

Fachbereich Biologie der Universität Regensburg

Die Bedeutung familienzusammenhalt bei der sozialen Wüstenassel  
*Hemilepistus reaumuri* Audouin u. Savigny  
(Crustacea, Isopoda, Oniscoidea)

Von K. EDUARD LINSENMAIR\*)

Mit 2 Abbildungen

Eingegangen am 31. 1. 1972

Inhalt: A. Einleitung und Problemstellung S. 131. — B. Beobachtungsgebiete und -zeit S. 132. — C. Ergebnisse: I. Grundlegende Beobachtungen und Experimente: 1. Das Verhalten der Jungen gegenüber Artgenossen und arteigenen Höhlen während ihrer ersten Ausflüge S. 132, 2. Reaktionen der erwachsenen Asseln gegenüber fremden Jungen S. 134, 3. Familienzusammenhalt, ihre Wahrnehmung und erste Annahmen über ihre Natur S. 134; II. Isolationsexperimente: 1. Einige Jungtiere einer Familie werden isoliert S. 135, 2. Die Eltern werden von ihren Jungen isoliert S. 140; III. Austauschexperimente: 1. Erlernen Eltern neue Familienkennzeichen? S. 143, 2. Welchen Anteil haben die Eltern an der Bildung des Familienzusammenhalts? S. 145, 3. Neulernen oder Umlernen? S. 149; IV. Untersuchungen über die Natur der familienzusammenhaltlichen Abzeichen S. 150, 1. Spielen aus der Umgebung stammende, am Körper haftende Substanzen eine wesentliche Rolle beim Zustandekommen des Familienzusammenhalts? S. 150, 2. Wird das Abzeichen von der Zusammensetzung der Nahrung beeinflusst? S. 150, 3. Untersuchungen zur Sekrethypothese S. 152. — D. Diskussion S. 156. — Zusammenfassung S. 160. — Summary S. 161. — Literaturverzeichnis S. 162.

### A. Einleitung und Problemstellung

Frühere Beobachtungen (LINSENMAIR und LINSENMAIR 1971)<sup>1)</sup> hatten gezeigt, daß die von der nordafrikanischen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* gebauten Höhlen vom Spätsommer bis zum Winterende Gruppen ausgewachsener Individuen beherbergen. Farbmarkierungen der Insassen bestimmter Bauten erbrachten den Nachweis, daß es sich um geschlossene Gemeinschaften handelt: Von der oder den wachhaltenden Asseln wurden nie Artgenossen aus einer anderen Höhle eingelassen; nur Asseln, die sich bereits bei Beobachtungsbeginn in der Höhle befanden, erhielten nach der Rückkehr von einem Ausflug oder nach experimenteller Isolation Zutritt. *Insassen verschiedener Bauten müssen sich demnach in irgendwelchen Eigenschaften deutlich unterscheiden.*

Die Höhlengemeinschaften lösen sich zu Frühjahrsbeginn auf. Es folgt, wie auch bei der verwandten Art *Hemilepistus aphganicus* (SCHNEIDER 1971), eine Wanderphase, an deren Ende man in den bewohnten Höhlen regelmäßig Pär-

\*) Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.  
Meiner Frau danke ich für ihre wertvolle Hilfe bei den Freilandversuchen.

<sup>1)</sup> Diese Arbeit wird im folgenden nur mit L. L. 1971 zitiert.

chen findet. Es sind monogame Paare; ihr Zusammenhalt wird durch individuelle Bindung der Partner aneinander und ihre gemeinsame Bindung an eine bestimmte Höhle gesichert (L.L. 1971; gleichartige Verhältnisse scheinen auch bei *H. rhinoceros* [MARIKOVSKY 1969] und *H. aphganicus* [SCHNEIDER 1971] vorzuliegen, doch fehlt in beiden Fällen eine experimentelle Überprüfung).

Die im Spätsommer und Winter in den Höhlen gefundenen geschlossenen Gemeinschaften zählten nie mehr Mitglieder, als ein ♀ bei einem „Wurf“ zur Welt bringen kann. Aufgrund dieser Tatsache und des monogamen Paarzusammenhaltes wegen war bereits ohne kontinuierliche Beobachtung die Vermutung naheliegend, wir könnten es bei den Gemeinschaften mit *Familienverbänden* und bei deren Erkennungsmerkmalen mit *familienpezifischen* „Abzeichen“ zu tun haben.

Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, diese beiden Annahmen durch langdauernde Freilandbeobachtungen und Experimente zu überprüfen.

## B. Beobachtungsgebiete und -zeit

Den größten Teil unserer Untersuchungen führten wir, wie schon 1969 und 1970 (siehe L.L. 1971, dort nähere Angaben), 15 km SSE von Gabes in Südtunesien durch. Zu Vergleichsbeobachtungen suchten wir auch weiter im Landesinneren gelegene Vorkommen (bei Gafsa und Kebili) und eine Population bei Biskra in Algerien auf (wo nicht vom Mittelmeer gemilderte saharische Klimabedingungen herrschen).

Die hier zusammengefaßten Freilanduntersuchungen erstreckten sich über die Monate Mai bis Juli 1971. Ergänzende Laborversuche fanden zum Teil von Februar bis April, zum Teil von August bis Oktober 1971 statt.

## C. Ergebnisse

### I. Grundlegende Beobachtungen und Experimente

#### 1. Das Verhalten der Jungen gegenüber Artgenossen und arteigenen Höhlen während ihrer ersten Ausflüge

Im Freiland halten sich die Jungen nach dem Verlassen der Bruttaschen noch ca. 14 bis 20 Tage ausschließlich innerhalb der — immer zumindest von einem Elternteil bewachten — Geburtshöhle auf. Sie leben während dieser Zeit von Nahrung, die die Eltern in die Höhle eintragen.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen von SCHNEIDER (1971) an *H. aphganicus* konnten wir nach dem Schlüpfen der Jungen immer eine sprunghafte Zunahme der Sammelaktivität (= Zahl der Sammeläufe pro Aktivitätsphase) der adulten Höhleninsassen auf das 20- bis 100fache beobachten. Sobald die Jungen etwa halb erwachsen sind, stellen die Adulten diese Tätigkeit fast vollständig ein. Futter wird dann in nennenswerter Menge nur noch von den Jungen selbst eingetragen.

Entfernt man die Eltern aus der Höhle, dann sterben 5 bis 12 Tage alte Jungtiere während der folgenden 2 bis 4 Tage (bei  $n = 20$  Familien überprüft). Dasselbe geschieht, wenn man die Eltern ( $n = 15$ ) im Laborversuch bei ihrem Nachwuchs in der Höhle läßt, ihnen aber keine zum Eintragen geeigneten Nahrungsstücke bietet. Auch größere Junge, die ihre Höhle bereits regelmäßig zur selbständigen Futtersuche verlassen, bleiben, solange sie noch nicht halberwachsen sind, auf die von den adulten Höhleninsassen eingetragene Zusatznahrung angewiesen: Waren sie bei der Trennung von den Erwachsenen 1 bis 2 Wochen außenaktiv, so überlebten sie 6 bis 12 Tage ( $n = 12$  Höhlengemeinschaften), 3 bis 4 Wochen Außenaktive blieben 14 bis 25 Tage am Leben ( $n = 18$  Höhlengemeinschaften).

Wie die Resultate von Kontrollversuchen zeigen, scheint die Hauptursache des frühen Todes die mangelhafte Ernährung und nicht z. B. der nach dem Verlust der Eltern fehlende Schutz vor Feinden zu sein: In 5 Kontrollhöhlen hausende elternlose Junge, denen wir täglich

Futter in die Höhle stopften, die sonst aber unter gleichen Bedingungen wie die nicht gefütterten lebten, entwickelten sich während der 1½monatigen Versuchszeit normal, d. h. es nahm weder ihre Zahl stark ab, noch blieben sie im Wachstum zurück. (Eine detaillierte Behandlung des Sammelverhaltens und seiner Bedeutung für die Höhlenbewohner wird an anderer Stelle erfolgen.)

