

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 15 · NUMMER 32 · 1982

FILM D 1371

**Nahrungsökologie bei Busch- und Klippschliefer
Sympatrische Lebensweise**

**Feeding Ecology in the Bush and Rock Hyraxes
Living Sympatrically**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl. und Originalton), 16 mm, farbig, 201 m, 18¹/₂ min (24 B/s).
Hergestellt 1973–1976, veröffentlicht 1980.

Der Film wurde aus vorhandenem Material zusammengestellt und ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie Seewiesen und Erling-Andechs, Dr. H.N. HOECK, Bogotá (Kolumbien). Mit Unterstützung durch das Serengeti Research Institute. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H. KUCZKA; Schnitt: R. DRÖSCHER; Ton: H.N. HOECK.

Zitierform:

HOECK, H.N.: Nahrungsökologie bei Busch- und Klippschliefer – Sympatrische Lebensweise. Film D 1338 des IWF, Göttingen 1980. Publikation von H.N. HOECK, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 15, Nr. 32/D 1371 (1982), 19 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. H.N. HOECK, Universität Konstanz, Fachbereich Biologie, Postfach 5560, D-7750 Konstanz 1.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (0551) 202202

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

HENDRIK N. HOECK, Seewiesen:

Film D 1371

Nahrungsökologie bei Busch- und Klippschliefer Sympatrische Lebensweise

Feeding Ecology in the Bush and Rock Hyraxes Living Sympatrically

Verfasser der Publikation: HENDRIK N. HOECK

Mit 2 Abbildungen

Inhalt des Films:

Nahrungsökologie bei Busch- und Klippschliefer – Sympatrische Lebensweise. Der Buschschliefer *Heterohyrax brucei* und der Klippschliefer *Procavia johnstoni* leben oft sympatrisch auf Granitfelsen, Kopjes genannt, im Serengeti Nationalpark, Tanzania. Da die Kopjes durch weite Grasebenen voneinander getrennt sind, können sie als Habitatsinseln bezeichnet werden. Der Film zeigt die Mechanismen auf, die sehr wahrscheinlich die Koexistenz beider Arten auf einem so begrenzten Lebensraum ermöglichen. Busch- und Klippschliefer unterscheiden sich in ihrem Fressverhalten; in der Trockenzeit jedoch kommt es zu einer Nahrungsüberlappung. Zwischenartliches aggressives Verhalten oder durch die Anwesenheit der anderen Art bedingte Aktivitätsveränderungen wurden nicht beobachtet. Die wichtigsten Raubfeinde und Nahrungskonkurrenten der Schliefer werden gezeigt.

Summary of the Film:

Feeding Ecology in the Bush and Rock Hyrax, Living Sympatrically. The Bush hyrax *Heterohyrax brucei* and the Rock hyrax *Procavia johnstoni* are often found in sympatry on the granite outcrops, called kopjes, in the Serengeti National Park in Tanzania. Since the kopjes are isolated from each other by expanses of grass plains they can be considered to be habitat islands. The film shows the mechanisms that most likely enable these species to coexist in such restricted spaces. The two species differ in feeding behaviour, although they show food overlap in the dry season. Almost no interspecific aggressive behaviour and no activity shift induced by the presence of the other species was observed. The main predators and food competitors of the hyrax are presented.

Résumé du Film:

Ecologie de nourriture chez les hyraxes de la brousse et des rochers vivant en bonne entente. L'hyrax de la brousse *Heterohyrax brucei* et l'hyrax des rochers *Procavia johnstoni* se rencontrent souvent en communauté sur les affleurements granitiques appelés kopjes, dans le Parc National du Serengeti en Tanzanie. Du fait que ces rochers sont isolés les uns des autres par de vastes étendues herbeuses, ils peuvent être considérés comme des îlots d'habitation. Le film présente les mécanismes qui permettent sans doute le mieux à ces espèces de coexister dans des espaces aussi restreints. Les comportements de quête de nourriture diffèrent chez les deux espèces, encore qu'ils se recoupent pendant la saison sèche. Il n'a pratiquement pas été observé de comportement agressif interspécifique, ni de modification d'activité due à la présence de l'autre espèce. Les principaux repaires et rivaux de l'hyrax sont présentés.

Allgemeine Vorbemerkungen

Schliefer (Ordnung Hyracoidea) werden als primitive Ungulaten bezeichnet und gehören mit den Elefanten (Ordnung Proboscidea) und Seekühen (Ordnung Sirenia) zur Überordnung der Paenungulata oder „Fast-Huftiere“ (SIMPSON [26]).

Es scheint, daß die Hyracoidea im Eozän und Oligozän in den mannigfaltigsten Formen auf dem ganzen afrikanischen Kontinent und im südöstlichen Mittelmeerraum verbreitet waren (HAHN [10], KINGDON [18], MATSUMOTO [21], WHITWORTH [28]).

Heute findet man in Afrika und Kleinasien drei Schliefergattungen: den nachtaktiven und auf Bäumen lebenden Baumschliefer *Dendrohyrax* (3 Arten) und die tagaktiven Buschschliefer *Heterohyrax* (3 Arten) und Klippschliefer *Procavia* (5 Arten), die beide vor allem zwischen Steinblöcken leben (BOTHMA [2]).

Im Serengeti Nationalpark findet man den Klippschliefer *Procavia johnstoni matschiei* Neumann 1900 und den Buschschliefer *Heterohyrax brucei dieseneri* (Vic. njansae) Brauer 1917 oft sympatrisch auf Granitfelsen, die Kopjes genannt werden. Diese beiden Arten sind von den Säugetieren die typischsten Dauerbewohner der Kopjes und benötigen grundsätzlich dieselben Ressourcen (Nahrung, Schlupfwinkel etc.) HOECK [12], [14]).

Die zwischenartliche Konkurrenz ist ein oft diskutiertes, aber noch nicht ausreichend dokumentiertes Phänomen (GRANT [9], HUTCHINSON [17], JACKSON [20], KREBS [19]). Wo immer zwei eng verwandte Arten von denselben begrenzten Ressourcen auf demselben Gebiet leben, müßte theoretisch die stärkere der beiden die andere völlig verdrängen (HARDIN [11], HUTCHINSON [16]). Zwei Arten können jedoch koexistieren, wenn die überlegene Population einem starken Feinddruck ausgesetzt ist (PAINE [22], ROUGHGARDEN und FELDMAN [24]), wenn sie infolge starken Parasitenbefalls zahlenmäßig klein bleibt (BARBEHENN [1]) oder wenn sich eine durch Konkurrenz bedingte Merkmalsverschiebung ergibt (BROWN und WILSON [5]). Eine solche ökologische Trennung sympatrischer Arten kann es geben, wenn im gleichen Gebiet verschiedene Habitate besetzt werden oder wenn das Freßverhalten unterschiedlich ist (GRANT [8], [9]).

Verhaltensinteraktionen können ebenfalls zur ökologischen Trennung von Arten führen, wie aus verschiedenen Studien bekannt ist, die gezeigt haben, daß die soziale Dominanz bei sympatrisch lebenden Nagerarten eine wichtige Rolle bei der Auswahl der Habitate spielt (BROWN [3], [4], GRANT [8]).

