

Spielverhalten und allgemeine Aktivität bei Schwarzwedelhirschen

Von DIETLAND und CHRISTINE MÜLLER-SCHWARZE¹⁾

Department of Physiology and Behavioral Biology und
Department of Psychology, San Francisco State College, San Francisco²⁾

Herrn Prof. Dr. G. Niethammer zum 60. Geburtstag gewidmet

Inhalt

	Seite
Einleitung und Problemstellung	282
Versuchstiere	284
Methode	284
Ergebnisse	285
Diskussion	287
Zusammenfassung	289
Schrifttum	289

Einleitung und Problemstellung

Bei jungen Säugetieren treten regelmäßig Schübe vermischter, scheinbar funktionsloser Instinktbewegungen auf. Diese Mischung von Verhaltensweisen aus verschiedenen Funktionskreisen wie Kampf, Beutefang, Flucht oder Sexualverhalten wird gewöhnlich „Spiel“ genannt. Obwohl eine der auffälligsten Verhaltenskategorien, verstehen wir die dem Spiel zugrundeliegenden physiologischen und ontogenetischen Prozesse noch nicht. Unserer mangelnden Kenntnis entspricht eine verworrene Terminologie: einmal gibt es keine einfache Definition für Spielverhalten im obigen Sinne, zum andern sind so verschiedene Phänomene wie artspezifische, individuell erworbene, unausgereifte oder unvollständige Koordinationen, Neugierverhalten, Handlungen am Ersatzobjekt, reine Muskelübungen, Training der Sinnesorgane und des Nervensystems, intelligente Handlungen und Wettbewerbe mit festen Regeln bei Tieren oder Kindern (selbst bei Erwachsenen) als „Spiel“ bezeichnet worden. Gemeinsam ist diesen Verhaltenstypen nur, daß sie irgendwie von der „ernsten“ Ausführung ihrer „Muster“ abweichen, seien sie unvollständig oder übertrieben. Verhaltensweisen der Nahrungsaufnahme, die nicht mit wirklichem Fressen enden, werden oft „Spiel“ genannt, gleichgültig, ob sich das Objekt als nicht freßbar erweist oder das Tier schon gesättigt ist. Ebenso wird Kampfverhalten

¹⁾ Mit Unterstützung der U.S. National Science Foundation (grant GB-5593).

²⁾ Seit September 1968: Department of Wildlife Resources, Utah State University, Logan, Utah.

als „Spiel“ bezeichnet, wenn mit einem Ersatzobjekt „gekämpft“ wird, die Intensität der Handlung niedrig ist oder das gleiche Verhalten öfters wiederholt wird. Dies alles macht deutlich, daß der Terminus „Spiel“ für sich allein als Forschungswerkzeug wertlos ist; genaue Bestimmungen müssen hinzukommen. Die in dieser Arbeit behandelten Verhaltensweisen sind darum als „heterogenes, instinktives Infantilspiel“ umgrenzt.

Vor einer experimentellen Analyse der hier umrissenen Spielkategorie ist es unmöglich, sie genau zu definieren. Die meisten in der Literatur angegebenen Kriterien erweisen sich als nicht haltbar oder zumindest als nicht allgemeingültig. Es wurde z. B. oft behauptet, im Spiel seien die einzelnen Instinktbewegungen beliebig kombinierbar und unbegrenzt wiederholbar, d. h. sie entbehrten der reaktions-spezifischen Ermüdung des „ernsten“ Zusammenhangs. Beide Feststellungen treffen für die von uns untersuchten Wanderratten (*Rattus norvegicus*) und Schwarzwedelhirsche (*Odocoileus hemionus columbianus*) nicht zu.