Erstmalig außenaktive Jungtiere sind etwa 3 bis 4 mm lang und haben 3 bis 4 Häutungen hinter sich. Junge Asseln, die bei einem ihrer ersten Ausflüge in die nächste Umgebung einer fremden Höhle geraten, drehen meist schon kurz vor, spätestens am Eingang selbst ab. Dabei braucht es nicht zu einem Berührungskontakt mit der wachehaltenden Assel gekommen zu sein. Auch beunruhigte oder 2 bis 48 Stunden isoliert gehaltene Jungtiere versuchen nicht, in einen fremden Bau einzudringen. Setzt man sie an ihre eigene Höhle zurück, dann laufen sie immer schnell und ohne zu zögern in den Eingang.

Junge, die außerhalb der eigenen Höhle auf eine fremde adulte Assel stoßen und sie dabei mit den Fühlerspitzen<sup>2)</sup> berühren, fliehen sofort. Treffen sie unter sonst identischen Bedingungen mit einem Elternteil zusammen, dann lassen sie sich bei ihrer momentanen Tätigkeit nicht im geringsten stören. (Junge, die ihrerseits eine sie berührende erwachsene Assel nicht betasten können, flüchten unterschiedslos vor fremden Adulten und den eigenen Eltern.)

Jungtiere ( $n > 50$ ), die man nach mehrstündiger Isolation an eine künstliche Höhle<sup>3)</sup> setzt, gehen — zwar sehr zögernd, aber doch regelmäßig — in den Eingang. Befindet sich nun innerhalb der Höhle eine fremde adulte Assel, so fliehen die Jungen schon nach der ersten Fühlerberührung. Handelt es sich jedoch bei der erwachsenen Assel um einen Elternteil, dann bemühen sich die Jungen sofort um Einlaß. (Sie verhalten sich dabei wie der „Eindringling“ gegenüber einem höhlenbesitzenden potentiellen Geschlechtspartner; siehe L. L. 1971.)

Jungtiere benehmen sich gegenüber jungen Wüstenasseln aus anderen Bauten wie gegenüber fremden Erwachsenen: nach einem Fühlerkontakt fliehen sie. Geschwister, die irgendwo aufeinander stoßen und sich gegenseitig befühlen, reagieren nicht mit Flucht und nie mit Angriff.

Jungtiere, die etwas größer (ca. 5 bis 10 mm) sind und aus verschiedenen Familien stammen, greifen sich nach Fühlerkontakt an. Auf neutralem Boden, d. h. nicht in unmittelbarer Nähe der Heimhöhle eines Beteiligten, verjagt immer derjenige, der den Angriff startet, den anderen. Jungtiere, die schon wenigstens 1 cm lang (= halberwachsen) sind, reagieren bei einer Begegnung auf neutralem Boden normalerweise nicht mehr aufeinander.

*Alle vorstehend geschilderten Befunde gelten auch für 8 bis 10 Tage alte Jungtiere, die aus ihren Höhlen ausgegraben wurden, bevor sie diese zum erstenmal verlassen hatten* ( $n = 5$  Höhlen mit jeweils 58 bis 87 Jungtieren). Die Jungen sind also schon vor ihrem ersten Ausflug aus der Höhle fähig:

1. ihre Höhle und die unmittelbare Umgebung ihres Höhleneingangs von fremden Höhlen und deren Eingangsumgebung zu unterscheiden;
2. ihre Eltern sowohl innerhalb als auch außerhalb der Höhle von fremden Adulten zu unterscheiden und
3. ihre Geschwister an jedem beliebigen Ort von Jungen zu unterscheiden, die aus fremden Höhlen stammen.

<sup>2)</sup> Hier und im folgenden sind immer die zweiten und nie die ersten sehr stark reduzierten Antennen gemeint.

<sup>3)</sup> Künstliche Höhlen: 30 cm × 30 cm × 25 cm messende Schüsseln wurden mit durchfeuchtem Feinsand gefüllt; nach dem Feststampfen bohrten wir mit einem runden Holzstab 1 cm weite, 15 bis 25 cm tiefe Höhlen.