Dieser Film zeigt die Mechanismen, die mit großer Wahrscheinlichkeit dafür verantwortlich sind, daß Busch- und Klippschliefer auf den Kopjes der Serengeti koexistieren können. Das Folgende ist eine Zusammenfassung wichtiger Informationen, die das Verständnis des Films erleichtern. Weitere Angaben finden sich in verschiedenen Publikationen (HOECK [12] – [15]) und in anderen Filmen (HOECK [29] – [35]).

Ein Vergleich der beiden Schlieferarten zeigt deutliche Unterschiede bei Körpergröße und -gewicht: adulte *H. brucei* hatten ein durchschnittliches Körpergewicht von 1,8 kg (N = 190; Bereich 1,3 bis 2,4) und eine durchschnittliche Länge von 43,2 cm (N = 93; Bereich 32,5 bis 47,0), während adulte *P. johnstoni* 3,1 kg (N = 123; Bereich 1,8 bis 5,4) wogen und eine Länge von 49,0 cm (N = 74; Bereich 39,5 bis 57,8) aufwiesen. Bei keiner der beiden Arten konnte ein deutlicher Sexualdimorphismus festgestellt werden.

Beide Arten bilden stabile polygyne Gruppen (Familien), die aus einem oder mehreren adulten Weibchen, einem adulten (territorialen) dominanten Männchen, Jungtieren beiderlei Geschlechts und früh und spät auswandernden Jungmännchen bestehen (HOECK [14], [15]). *H. brucei*-Gruppen bestanden aus 2 bis 34 Tieren, bei *P. johnstoni* waren es 2 bis 26 Tiere pro Gruppe. Die Biomasse schwankte zwischen 26 und 72 kg/ha bei *H. brucei* und zwischen 17 und 87 kg/ha bei *P. johnstoni*. Es bestand eine signifikante Korrelation zwischen der Anzahl der vorhandenen *H. brucei* und der Kopjefläche, nicht aber zwischen der Tierdichte und der Vegetationsbedeckung (HOECK [14]).

Die ausschließlich herbivoren Schliefer ernähren sich von einer großen Vielfalt von Pflanzen (HOECK [12], RAHM [23], SALE [25]). Nach unseren Beobachtungen wurden von *H. brucei* 64 verschiedene Arten gefressen, von denen aber nur 2 bis 11 (je nach Kopje) 90% ihrer Nahrung ausmachten. Alle vier untersuchten Familiengruppen fraßen die Pflanzen ungefähr proportional zu deren Vorkommen auf den Kopjes, obwohl einzelne Arten bevorzugt wurden. *P. johnstoni* ernährten sich von 79 verschiedenen Pflanzenarten. 53 der 90 Arten, die den Schliefern als Nahrung dienten, wurden sowohl von *H. brucei* als auch von *P. johnstoni* gefressen. Beide Arten leben also grundsätzlich von derselben Vegetation, zeigen aber trotz der beträchtlichen Überlappung unterschiedliches Fressverhalten. *H. brucei* ernährte sich vorwiegend von Laub auf Büschen und Bäumen, sowohl in der Regen- (81%) wie auch in der Trockenzeit (92%), während *P. johnstoni* eine viel größere Anpassung an die Jahreszeiten zeigte: in der Regenzeit lebten sie hauptsächlich von Gräsern (78%), während in der Trockenzeit auch ausgiebig Laub gefressen wurde (57%). Folglich kommt es vor allem in der Trockenzeit zu Nahrungskonkurrenz, wenn beide Arten infolge Nahrungsknappheit auf dieselben Büsche und Bäume angewiesen sind. Trotzdem gab es keine Anzeichen von konkurrenzbedingter Merkmalsverschiebung, und zwischenartliches aggressives Verhalten wurde kaum beobachtet.

P. johnstoni und *H. brucei* haben beide ausgeprägte Fresszeiten am Morgen und am Abend, wobei am Abend ausgiebiger gefressen wird (Abb. 2). Es gab bei den sympatrisch lebenden Gruppen keinerlei Anzeichen, daß die Aktivität der einen Art durch die Anwesenheit der anderen irgendwie verändert oder beeinflusst wurde. Auf den meisten Kopjes scheint deshalb Nahrung für Schliefer kein begrenzender Faktor zu sein. Das Vorhandensein und die Anzahl der Individuen von entweder nur einer oder beider Arten wird eher durch das Zusammenwirken verschiedener physikalischer Eigenheiten (Größe, Bewuchs, Anzahl der Höhlen und Spalten) eines Kopjes bestimmt, außerdem von seiner Distanz zu anderen Kopjes (die für die Häufigkeit des genetischen Austausches verantwortlich ist), vom Feinddruck (einschließlich Parasitenbefall) und von zwischenartlicher wie auch innerartlicher Konkurrenz um wichtige Ressourcen (HOECK [14]). Nur in sehr langen Trockenzeiten oder in Gebieten mit geringem Niederschlag und beschränktem Laubbestand kann Nahrung hier und da zu einem limitierenden Faktor werden. Das mag eine Erklärung für die Verbreitung der Schliefer in Ostafrika sein. Soweit bekannt ist, kommen die beiden Arten nur in der sehr niederschlagsreichen Gegend um den Viktoriasee sympatrisch vor.

Sowohl Busch- als auch Klippschliefer können sich der Gegend oder der Jahreszeit anpassen und sind je nachdem Gras- oder Laubfresser. *P. johnstoni* ernährt sich jedoch hauptsächlich von Gras, *H. brucei* größtenteils von Laub. Dieser Unterschied zeigt sich

im Bau der Backenzähne. Bei *Procavia* sind die Molaren und Prämolaren hypsodont, d.h. sie haben eine hohe Krone und relativ kurze Wurzeln, während *Heterohyrax* ein brachydontes Gebiss aufweist, d.h. die Backenzähne haben kurze Kronen und lange Wurzeln. Dies läßt schließen, daß *Procavia* sich von härteren, *Heterohyrax* von zarteren Blättern ernährt.

Dieser Unterschied, sowie auch das wechselnde Freßverhalten in der Regen- oder Trockenzeit bei *P. johnstoni* wurde an der unterschiedlichen Abnutzung der Backenzähne (WALKER et al. [27]) und auch am Verhältnis C 13/C 12 vom Kohlenstoff- und Kollagenanteil der Knochen (DE NIRO und EPSTEIN [6]) festgestellt.

