

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 15 · NUMMER 31 · 1982

FILM D 1338

Ethologie von Busch- und Klippschliefer
Ethology of the Bush and Rock Hyrax



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl. und Originalton), 16 mm, farbig, 226 m, 24¹/₂ 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.: 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.

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 1338

Ethologie von Busch- und Klippschliefer Ethology of the Bush and Rock Hyrax

Verfasser der Publikation: HENDRIK N. HOECK

Mit 5 Abbildungen

Inhalt des Films:

Ethologie von Busch- und Klippschliefer. In diesem Film werden Sozialstruktur und Verhaltensmuster des Buschschliefers *Heterohyrax brucei* und des Klippschliefers *Procavia johnstoni* verglichen. Beide Arten leben sympatrisch auf Granitfelsen (Kopjes) im Serengeti Nationalpark, Tanzania.

Summary of the Film:

Ethology of the Bush and Rock Hyrax. This film compares the social organization and behaviour patterns of the Bush hyrax *Heterohyrax brucei* and Rock hyrax *Procavia johnstoni*. Both species live sympatrically on rock outcrops (kopjes) in the Serengeti National Park, Tanzania.

Résumé du Film:

Ethologie de l'hyrax de la brousse et des rochers. Le film compare les modèles d'organisation sociale et de comportement de l'hyrax de la brousse *Heterohyrax brucei* et de l'hyrax des rochers *Procavia johnstoni*. Les deux espèces vivent en bonne entente sur des affleurements rocheux (kopjes) dans le Parc National du Serengeti en Tanzanie.

Allgemeine Vorbemerkungen

Schliefer (Ordnung Hyracoidea) werden als primitive Ungulaten bezeichnet. Sie sind mit den Elefanten und Seekühen verwandt und gehören mit ihnen zur Überordnung der Paenungulata (SIMPSON [24], WHITWORTH [26]). Es werden drei Gattungen unterschieden, die alle in Afrika und Kleinasien vorkommen (BOTHMA [2], HAHN [4] und KINGDON [10]). Den nachtaktiven, auf Bäumen lebenden Baumschliefer *Dendrohyrax* (3 Arten) findet man in den Wäldern, während die tagaktiven *Heterohyrax* (3 Arten) und *Procavia* (5 Arten) in felsigem Habitat leben.

Heterohyrax (Buschschliefer) kommen auch auf Bäumen vor; *Procavia* (Klippschliefer) sind am weitesten verbreitet, und man findet sie in den höchsten und trockensten Gebieten.

Schliefer sind Herbivoren und ernähren sich von den verschiedensten Pflanzenarten (HOECK [5], SALE [21]): *Heterohyrax* und *Dendrohyrax* sind Laubfresser, während *Procavia* hauptsächlich von Gras lebt. Verschiedene, kürzlich erschienene physiologische Studien über *H. brucei*, *P. capensis*, *P. habessinica* und *P. johnstoni* (BARTHOLOMEW und RAINEY [1], TAYLOR und SALE [25], MC NAIRN und FAIRALL [13] und LOUW et al. [12]) haben gezeigt, daß Schliefer eine labile Körpertemperatur, einen geringen Stoffwechsel und eine hohe thermische Leitfähigkeit haben. Die Körpertemperatur wird weitgehend durch ihr Verhalten aufrechterhalten, d.h. die Tiere schmiegen sich aneinander, sind phlegmatisch, liegen viel an der Sonne und haben relativ kurze Aktivitätszeiten (SALE [23], HOECK [5]).

Ihre Nierenfunktion erlaubt ihnen, mit einem Minimum an Flüssigkeit auszukommen. Zudem haben sie die Fähigkeit, Harnstoff und Elektrolyten zu konzentrieren, und sie scheiden große Mengen von ungelöstem Kalziumkarbonat aus (LOUW et al. [12], MELTZER [14], RÜBSAMEN et al. [20], LEON und BELONJE [11]).

Die Hoden der Hyracoidea liegen in der Leibeshöhle. Ausgewachsene Männchen sind nur während gewisser Zeiten sexuell aktiv, und in dieser Zeit sind ihre Hoden ca. zwanzigmal schwerer als sonst (MILLAR und GLOVER [16], [18], MILLAR [17], NEAVES [19]). Die Tragzeit der Schliefer beträgt ca. 230 Tage (MENDELSSOHN [15], MILLAR [17]), und es scheint, daß ein Zusammenhang zwischen Wurfzeit und Niederschlag besteht (SALE [22]). Bei *P. capensis* wurden gut 21 verschiedene Laute identifiziert (FOURIE [3]).

Im Serengeti Nationalpark, Tanzania, findet man den Buschschliefer *Heterohyrax brucei dieseneri* (Vic. *Njansae*) Brauer 1917 und den Klippschliefer *Procavia johnstoni matschie* Neumann 1900 auf Granitinseln, die Kopjes genannt werden (Abb. 1). Sie sind die charakteristischsten herbivoren Dauerbewohner der Kopjes, und auf manchen leben die beiden Arten sympatrisch.

Das Freßverhalten, die Populationsdynamik und die soziale Organisation der beiden Arten sind in verschiedenen Veröffentlichungen beschrieben worden (HOECK [5], [6], [7], [8], [9]), und Verhaltensmuster wie Fellpflege, Paarung und Spiel sind in vergleichender Weise in anderen Filmen dargestellt worden (HOECK [27] bis [33]).

Das Folgende ist eine Zusammenfassung von wichtiger Information, die das Verständnis des Films erleichtert oder im Kommentar nicht vorkommt.

Weder bei *H. brucei* noch bei *P. johnstoni* konnte ein deutlicher Sexualdimorphismus festgestellt werden. Adulte *H. brucei* hatten ein durchschnittliches Körpergewicht von 1,8 kg (N = 190; Bereich 1,3 bis 2,4) und eine durchschnittliche Körperlänge von 43,2 cm (N = 93; Bereich 32,5 bis 47,0), während adulte *P. johnstoni* durchschnittlich 3,1 kg (N = 123; Bereich 1,8 bis 5,4) wogen und 49,0 cm (N = 74; Bereich 39,5 bis 57,8) lang waren.

Schliefer leben in stabilen polygynen Gruppen (Familien), die aus einem oder mehreren adulten Weibchen (in einer *H. brucei*-Gruppe wurden 17 beobachtet), Jungtieren beiderlei Geschlechts, einem dominanten adulten (territorialen) Männchen und früh und spät auswandernden Jungmännchen bestehen (Abb. 2 und 3). Bei *H. brucei* schwankte die

Anzahl der Tiere in einer Gruppe zwischen 2 und 34, bei *P. johnstoni* zwischen 2 und 26. Die Biomasse variierte zwischen 26 kg/ha und 72 kg/ha bei *H. brucei* und zwischen 17 kg/ha und 87 kg/ha bei *P. johnstoni*. Es gab eine signifikante Korrelation zwischen der Anzahl der vorhandenen *H. brucei* und der Kopjefläche, nicht aber zwischen der Tierdichte und der Vegetationsbedeckung.

In den einzelnen Gruppen überwogen zahlenmäßig die Weibchen; das Geschlechterverhältnis der adulten Tiere schwankte zwischen 1,55 und 3,2 Weibchen je Männchen bei *H. brucei* und zwischen 1,45 und 2,0 bei *P. johnstoni*. Bei den Neugeborenen beider Arten jedoch wich das Geschlechterverhältnis nicht signifikant von 1:1 ab.

Die adulten Weibchen einer Familiengruppe sind miteinander verwandt, bilden eine langfristige stabile Gemeinschaft und teilen einen traditionellen Aktionsraum, der nicht verteidigt wird.

Auf großen Kopjes, wo mehrere Familiengruppen zusammenleben, können sich diese Aktionsräume überlappen. Eine solche Weibchengruppe ist mehr oder weniger offen; sowohl bei *P. johnstoni* als auch bei *H. brucei* konnte gelegentlich beobachtet werden, daß ein einwanderndes adultes Weibchen von den anderen akzeptiert wurde (Abb. 3).