Übrig bleiben vier Eigenschaften des instinktiven Spiels junger Säugetiere, die nach der jetzigen begrenzten Kenntnis allgemeingültig zu sein scheinen:

1. Der biologische Zweck einer Bewegung wird nicht erfüllt. Beispiele: Aufreiten führt nicht zur Kopulation; beim Kämpfen wird der Partner nicht vertrieben.
2. Verhaltensweisen verschiedener Funktionskreise, die sich im Ernstverhalten gegenseitig ausschließen, können zusammen auftreten. Beispiel: Ein 2,5 Monate altes Schwarzwedelhirschweibchen äst, rennt Strecken von 35, 90, 35, 35, 160 und 35 Metern, legt sich kurz hin, springt auf, trinkt Wasser, stößt ein jüngeres Weibchen dreimal mit der Stirn, macht einen Sprung und rennt 5 Meter. Fliehen, Sich-Hinlegen, Trinken und Attackieren folgen einander im Ernstbezug nicht unmittelbar.
3. Die Sequenzen bestimmter Bewegungen sind variabler als im Ernstverhalten. Beispiel: Im Ernstverhalten weniger Wochen alter Schwarzwedelhirsche geht Kopfrucken einer Ortsveränderung voraus. Außerdem können noch 12 weitere Verhaltensweisen nach einem Kopfruck folgen. Im Spiel dagegen können 21 verschiedene Bewegungen nach einem Kopfruck auftreten.
4. Spiel tritt nur nach Befriedigung der wichtigsten Bedürfnisse auf (Schlaf, Nahrungsaufnahme, Sicherheit vor Feinden, Sozialkontakt mit Elter(n)).

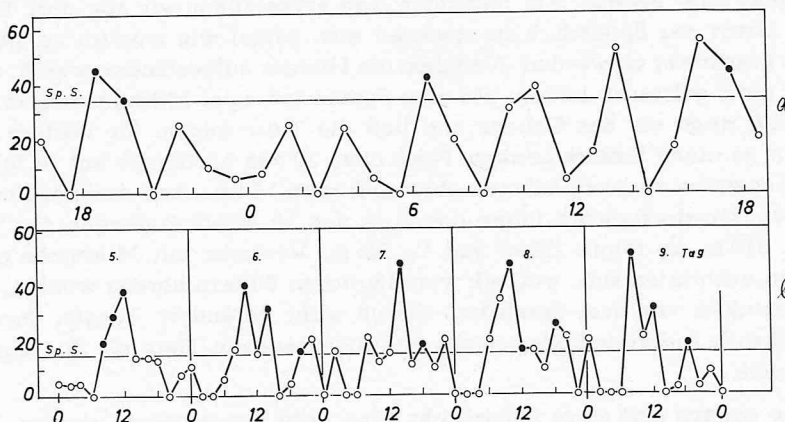


Abb. 1: Aktivitätsphasen mit (Punkte) und ohne Spiel (Kreise). Abszisse: Tageszeit; Ordinate: Aktivitätszeit (in min) pro Stunde. Sp.S. = Spielschwelle. a) Ein 24-Stunden-Zyklus bei einem 4 Monate alten Weibchen des Schwarzwedelhirschs. b) Aktivität und Spiel eines Männchens vom 5. bis 9. Lebenstag.

Unter welchen Voraussetzungen können Schübe von Spielbewegungen auftreten? Junge Schwarzwedelhirsche spielen zweimal täglich, und zwar zu den Zeiten des morgendlichen und des abendlichen Aktivitätsgipfels (Abb. 1 a). Während der ersten 3—4 Lebenswochen, wenn der biphasische Aktivitätsrhythmus noch nicht ausgebildet ist, kommt Spiel nur während der längeren Aktivitätsperioden vor (Abb. 1b). Die „Spielschwelle“ lag z. B. bei einem Männchen in der ersten Lebenswoche bei 15 min langen Aktivitätsperioden, bei zwei anderen Tieren im Alter von 4 Monaten aber bei 34 min. Nicht jede Aktivitätsperiode über dieser Schwelle enthält Spiel.

