spielverhalten in einer gemischten Pongidengruppe*. Unveröffentl. Dissertation, Bonn
- NISHIDA, T. (1968): The social group of wild chimpanzees in the Mahali mountains. *Primates* 9, 167-224
- , (1970): Social behavior and relationships among wild chimpanzees of the Mahali mountains. *Primates* 11, 47-88

- NISHIDA, T. (1972): Preliminary information of pygmy chimpanzees of the Congo basin. *Primates* 13, 415-426
- NISSEN, H.W. (1931): A field study of the chimpanzee. *Comp. Psychol. Mon.* 8 (1), 1-122
- PALMANS, M. (1956): Un chimpanzé pas comme les autres: *Pan paniscus*. *Zoo d'Anvers* 21, 80-84
- PARKER, C.E. (1969): Responsiveness, manipulation and implementation behavior in chimpanzees, gorillas and orang-utans. 2nd int. Congr. Primat., Atlanta GA 1968, Vol. I, 160-166. Basel/New York, Karger
- PETIT, G. (1931): Le chimpanzé de la rive gauche du Congo. *La Terre et la Vie* 10, 629-631
- POIRIER, F.E. & E.O. SMITH (1974): Social functions of primate play. *Amer. Zoologist* 14, 275-287
- RATCLIFFE, H.L. (1966): Diets for zoological gardens: aids to conservation and disease control. *Intern. Zoo Yearbook* 6, 4-23. London
- REMPE, U. (1961): Einige Beobachtungen an Bonobos. *Z. wiss. Zool. Leipzig* 165, 81-87
- RENSCH, B. (1968): Manipulierfähigkeit und Komplikation von Handlungsketten bei Menschenaffen. In: B. Rensch (ed.): *Handgebrauch und Verständigung bei Affen und Frühmenschen*, 103-130. Bern/Stuttgart, Huber
- , (ed.) (1968): *Handgebrauch und Verständigung bei Affen und Frühmenschen*. Bern/Stuttgart, Huber
- REYNOLDS, V. (1963): Chimpanzee behavior in relation to the predominant food sources. *Anim. Behav.* 11, 611
- , (1966): Budongo. Brockhaus, Wiesbaden
- , (1968): *The apes. The gorilla, chimpanzee, orangutan and gibbon - their history and their world*. London, Cassell
- , (1975a): How wild are Gombe chimpanzees? *Man* 10, 123-125
- , (1975b): Problems of non-comparability of behaviour catalogues in single species of primates. In: *Contemporary primatology*, 280-286. S. Kondo, M. Kawai & A. Ehara (eds.), Basel, Karger
- , & G. LUSCOMBE (1969): Chimpanzee rank order and the function of displays. 2nd int. Congr. Primat., Atlanta GA 1968, Vol. I, 81-86. Basel/New York, Karger
- , & F. REYNOLDS (1965): Chimpanzees of the Budongo Forest. In: *Primate behavior*, I. DeVore (ed.), New York, Holt, Rinehart & Winston

- RISS, D. & J. GOODALL (1976): Sleeping behavior and associations in a group of captive chimpanzees. *Folia primatol.* 25, 1-11
- RODE, P. (1937): Les races géographiques du chimpanzé (*Pan satyrus* L.). *Mammalia* 1, 165-177
- , (1940): The study of an adolescent pygmy chimpanzee. *Mammalia* 1, 4
- ROGERS, C.M. & R.K. DAVENPORT (1970): Chimpanzee maternal behaviour. In: *The chimpanzee*, Vol. 3, 361-368. G. Bourne (ed.), Karger, Basel
- ROWELL, T.E. (1966): Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Anim. Behav.* 14, 430-443
- , (1967): A quantitative comparison of the behaviour of a wild and a caged baboon group. *Anim. Behav.* 15, 499-509
- , (1972): *The social behaviour of monkeys*. Harmondsworth, Penguin books
- RUMBAUGH, D.M. (1971): Chimpanzee intelligence. *Chimpanzee* Vol. 4, 19-45. G.H. Bourne (ed.), Karger, Basel
- SACKETT, G.P. (1966): Monkeys reared in isolation with pictures as visual input. Evidence for an innate releasing mechanism. *Science* 154, 1448-1473
- SAVAGE, E.S., J. TEMERLIN & W.B. LEMMON (1975): The appearance of mothering behavior toward a kitten by a human-reared chimpanzee. In: *Contemporary primatology*, 287-291. S. Kondo, M. Kawai & A. Ehara (eds.), Basel, Karger
- SCHALLER, G.B. (1963): *The mountain gorilla. Ecology and behavior*. University of Chicago Press, Chicago
- , (1965): Behavioral comparisons of the apes. In: I. DeVore (ed.), *Primate behavior*, 474-481. New York, Holt, Rinehart & Winston
- SCHERPNER, C. (1967): Extension for the anthropoid ape house at Frankfurt Zoo. *Int. Zoo Yearbook* 7, 47-50
- , (1970): Der Wiederaufbau des Frankfurter Zoos mit besonderer Berücksichtigung des Ausbaues der Zooerweiterung. *Zool. Garten (NF)* 38, 263-280
- , (1975): Umgestaltung und Erweiterung des Menschenaffenhauses im Zoo Frankfurt/Main. *Zool. Garten (NF)* 45, 168-174
- SCHILLER, P.H. (1952): Innate constituents of complex responses in primates. *Psychol. Rev.* 59, 177
- SCHMIDT, M. (1878): *Beobachtungen am Orang-Utan*. *Zool. Garten*, Frankfurt, 19