Die Weibchen kommen einmal im Jahr in Oestrus. Bei *H. brucei* dauert die Paarungszeit ca. 7 Wochen, während denen die Weibchen verschiedene Male in Oestrus kommen, jedesmal für ein paar Tage (Abb. 4e). In einer Familiengruppe werfen die trächtigen Weibchen alle innerhalb eines Zeitraumes von etwa 3 Wochen (Abb. 3). Bei *P. johnstoni* kommen die Jungen von März bis Mai zur Welt, während es bei *H. brucei* zwei verschiedene Wurfzeiten gibt, Mai bis Juli und Dezember bis Januar, wobei die erstere häufiger ist; sie fallen mit der „langen Regenzeit“, die im allgemeinen von März bis Mai dauert, und der „kurzen Regenzeit“ im Dezember bis Januar zusammen.

Bei *H. brucei* werfen die Weibchen 1 bis 3 Junge, der Durchschnitt pro Wurf liegt bei 1,6 (N = 55). Die Zahl der Jungen bei *P. johnstoni* schwankt zwischen 1 und 4 pro Wurf, der Durchschnitt beträgt 2,4 (N = 14).

Die Jungen sind Nestflüchter und voll entwickelt bei der Geburt. Bei beiden Arten wurde beim Säugen eine strenge Sitzenaufteilung beobachtet, wie Abb. 5 zeigt. Die Entwöhnung erfolgt 1 bis 5 Monate nach der Geburt, und beide Geschlechter erreichen die sexuelle Reife ungefähr mit 16 Monaten (MILLAR [17]). Geschlechtsreif gewordene Jungmännchen wandern ab, bevor sie 30 Monate alt sind (Abb. 3), während die Jungweibchen sich gewöhnlich der adulten Weibchengruppe anschließen. Deshalb sind die Weibchen einer Familiengruppe meistens miteinander verwandt, mit Ausnahme der Zugewanderten. Weibchen leben signifikant länger als Männchen; das älteste beobachtete Tier war das *H. brucei*-Weibchen Nr. 11 in Kopje H 1 (Abb. 3), das über 10 Jahre alt war.

Vier verschiedene Typen von sexuell reifen Männchen können unterschieden werden:

1. Territoriale Männchen: Sie sind die ranghöchsten. Ihre Aggressivität gegenüber anderen adulten Männchen steigt signifikant in der Paarungszeit an, wie Abb. 4 für *H. brucei* zeigt. Die Männchen monopolisieren die Weibchen in Oestrus und bevorzugen bei der Kopulation eindeutig Weibchen, die über 28 Monate alt sind. Ein territoriales Männchen monopolisiert „seine“ Weibchengruppe während des ganzen Jahres und verteidigt ein Kernareal des Aktionsraums, in dem sich wichtige Ressourcen wie Schlafhöhlen, Sonnen- und Freßplätze befinden, gegen eindringende fremde Männchen. Der Territorialruf

dieser Männchen ist nicht signifikant von der Jahreszeit abhängig (HOECK et al. [9]), man kann ihn das ganze Jahr über hören (Abb. 4c).

2. Randmännchen: Sie sind das variable Element in einer Schliefersozialstruktur in Abhängigkeit von dem zur Verfügung stehenden Lebensraum. Auf kleinen Kopjes (weniger als 4000 m²) können sie nicht existieren, auf großen Kopjes besetzen sie die Gebiete an der Peripherie der Territorien (Abb. 2). Ihre Aktionsräume sind in der Paarungszeit größer als in den übrigen Monaten. Unter Randmännchen scheint es eine Rangordnung zu geben, und das ranghöchste Tier übernimmt eine Weibchengruppe, wenn ein territoriales Männchen verschwindet. Die Aggressivität der Randmännchen bei *H. brucei* ist nicht von der Jahreszeit abhängig, hingegen ist die Häufigkeit ihres Territorialrufs signifikant jahreszeitlich bedingt (Abb. 4b, d). Paarungsversuche und Kopulationen finden meist mit Weibchen statt, die unter 28 Monate alt sind.

3. Frühe und späte Auswanderer: Die meisten Jungmännchen – die frühen Auswanderer – verlassen ihre Geburtsorte kurz nachdem sie die sexuelle Reife erlangt haben, d.h. wenn sie 16–24 Monate alt sind. Die Zurückbleibenden (41% der *H. brucei*-Männchen in Kopje SRI ABC, wie Abb. 2 zeigt) sind späte Auswanderer und gehen ein Jahr später weg, bevor sie 30 Monate alt werden. In der Paarungszeit wandern sie in andere Gebiete aus und werden dort zu Randmännchen. Zwischen territorialen Männchen und späten Auswanderern wurde sozusagen kein agonistisches Verhalten beobachtet.

Wenn sie auswandern, haben die Tiere die Chance, neue Gebiete zu besiedeln, wo die intraspezifische Konkurrenz nicht so ausgeprägt ist; sie finden möglicherweise auch neue Geschlechtspartner, und auf diese Weise wird Inzucht verhindert. Bei Individuen beider Arten wurde beobachtet, daß sie sich weiter als 2 km von ihren Geburtsorten entfernten. Je größer jedoch die Distanz ist, die ein Tier in offenem Grasland zurücklegen muß, wo es ungeschützt ist und keine Möglichkeit hat, Deckung zu finden, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß es entweder gefressen wird oder die extremen Temperaturen nicht übersteht. Deshalb ist es sehr unwahrscheinlich, daß es zwischen Kopjes, die mehr als 10 km voneinander entfernt sind, zu einem genetischen Austausch kommt. Das mag eine Erklärung für die Tatsache sein, daß einige *H. brucei* in den Masaikopjes weiße Flecken aufweisen, eine Eigenart, die bei keinen anderen Schliefern im Nationalpark gesehen wurde. Dieses morphologische Merkmal ist wahrscheinlich ein Hinweis auf genetische Isolation.

Neben der sozialen Organisation von Busch- und Klippschliefern vergleicht dieser Film auch die Verhaltensmuster der beiden Arten und zeigt ihr außergewöhnlich enges Zusammenleben.

Neben den Unterschieden in Körpergewicht und -größe, in der Fellfarbe, in der Struktur der Backenzähne und der Pisanatomie (HOECK [7]) zeigen die beiden Arten auch unterschiedliches Fraßverhalten (HOECK [5], [28], [30]), unterschiedliches Paarungsverhalten (HOECK [29], [32]) und unterschiedliche Territorialrufe der Männchen (HOECK [7]). Bei der Fellpflege (HOECK [27]) und beim Spiel (HOECK [31]), sowie bei den Lauten, die der Feinderkennung, der Kontaktnahme oder als Drohung dienen, sind die Unterschiede jedoch gering.

Die Nahrungökologie, wie auch die Nahrungskonkurrenten und Raubfeinde von Busch- und Klippschliefer werden in speziellen Filmen gezeigt.

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

1. Es besteht eine gewisse Verzögerung in der Synchronisation der Einstellung, die zwei badende Klippschliefer und deren Lautäußerungen zeigt.
2. Der Kommentar zum Spielverhalten ist ebenfalls nicht richtig synchronisiert.
3. Um einen Eindruck von der Inaktivität der Schliefer zu vermitteln, sind einige Einstellungen, wo die Tiere sitzen oder liegen („nichts tun“), länger als in Tierfilmen sonst üblich ist.

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Aus der weiten Grasebene der Serengeti ragen Granitinseln, auch Kopjes genannt, heraus. Sie sind von unterschiedlicher Größe und kommen meistens in Gruppen vor.

Es gibt aber auch einzelnstehende Kopjes, die mehrere Kilometer vom nächsten entfernt sind.

Sie sind meist dicht mit Büschen und Bäumen bewachsen, und in ihrem Granitgestein gibt es zuweilen Spalten und Höhlen.

In einigen Kopjes fallen Felswände mit weißen Verfärbungen auf. Diese entstehen durch Auskristallisieren des Urins von Schliefern, kleinen, in Afrika und Kleinasien verbreiteten Säugetieren.

Schliefer haben die Gewohnheit, immer am gleichen Ort Urin zu lassen. Dieser ist dickflüssig, der Wasserverlust der Tiere ist daher gering.

Nach dem Urinieren und Defäkieren wird der Anus am Felsen abgerieben.

Bei Sonnenaufgang kommen sie aus ihren Schlafhöhlen und setzen sich, weil es noch kühl ist, dicht nebeneinander. Jedes Tier, das in die Gruppe will, drängt sich mit seinem Hinterteil zwischen die anderen. Schliefer können ihre Körpertemperatur nur mangelhaft konstant halten, gleichen dies aber weitgehend durch ihr Verhalten aus.