Es interessiert uns nun, ob es eine spezifische Spielmotivation gibt, oder ob andere Aktivitätsformen an die Stelle des Spiels treten können. In Spielentzugversuchen ließ sich die Spieltendenz nicht „aufstauen“, sondern nach Spielentzug wurden die Aktivitätsperioden länger, die Tiere bewegten sich mehr und zeigten mehr Neugierverhalten (Müller-Schwarze, 1968). Daher prüften wir, ob und wie umgekehrt gesteigerte Lokomotion im Ernstbezug das Spiel beeinflusst.

Versuchstiere

Ein ♂ und 2 ♀♀ des Schwarzwedelhirsches aus der Gegend von San Francisco wurden in einem 20×8 m großen Gehege mit der Flasche aufgezogen. Als das ♂ und ♀₁ 3 Monate alt und ♀₂ 2 Monate alt waren, begannen die Versuche. Zu dieser Zeit waren alle Spielbewegungen voll ausgebildet. Die Versuchsreihe erstreckte sich über die Zeit vom 17. Juli bis 15. August 1967.

Methode

An einem Tag beobachteten wir einen „normalen“ Spielschub entweder morgens oder abends. Am folgenden Tag veranlaßten wir alle drei Tiere, kurz bevor der Spielschub zu erwarten war, soviel wie möglich zu laufen, ohne geschreckt zu werden. Nachdem die Hirsche aufgestanden waren, aber noch nicht gefressen hatten, lief eine Person mit zwei Milchflaschen in den Händen rings um das Gehege und ließ die Tiere folgen. Sie durften alle 3—5 m je einen Schluck trinken. Nach etwa 20 min hörten sie auf zu folgen und begannen zu äsen, nahmen aber noch gern Milch, ohne dafür laufen zu müssen. Durchschnittlich folgte das ♂ in den 10 Wiederholungen des Versuchs 310 m, ♀₁ folgte 120 m und ♀₂ 325 m. Versuche mit Milchgabe ohne Laufen erübrigten sich, weil wir vom täglichen Füttern bereits wußten, daß Milchtrinken vor dem Spielschub diesen nicht verändert. Wegen der beträchtlichen Individualunterschiede benutzten wir die Tiere als ihre eigene Kontrolle.

Die genaue Zeit eines Spielschubs kann nicht vorausgesagt werden. Wir begannen einen Versuch, wenn ein Spielschub innerhalb der nächsten Stunde zu erwarten war. Die Zeitspanne zwischen der Mitte des Experiments und dem Höhepunkt des Spielschubs variierte von 32 bis 129 min.

Ergebnisse

Ein Spielschub des Schwarzwedelhirsches beginnt mit Kopfrucken und Sprüngen. Danach stoßen sich die Tiere gegenseitig mit dem Kopf („Drehstoßen“). Schließlich rennen sie schnell und fangen sich dabei gegenseitig ab, wobei oft ein Tier das andere mit den Vorderhufen schlägt („Hufen“). 58 genau protokollierte Spielschübe dauerten durchschnittlich 30 min. Tab.1 zeigt die Individualunterschiede in der Häufigkeit der typischen Spielbewegungen.

Tabelle 1: Durchschnittliche Häufigkeiten einiger Spielbewegungen bei fünf jungen Schwarzwedelhirschen.

	Aufzucht 1966 ¹⁾		Aufzucht 1967 ²⁾		
	♂	♀	♂	♀ ₁	♀ ₂
Rennen in Metern	437	300	351	336	365
Sprünge	28	30	29	4	12
Drehstöße	24	47	14	6	3
Hufen	2	0	6	1	14
Aufsteigen	2	0	1	1	0

¹⁾ Durchschnitte von 36 Spielschüben,

²⁾ Durchschnitte von 16 Spielschüben.