Die Aktivität der Nahrungsaufnahme fängt meist allmählich an, wenn ein Tier (gewöhnlich ein adultes Weibchen) die sich sonnende Gruppe verläßt und zu fressen beginnt; nach und nach folgen andere, und nach einer gewissen Zeit ist die ganze Gruppe intensiv mit Fressen beschäftigt. Die Klippschliefer fressen auf kleinen Grasflächen am Kopferand, die Buschschliefer auf Büschen und Bäumen; die Nahrungsaufnahme hat sozialen Charakter (HOECK [12]). Während die Gruppe frißt, sitzt oder liegt das territoriale Männchen meist auf einem hohen Felsen und wacht. Von diesen Tieren kommt oft der erste Warn- oder Alarmruf bei plötzlicher Gefahr, worauf die fressenden Tiere sofort in Deckung gehen. Oft wachen Individuen beider Arten gleichzeitig; alle Tiere reagieren gleichermaßen auf die Warn- oder Alarmrufe der einen oder der anderen Art.

Der wichtigste Räuber unter den Greifvögeln ist wahrscheinlich der Kaffernadler (*Aquila verreauxii*), der sich fast ausschließlich von Schliefern ernährt (GARGET [7], HOECK [14]). Weitere Feinde sind der Kampfadler (*Polemaetus bellicosus*), der Raubadler (*Aquila rapax*), verschiedene Carnivoren wie Leoparden (*Panthera pardus*), Löwen (*Panthera leo*), Tüpfelhyänen (*Crocuta crocuta*) und Schakale (*Canis mesomelas* und *Canis adustus*), sowie verschiedene Schlangenarten. Ektoparasiten wie Zecken, Läuse, Milben und Flöhe und Endoparasiten wie Fadenwürmer und Bandwürmer spielen ebenfalls eine wichtige Rolle bei der Mortalität der Schliefer.

Danksagung

Meinen Dank dem Serengeti Research Institute und Tanzania National Parks, dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen, Prof. W. WICKLER und Prof. J. JACOBS für die Ermöglichung der Untersuchung und für all ihre Hilfe. Ich bin Herrn A. ROOT zu Dank verpflichtet, der mich in die Technik des Filmens einführte, Herrn Dr. H. KUCZKA und Herrn R. DRÖSCHER, die die Edition des Films ermöglichten, und meiner Frau PIA, die mir bei der Beobachtung der Tiere half. Die Niederschrift des Beihftes wurde durch die Förderung der Alexander-von-Humboldt-Stiftung ermöglicht. Meinen Dank auch Herrn Prof. H. MARKL für seine Unterstützung.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Aus der weiten Grasebene der Serengeti ragen Felsinseln aus Granitgestein, die Kopjes, heraus. Sie kommen gewöhnlich in Gruppen vor und sind unterschiedlich groß. Zerklüftet sind sie wahrscheinlich durch Wind und Klimaerosion, der harte Granitfelsen blieb übrig. Es gibt auch einzelstehende Kopjes.

Meistens sind die Kopjes dicht bewachsen. Verschiedenste Baumarten kommen darauf vor; sehr häufig sind vor allem Feigen- und Akazienbäume. Aber auch viele Buscharten und Sukkulente, wie Aloe, wachsen hier.

In der Trockenzeit, wenn das Gras in der Ebene dürr ist, gibt es auf den Kopjes noch grünes Laub. Dadurch werden viele Tierarten angezogen, die hier Schutz, Nahrung und Schatten finden.

Auf einigen Kopjes gibt es sogar das ganze Jahr über Wasser.

Wohl die typischsten dauerbewohnenden Säugetiere der Kopjes sind die tagaktiven Schliefer. Auf manchen kommt der graubraune Buschschliefer *Heterohyrax brucei* vor. Seine Körperunterseite hat eine weißliche Farbe. Es sind sehr soziale Tiere, die in Familiengruppen leben, die aus mehreren miteinander verwandten adulten Weibchen, einem adulten territorialen Männchen und den Jungtieren beiderlei Geschlechts bestehen. Eine solche Sozialstruktur nennt man Harem.

Andere Kopjes wiederum werden vom braunen Klippschliefer, *Procavia johnstoni*, bewohnt. Auch diese Tiere sind sozial und leben in Haremsgruppen.

Auf großen Kopjes kommen Busch- und Klippschliefer öfter gemeinsam, also sympatrisch, vor. Das hintere Tier ist ein adulter Klippschliefer, davor ein Buschschliefer; sein Kopf ist kleiner, die Nase dünner. Klippschliefer können 5 kg, Buschschliefer etwa 2 kg schwer werden.

Sie leben eng zusammen. Am frühen Morgen sitzen die Tiere dicht gedrängt, nachdem sie die Nacht gemeinsam in Höhlen verbracht haben. Schliefer können ihre Körpertemperatur nur mangelhaft konstant halten, gleichen aber diesen Mangel weitgehend durch ihr Verhalten aus.

Zur Verpaarung zwischen Busch- und Klippschliefer kommt es nicht, da u.a. die Anatomie der Geschlechtsorgane sehr unterschiedlich ist. Sonst haben sie viele Ähnlichkeiten, und so stellt sich die Frage, wie zwei nah verwandte Arten auf eng begrenztem Lebensraum miteinander auskommen können.

Untersuchungen an anderen nah verwandten Tierarten, die sympatrisch leben, haben ergeben, daß sie sich in den lebenswichtigen Bedürfnissen unterscheiden müssen, um auf die Dauer miteinander existieren zu können. Sonst wird früher oder später eine Art – meist die kräftigere – die andere verdrängen.

Im folgenden wird erläutert, wie sich Busch- und Klippschliefer unterscheiden.

Sobald es wärmer wird, werden die Tiere aktiver. Nach und nach verlassen einzelne beider Arten die Gruppen. Zunächst zum Buschschliefer wie er auf Bäume oder Büsche klettert.

Manche Tiere können senkrechte Baumstämme erklimmen, was sie erstaunlicherweise mit großer Geschicklichkeit tun, obwohl sie weder an den Vorder- noch an den Hinterfüßen Finger oder Krallen haben und keinen Schwanz, mit dem sie sich halten könnten. Die Fußsohlen sind gepolstert und passen sich der Oberfläche gut an, wie hier an einem handaufgezogenen Tier zu sehen ist.

Die Tiere einer Familiengruppe gehen gemeinsam fressen. Dabei suchen sie in der Nähe eines sicheren Unterschlupfes bestimmte Bäume oder Büsche aus. Diese werden regelmäßig aufgesucht und kahlgefressen. Ist ein Baum oder Busch völlig entlaubt, ziehen sie zum nächsten, dann zum übernächsten und so fort. Inzwischen treibt bereits der erste

wieder neue Blätter. Durch dieses „Rotiersystem“ wird erreicht, daß Nahrung von hoher Qualität immer vorhanden ist.

Besonders beliebt sind Blätter von Akazienbäumen. Geschickt klettern die Schliefer zwischen den langen Dornen herum. Die Nahrung wird hauptsächlich mit den Backenzähnen abgebissen. Kleine Akazienblätter werden mit Hilfe der Zunge zwischen die Schneidezähne gepreßt und abgezupft. Die Vorderextremitäten werden häufig zum Heranziehen und Halten von Zweigen benutzt.

Buschschliefer bevorzugen Pflanzenteile, die einen hohen Proteingehalt haben, Blüten, Samen, junge Triebe und Blätter. Mangelt es aber daran, so fressen sie auch härtere Blätter, die langsam mit den Molaren zermalm werden: die Freßzeit wird dadurch länger.