- SCHMITT, J., W. SPIELMANN & M. WEBER (1962): Serologische Untersuchungen zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen von *Pan paniscus* Schwarz 1929 zu anderen Hominoiden. *Z. Säugetierk.* 23, 45-61.
- SCHULTZ, A.H. (1954): Bemerkungen zur Variabilität und Systematik der Schimpansen. *Säugetierk. Mitt.* 2, 159-163
- SCHWARZ, E. (1929): Das Vorkommen des Schimpansen auf dem linken Kongo-Ufer. *Rev. Zool. Bot. Afr.* 16, 425-426
- , (1934): On the local races of the chimpanzee. *Ann. Mag. nat. Hist.* 13 (10), 576-583
- SINGH, S.D. (1966): The effects of human environment on the social behavior of Rhesus monkeys. *Primates* 7, 33-40
- SIMPSON, M.J.A. (1973): The social grooming of male chimpanzees. In: *Comparative ecology and behaviour of primates*, 411-505. R. Michael & J. Crook (eds.), London, Acad. Press
- SOUTHWICK, C.H. (1967): An experimental study of intragroup agonistic behaviour in Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour* 28, 182-209
- SPARKS, J. (1967): Allogrooming in primates, a review. In: *Primate ethology*, 148-175. D. Morris (ed.), Weidenfeld & Nicolson, London
- SUGIYAMA, Y. (1969): Social behavior of chimpanzees in the Budongo forest, Uganda. *Primates* 10, 197-225
- SUGIYAMA, Y. (1973): The social structure of wild chimpanzees. In: R. Michael & J. Crook (eds.): *The ecology and behavior of primates*, 375-410. Acad. Press, New York
- TELEKI, G. (1973): The predatory behavior of wild chimpanzees. Lewisburg, Pennsylvania, Bucknell University Press
- TERRY, R.L. (1970): Primate grooming as a tension reduction mechanism. *J. Psychol.* 76, 129-136
- TINKLEPAUGH, O.L. (1928): An experimental study of representative factors in monkeys. *J. Comp. Psychol.* 8, 197-236
- TORII, M. (1975): Possession by nonhuman primates. In: *Contemporary primatology*, 310-314, S. Kondo, M. Kawai & A. Ehara (eds.), Basel, Karger
- TRATZ, E. & H. HECK sen. (1954): Der afrikanische Anthropoide "Bonobo", eine neue Menschenaffengattung. *Säugetierk. Mitt.* 2, 97-101
- TUTIN, C.E.G. (1975): Exceptions to promiscuity in a feral chimpanzee community. In: *Contemporary Primatology*, 445-449, S. Kondo, M. Kawai & A. Ehara (eds.), Basel, Karger
- , & W.C. MCGREW (1973): Chimpanzee copulatory behavior. *Folia primatol.* 19, 237-256

- TUTTLE, R.H. (1957): Knuckle-walking and the evolution of hominoid hands. *Amer. J. phys. Anthrop. n.s.* 26, 171-206
- URBAIN, A. & P. RODE (1940): Un chimpanzé pygmée (*Pan satyrus paniscus* Schwarz) au Parc Zoologique du Bois de Vincennes. *Mammalia* 4, 12-14
- WACKERNAGEL, H. (1966): Feeding wild animals in zoological gardens. *Int. Zoo Yearbook* 6, 23-37
- WELLS, J.P. & P.D. COLEY (1973): Complementary aspects of field and laboratory methodology in primate research: a locomotor example. *Lab. Primate Newsl.* 12 (2), 9-12
- WIENER, A.S. & J. MOOR-JANKOWSKI (1972): Blood groups of chimpanzees. *Primates in medicine* 6, 115-144
- , & W.W. SOCHA (1973): Blood groups of the pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*): Further observations. *Lab. Primate Newsl.* 12 (2), 6-8
- de WIJS, J. (1975): Unveröffentl. Film- und Fotomaterial sowie mdl. Mitteilungen
- WRANGHAM, R.W. (1974): Artificial feeding of chimpanzees and baboons in their natural habitat. *Anim. Behav.* 22 (1), 83-93
- YERKES, R.M. (1933): Genetic aspects of grooming, a socially important behavior pattern. *J. Soc. Psychol.* 4, 3-25
- , (1943): *Chimpanzees: a laboratory colony.* Yale University Press, New Haven
- , & J.H. ELDER (1936): Oestrus, receptivity and mating in chimpanzees. *Comp. Psychol. Monogr.* 13, 5
- , & M.I. TOMILIN (1935): Mother-infant relations in chimpanzee. *J. Comp. Psychol.* 20, 321-359
- , & A.W. YERKES (1929): *The great apes. A study of anthropoid life.* Yale University Press, New Haven
- ZIHLMAN, A. (1976): Skeletal differences in pygmy and common chimpanzees. *Am. J. phys. Anthrop.* 44, 216