Nach der experimentell gesteigerten Lokomotion vor dem Spielschub verringerte sich das Rennen beim ♂ von durchschnittlich 455 m auf 200 m, bei ♀₂ von 416 auf 95 m. Beim ♀₁, das im Versuch nur 120 m folgte, verringerte sich das Rennen im Spiel nicht signifikant. Diese Auswirkungen beobachteten wir nur in 7 (von 10) Fällen, in denen der Höhepunkt des Spielschubs 70 min oder weniger auf das Experiment folgte. Die Häufigkeiten von Springen, Drehstoßen, Hufen und Aufsteigen änderten sich nicht. Nur ♀₁ hufte etwas weniger oft, beim ♂ kam etwas weniger Drehstoßen vor ($p = 0,05$). Die anderen typischen Spielbewegungen: Halsverdrehen, Halsrecken, Kopfruck und Kopfschütteln waren für eine statistische Auswertung zu selten.

Um die Intensität eines aus verschiedenen Bewegungen bestehenden Spielschubs ausdrücken zu können, verwendeten wir einen groben Spiel-Index (SI):

$$SI = \frac{1}{10} \cdot \left(\frac{0,5 R, Sch, A, HR + HV, D + 2 Re + 10 Sp + 20 H}{\text{Spielzeit}} + \frac{Re}{\text{Rennzeit}} \right)$$

R = Kopfruck

HR = Halsrecken

Re = Rennen

Sch = Kopfschütteln

HV = Halsverdrehen

Sp = Springen

A = Aufreiten

D = Drehstoßen

H = Hufen

Bei den drei Versuchstieren variierte der SI zwischen 0,3 und 40. Nach dem experimentellen Laufen verringerte sich der SI beim ♂ von durch-

schnittlich 15,88 auf 10,45; bei ♀₁ von 13,22 auf 5,45 und beim ♀₂ von 13,91 auf 8,15. In den 7 Versuchen, in denen 70 min oder weniger zwischen Behandlung und Spielschub lagen, waren die Unterschiede noch größer und

Tabelle 2: Spielindex und Rennen für normale und post-experimentelle Spielschübe (Durchschnitte von je 7 Schüben).

	♂				♀ ₁				♀ ₂			
	Normal	Exper.	RMP ¹⁾	p ²⁾	Normal	Exper.	RMP	MW	Normal	Exper.	RMP	MW
Spielindex	17,8	5,9	0,05	0,013	15,0	1,8	0,05	0,003	16,5	1,9	0,01	0,002
Rennen/Rennzeit	116,2	28,9	0,02	0,013	90,0	5,3	0,008	0,001	113,9	2,2	0,008	0,0001
Rennen in Metern	455	200	0,05	0,064	294	165	0,1	0,064	416	95	0,01	0,008

¹⁾ „Randomization matched pair test“ (nicht-parametrisch).