Ab und zu kommt es vor, daß ein fressendes Tier das Gleichgewicht verliert und hinunterfällt, sich aber selten verletzt.

Nun zum Klippschliefer. Er sucht, im Gegensatz zum Buschschliefer, seine Nahrung am Kopjerand und ist vorwiegend ein Grasfresser.

Klippschliefer fressen ebenfalls in Gruppen und suchen dazu ein Areal auf, das systematisch abgegrast wird.

Kommen sie ins offene Gelände, richten sie den hellen Haarkranz auf, der die Rücken drüse umgibt. Dies tun die Tiere immer dann, wenn sie erregt sind.

Nicht alle Mitglieder des Klippschliefer- oder Buschschlieferharems gehen zur gleichen Zeit fressen. Meist bleibt das territoriale Männchen auf einem erhöhten Platz sitzen (wie hier dieses Klippschliefermännchen) und wacht. Denn sowohl Buschschliefer hoch oben in einer Baumkrone wie auch Klippschliefer im offenen Gelände sind beim Fressen gefährdet.

Zu ihren Hauptfeinden gehören große Greifvögel, die plötzlich herabstoßen oder hinter einem Felsen auftauchen.

Endeckt ein Schliefer einen Feind, so stößt er einen Warnruf aus. Fressende Buschschliefer springen vom Baum oder auf den Ästen in Deckung. Der Warnruf ist bei beiden Arten sehr ähnlich; alle Tiere reagieren darauf und fliehen.

Der schwarze Kaffernadler, auch Verreaux Adler genannt, kommt in Afrika immer dort vor, wo es Schliefer gibt, denn er ernährt sich fast ausschließlich von ihnen. Kaffernadler sind sehr ortstreu, sie leben in Paaren und ziehen jedes Jahr ein Junges auf.

Beim ebenfalls gefürchteten Leoparden machen Schliefer nur einen geringen Teil seiner Gesamtnahrung aus.

Huftiere sind keine Feinde, dafür aber Nahrungskonkurrenten. Die Giraffe, das höchste Huftier, aber auch eines der kleinsten, der Klippspringer, machen den Schliefern die Nahrung streitig. Klippspringer sind auf großen Kopjes zu finden; sie leben paarweise und ernähren sich von Gras und Laub der unteren Bewuchsschicht. Deshalb sind sie vor allem Nahrungskonkurrenten der Klippschliefer.

Auch Büffel fressen oft am Kopjerand Gras.

Die Giraffe dagegen ist ein Laubfresser der Baum- und Buschkronen. Sie ernährt sich somit vor allem von der Nahrungsschicht des Buschschliers. Giraffen umschlingen mit ihrer langen Zunge das Laub und ziehen es dann mit den unteren Schneidezähnen ab.

In einigen Gegenden Afrikas sind Paviane nicht nur Nahrungskonkurrenten, sondern auch Raubfeinde der Schliefer.

In der Regenzeit gibt es auf den Kopjes genügend grünes Laub und Gras; es besteht für Schliefer und die anderen Tierarten kein Nahrungsmangel. Dagegen ist in den fünf Monaten der Serengetitrockenzeit das Gras braun, dürr oder gar abgebrannt, und nur einige Büsche und Bäume haben grünes Laub.

Besonders schwer hat es der Klippschliefer in dieser Zeit. Das trockene Gras ist energiearm. Einzelne grüne Grashalme herauszusuchen würde zu zeitaufwendig und gefährlich sein. Daher wird er in der Trockenzeit zum Laubfresser, wie bei diesem etwas unbeholfenen jungen Klippschliefer zu sehen ist. Klippschliefer sind im Klettern auf Zweigen nicht so geschickt wie Buschschliefer.

Das notwendige Wasser entnehmen die Tiere den Sukkulenten, wie dieser *Sansevieria*. Dazu benutzen sie die Schneidezähne.

Klippschliefer fressen auch Blüten sehr gern. Sie werden mit der Zunge gebündelt. Mitunter setzen die Tiere die Vorderextremitäten ein und drücken Zweige herunter, um, wie hier, an eine Hibiscusblüte zu gelangen.

Doch wie der Klippschliefer in der Trockenzeit in die Nahrungsnische des Buschschliers dringt, so kann man nach den ersten Regenschauern beobachten, wie Buschschliefer auch zu Grasfressern werden. Beim Fressen im offenen Gelände richtet aber der Buschschliefer im Gegensatz zum Klippschliefer sein Rückenhaar nicht auf.

Ein Histogramm soll das Freßverhalten beider Arten in der Regenzeit und in der Trockenzeit verdeutlichen. Untersuchungen an Buschschliefergruppen haben ergeben, daß diese in der Regenzeit durchschnittlich 19% der Zeit ihrer Nahrungsaufnahme mit Grasfressen und 81% mit Laubfressen zubringen. Bei Klippschliefern beträgt das Verhältnis dagegen 78% Gras und 22% Laub in der Regenzeit. In der Trockenzeit fressen Buschschliefer 8% der Zeit Gras und 92% Laub. Klippschliefer dagegen fressen nur 43% Gras, aber 57% der Freßzeit Laub. In der Trockenzeit besteht also eine besonders deutliche Nahrungskonkurrenz zwischen Busch- und Klippschliefern. Wird das Gras, die Hauptnahrung der Klippschliefer, knapp, dann nehmen die aggressiven Interaktionen zwischen den beiden Arten zu.

Konzentriert man beliebte Nahrung, wie hier Bananen, auf einen Punkt, dann gibt es Streit, wie hier zwischen den Klippschliefern. Unbeeinflusst wurde selten aggressives Verhalten beim Fressen beobachtet, denn die Nahrung ist meist nicht so konzentriert, sondern über das Kopje verteilt.

Ebenso streiten Buschschliefer um Bananen. Gewöhnlich nimmt der Stärkere dem Schwächeren die Banane weg.

Ein Klippschliefer verdrängt immer den kleineren Buschschliefer.

Die Struktur der Molaren zeigt deutlich die Anpassung beider Arten an die unterschiedliche Nahrung. Der Buschschliefer frißt relativ zartes Laub und hat dementsprechend ein brachydontes Gebiß, d.h. die Molaren haben kurze Kronen und verhältnismäßig lange Wurzeln.

Der Klippschliefer frißt das harte Gras. Seine Zähne werden stärker beansprucht. Er hat ein hypsodontes Gebiß; die Kronen sind lang und die Wurzeln kurz.

Es gibt aber noch einen weiteren trennenden Faktor. Buschschliefer sind ja nur etwa halb so schwer wie Klippschliefer und können daher auf dünnen Ästen klettern, die noch Blätter haben und für den schweren Klippschliefer unerreichbar sind.

Da in der Trockenheit keine vollständige Nischentrennung in Bezug auf den Nahrungserwerb beider Arten vorhanden ist, kann es zur Konkurrenz kommen. Daher sind kleine Kopjes mit geringem Laubbewuchs wahrscheinlich für eine sympatrische Lebensweise zwischen Busch- und Klippschliefer ungeeignet. Dies mag eine Erklärung sein, warum man auf kleinflächigen Kopjes jeweils nur eine der beiden Arten vorfindet.