Auf manchen Kopjes der Serengeti kommen Klippschliefer und Buschschliefer sympatrisch vor. Beide Arten sind sehr sozial. Bei der Begrüßung am Morgen ist ein typischer Kontaktlaut zu hören.

Vorn ein adulter Buschschliefer, etwa 2 kg schwer, dahinter ein Klippschliefer mit 5 kg. Buschschliefer sind graubraun mit weißem Fell an der Körperunterseite. Sie werden bis 43 cm lang. Klippschliefer dagegen haben ein rotbraunes Fell und erreichen eine Länge von 50 cm.

Ein Buschschlieferweibchen grüßt ein anderes Weibchen und anschließend ein junges Klippschliefermännchen.

Viele Laute sind bei beiden Arten sehr ähnlich. Vergleichbar sind auch die Verhaltensweisen der Hautpflege. Schliefer kratzen sich häufig. Sie haben eine Putzkralle am innersten kurzen Finger des Hinterfußes.

Damit können sie fast alle Körperteile erreichen. Schliefer haben einen guten Gehör-, Gesichts- und Geruchssinn.

Oft durchkämmen die Tiere ihr Fell systematisch mit Hilfe der unteren vier kammförmigen Schneidezähne.

Schliefer haben viele Parasiten, wie Milben, Zecken und Flöhe.

Beim Gähnen sind die zwei oberen langen Schneidezähne gut zu sehen.

Die Nase wird durch Reiben am Fels geputzt, meistens folgt darauf mehrfaches Niesen. Am ganzen Körper haben Schliefer lange Tasthaare, die ihnen wahrscheinlich bei der Orientierung in dunklen Spalten und Höhlen eine gute Hilfe sind.

Sobald es wärmer wird, gehen die Tiere fressen. Hier kann man einen wesentlichen Unterschied zwischen beiden Arten beobachten: Klippschliefer sind vor allem Grasfresser; mit den Molaren werden die Grasbüschel abgebissen. Buschschliefer dagegen sind überwiegend Laubfresser. Geschickt klettern sie auf Bäumen und Büschen und können selbst auf dünnsten Ästen balancieren.

Nachdem die Tiere etwa eine Stunde gefressen haben, kehren sie zum Kopje zurück und legen sich lang hin.

Busch- und Klippschliefer leben in Familiengruppen, die aus einem adulten territorialen Männchen, mehreren adulten Weibchen und den Jungtieren bestehen. Eine solche Sozialstruktur wird Harem genannt.

Die Mittagshitze verbringen die Tiere in Höhlen oder einzeln auf Ästen, wo sie gut getarnt sind und ein kühler Wind weht.

Gibt es im Gestein Wasserpfützen, baden die Familienmitglieder an sehr heißen Tagen gemeinsam wie diese Klippschliefer.

Dabei reiben sie sich aneinander, kneifen oder beißen sich: alles Elemente des Spiel- und Aggressionsverhaltens.

Beim Staubbaden plustern sich die Tiere auf und entledigen sich dabei wohl ihrer Parasiten.

Der Ruf des territorialen Männchens ist weit zu hören. Dieser Ruf gibt wahrscheinlich die Vormachtstellung des Männchens über eine Weibchengruppe und ein Territorium an. Er ist in der Brunftzeit häufiger zu hören.

Einmal im Jahr kommt das Männchen in die Brunft, dabei nehmen seine Hoden, die in der Leibeshöhle liegen, das 20fache an Gewicht zu.

Gleichzeitig kommen die Weibchen in Oestrus, dieser dauert etwa drei Tage. Sobald das Männchen ein Weibchen in Oestrus riecht, sucht es dieses auf und bleibt ständig bei ihm. Bei der Paarung macht das Klippschliefermännchen mit dem Kopf schlängelnde Bewegungen, sein Haarkranz, der die Rückendrüse umgibt, ist aufgerichtet, der Penis ist ausgefahren. Das Weibchen drückt sein Hinterteil an die Brust des Männchens. Dieses reitet auf, macht einige Stoßbewegungen; damit ist die Kopulation beendet.

Der Territorialruf des Buschschliefermännchens ist völlig anders.

In der Brunftzeit markieren Buschschliefermännchen häufig, indem sie einige Tropfen Urin auf Felsstellen abgeben.

Von links kommt ein Randmännchen in das Territorium; es wird vom territorialen Männchen sofort vertrieben.

Manchmal begegnen sich zwei territoriale Männchen im Niemandsland. Beide drohen, machen Kaubewegungen und haben den Haarkranz aufgerichtet. Sie drücken und schieben mit ihrem Hinterteil. Dann trennen sie sich wieder.

Adulte Weibchen werden ständig kontrolliert, ob sie schon in Hitze sind. Ein Männchen kommt zu einem Weibchen, beide haben den Rückenhaarkranz aufgerichtet; ein Zeichen daß die Tiere erregt sind. Das Männchen beriecht die Scheide. Ist ein Weibchen in Hitze, folgt ihm das Männchen ständig. Hier kommt ein territoriales Männchen an das Weibchen heran, kurzes Beriechen der Scheide und kurzes Rufen. Verschiedene Aufreitversuche, doch das Weibchen geht weiter. Es ist schwierig, eine Kopulation zu beobachten, da die Tiere meistens im Gebüsch verschwinden.

Bei der Kopulation wird das Weibchen kräftig gepackt. Das Männchen macht mit dem langen, erigierten Penis einige Stoßbewegungen und wackelt dabei mit dem Kopf. Der Penis wurde aber nicht eingeführt, sondern nur gegen die Scheide gepreßt und erschläfft dann. Nach etwa 20 Sekunden wieder einige Stoßbewegungen. Dieser Verhaltensablauf kann bis zu fünf Minuten dauern.

Bei den letzten Stoßbewegungen reibt das Männchen den Penis an der Scheide, macht einen plötzlichen Sprung und führt ihn dabei ein. Das Weibchen springt nach vorn, reitet auf das Männchen auf und verjagt es.

Nach einer Tragzeit von siebeneinhalb Monaten werden bei Busch- und Klippschliefern die Jungen geboren.

Dieses Buschschlieferjunge ist erst einige Minuten alt. Das Muttertier frißt die Nachgeburt, seine Rückenhaare sind aufgerichtet, es ist erregt.

Schliefer sind extreme Nestflüchtler. Sie können sofort stehen und springen, ihre Augen sind offen. Das Junge gibt intensive Lautäußerungen von sich, die Mutter antwortet.

Durch diese Rufe werden vor allem die anderen Weibchen der Familiengruppe aufmerksam. Sie kommen, beriechen und begrüßen das Neugeborene.

An der Mutter des Neugeborenen beginnen hier einjährige Jungweibchen zu saugen. Vermutlich erleichtert dies dem Jungen das Auffinden der Zitzen und setzt wahrscheinlich die Laktation in Gang.

Nach etwa einer Stunde kann das Junge schon besser springen, die Distanz zur Mutter vergrößert sich.

Immer wieder wird das Jungtier von den anderen Weibchen berochen und begrüßt. Droht Gefahr, so wird das Junge in die Mitte genommen.

In den ersten Minuten nach der Geburt werden andere Tiere von der Mutter vertrieben. Eine Zwergmanguste hat noch einige Reste der Nachgeburt entdeckt, frißt sie auf, wird aber gleich von der Mutter weggejagt.

Immer wieder saugen am ersten Tag einjährige junge Weibchen an der Mutter des Neugeborenen. Später vertreibt sie das Muttertier.

Neugeborene Buschschliefer werden auch von Klippschlieferweibchen begrüßt und berochen.

Bald nach der Geburt springen die Jungen auf den Rücken der Mutter. Später klettern sie auch auf andere adulte Tiere.

Muttertiere säugen nur ihre eigenen Kinder. Diese teilen sich je nach Größe des Wurfs die Zitzen nach einer bestimmten Anordnung auf. Zwei Junge saugen an den zwei Paar Bauchzitzen und den Brustzitzen. Dabei hat jedes eine Seite der Mutter. Ein Junges saugt gewöhnlich nur an den Bauchzitzen. Dabei wechselt es ständig von der einen Seite zur anderen.