²⁾ „Mann-Whitney test (nicht parametrisch).“

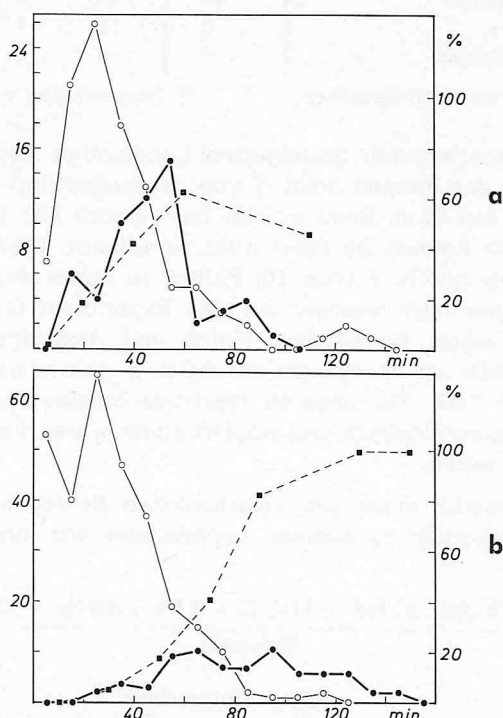


Abb. 2: Die Wahrscheinlichkeit von Spiel (Quadrate mit rechter Ordinate) in Abhängigkeit von der Länge der Aktivitätsperioden (Abszisse). Linke Ordinate: Häufigkeiten von Aktivitätsperioden bestimmter Länge. Kreise: Aktivitätsphasen ohne Spiel; Punkte: A.-Phasen mit Spiel. a) Werte für ein Männchen von der 1. bis zur 7. Lebenswoche. b) Werte für ein Männchen und ein Weibchen im Alter von 3 bis 5 Monaten.

statistisch signifikant mit $p < 0,01$ für das ♂, bis $p = 0,002$ für ♀₂ (nicht-parametrische Signifikanztests, Tab. 2). Tab. 2 zeigt, daß sich die Spiel-Indices normaler und post-experimenteller Spielschübe nicht stärker als die Werte für Rennen allein unterscheiden, d. h. nach dem experimentellen Laufen verringerte sich nur die rennend zurückgelegte Strecke und die Rennzeit wurde länger; die anderen Bewegungsweisen wurden nicht beeinflußt.

Diskussion

Die Beobachtungen und Versuche zeigen die engen Beziehungen zwischen dem instinktiven Spiel und dem allgemeinen Aktivitätsniveau beim Schwarzwedelhirsch. Spiel tritt während der täglichen Aktivitätsgipfel auf. Je länger eine Aktivitätsphase ist, desto wahrscheinlicher wird das Vorkommen von Spielverhalten (Abb. 2). Die Tiere spielen besonders häufig, nachdem sie geschlafen, gekotet, uriniert und gefressen haben und noch nicht müde sind. Eine Serie von Spielbewegungen folgt sehr oft auf ruhiges Umherstehen, Sich-Lecken oder Sich-Kratzen, dem Zustand des „entspannten Feldes“ (Bally 1945). Groos (1930) und Meyer-Holzapfel (1956) haben einen „unspezifischen Betätigungsdrang“ als Quelle des Spiels angenommen. Die Ethologie hat bisher einer „unspezifischen Tendenz zum Aktivsein“ skeptisch gegenübergestanden. Daher wurde wiederholt ein spezieller „Spieltrieb“ postuliert (z. B. Brownlee 1954). Ob Spiel eine eigene

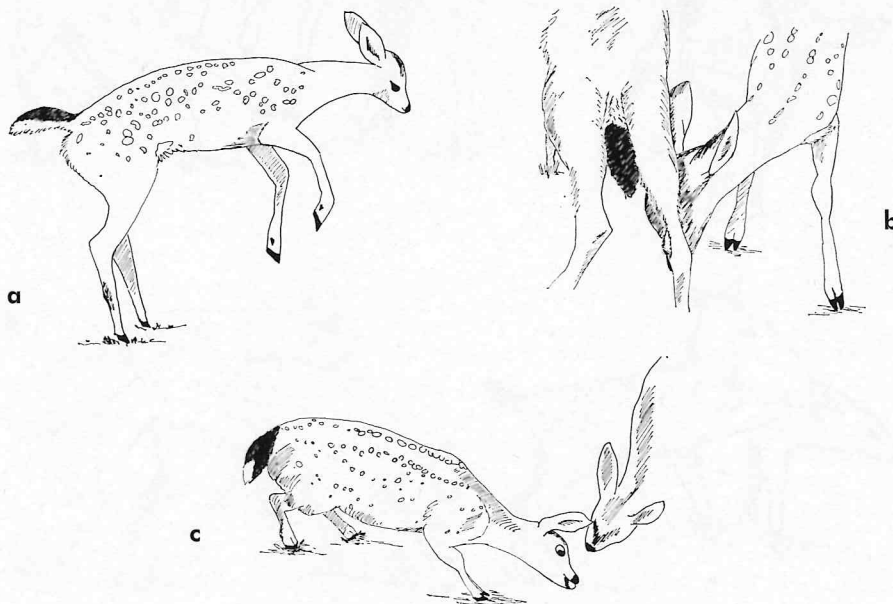


Abb. 3: Spiel-Bewegungen bei Schwarzwedelhirschen. a) Springen (♂); b) Drehstoßen (♂); c) Halsverdrehen (♀).