Großflächige Kopjes dagegen beherbergen meistens Busch- und Klippschliefer, da es hier selbst in den trockensten Monaten ausreichend Nahrung gibt.

Auf die sympatrische bzw. allopatrische Lebensweise in einem Kopje, sowie auf die Zahl der Individuen, haben auch andere wichtige Faktoren entscheidenden Einfluß: Die Anzahl der wind- und regengeschützten Höhlen, die klimatischen Bedingungen, Raubfeinde und Parasiten, auch das Feuer und schließlich die anderen Nahrungskonkurrenten.

Literatur – Literature

- [1] BARBEHENN, K.R.: Host-parasite relationships and species diversity in mammals: an hypothesis. *Biotropica* 1 (1969), 29–35.
- [2] BOTHMA, J. du P.: Hyacoidea. In: Preliminary Identification Manual for African Mammals. Edited by J. MEESTERS. Smithsonian Inst., Washington D.C. 1966.
- [3] BROWN, J.H.: Mechanism of competitive exclusion between two species of Chipmunks. *Ecology* 52 (1971), 305–311.
- [4] BROWN, J.H.: Effects of Mammalian Competitors on the Ecology and Evolution of Communities. In: Population of small mammals under natural conditions Vol. 5 (SNYDER, D.P., ed.) Pymatuning Laboratory of Ecol. Univ. Of Pittsburgh (1978), 52–57.
- [5] BROWN, W.L., and E.O. WILSON: Character displacement. *Systematic Zool.* 5 (1956), 49–64.
- [6] DE NIRO, M.J., and S. EPSTEIN: Carbon isotopic evidence for different feeding patterns in two Hyrax species occupying the same habitat. *Science* 201 (1978), 906–908.
- [7] GARGETT, V.: Observations at a Black eagle Nest in the Matopos, Rhodesia. *Ostrich* 43 (1972), 77–108.
- [8] GRANT, P.R.: Interspecific competition among rodents. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3 (1972), 79–106.
- [9] GRANT, P.R.: Competition between species of small mammals. In: Populations of small mammals under natural conditions Vol. 5 (SNYDER, D.P., ed.) Pymatuning Laboratory of Ecol. Univ. of Pittsburgh (1978), 38–51.
- [10] HAHN, H.: Von Baum-, Busch- und Klippschliefern, den kleinen Verwandten der Seekühe und Elefanten. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt 1959.
- [11] HARDIN, G.: The competitive exclusion principle. *Science* 131 (1960), 1292–1297.
- [12] HOECK, H.N.: Differential feeding behaviour of the sympatric Hyrax *Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei*. *Oecologia* 22 (1975), 15–47.
- [13] HOECK, H.N.: Systematics of the Hyacoidea: Towards a clarification. In: Ecology and Taxonomy of African small mammals (SCHLITTER, D.A., ed.). Bulletin of Carnegie Mus. Nat. Hist. No. 6. Pittsburgh (1978), 146–151.
- [14] HOECK, H.N.: Population Dynamics, Dispersal and Genetic Isolation in two species of Hyrax (*Heterohyrax brucei* and *Procavia johnstoni*) on Habitat Islands in the Serengeti. *Z. Tierpsychol.* 59 (1982), 177–210.
- [15] HOECK, H.N., H. KLEIN and P. HOECK: Flexible Social Organization in Hyrax. *Z. Tierpsychol.* 59 (1982), 265–298.

- [16] HUTCHINSON, G.E.: Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93 (1959), 145–159
- [17] HUTCHINSON, G.E.: *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven, Connecticut 1978.
- [18] KINGDON, J.: *East African Mammals. An Atlas of evolution in Africa*. Academic Press, London 1971.
- [19] KREBS, C.J.: *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row. New York 1972.
- [20] JACKSON, J.B.C.: Interspecific Competition and Species' Distributions: The Ghosts of Theories and Data Past. *Amer. Zool.* 21 (1981), 889–901.
- [21] MATSUMOTO, H.: Contribution to the knowledge of the fossil Hyracoidea of the Fayum, Egypt, with description of several new species. *Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. New York* 56 (1926), 253–350.
- [22] PAINE, R.T.: Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100 (1966), 65–75.
- [23] RAHM, U.: Das Verhalten der Klippschliefer (Hyracoidea). *Handbuch d. Zool.* 8, 10 (1964), 1–23.
- [24] ROUGHGARDEN, J., and M. FELDMAN: Species packing and predation pressure. *Ecology* 56 (1975), 489–492.
- [25] SALE, J.B.: The feeding behaviour of Rock hyraxes (Genera *Procavia* and *Heterohyrax*) in Kenya. *East Afr. Wildl. J.* 3 (1965), 1–18.
- [26] SIMPSON, G.G.: The principles of classification and a classification of mammals, *Bul. Amer. Mus. Nat. Hist.* 85 (1945).
- [27] WALKER, A., H.N. HOECK and L. PEREZ: Microwear of Mammalian Teeth as an indicator of diet. *Science* 201 (1978), 908–810.
- [28] WHITWORTH, T.: The Miocene Hyracoids of East Africa. *Foss. Mamm. Afr. Brit. Museum (Nat. Hist.)* 7 (1954), 1–58.

Filmveröffentlichungen – Filmography

- [29] HOECK, H.N.: *Procavia johnstoni* (Procaviidae) – Hautpflegeverhalten (Freilandaufnahmen). Film E 2176 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von H.N. HOECK, Göttingen 1976, 8 S.
- [30] HOECK, H.N.: *Procavia johnstoni* (Procaviidae) – Nahrungsaufnahme (Freilandaufnahmen). Film E 2177 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von H.N. HOECK, Göttingen 1976, 12 S.
- [31] HOECK, H.N.: *Procavia johnstoni* (Procaviidae) – Paarungsverhalten (Freilandaufnahmen). Film E 2178 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von H.N. HOECK, Göttingen, 1976, 8 S.
- [32] HOECK, H.N.: *Heterohyrax brucei* (Procaviidae) – Fortbewegung im Geäst und Nahrungsaufnahme (Freilandaufnahmen). Film E 2266 des IWF, Göttingen 1977. Publikation von H.N. HOECK, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 10, Nr. 60/E 2266* (1977), 11 S.
- [33] HOECK, H.N.: *Heterohyrax brucei* (Procaviidae) – Young Playing with Each Other and with Young *Procavia johnstoni*. Film E 2473 of the Inst. Wiss. Film, Göttingen 1978. Publication by H.N. HOECK, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 11, No. 29/E 2473* (1978), 8 S.
- [34] HOECK, H.N.: *Heterohyrax brucei* (Procaviidae) – Mating Behaviour. Film E 2474 of the IWF, Göttingen 1978. Publication by H.N. HOECK, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 11, No. 30/E 2474* (1978), 10 S.
- [35] HOECK, H.N.: Ethologie von Busch- und Klippschliefer, Film D 1338 des IWF, Göttingen 1980. Publikation von H.N. HOECK, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 15, Nr. 31/D 1338* (1982), 24 S.