Jungtiere werden bis zu einem Alter von sechs Monaten gesäugt.

Die adulten Weibchen einer Familiengruppe werfen zur gleichen Zeit; die Jungen bilden einen Kindergarten. Buschschlieferweibchen können bis drei – Klippschliefer bis vier Junge haben.

3 – 5 Minuten lang wird gesäugt. Von den Jungen sind dabei intensive Lautäußerungen, von der Mutter wenige Wimmerlaute zu hören.

Bei drei Jungen hat jedes zwei Zitzen. Ungewöhnlich bei diesem Wurf, daß das Junge rechts auch die Brustzitze beansprucht, so daß sein Geschwister nur von einer Brustzitze saugen kann. Das rechte saugt jedoch kaum an den Bauchzitzen, da es immer wieder prüft, ob sein Geschwister etwa an der Brustzitze auf seiner Seite trinkt. Versucht es doch zu trinken, so wird es angedroht oder gebissen.

Wird ein Junges von einem Feind gepackt (hier zum Beispiel vom Menschen), so stößt es einen schrillen Laut aus, worauf adulte Tiere zu Hilfe eilen.

Jungtiere spielen häufig. Hier fordert ein junger Klippschliefer seine ältere Schwester zum Spielen auf. Diese reagiert aber nicht.

Eine Buschschliefermutter fordert ihre beiden Kinder zum Spielen auf. Besonders bei jungen Buschschlifern kann man beobachten, wie Klettern und Balancieren – später bei der Nahrungsaufnahme wichtig – im Spiel geübt werden.

Das Klippschliefermännchen läßt sich von diesem Treiben nicht stören.

Bis zur Geschlechtsreife mit 16 Monaten spielen die Jungen sehr häufig. Junge Klippschliefer spielen auch mit Buschschlifern, wie diese beiden Jungmännchen.

Aufreiten ist ein häufiges Spielelement älterer Jungtiere.

Das Spiel wird heftiger. Wieder Aufreiten, Kneifen und Springen.

Das Buschschliefermännchen hat seinen Penis ausgefahren, beide halten inne und kratzen sich. Der junge Klippschliefer legt die Ohren an, ein Zeichen der Furcht. Dann geht das Spiel weiter.

Auch bei adulten Tieren kommt Aufreiten manchmal außerhalb der Paarungszeit vor.

Ein Klippschliefermännchen macht einige Stoßbewegungen. Dann reitet das Weibchen auf. Plötzlich wird das Männchen aggressiv und macht einen Sprung und beißt das Weibchen in die Hinterbeine und den Hals. Dieses drückt ihr Hinterteil gegen das Männchen – eine Demutsgebärde.

Auf kleinen Kopjes findet man meist nur eine Familiengruppe. Das territoriale Männchen lebt hier mit mehreren adulten Weibchen und den Jungweibchen. Somit sind in einer Haremsgruppe alle Tiere miteinander verwandt.

Jungmännchen verlassen die Kopjes, wenn sie 16 Monate alt sind. Auf großflächigen Kopjes leben meistens mehrere Familiengruppen. Die Weibchen haben ein Streifgebiet, mit diesem überlappen sich die Territorien der Männchen. Ist genügend Nahrung vorhanden,

kommen Busch- und Klippschliefer sympatrisch vor.

Die wandernden Jungmännchen finden in den Grasebenen wenig Schutz vor Feinden. Dadurch ist bei weit auseinanderliegenden Kopjes der Genaustausch gefährdet.

Ein Indiz für Inzucht sind weiße Scheckungen bei Buschschliefern auf einzelnstehenden Kopjes. Weibchen wandern nur selten, der Grund dafür ist noch unbekannt.

Literatur – Literature

- [1] BARTHOLOMEW, G.A., and M. RAINEY: Regulation of body temperature in the Rock hyrax, *Heterohyrax brucei*. *J. Mammal.* 52 (1971), 81–95.
- [2] BOTHMA, J.P. DU: Hyracoidea. In: Preliminary Identification Manual for African Mammals, edited by J. MEESTERS. Smithsonian Inst., Washington D.C. 1966.
- [3] FOURIE, P.B.: Acoustic communication in the Rock hyrax, *Procavia capensis*. *Z. Tierpsychol.* 44 (1977), 194–219.
- [4] HAHN, H.: Von Baum-, Busch- und Klippschliefern, den kleinen Verwandten der Seekühe und Elefanten. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt 1959.
- [5] HOECK, H.N.: Differential feeding behaviour of the sympatric Hyrax *Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei*. *Oecologia* 22 (1975), 15–47.
- [6] HOECK, H.N.: „Teat order“ in Hyrax (*Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei*). *Z. Säugetierkunde* 42 (1977), 112–115.
- [7] HOECK, H.N.: Systematics of the Hyracoidea: 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.
- [8] 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.
- [9] HOECK, H.N., H. KLEIN and P. HOECK: Flexible Social Organization in Hyrax. *Z. Tierpsychol.* 59 (1982), 265–298.
- [10] KINGDON, J.: East African Mammals. An Atlas of evolution in Africa. Academic Press, London (1971).
- [11] LEON, B., and P.C. BELONJE: Calcium, phosphorous and magnesium excretions in the Rock hyrax *Procavia capensis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 64 a (1) (1979), 67–72.
- [12] LOUW, E., G.N. LOUW and C.P. RETIEF: Thermolability, heat tolerance and renal function in the dassie or hyrax, *Procavia capensis*. *Zool. Afr.* 7 (1972), 451–469.
- [13] MC NAIRN, I.S., and N. FAIRALL: Relationship between heart rate and metabolism in the Hyrax (*Procavia capensis*) and guinea-pig (*Cavia percellus*). *S. Afr. J. Zool.* 14 (1979), 230–232.
- [14] MELTZER, A.: The Rock Hyrax (*Procavia capensis syriaca* Schreber 1784) M. Sc. Thesis, Tel-Aviv Univ. (1967).
- [15] MENDELSSOHN, H.: Breeding the Syrian hyrax *Procavia capensis syriaca* Schreber 1784. *Int. Zool. Yb.* 5(1965), 116–125.
- [16] MILLAR, R.P., and T.D. GLOVER: Seasonal changes in the reproductive tract of the male Rock hyrax, *Procavia capensis*. *J. Reprod. Fert.* 23 (1970), 497–499.
- [17] MILLAR, R.P.: Reproduction in the Rock hyrax (*Procavia capensis*). *Zoologica Africana* 6, 2 (1971), 243–261.
- [18] MILLAR, R.P., and T.D. GLOVER: Regulation of seasonal sexual activity in an ascrotal mammal, the Rock hyrax, *Procavia capensis*. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 19 (1973), 203–220.

- [19] NEAVES, W.B.: Changes in testicular Leydig cells and in plasma testosterone levels among seasonally breeding Rock hyrax. *Biology of Reprod.* 8 (1973), 451–466.
- [20] RÜBSAMEN, K., R. HELLER, H. LAWRENZ and W. v. ENGELHARDT: Water and energy metabolism in the Rock hyrax (*Procavia habessinica*). *J. Comp. Physiol* 131 (1979), 303–309.
- [21] SALE, J.B.: Daily food consumption and mode of ingestion in the Hyrax. *J. East. Afr. Nat. Hist. Soc.* 25 (1966), 215–224.
- [22] SALE, J.B.: Breeding season and litter size in Hyracoidea. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 6 (1969), 249–263.
- [23] SALE, J.B.: The behaviour of the resting Rock hyrax in relation to its environment. *Zool. Africana* 5 (1970), 87–99.
- [24] SIMPSON, G.G.: The principles of classification and a classification of mammals. *Bul. Amer. Mus. Nat. Hist.* 85 (1945).
- [25] TAYLOR, C.R., and J.B. SALE: Temperature regulation in the Hyrax. *Comp. Biochem. Physiol.* 31 (1969), 903–907.
- [26] WHITWORTH, T.: The Miocene Hyracoids of East Africa. *Foss. Mamm. Afr. Brit. Museum (Nat. Hist.)* 7 (1954), 1–58.