Motivation besitzt, muß von Art zu Art neu untersucht werden. Zumindest für den Schwarzwedelhirsch muß die Frage eher verneint werden, da Spielentzug nicht zu gesteigerter Spielbereitschaft führte. Die stattdessen beobachteten längeren Aktivitätsphasen, mehr Umherlaufen und Explorieren, zeigen den fakultativen Charakter des Spiels. Zumindest für eine begrenzte Zeit gibt es Alternativen, durch die sich der angenommene „allgemeine Aktivitätsdrang“ ausdrücken kann. Freilebende junge Schwarzwedelhirsche, die wir in der Hastings Reservation der Universität von Kalifornien beobachteten, liefen beim Äsen weit mehr als unsere Versuchstiere im Gehege und spielten dafür weniger. Umgekehrt kam eines unserer handaufgezogenen Weibchen meist nur ganz kurz zum Trinken aus seinem Lager hervor, aber sprang und rannte stattdessen vehement während dieser kurzen Aktivitätsphasen.

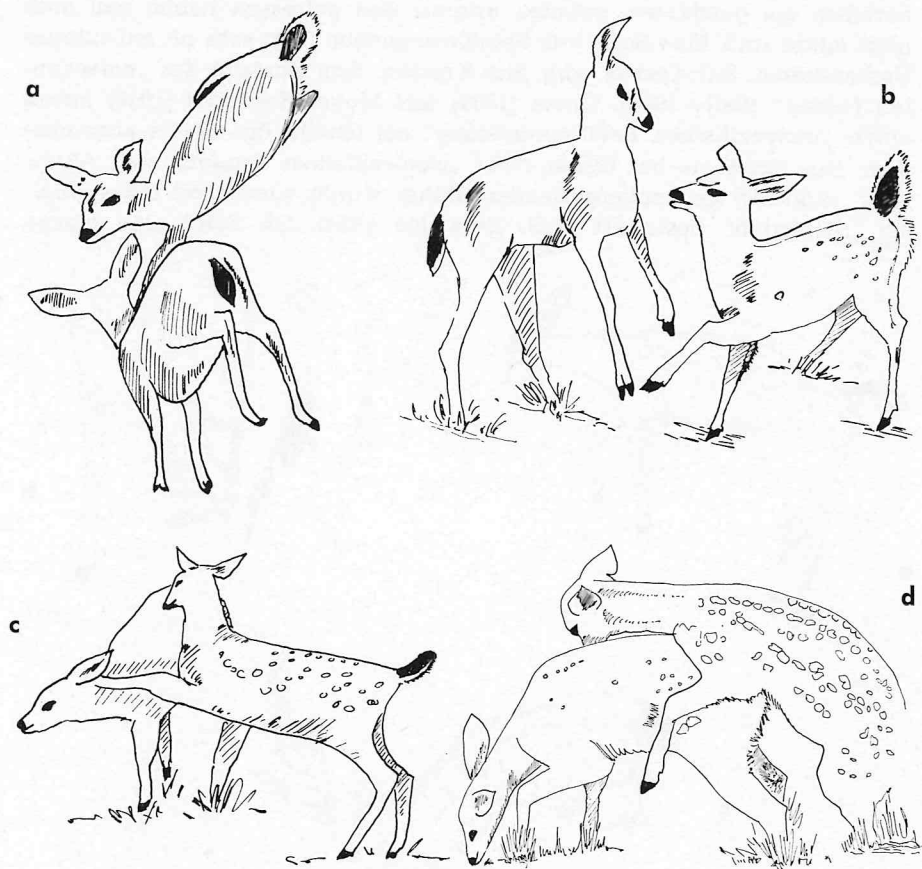


Abb. 4: Weitere Spiel-Bewegungen: a) Rennen mit gegenseitigem Abfangen; b) ♀ (links) erhebt sich, um ♂ zu hufen; c) ♀ huft ♀; d) Aufreiten eines ♂ auf ein ♀.