Abbildungsnachweis – Sources of the Figures

Abb. 1: H.N. HOECK; Abb. 2: Aus HOECK [12].



Abb. 1. Die aus der Grasebene herausragenden Granitblöcke (Kopjes) sind Habitatinseln verschiedener Größe und mit unterschiedlichem Bewuchs

Fig. 1. Rock outcrops or kopjes (Moru Kopje Group) of various sizes and with different vegetation cover are habitat islands surrounded by a sea of grass

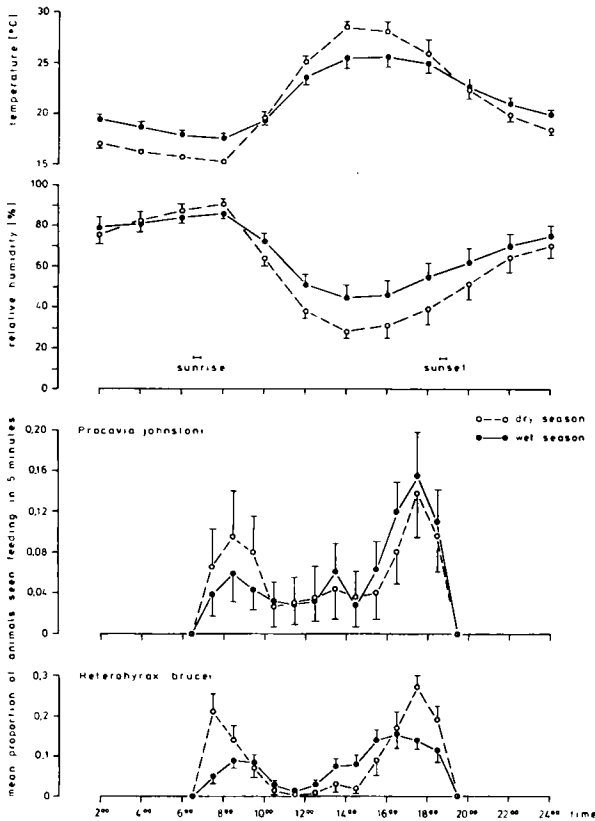


Abb. 2. Das obere Diagramm zeigt die durchschnittliche Tagestemperatur (in °C) und die relative Feuchtigkeit, die von einem Thermohydrographen in einem Kasten auf dem Kopje aufgezeichnet wurde. Die Werte (Durchschnitt \pm 3 Standardfehler) wurden in Zweistundenintervallen gemessen. Die Daten für die Trockenzeit (5.6. – 19.9.72) werden als offene Kreise, verbunden durch eine gestrichelte Linie, dargestellt; diejenigen für die Regenzeit (30.10.72 – 26.3.73) als gefüllte Kreise, verbunden mit einer durchgehenden Linie.

Die zwei unteren Diagramme zeigen das Ausmaß der Fressaktivität bei *P. johnstoni* und bei *H. brucei*. Die Daten zeigen eine durchschnittliche Anzahl Tiere (\pm 3 Standardfehler), die in einem Zeitabschnitt von 5 Minuten für jede Stunde beim Fressen beobachtet wurden; sie beruhen auf 41 Beobachtungen während der Trockenzeit und 60 während der Regenzeit bei *P. johnstoni*, auf 10 in der Trockenzeit und 21 in der Regenzeit bei *H. brucei*. Die *P. johnstoni*-Daten wurden alle gleichzeitig mit den oben gezeigten Daten von Temperatur und relativer Feuchtigkeit aufgezeichnet (aus HOECK [12])

Fig. 2. The top diagram shows the mean daily temperature (in °C) and relative humidity recorded by a thermohydrograph located in a box on top of a kopje. Values (mean \pm 3 standard errors) are given at two hour intervals. Data for the dry season (5.6–16.9.72) are shown as open circles connected by a dotted line and for the wet season (30.10.72 – 26.3.73) as filled circles connected by a solid line. The lower two diagrams show the amount of feeding activity for *P. johnstoni* and *H. brucei*. Data are shown as the mean proportion (\pm 3 standard errors) of animals seen feeding in a five-minute-period for each hour and are based on 41 dry seasons and 60 wet season observation days for *P. johnstoni* and 10 dry season and 21 wet season days for *H. brucei*. *P. johnstoni* data were collected at the same time as the temperature and relative humidity data shown above (from HOECK [12])

General Preliminary Remarks

The Hyrax (Order Hyracoidea) are considered to be primitive ungulates related to Elephants (order Proboscidea) and Seacows (Order Sirenia) with which they are grouped into the Superorder Paenungulata or "nearly ungulates" (SIMPSON [26]).

In the Eocene and Oligocene a variety of Hyracoidea were apparently distributed throughout the whole African continent and the southeastern Mediterranean (HAHN [10], KINGDON [18], MATSUMOTO [21], WHITWORTH [28]). Today three genera of hyrax are extant in Africa and Asia Minor: the nocturnal Tree hyrax *Dendrohyrax* (3 species) which lives in trees, and the diurnal Bush hyrax *Heterohyrax* (3 species) and Rock hyrax *Procavia* (5 species), both of which live mainly on rocks (BOTHMA [2]).

In the Serengeti National Park the Rock hyrax *Procavia johnstoni matschiei* Neumann 1900 and the Bush hyrax *Heterohyrax brucei dieseneri* (Vic. njansae) Brauer 1917 are often found sympatrically on the granite outcrops, called kopjes (Fig. 1). These two species are the most typical resident mammals of the kopjes and they utilize essentially the same resources (HOECK [12], [14]).

Interspecific competition is a widely discussed but yet not well documented phenomenon (GRANT [9], HUTCHINSON [17], JACKSON [20], KREBS [19]). Theoretically, whenever two closely related species use the same limited resources in the same location, the more efficient species should eventually completely exclude the other (HARDIN [11], HUTCHINSON [16]). However the two species may continue to coexist because of heavy predation pressure upon the superior competitor (PAINE [22], ROUGH-GARDEN and FELDMAN [24]), because of parasites which facilitate coexistence (BARBEHENN [1]) or because of character displacement (BROWN and WILSON [5]). Such ecological separation of sympatric species may result from occupation of different habitats in the same area or from feeding differences (GRANT [8], [9]). Behavioural interactions may also cause ecological separation of species, as is known from several studies which have shown that social dominance between sympatric rodent species plays an important role in habitat selection (BROWN [3], [4], GRANT [8]). This film describes the mechanisms that most likely enable Rock and Bush hyrax to coexist on the kopjes in the Serengeti. The following is a summary of information important for the understanding of this film. More detailed information can be found in several publications (HOECK [12]–[15]) and in other films (HOECK [29]–[35]).