## 2. Reaktionen der erwachsenen Asseln gegenüber fremden Jungen

Junge, die noch nicht wenigstens halberwachsen sind, meiden fremde Höhlen. Es bedarf daher meist der Anwendung von Gewalt oder experimenteller Tricks, um sie zum Betreten einer fremden Höhle zu veranlassen. Darauf soll hier nicht eingegangen werden. Die Frage, die im Moment interessiert, ist lediglich: Wie verhalten sich die Adulten beim Zusammentreffen mit fremden Jungtieren in oder direkt an ihrer Höhle? In Hunderten von Experimenten erhielten wir dasselbe Ergebnis: Die Adulten reagierten ausnahmslos aggressiv, auch gegen erstmalig außenaktive und auch gegen etwa 10 Tage alte Asseln, die ihre elterliche Höhle noch nicht freiwillig verlassen hatten; *nie ließen sie fremde junge Asseln in ihre Höhle ein.*

Kleine Junge, die nicht sofort die Flucht ergreifen, laufen Gefahr, vom schlagenden (L. L. 1971) Wächter zer- oder angequetscht zu werden. Solche verletzte, aber auch vollständig intakte Jungtiere, die nicht schnell genug das Weite suchen, werden manchmal gepackt und verzehrt. Während die adulten Wüstenasseln in der Mehrzahl der Fälle bei einem Kontakt innerhalb der Höhle das auch gegenüber fremden Erwachsenen übliche Abwehrverhalten zeigen und keine Fangversuche unternehmen, bemühen sie sich bei einer Begegnung außerhalb der Höhle regelmäßig, jedes nicht wenigstens 8 bis 10 mm große Jungtier zu fangen. Da bei den kleinen Asseln die Fühlerberührung einer fremden erwachsenen meist sofortige Flucht auslöst, und da die Adulten Junge nach unseren Beobachtungen nur tastend und nicht z. B. optisch verfolgen können, ist die Fangquote nicht allzu hoch. (Trotzdem dürfte dem Kannibalismus innerhalb der bevorzugt besiedelten Areale eine nicht unerhebliche Bedeutung bei der Regulation der Populationsdichte zufallen.) Nach erfolgreichem Zugriff wird das Junge entweder an Ort und Stelle vollständig verzehrt oder nur angenagt und der Rest dann als Futter für den eigenen Nachwuchs eingetragen.

Ihre eigenen Jungen greifen die Eltern — unter natürlichen Bedingungen — niemals an, wann und wo immer sie ihnen auch begegnen.

## 3. Familienspezifische Abzeichen, ihre Wahrnehmung und erste Annahmen über ihre Natur

Die Jungtiere unterscheiden, wie die geschilderten Beobachtungen und experimentellen Ergebnisse eindeutig beweisen, bereits bevor sie ihre Höhle zum erstenmal verlassen haben, Familienangehörige von Fremden. Sie zeigen unter normalen Umständen auch in den folgenden Wochen und Monaten nicht die geringste Neigung, in fremde Bauten einzudringen. Das ist sehr sinnvoll, denn sie werden spätestens vom 8. bis 10. Lebenstag an von fremden Adulten (unabhängig davon, wie alt deren Nachwuchs ist) immer als fremd erkannt. Ein Eindringungsversuch wäre daher nicht nur ein nutzloses sondern sogar ein lebensgefährliches Unterfangen. Von seiten der Adulten und von seiten der Jungtiere sind Sicherungen gegen Familienvermischungen in das Verhalten eingebaut: Unter natürlichen Umständen kann es zwischen verschiedenen Familien nicht zu einem Jungenaustausch kommen. Bei den Merkmalen, an denen die Eltern ihre eigenen Jungen und diese ihre Geschwister erkennen, muß es sich deshalb um *familienspezifische Eigenschaften* handeln, geht man nicht von der — weiter unten widerlegten — Annahme aus, daß jedes Familienmitglied jedes andere individuell kennt (vgl. dazu S. 148).