Unter natürlichen Bedingungen werden junge Säugetiere oft für längere Zeit durch Störungen durch Raubfeinde oder Menschen, schlechtes Wetter, Abwesenheit der Eltern oder Krankheit am Spielen verhindert. Die Auswirkungen solchen natürlichen Spielentzugs sind unbekannt. Weder wissen wir, wieviel Spiel ein Säugetier unbedingt braucht, noch genau, wozu es das Spiel braucht. Das Spiel kann sowohl für länger dauernde Entwicklungsprozesse (allgemeine Entwicklung des Nerven- und Muskelsystems, Einübung spezifischer Verhaltensweisen) als auch für das junge Tier unmittelbar (Regulierung des Aktivitätsrhythmus, Verkürzung der Aktivitätsperioden als Schutz vor Raubfeinden, Anregung des Stoffwechsels, Aufrechterhaltung der Reaktionsfähigkeit von Sinnesorganen, Nerven- und Muskelsystem, Sozialisierung) wichtig sein.

Außer zur allgemeinen Aktivität bestehen auch enge Beziehungen bestimmter Spielverhaltensweisen zu den gleichen Bewegungen im Ernstbezug. Werden z.B. junge Wanderratten experimentell gezwungen, sich gegen eine ausgestopfte erwachsene Ratte zu verteidigen, so treten danach im Spiel weniger Kampfbewegungen auf (Müller-Schwarze 1966.).

Die Ergebnisse des Lokomotionsexperiments könnten auch so gedeutet werden, daß eine spezifische Spielmotivation existiert und jede der einzelnen Bewegungen ihrer eigenen Schwellenerniedrigung und Ermüdung unterliegt wie etwa die Verhaltensweisen des Beutefangs bei Raubtieren. Eine endgültige Aussage ist noch nicht möglich, da die experimentelle Analyse des Spielverhaltens kaum begonnen hat. Wir sind noch weit entfernt von einer vergleichenden Ethologie des Spielverhaltens der Säugetiere oder gar der ontogenetischen Prozesse bei Vögeln und Säugetieren.

Zusammenfassung

Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnis des Säugetierspiels wird kurz besprochen. Aus Beobachtungen und Experimenten geht hervor, daß beim Schwarzwedelhirsch „heterogenes instinktives Infantilspiel“ enge Beziehungen zum allgemeinen Aktivitätsniveau besitzt und einer eigenen Motivation zu entbehren scheint. Es wird angenommen, daß diese Befunde allgemeinere Gültigkeit haben.

Schrifttum

- Bally, G. (1945): Vom Ursprung und den Grenzen der Freiheit; eine Deutung des Spiels bei Tier und Mensch. Basel.
- Brownlee, A. (1954): Play in domestic cattle in Britain: an analysis of its nature. — Brit. Vet. Journ. 110, p. 48—68.
- Groos, K. (1930): Die Spiele der Tiere. Dritte Aufl. Jena.
- Meyer-Holzappel (1956): Über die Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen. — Z. Tierpsychol. 13, p. 442—462.
- Müller-Schwarze, D. (1966): Experimente zur Triebspezifität des Säugetierspiels. — Die Naturwiss. 53, p. 137—138.
- (1968): Play deprivation in deer. — Behaviour 31, p. 144—162.

Anschrift der Verfasser: Dr. Dietland u. Christine Müller-Schwarze, Dept. of Wildlife Resources, Utah State University, Logan, Utah 84 321, USA.