When comparing the two hyrax species, differences in body size and weight are immediately evident: adult *H. brucei* had a mean body weight of 1.8 kg (N = 190; range 1.3 to 2.4) and a mean body length of 43.2 cm (N = 93; range 32.5 to 47.0), while adult *P. johnstoni* weighed 3.1 kg (N = 123; range 1.8 to 5.4) and had a length of 49.0 cm (N = 74; range 39.5 to 57.8). No marked sexual dimorphism was observed in either of the two species.

The basic social unit in both species is a cohesive and stable polygynous (family) group which consists of one to several adult females, one dominant adult (territorial) male, juveniles of both sexes and early and late dispersing males (HOECK [14], [15]). The mean size of *H. brucei* groups ranged from 5 to 34 animals and for *P. johnstoni* the group size varied from 2 to 26 animals. The biomass ranged from 26 to 72 kg/ha for *H. brucei* and for *P. johnstoni* from 17 to 87 kg/ha. There was a significant correlation between

the number of *H. brucei* present and the kopje area but no significant correlation between animal density and vegetation crown cover (HOECK [14]).

Hyrax, which are completely herbivorous, feed on a wide variety of plant species (HOECK [12], RAHM [23], SALE [25]). *H. brucei* was observed feeding on 64 different plant species but between 2 and 11 of these species (depending on the kopje) formed 90% of the staple diet of the animals. All 4 family groups studied consumed plants roughly in proportion to the foliage density in the kopjes, although they did show preferences for certain plant species. *P. johnstoni* was observed feeding on 79 plant species. 53 of the 90 plant species eaten by the hyraxes were eaten by both. Thus there is substantial similarity in the vegetation utilized by the two species. Yet in spite of this considerable overlap the two species are distinctly different in their feeding behaviour. *H. brucei* browsed predominantly on bushes and trees in both the wet (81%) and the dry (92%) seasons, while *P. johnstoni* showed much more seasonal adaptability: in the wet season they fed mainly on grasses (78%), while in the dry season they browsed (57%) extensively. Thus food competition is possible especially in the dry season, when scarcity causes both species to rely heavily on the same bushes and trees.

However, no evidence was found for a competition-induced displacement. Also, almost no interspecific aggressive behaviour was observed.

P. johnstoni and *H. brucei* both have morning and evening feeding peaks, with more feeding taking place in the evenings (Fig. 2). There was no indication in sympatric groups on any activity shift induced in one species by the presence of the other.

In most kopjes, therefore, food does not seem to be a limiting resource for the hyrax. The presence and number of individuals of either one or both species is most likely regulated by the interrelation among various physical characters of a kopje (size, amount of cover, number of holes and crevices) its degree of isolation from other kopjes (which determines the amount of genetic exchange), predation pressure (including parasites), interspecific competition for resources and intrinsic agents such as social behaviour (HOECK [14]). Food may sometimes be a limiting factor in prolonged droughts or in areas with low rainfall and limited browse material. This may explain the hyrax distribution throughout East Africa. As far as we know, the two genera occur sympatrically only in the high rainfall area around Lake Victoria.

Both *P. johnstoni* and *H. brucei* can be characterized as intermediate feeders as they can adapt with the season or area to feed either on graze or browse material. However *P. johnstoni* is mainly a grass eater while *H. brucei* is a browser. This difference is reflected in their tooth structure. In *Procavia* the molars and premolars are hypsodont, i.e. they have a high crown and relatively short roots. whereas *Heterohyrax* has brachydont tooth structure, i.e. a short crown and long roots. This suggests that *Procavia* feeds on coarser and *Heterohyrax* on softer material.

This difference in feeding as well as the change in feeding by *P. johnstoni* between dry and wet seasons has also been recorded in differential tooth wear (WALKER et al. [27]) and in the carbon-13/carbon-12 ratios of the carbonate and collagen fractions of bone (DE NIRO and EPSTEIN [6]).

Feeding activity usually begins gradually: one member (most often an adult female) leaves the basking group and begins feeding; soon other follow, they all move into the

feeding area and a period of intense group feeding starts. The groups of *P. johnstoni* feeding on small grass areas at the kopje edge and of *H. brucei* feeding on certain bushes or trees have a social character (HOECK [12]). While the group members feed together, the territorial male will very often sit or lie on a high rock and guard his group. Guarding animals are often the first to give a warning or alarm call in case of sudden danger, whereupon the feeding animals immediately take cover. At group feeding times individuals of both species may guard simultaneously; the warning or alarm call of either species elicits a response from all animals.

The most important avian predator is probably the Verreaux eagle (*Aquila verreauxii*) which feeds almost exclusively on hyrax (GARGET [7], HOECK [14]). Other predators are the Martial eagle (*Polemaëtus bellicosus*), the Tawny eagle (*Aquila rapax*), several carnivores such as leopards (*Panthera pardus*), lions (*Panthera leo*), spotted hyena (*Crocuta crocuta*) and jackals (*Canis mesomelas* and *C. adustus*) as well as several species of snakes. Ectoparasites such as ticks, lice, mites and fleas and endoparasites such as nematodes and cestodes probably play also an important role in hyrax mortality.

Acknowledgements

I wish to thank the Tanzania National Park Trustees, the Serengeti Research Institute, the Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen, Prof. W. WICKLER and Prof. J. JACOBS for making this study possible and for their valuable help and support. I am indebted to Mr. A. ROOT for giving me first rate advice on filming techniques, to Dr. H. KUCZKA and Mr. R. DRÖSCHER for helping in the editing of the film, and to my wife PIA for all her help in locating and observing the animals. The writing has been supported by the Alexander von Humboldt-Stiftung and Prof. H. MARKL provided a conducive atmosphere in which to write this publication. To both I am most grateful. Finally my thanks to Mrs. A. MOFFAT for revising the English.

Explanation of Film

Corrections

The last sentence of the commentary of scene 40 should be: "With a shortage of grass (the staple food of the Rock hyrax), aggressive interactions might increase between the two species".

English Version of the Spoken Commentary

Here and there, granite islands jut from the wide grass plains of the Serengeti. These rock outcrops, of various sizes, are called kopjes; they usually occur in groups.

Fissures and clefts in the rocks are probably caused by wind and climatic erosion; the hard granite has endured. There are isolated kopjes, too.

Most kopjes have dense vegetation, with a great range of tree species. Fig and acacia trees are especially prevalent. Many bush species grow here too, and succulents – the aloe for example.

In the dry season the grass plains are parched; but the kopjes still offer green vegetation; many different animal species are attracted, and here they find shade, food and shelter.

On some kopjes there is even water to be found the whole year round.

The most typical mammals inhabiting the kopjes must be the diurnally active hyraxes.

Some kopjes harbour the grey-brown Bush hyrax *Heterohyrax brucei*. His belly is nearly white. These are very social animals, living in family groups consisting of several related adult females, one adult territorial male, and the young of both sexes. Such a social structure is called a harem.

On other kopjes, the brown Rock hyrax *Procavia johnstoni* is at home. These too are social animals, living in harems.

Bush and Rock hyraxes often cohabit large kopjes, that is, they are sympatric. The animal in the background is an adult Rock hyrax; the Bush hyrax in front has a smaller head and thinner muzzle. Rock hyraxes can weigh up to 5 kilos, Bush hyraxes up to 2 kilos.