Reaktionen, die zeigen, daß ein Artgenosse als familienzugehörig oder als fremd angesehen wird, treten immer erst nach einer Fühlerberührung auf. Amputiert man Elterntieren ( $n = 15$ ) das jeweils letzte Glied der zweiten Antennen (oder nur deren distales Ende mit dem fingerförmigen Endzapfen), dann behandeln sie auch fremde Junge wie eigene: Bemühen sich diese um Zutritt zur Höhle, so erhalten sie ihn. Ein amputiertes Elterntier, das außerhalb der Höhle mit fremden Jungen in Kontakt kommt, unterläßt immer die sonst üblichen Fangversuche. Auch die Reaktionen von Jungtieren ( $n > 100$ ), deren Antennenspitzen abgeschnitten oder mit Lack überzogen wurden, ließen zweifelsfrei erkennen, daß sie nicht mehr zu den Unterscheidungen zwischen fremd und familienzugehörig fähig waren: Sie betrachteten entweder jeden Artgenossen als Familienmitglied, was sehr lebensverkürzend wirkte, oder sie verhielten sich gegenüber jedem — auch den eigenen Geschwistern und Eltern gegenüber — gleichermaßen ängstlich. Da sich die Jungen dann, selbst wenn sie ihre Höhle nach einem Ausflug wiederfanden, nicht mehr hinein „wagten“, führte auch diese Reaktionsweise unter natürlichen Bedingungen zum sicheren Tod.

Beim Erkennen der Familienzugehörigkeit liegen dieselben Verhältnisse wie beim individuellen Erkennen des Paarpartners vor: Auch dort geht diese Fähigkeit mit der Amputation des jeweils distalen Segments der 2. Antennen verloren. Wie beim individuellen Erkennen spricht auch hier allein die zu fordernde sehr große Variabilität der relevanten Merkmale (Verwechslungen konnten bei Hunderten von Beobachtungen und Hunderten von Experimenten nie gesehen werden) eher für chemische und gegen taktile Kennzeichen (siehe die Diskussion dieser Frage bei L. L. 1971; vgl. S. 154).

Falls es sich bei den familienspezifischen Abzeichen tatsächlich um chemische Merkmale handelt, sind für deren Herkunft zwei verschiedene Quellen denkbar:

1. es handelt sich um Substanzen, die aus der Umgebung stammen („Körperhaftgerüche“) oder
2. die chemischen Merkmale werden vom Träger selbst produziert (1. und 2. schließen sich selbstverständlich nicht aus).

Isolationsexperimente sollten Aufschluß darüber geben, wie schnell sich die Merkmale nach einer Auftrennung der Familien in zwei oder mehr Gruppen ändern. Daraus könnten sich wichtige Hinweise auf ihre Herkunft ergeben.

## II. Isolationsexperimente

### 1. Einige Jungtiere einer Familie werden isoliert

Zur Methode: 5 bis 30 Junge wurden jeweils zu Beginn einer — in seltenen Fällen auch zwei aufeinanderfolgender — Aktivitätsphase(n) beim Verlassen ihrer Höhle direkt am Eingang abgefangen. Verwechslungen mit Jungtieren aus anderen Höhlen waren auf diese Weise ausgeschlossen. Wir setzten sie in kleine geschlossene Plastikgefäße (Grundfläche  $8 \text{ cm} \times 8 \text{ cm}$ ), deren Boden 0,5 cm bis 2,5 cm hoch mit Feinsand aus dem Biotop bedeckt war. Die Zusammensetzung des Futters entsprach in qualitativer Hinsicht etwa dem von den Eltern eingetragenen. Der Boden wurde so feucht gehalten, daß die rel. Luftfeuchte immer 80 % bis 100 % betrug. Die Eltern und die restlichen Jungen beließen wir in ihrer Höhle. Im Wachstum bestanden zwischen den beiden Gruppen keine wesentlichen Unterschiede: die Isolierten waren im Mittel etwas größer und häuteten sich nach längerer Gefangenschaft im Durchschnitt einige Tage früher als ihre nicht isolierten Geschwister. Die Ursache dieser Differenzen muß im unterschiedlichen Nahrungsangebot gesucht werden. Den Isolierten stand immer beliebig viel Nahrung zur Verfügung, was unter natürlichen Bedingungen nicht der Fall ist (vgl. Fußnote 2, S. 132).

Nach verschieden langer Isolationszeit wurden die Jungen einzeln an fremde und an die eigene Höhle gesetzt. Beobachtet wurden: a. die Reaktionen der nicht isolierten Geschwister und Eltern auf die „Heimkehrer“ und b. die Verhaltensweisen der Isolierten gegenüber ihren eigenen und fremden Höhlen und gegenüber familienzugehörigen und fremden Asseln. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tab. 1 zusammengefaßt.