Filmveröffentlichungen – Filmography

- [27] HOECK, H.N.: *Procavia johnstoni* (Procaviidae) – Hautpflegeverhalten (Freilandaufnahmen). Film E 2176 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von H.N. HOECK, Göttingen 1976, 8 S.
- [28] HOECK, H.N.: *Procavia johnstoni* (Procaviidae) – Nahrungsaufnahme (Freilandaufnahmen). Film E 2177 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von H.N. HOECK, Göttingen 1976, 12 S.
- [29] HOECK, H.N.: *Procavia johnstoni* (Procaviidae) – Paarungsverhalten (Freilandaufnahmen). Film E 2178 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von H.N. HOECK, Göttingen 1976, 8 S.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [33] HOECK, H.N.: Nahrungsökologie bei Busch- und Klippschliefer – Sympatrische Lebensweise. Film D 1371 des IWF, Göttingen 1980. Publikation von H.N. HOECK, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 15, Nr. 32/D 1371 (1982), 19 S.

Abbildungsnachweis – Sources of the Figures

Abb. 1: H.N. HOECK; Abb. 2 u. 4: Aus HOECK et al. [9]; Abb. 3: Aus HOECK [8]; Abb. 5: Aus HOECK [6].



Abb. 1. Die Kopjes genannten Granitblöcke (Moru Kopjes) von unterschiedlichem Ausmaß und Bewuchs sind Habitatinseln, die aus einem Meer aus Gras emporragen

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

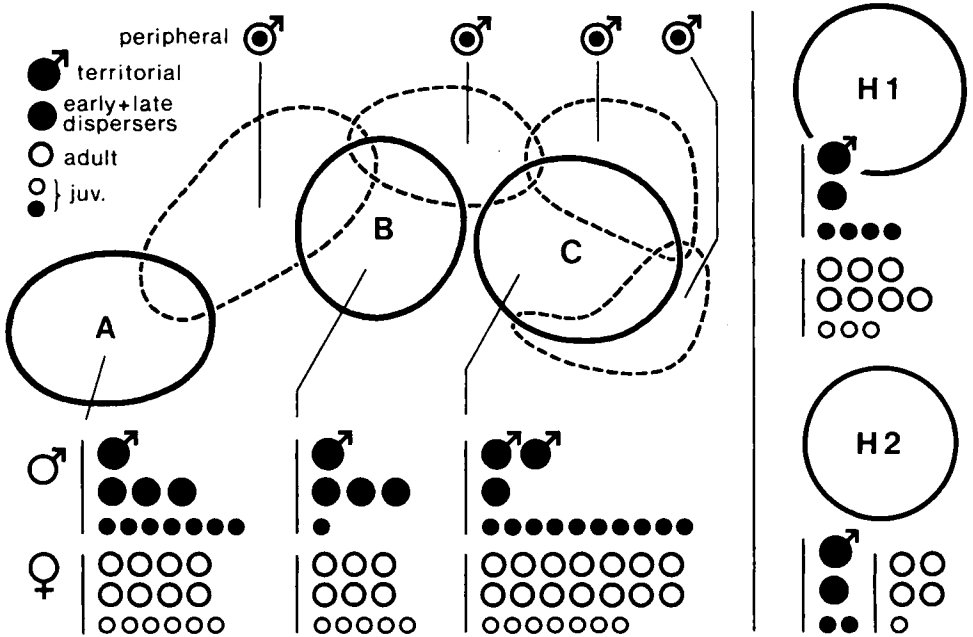


Abb. 2. Darstellung der sozialen Organisation von *H. brucei* auf den beiden kleinen Kopjes H 1 und H 2 (3600 bzw. 2800 m²) und auf dem großen SRI ABC Kopje (14750 m²). Die drei Ellipsen (A, B und C) und die beiden Kreise (H 1 und H 2) stellen die gemeinsamen Kernareale der Weibchen dar. Die Anzahl der Tiere entspricht durchschnittlichen Gruppengrößen. Die Grundeinheit ist eine Familiengruppe, bestehend aus mehreren adulten Weibchen, Juvenilen und einem territorialen Männchen. Randmännchen haben Streifengebiete (-----), die mit verschiedenen gemeinsamen Kernarealen überlappen können. Mehrere frühe und späte Auswanderer (Jungmännchen) können mit einer Familiengruppe zusammenleben. (Weitere Einzelheiten siehe Text aus HOECK et al. [9])

Fig. 2. Summary of the social organization of *H. brucei* on the two small kopjes H 1 and H 2 (3600 and 2800 m² respectively) and on the large SRI ABC kopje (14750 m²). The three ellipses (A, B and C) and two circles (H 1 and H 2) represent the females' common core areas. The number of animals is based on average group sizes. The basic unit is a family group consisting of several adult females, juveniles and a territorial male. Peripheral males have home ranges (-----) which can overlap with different common core areas. Several early and late dispersing males may be associated with a family group. (For further details see text from HOECK et al. [9])

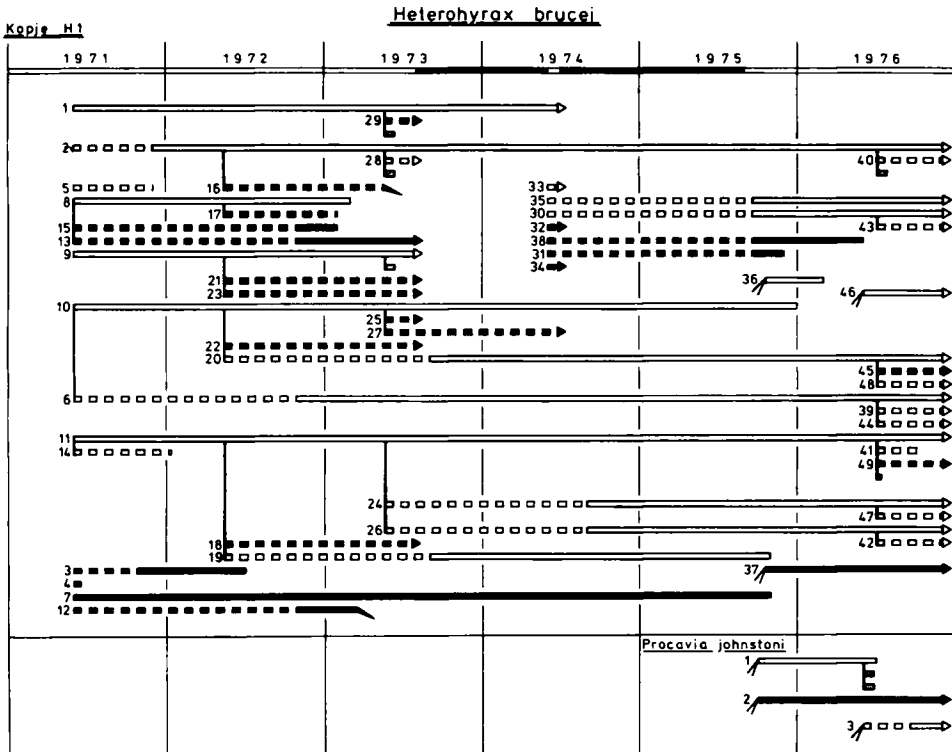


Abb. 3. Diagramm eines Zeitabschnittes für die *H. brucei*-Gruppe auf Kopje H 1. Alle Tiere wurden erstmals im April 1971 gefangen und markiert und danach jedes Jahr bis 1976 wieder eingefangen. Jeden Monat mit Ausnahme von August 73 bis Juni 74 und von Juli 74 bis September 75 wurden Beobachtungen gemacht. Adulte Weibchen sind als durchgehend weiße, adulte Männchen als durchgehend schwarze, juvenile Weibchen als weiße durchbrochene und juvenile Männchen als schwarze durchbrochene Linie dargestellt. Die Nummer der einzelnen Tiere ist am linken Ende einer jeden Linie angegeben. Beobachtete, aber nicht eingefangene Neugeborene haben weder Geschlechtsbestimmung noch Nummer. Neugeborene, die beim Saugen beobachtet wurden, sind mit einer vertikalen Linie mit der Mutter verbunden. Linien mit Pfeilen bedeuten, daß die Tiere gerade vor einer Unterbrechung in der Beobachtungszeit gesehen wurden, aber nicht mehr, als die Beobachtung wieder aufgenommen wurde. Das Zeichen \blacktriangleleft bedeutet Abwanderung der Männchen 12 und 16, und \blacktriangleleft steht für die Einwanderung von unbekanntem Adulten. (Nähere Angaben siehe bei HOECK [8])