They live in close contact. In the early morning the animals huddle together, after spending the night together in their holes. The hyrax's body temperature is poorly regulated, so he must rely largely on his behaviour to keep it constant.

Bush and Rock hyraxes do not interbreed; for one thing they have very different sex organ anatomy. Yet they have many similarities, and we may well ask how two closely-related species tolerate each other in such a confined habitat.

Studies of other closely-related species living sympatrically have revealed that, to live together permanently, their basic needs must differ. Otherwise one species – often the stronger – will sooner or later oust the other.

We shall see the difference between Bush and Rock hyraxes.

Directly it gets warmer, the animals grow more active. Gradually individuals of both species leave the groups. First we will watch the Bush hyrax, as he climbs in trees and bushes.

Some of the animals climb vertical trunks, with great agility – this is remarkable, as they have neither fingers nor claws, nor a tail to help them. The secret is that the soles of their feet are thickly padded, and fit snugly onto any surface; this can be seen in a tame hyrax.

All the animals of a family group feed together; they choose certain trees or bushes with a safe retreat nearby.

These trees or bushes are visited regularly until they are stripped bare. Only then do the animals move on, to the next, and then to the next, and so on. Meanwhile, the first tree or bush puts forth new leaves. This "rotation system" ensures that high-quality food is always available.

Acacia leaves are a favourite food. The hyraxes climb nimbly between the long thorns. Leaves are bitten off mainly with the premolars. Small acacia leaves are pressed between the incisors by the tongue, and pulled off. The forepaws often help in pulling down and holding twigs.

The Bush hyrax prefers those plant parts with high protein content – seeds, blossoms, young shoots and leaves.

But if these are lacking, then will also eat tough leaves, crushing them slowly between their molars; this prolongs the feeding time.

Occasionally a feeding hyrax may overbalance and fall; but it is rarely injured.

Now we will watch the Rock hyrax. Unlike the Bush hyrax, he feeds mainly on grass, so he must forage on the outskirts of the kopje.

Rock hyraxes, too, feed in groups. The group chooses a certain area and grazes there systematically.

When they emerge into the open, a light-coloured circle of hairs on their backs is raised: it marks the dorsal gland. These hairs always stiffen when the animals are excited.

Not all members of a Rock or Bush hyrax harem eat simultaneously. Usually the territorial male keeps watch from a raised crag (as the Rock hyrax male is doing here). For danger threatens them all when they feed, both the Bush hyrax in the crown of a tree, and the Rock hyrax on the open.

Among their chief enemies are large birds of prey, which swoop suddenly or appear from behind a rock.

If a hyrax sees an enemy, he utters a warning call. Foraging Bush hyraxes spring down from the branches and take cover. The warning call is very similar in both species: all animals react to it and flee.

The Verreaux eagle is always to be found in Africa where there are hyraxes, on which it preys almost exclusively. Verreaux eagles are very attached to their localities; they live in pairs and rear one chick every year.

The leopard too is feared, but hyraxes form only a small part of his food intake.

Hoofed animals are not enemies, but food competitors. The hyrax must compete with the tallest of these ungulates, the giraffe, as well as with one of the smallest, the Klipp-springer.

Klipp-springer are to be found in pairs on large kopjes. They live on grass and foliage from the lowest vegetation stratum. This makes them primary food competitors of the hyrax.

Buffaloes, too, often graze round the kopjes.

The giraffe, however, feeds on the foliage in the crowns of trees and bushes – that self-same layer of vegetation cropped by the Bush hyrax. The giraffe hooks its long tongue round the leaves and strips them off with its lower incisors.

In some regions of Africa, baboons are not only food competitors of the hyraxes, but also prey on them.

In the wet season green foliage and grass abound on and round the kopjes; no food shortage threatens the hyrax and other animal species. But the Serengeti dry season lasts five months – the grass becomes brown and parched, even scorched, and only a few bushes and trees have green leaves.

This is a time of adversity for the Rock hyrax. The dry grass yields little energy. A search for single green blades of grass would take too long, and expose him too long to danger.

So he turns to leaf-eating for the dry season – as with this rather clumsy young Rock hyrax. Rock hyraxes are not nearly as deft as Bush hyraxes in climbing among twigs.

The animals extract water from succulents, in this case a *Sansevieria*. For this they use their incisors.

Rock hyraxes also eat flowers avidly. They bunch them together with the tongue. Sometimes an animal will press down twigs with a foreleg, as here to reach a hibiscus bloom.

Just as in the dry season the Rock hyrax encroaches upon the Bush hyrax's food niche, so after the first showers the tables are turned, we see the Bush hyrax too feeding on grass. But unlike the Rock hyrax, when feeding in the open the Bush hyrax does not raise the circular patch of hairs on his back.

A histogram will illustrate the feeding habits of the two species in the rainy and dry seasons. Studies of Bush hyrax groups have shown that in the rainy season 19% of their feeding time is spent consuming grass, and 81% foliage. Comparative rainy season figures for the Rock hyrax are 78% grass and 22% foliage.

In the dry season the Bush hyrax eats grass during 8% of his feeding time and spends 92% eating foliage. The Rock hyrax however eats grass for 43% of his feeding time, and foliage for 57%. In the dry season, Bush and Rock hyraxes must obviously compete for food. With a shortage of grass (the staple food of the Rock hyrax), aggressive interactions increase between the two species.

If a treat is placed for them at one spot (such as bananas), there is bound to be discord, as with the Rock hyraxes quarrelling here.

But aggressive behaviour while feeding is rare if the animals are undisturbed, for as a rule their food is distributed over the whole kopje, not concentrated in one spot.

Bush hyrax, too, will quarrell over bananas. Usually the prize goes to the stronger one.

A Rock hyrax will always oust the smaller Bush hyrax.

The structure of the molars clearly shows the different adaptation of each species to its nutrition. The Bush hyrax eats rather tender leaves; accordingly he has a brachydont tooth structure, that is, the molars have short crowns and relatively long roots.

The grass eaten by the Rock hyrax is tough. His teeth are subject to heavier wear. He has a hypsodont tooth structure, the crowns are long and the roots short.

There is yet another distinguishing factor. The Bush hyrax weighs about half as much as the Rock hyrax, so he is able to climb on thin branches still having leaves – branches inaccessible to the heavier Rock hyrax.

As, in the dry season, there is only incomplete niche separation in respect to food acquisition of the two species, competition may result. Small kopjes with sparse foliage are therefore probably unsuitable as a habitat for Bush and Rock hyraxes living sympatrically. This may explain why only the one or other species is found residing on kopjes of smaller area.

But kopjes of larger area usually harbour both Bush and Rock hyraxes, as there is enough food even in the driest months.

Other important factors also determine the hyraxes' situation on a kopje – whether they are sympatric or allopatric, and the numbers of individuals. These factors are, the available wind and rain-sheltered holes, climatic conditions, predators and parasites, fire, and finally food competitors.