Tab. 1: Isolationsexperimente — ein Teil der Jungtiere wird aus der natürlichen Höhle gesetzt

Familien-Nr.	Zahl der zurückgesetzten Isolierten	Isolationszeit in Tagen	Reaktionen der zurückgesetzten Jungtiere				
			Erkennen von Höhle u. / oder Eltern u. Geschwistern	Intensives Bemühen >15 Min. trotz Abwehr des Wächters	Kein Erkennen der eigenen Höhle, Abdröhnen vor Kontakt mit Insassen	Kein Eindringversuch trotz Betasten des Wächters	Intensives Bemühen an fremden Höhlen
1.	8	4	8				-
2.	11	6	11				-
3.	6	7	6				-
4.	7	8	7				-
5.	2	10	2				-
6.	5	14	5				-
7. 8.	17	14	14		3		-
9. 10.	14	14	13	6	1		-
11. 12.	6	15	6				-
13.	12	15	12	8			-
14. 15. 16.	33	17	6		4	23	-
17.	4	18	4	4			-
18.	7	18	5		2		-
19.	3	19	3				-
20.	8	19	3	1		5	-
21.	7	19			7		-
22.	3	20	3	2			-
23. 24. 25.	17	22	12		5		-
26.	6	23	4	3		2	-
27.	5	26			5		-
28. 29. 30. 31.	17	32 - 35				17	-

\* Diese Jungen wurden von den Eltern nach längerer Abwehr schließlich eingelassen, + (bzw. —) bedeutet, daß sämtliche Jungtiere gleichartig reagierten. ± zeigt an, daß dem in der betreffenden Spaltenüberschrift bezeichneten Verhalten untergeordnet werden

#### a. Reaktionen der Eltern und nicht isolierten Geschwister

Junge, die bis zu 14 Tage isoliert waren, wurden, obwohl sie sich während dieser Zeitspanne bis zu dreimal gehäutet haben konnten, z. T. ohne jede Behinderung von den Eltern und nicht isolierten Geschwistern in die Höhle eingelassen. Junge, die nicht gleich Zutritt erhielten, wurden deutlich anders behandelt als fremde Jungtiere. Falls die wachhaltende Assel nach ihnen schlug, dann — mit einer Ausnahme (Nr. 10) — nur kurzzeitig nach der ersten Fühlerberührung.

Normalerweise blockiert der Wächter lediglich einige Sek. bis zu 3 Min. den Eingang und betastet während dieser Zeit das Jungtier sehr eingehend. Von ihren nicht isolierten Geschwistern wurden diese Jungen — wenn überhaupt — nur leicht und vorübergehend angegriffen.

Junge, die 14 bis 19 Tage isoliert waren, stießen teilweise auf nachdrückliche Abwehr der Adulten und nicht isolierten Geschwister. Sie wurden aber, wenn sie sich lange und intensiv bemühten, nach manchmal mehr als 1/2 stündiger Abwehr

entfernt und nach verschieden langer Isolationszeit an fremde und die eigene Höhle zurück- (s. Text)

Reaktionen der adulten Wächter				Reaktionen der nicht - Isol. Geschwister	
Einlassen ohne Behinderung	Kurzzeitiges Blockieren, leichtes Schlagen	Blockieren, Schieben, Schlagen > 2 Min. letztlich Einlassen	endgültige Abwehr	feindlich	nicht feindlich
8					+
11					+
6					+
7					+
2					+
5					+
	14				±
4	2	7			±
1	5				+
	4	8		+	
		6		1 x +	5 x +
		3	1	+	
	5			+	
	3				±
			3	+	
				keine	Begegnung
		(1)*	3	+	
		(4)*	12	+	
		(1)*	3	+	
				+	
				keine	Begegnung

dann aber immer endgültig von den nichtisolierten Geschwistern vertrieben. die Reaktionen zumindest einiger Jungtiere nicht eindeutig kategorisierbar waren, eher aber konnten als dem konträren.

dann doch in die Höhle eingelassen. Die Eltern versuchten nie, diese Jungen zu fangen und zu verzehren.