Fig. 3. Life history diagram for the *H. brucei* group on kopje H 1. All animals were first trapped and marked in April 1971 and thereafter trapped each year until 1976. Observations were made each month except from August 73 to June 74 and from July 74 to Sept. 75 (shown as black bars at the top of the diagram). Adult females are shown as solid white, adult males as solid black bars; juvenile females as white and juvenile males as black interrupted bars. Animal number is given to the left of each bar. Observed but not trapped newborns have no sex categorization nor number. Newborns which were seen suckling are linked through a vertical line with the mother. Bars with arrows indicate that the animals were seen just before a break in the observation period, but not when observation was resumed. The symbol \blacktriangleleft indicates recorded emigration of males 12 and 16, and \blacktriangleleft indicates immigration of previously unknown adults. (Further details see HOECK [8])

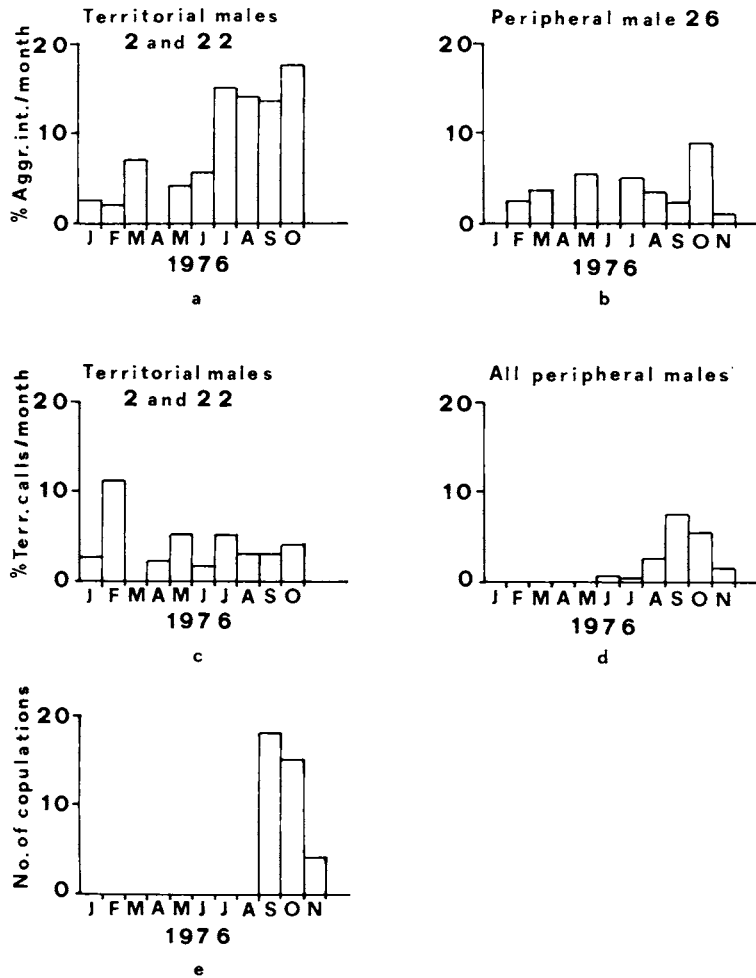


Abb. 4. a und b: Monatliche Verteilung von aggressiven Interaktionen bei *H. brucei*. Die Anzahl der aggressiven Interaktionen ist als Prozentsatz der Gesamtzahl von Beobachtungen in jedem Monat angegeben. a: Territoriale Männchen (Daten von zwei Tieren) und b: Daten von einem Randmännchen. c und d: Jeweilige Verteilung der Anzahl Territorialrufe, die 1976 bei *H. brucei* aufgenommen worden sind. c: territoriale Männchen (Daten von zwei Tieren) und d: alle Randmännchen. e: Jahreszeitliche Verteilung der Kopulationen (N = 37), beobachtet bei *H. brucei* im Jahr 1976

Fig. 4. a and b: Monthly distribution of aggressive interactions in *H. brucei*. The number of aggressive interactions is given as a percentage of the total number of observations for each month. a: territorial males (data from two animals pooled from January to October) and b: data from one peripheral male (January to November)

c and d: Corresponding distribution of the number of territorial calls recorded in 1976 for *H. brucei*. c: territorial males (pooled data from two males January to October) and d: all peripheral males (pooled data January to November) e: Seasonal distribution of copulations (N = 37) observed in *H. brucei* 1976

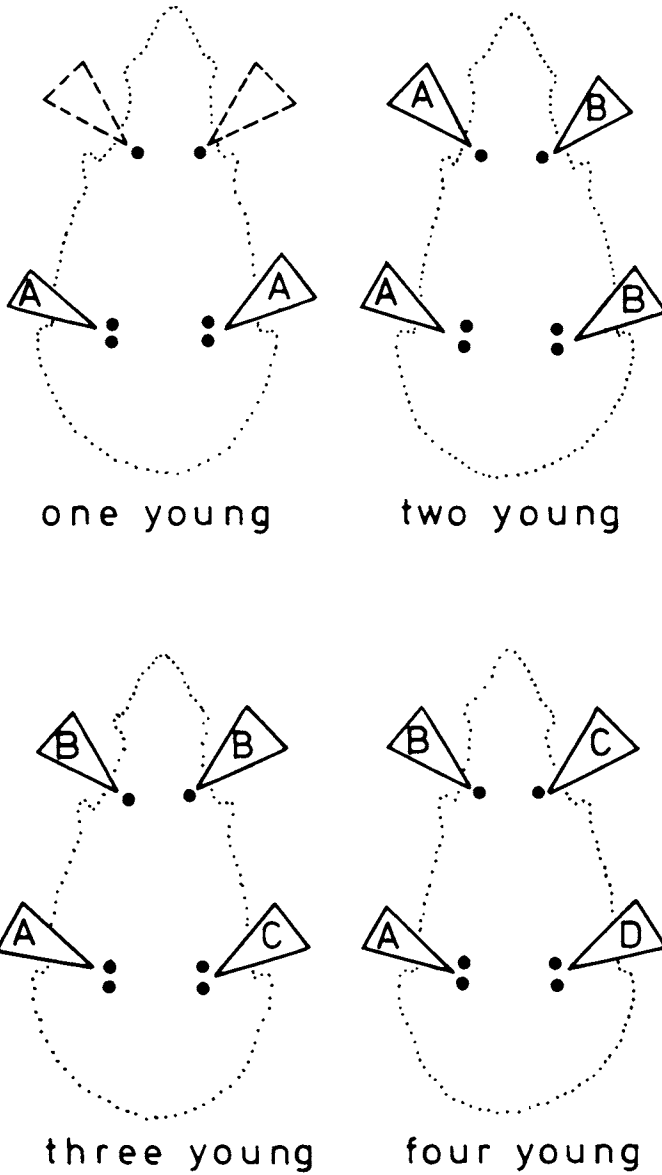


Abb. 5. Saugordnung bei verschieden großen Würfen. Schlieferweibchen haben ein Paar Brust- und zwei Paar Inguinalzitzen. Die Jungen saugen immer von denselben Zitzen; die Wurfgröße bestimmt die Anzahl der Zitzen pro Jungtier

Fig. 5. Suckling patterns for different size litters. Hyrax females have one pair of pectoral and 2 pairs of inguinal teats. The young invariably suck from the same teats. Litter size determines the number of teats per infant

Ethology of the Bush and Rock Hyrax

General Preliminary Remarks

The Hyrax (Order Hyracoidea) are considered to be primitive ungulates. They are related to elephants and sea cows with which they are grouped in the Superorder Paenungulata (SIMPSON [24], WHITWORTH [26]). One can distinguish three Genera, all of which are restricted to Africa and the Middle East (BOTHMA [2], HAHN [4], and KINGDON [10]). The nocturnal arboreal Tree hyrax *Dendrohyrax* (3 species) inhabits the forests, while the diurnal *Heterohyrax* (3 species) and *Procavia* (5 species) live in rocky habitat.

Heterohyrax (the Bush hyrax) can also be found in trees, while *Procavia* (the Rock hyrax) has the widest distribution, invading the driest and highest areas.