Bei Trennungszeiten von mehr als 19 Tagen wurden die Isolierten sehr häufig von ihren Geschwistern in und am Bau heftig angegriffen. Auch die Adulten wehrten sie in den meisten Fällen endgültig ab. Mehrfach kam es allerdings vor, daß solche Jungtiere von einem Elternteil noch eingelassen, vom anderen aber immer vertrieben wurden. Manchmal erlaubten ihnen auch beide Adulte

noch den Eintritt, aber die nicht isolierten Geschwister verjagten sie oder brachten sie sogar um.

Wenn die beiden Elterntiere oder diese und die Jungen „verschiedener Meinung“ über Familienzugehörigkeit oder Fremdheit eines nach langer Isolation zurückgesetzten Jungtieres waren, dann zeigte sich stets, daß der Wächter nur die erste, nicht aber die allein entscheidende Kontrollinstanz ist. Junge, die ein Elternteil als Wächter ablehnt, werden nicht deshalb für ihn akzeptabel, weil sie nach einer Wachablösung von seinem Partner eingelassen werden. Umgekehrt kann es vorkommen, daß der Wächter Junge, denen er nur zögernd Zutritt gewährt, nach einiger Zeit angreift, wenn sie vom unter ihm sitzenden Partner immer wieder aus der Höhle gejagt werden.

Die Zeitangaben gelten nur für feucht gehaltene Jungtiere. Junge, die wir zunächst versehentlich und dann auch einige Male experimentell bei 30 % bis 60 % rel. Luftfeuchte hielten, wurden zum Teil bereits nach zwei- bis viertägiger Isolation nicht mehr in die elterliche Höhle eingelassen. Zur Klärung dieser Frage müssen aber noch zahlreiche Versuche durchgeführt werden.

#### b. Reaktionen der isolierten Jungtiere

Auch nur kurzzeitig (2 bis 4 Tage) isolierte Junge benehmen sich nach dem Zurücksetzen an die elterliche Höhle deutlich unsicherer als ihre nicht isolierten Geschwister. Diese „Ängstlichkeit“ nimmt mit der Dauer der experimentellen Trennung zu. Es fällt dem Beobachter aber trotzdem meistens nicht schwer, zu entscheiden, ob ein Jungtier seine Höhle und/oder seine Eltern und Geschwister wiedererkennt: Ein Jungtier z. B. wagt es nach längerer Isolationszeit zunächst nicht, in die elterliche Höhle zu kriechen. Am Eingang oder kurz davor schreckt

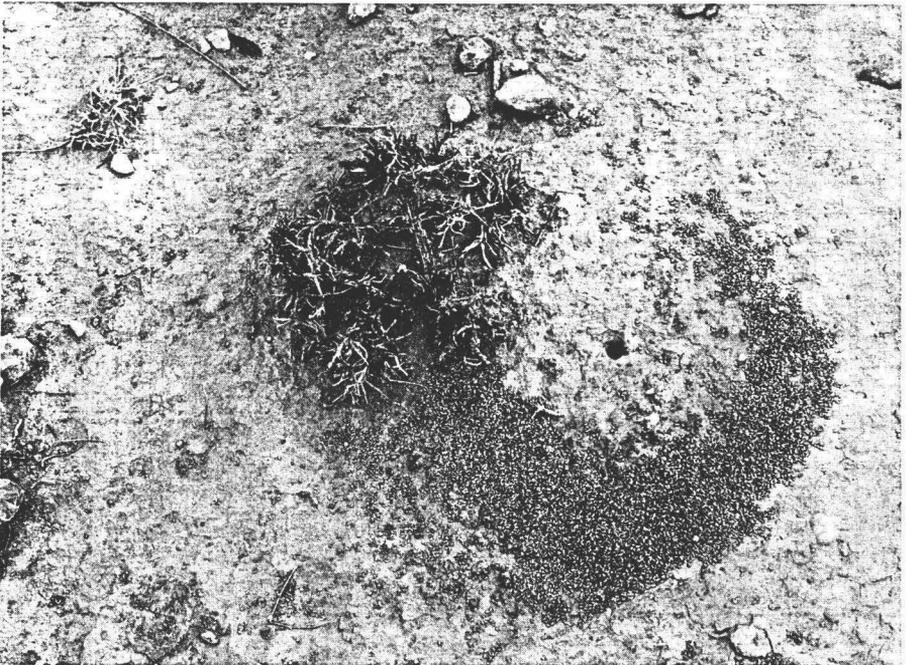


Abb. 1: Der Kot wird bei der täglichen Höhlenreinigung meist 6 bis 15 cm vom Eingang entfernt deponiert. Der dabei entstehende Kotwall und die von ihm eingeschlossene Fläche tragen das Familienabzeichen