Hyrax are herbivores feeding on a wide variety of plant species (HOECK [5], SALE [21]); *Heterohyrax* and *Dendrohyrax* are browsers while *Procavia* is mainly a grazer. Several recent physiological studies on *H. brucei*, *P. capensis*, *P. habessinica* and *P. johnstoni* (BARTHOLOMEW and RAINEY [1], TAYLOR and SALE [25], MC NAIRN and FAIRALL [13], and LOUW et al. [12]) have shown that hyrax have a labile body temperature, a low metabolic rate and a high thermal conductance. Body temperature is maintained mainly by behavioural thermoregulation i.e. gregarious huddling, phlegmatic behaviour, basking and relatively short periods of activity (SALE [23], HOECK [5]).

Their kidney function is such as to allow hyrax to exist on minimal moisture intake. In addition they have a high capacity for concentrating urea and electrolytes and excrete large amounts of undissolved calcium carbonate (LOUW et al. [12], MELTZER [14], RÜBSAMEN et al. [20], LEON and BELONJE [11]).

The testicles in the Hyracoidea are permanently intraabdominal. Mature males have only limited periods of sexual activity and during this period the weight of their testes increases by as much as twenty-fold (MILLAR and GLOVER [16], [18], MILLAR [17], NEAVES [19]). The gestation period in hyrax is about 230 days (MENDELSSOHN [5], MILLAR [17]) and the parturition peak seems to be related to rainfall (SALE [22]). In *P. capensis* 21 fairly distinct vocalizations have been identified (FOURIE [3]). In the Serengeti National Park, Tanzania, the Bush hyrax *Heterohyrax brucei dieseneri* (*Vic. Njansae*) Brauer 1917 and the Rock hyrax *Procavia johnstoni matschie* Neumann 1900 are found on rock outcrops called kopjes (Fig. 1). They are probably the most important resident herbivores and on some kopjes both hyrax species occur sympatrically.

The feeding behaviour, population dynamics and social organization of both species have been described in several publications (HOECK [5], [6], [7], [8], [9]) and behaviour patterns such as grooming, feeding, mating and play have been documented in a comparative way in other films (HOECK [27] to [33]).

The following is a summary of information important for the understanding of this film or information which is not given in the commentary.

No marked sexual dimorphism was found in *H. brucei* or *P. johnstoni*. 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).

The basic social unit is a cohesive and stable polygynous (family) group which consists of one to several adult females (17 were observed in one *H. brucei* group), juveniles of both sexes, one dominant adult (territorial) male and early and late dispersing males (Fig. 2 and 3). *H. brucei* groups consisted of 5 to 34 animals and in *P. johnstoni* the group size varied from 2 to 26 animals. The biomass ranged from 26 kg/ha to 72 kg/ha for *H. brucei* and for *P. johnstoni* from 17 kg/ha 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.

Among the different groups the operational sex ratio (sex ratio of sexually mature animals) was skewed in favour of females; it ranged from 1.55 to 3.2 females per male in *H. brucei*, and for *P. johnstoni* from 1.45 to 2.0. However among newborns of both species the sex ratio was not significantly different from 1:1.

A family group consists of a group of related adult females which form a longterm, stable association, and which share a traditional range. These home ranges are not defended and in large kopjes, where there is more than one family group, the ranges can overlap. The female group is, however, not exclusive, as eventual acceptance of immigrating adult females into the group was observed for both *P. johnstoni* and *H. brucei* (Fig. 3).

Females come into oestrus once a year. In *H. brucei* mating was observed over a period of 7 weeks, during which a female was in oestrus several times, each time for several days (Fig. 4 e). Within a family group the pregnant females all give birth within a period of about three weeks (Fig. 3).

P. johnstoni has one birth season from March to May, while for *H. brucei* there are two distinct seasons, May to July and December to January, the former being the more common. The timing of the two birth seasons coincides with the "long rains" which generally last from March till May and the "short rains" in December to January.

In *H. brucei* the number of young per female varies between 1 and 3 and the mean litter size was 1.6 (N = 55). The number of young in *P. johnstoni* ranges between 1 and 4 and the mean litter size was 2.4 young (N = 14).

The young are precocial, being fully developed at birth. While suckling, young *P. johnstoni* and *H. brucei* assume a strict teat order as shown in Fig. 5. Weaning occurs at 1 to 5 months after birth and both sexes reach sexual maturity at about 16 to 17 months of age (MILLAR [17]). Upon reaching sexual maturity juvenile females usually join the adult female group, while juvenile males disperse before age 30 months (Fig. 3). Therefore females within a family group usually are related, unless they joined the group as immigrants. Adult females live significantly longer than adult males, and the oldest recorded animal was *H. brucei* female No. 11 in kopje H 1 (Fig. 3) which was at least 10 years old.

Four different types of sexually mature males can be distinguished:

1. Territorial males: these are the most dominant males. Their aggressive behaviour towards other adult males increase significantly during the mating season, as shown for *H. brucei* in Fig. 4 a. The males monopolize females in oestrus and show a significant preference for copulating with females over 28 months of age.

A territorial male monopolizes "his" female group year round, and defends against

intruding males a core area of the home range which contains vital resources such as sleeping holes, basking places and feeding areas. These males do not show a significant seasonality in territorial calling (HOECK et al. [9]) but rather were heard calling year round (Fig. 4 c).

2. Peripheral males: these males are the variable element in hyrax social organization in relation to living space. On small kopjes (less than 4000 m²) they are unable to establish, while on large kopjes they occupy areas on the periphery of territorial males' territories (Fig. 2). Their ranges increase in size from the non-mating to the mating season. Among peripheral males there seems to be a dominance hierarchy and the highest ranked male takes over a female group when a territorial male disappears. Peripheral male *H. brucei* show no seasonality in aggressive behaviour but do show a significant seasonality in territorial calling (Fig. 4 b, d). Most of their mating attempts and copulations are with females younger than 28 months.

3. Early and late dispersing males: the majority of juvenile males – the early dispersers – disperse from their birth sites soon after reaching sexual maturity, when they are between 16 and 24 months old. The remainder (41% of *H. brucei* males in kopje SRI ABC, as shown in Fig. 2) are late dispersers and leave a year later, before reaching the age of 30 months. Before leaving their birth sites early and late dispersers have ranges which overlap with their mothers' home ranges. They disperse in the mating season to other areas and thus become peripheral males. Almost no agonistic behaviour was observed between territorial males and late dispersers.

By dispersing, animals may find new areas where intraspecific competition is less intense; they may also find new mates and thus avoid inbreeding. Individuals of both species were observed to disperse over a distance of at least 2 km. However, the further a dispersing animal has to travel across the open grass plains, where there is little cover and few hiding places, the greater are its chances of dying, either through predation or as a result of its inability to cope with temperature stress (BARTHOLOMEW and RAINEY [1]). Thus hyrax gene flow between kopjes that are more than about 10 km apart is probably a very rare event. This might explain why some *H. brucei* in the Masai Kopjes have white patches, a marking not found in animals in any other kopje group in the National Park. It might be an indication of genetic isolation.

In addition to showing the social organization of Bush and Rock hyrax this film also compares the behaviour patterns of the two species and demonstrates the extremely close association and interactions between them. As far as I am aware, such a close association between two sympatric species has yet not been documented for other mammals.

In addition to differences in characteristics such as body weight and size, fur colour, molar structure and penis anatomy (HOECK [7]), the two species also have different feeding behaviour (HOECK [5], [28], [30]) mating behaviour (HOECK [29], [32]) male territorial calls (HOECK [7]). However in behaviours such as grooming (HOECK [27]) and play (HOECK [31]) and in the structure of calls indicating predator detection, contact, threat and distress the two species show few differences.

The feeding ecology as well as the food competitors and predators of Bush and Rock hyrax are shown in a separate film (HOECK [33]).

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 the Film

1. There is some delay in the synchronization between the bathing scene of 2 Rock hyraxes and the animals vocalizations.
2. The commentary regarding play behaviour is also not correctly synchronized.
3. In the commentary one should read "nursery group" instead of Kindergarten and the last sentence should read: "On isolated kopjes, white dappling in the Bush hyrax is a sign of genetic isolation".
4. To give an impression of the inactivity in hyrax some scenes where animals are sitting or lying ("doing nothing") are longer than is usual in animal films.

English Version of the Spoken Commentary

The wide grass plains of the Serengeti are broken here and there by jutting granite islands, called kopjes. They are of various sizes, and usually occur in groups.

But there are also isolated kopjes, several kilometres away from their nearest neighbours. Most kopjes are closely covered with trees and bushes; the granite is pocked with rifts and crevices.

In some kopjes whitened cliffs catch our attention – caused by urine crystallization, it is a sure sign of the presence of the hyrax, a small mammal widespread over Africa and Asia Minor.

It is a habit of the hyrax always to urinate in one certain place. Their urine is viscous, so that their fluid losses are small.

After urinating and defaecating, the anus is rubbed along the rock.

At sunrise they pop out of their sleeping holes and sit huddled together, as it is still cool. An animal wanting to join the group pushes his rump in between the others. Hyraxes have poor body temperature regulation, and they atone for this with their behaviour, as far as they can.

On quite a few kopjes of the Serengeti, Bush and Rock hyrax live sympatrically. Both species are very social. A typical contact noise is heard when they greet each other in the mornings.

Here, the adult Bush hyrax in front weighs about 2 kilos. The Rock hyrax behind weighs about 5 kilos.

Bush hyraxes are grey-brown with white belly fur. They can be up to 43 cm in length. But the Rock hyrax, with red-brown fur, can measure up to 50 cm.

A female Bush hyrax greets another female, and then a young Rock hyrax male.

Many of the sounds uttered by the two species are very similar. Their grooming behaviour patterns are also similar. They have a grooming claw on the short inner toe of each hind leg, and with this they often scratch themselves.

With this claw they can reach almost all parts of their bodies. Hyraxes have good hearing, sight and olfactory sense.

Often the animals comb their fur systematically, using the four comblike lower incisors. They are infested with many parasites, such as fleas, ticks and mites.

When they yawn, the two long upper incisors can be seen clearly.

The nose is rubbed against rock. This cleaning is most often followed by repeated sneezing.

Hyraxes have long tactile hairs at intervals all over their bodies – probably of great help in orientation in dark fissures and crevices.

When it grows warmer, the animals go off to feed. Now an essential difference between the two species can be observed; the Rock hyrax feeds mainly on grass; little bunches are bitten off with the molars.

Bush hyrax eat foliage principally. They are skilful climbers in trees and bushes, and can even balance along very thin branches.

After grazing and browsing for about an hour, the animals return to the kopje and lie down to rest.

Bush and Rock hyraxes live in family groups consisting of one adult territorial male, several adult females and their young. This form of social structure is called a harem.

In the midday heat the hyrax retires into a crevice, or lies alone along a branch, well camouflaged, and profiting from a cool breeze.

Wherever puddles form in the rocks, family members bath together on very hot days, as these Rock hyraxes are doing.

They rub against each other, and nip and bite each other; all elements of aggressive and play behaviour.

Taking a dust bath, the animals fluff out their fur, probably to get rid of parasites.

The loud call of the territorial male is audible far and wide. This call probably proclaims his dominance over a group of females and a territory. It is heard more frequently in the mating season.

Once a year the male is in rut; his testicles, located inside the abdomen can swell to 20 times their normal weight. At the same time the females come into oestrus, which lasts about 3 days. Immediately the male scents a female in oestrus, he approaches her and stays with her.

When mating, the male Rock hyrax weaves his head from side to side; the dorsal hairs around the gland are upright, his penis erect. The female presses her rump against his chest. He mounts, makes several thrusts – and the copulation is over.

The territorial cry of the male Bush hyrax is quite different.

In the mating season, Bush hyrax males mark the rocks frequently, urinating a few drops at a time.

A peripheral male enters the territory from the left – he is at once chased off by the territory owner.

Sometimes two territorial males come in contact in no-man's-land. Both threaten, and make champing motions. The hairs round the dorsal gland are raised. They press and push with their rumps. Then they part again.

The male constantly tests whether the adult females are in heat. He approaches a female; both have the circle of dorsal hairs erected – a sign that the animals are excited. The male smells the vagina. If a female is in heat, the male follows her constantly. Here a territorial male approaches a female and sniffs briefly at the vagina. He calls briefly. Then here tries several times to mount, but the female does not stop for him. A copulation can rarely be observed, as the animals usually vanish among the bushes.

The male grips the female strongly while copulating. He performs a few thrusts with his long, erected penis, weaving his head in synchrony. But the penis is not introduced, merely pressed against the vagina, and it slackens again. After some 20 seconds – more thrusting. This behaviour cycle may continue for up to 5 minutes.

With the last thrusts the male rubs the vagina with his penis, then introduces it with a sudden violent jark. The female jumps forward, she mounts the male and chases him away.

Bush and Rock hyrax young are born after a gestation period of seven and a half months. This Bush hyrax neonate is only a few minutes old. The mother eats the afterbirth. Her dorsal hairs are raised, she is excited.

Hyraxes are extremely precocial; they can see, stand and hop forwards as soon as they are born. The infant here is uttering loud cries, its mother answers.

These cries sharpen the interest of – above all – the other females of the family group. They approach, sniff at and greet the newborn infant.

Year-old females begin sucking from the infant's mother. This may help the neonate to find the teats, and probably induces lactation.

After about an hour the infant's hopping progress has already improved, its distance from the mother increases.

Again and again the other females sniff at the infant, and greet it. If danger threatens, the infant is quickly surrounded.

In the first minutes after the birth, other animals are chased off by the mother. A dwarf mongoose discovers some afterbirth remnants and begins eating them, but it is soon put to flight by the mother.

On this first day, one-year-old females drink repeatedly from the infant's mother; later, she sends them packing.

Newborn Bush hyraxes are sniffed at and greeted by Rock hyrax females too.

Soon after birth, the infants jump up onto the mother's back. Later, they also climb onto other adults.

Mothers suckle only their own infants, which claim special teat positions among themselves, in a strictly maintained order depending on litter size. Two infants suck at one pair of abdominal teats each, and one breast teat each – each keeps to its "own" side of the mother. A single infant drinks as a rule only from the abdominal teats, changing repeatedly from one side to the other.

Infants are not weaned until they are about six months old.

Births are synchronized in the adult females of a family group. The youngsters form a Kindergarten. Bush hyrax litters have up to 3 infants, Rock hyrax up to 4 infants.

A suckling "about" lasts 3 – 5 minutes; the infants are extremely noisy, while their mother merely whimpers occasionally.

If there are 3 infants, each can have 2 teats. In this litter, exceptionally, the youngster on the right also claims a third, breast teat, so that his sibling has to confine himself to the other breast teat. But the infant on the right rarely drinks from the abdominal teats – he is too busy watching out and threatening or biting his sibling if it attempts to drink from the breast teat on this side.

If a young hyrax is seized by an enemy (here for example a human) it utters a high-pitched scream, and adult animals rush to help it.

Youngsters very often play. Here a Rock hyrax incites his elder sister to play – but she is not having any.

A Bush hyrax mother tries to induce her 2 children to play.

In young Bush hyraxes especially, we can see how climbing and balancing are practised in play; these accomplishments are most necessary later on, in feeding.

All this disturbance leaves the male Rock hyrax quite cold.

The youngsters play a lot until they become sexually mature, at an age of 16 months.

Young Rock hyraxes also play with Bush hyraxes, as with these two young males.

Mounting is a frequent element in the play of bigger youngsters.

The play grows more boisterous. Mounting again . . . nipping . . . jumping.

The Bush hyrax male has an erected penis, both animals pause, and have a scratch. The young Rock hyrax flattens his ears, a sign of fear. Then the game goes on.

Adults, too, sometimes mount each other out of the mating season.

A Rock hyrax makes a few thrusts. Then the female mounts. Suddenly the male becomes aggressive, with a leap he bites the female in the hindlegs and neck. And what does she do? She presses her rump against him – a gesture of submission.

On small kopjes there is usually only one family group. The territorial male lives here with several adult females and young females. In such a group, forming a harem, all animals are related.

Young males leave their natal kopjes when they are 16 months old. On kopjes of larger area we usually find several family groups. The females have a range of their own, overlapped by the males' territories. If the kopjes offer enough forage, Bush and Rock hyraxes are sympatric.

The young emigrating males find little protection from enemies in the open grass plains. This means that in kopjes at greater distances exchange of genes is in jeopardy.

For unknown reasons, females seldom leave their natal kopjes. On isolated kopjes, white dappling in the Bush hyrax is a sign of incest.