es immer wieder zurück, noch bevor es Kontakt mit einem Familienmitglied aufnehmen konnte. Es bleibt aber im Kotwall (siehe Abb. 1) gefangen, wie ein phobisch reagierendes *Paramecium* in der optimalen Zone eines Konzentrationsgefälles: Sobald es am äußeren Rand des Walls anlangt, dreht es um und sucht den Eingang von neuem. Früher oder später geht es in den Bau und kommt dort, oder schon vorher in Eingangsnähe, mit einem Elternteil oder einem Geschwister in Berührung: In diesem Augenblick verschwindet oft jede Ängstlichkeit. Das Jungtier drängt sich in die Höhle. Es läßt sich dann, eine Zeitlang, auch nicht von einem intensiv schlagenden Wächter oder von aggressiven Geschwistern vertreiben. Setzt man eines der auf diese Weise reagierenden Jungen irgendwann im Lauf des Versuchs an eine fremde Höhle (was bei allen Versuchen zur Kontrolle mehrfach geschah), dann löst eine Berührung mit dem fremden Kotwall normalerweise kein Suchen nach dem Eingang aus, sondern das genau konträre Verhalten: Die Assel strebt gerichtet und schnell von dieser Höhle und dem zugehörigen Kotwall weg. Sie zeigt so sehr deutlich, daß sie die eigene Höhle noch sicher von fremden unterscheidet.

Geht sie doch einmal in einen fremden Eingang, dann verläßt sie die Höhle spätestens, sobald sie auf Abwehr eines Höhlenbewohners stößt. In 2 von 3 Fällen verliert sie schon nach dem ersten Fühlerkontakt mit einem fremden, keine Abwehrbewegungen zeigenden Insassen, jedes Interesse an dem betreffenden Bau. Nie bemühten sich auch bis zu einem Monat isolierte Junge trotz Abwehr an einer fremden Höhle um Einlaß, während an der eigenen Höhle auch sehr heftige Attacken oft keine abschreckende Wirkung auf bis zu 23 Tage isolierte Jungtiere zeigten. (In den geschilderten Experimenten verwendeten wir nur Jungtiere, die zum Zeitpunkt des Zurücksetzens höchstens halb erwachsen waren. Für größere, vor allem für ausgewachsene Jungtiere gelten diese Aussagen nicht mehr uneingeschränkt. Nach einem Verlust der eigenen Höhle z. B. versuchen sie nicht selten — nach unseren Beobachtungen aber immer vergeblich —, sich trotz Abwehr Einlaß in eine fremde Höhle zu verschaffen.)

Junge, die nach längerer Isolationszeit ihre Höhle nicht von fremden unterscheiden (6. Spalte in Tab. 1), können — wie einige Kontrollversuche an künstlichen Höhlen zeigten — öfters noch ihre Eltern erkennen. Diejenigen Jungtiere, die nach wenigstens 17tägiger Isolation trotz Betasten des Wächters keinen Eindringversuch (siehe 7. Spalte in Tab. 1) unternahmen, stießen alle auf sofortige Abwehr, worauf sie immer gleich die Flucht ergriffen. Die Versuchsergebnisse lassen also keine weitere Aussage zu, als daß die Jungen den Wächter bei ganz flüchtigem Betasten nicht erkannten (vgl. hierzu Tab. 2).

Die in ihren wesentlichen Zügen geschilderten, sich mit zunehmender Trennungsdauer fließend ändernden Reaktionen der beiden Parteien, der Isolierten und der in ihrer natürlichen Höhle Verbliebenen, zeigen, daß unter den Versuchsbedingungen offensichtlich nur eine sehr langsame, graduelle Veränderung der familienspezifischen Merkmale stattfindet.

In den bisherigen Experimenten waren die Eltern mit einem Teil der Jungen zusammen in der natürlichen Höhle geblieben. Sie hatten dort ständige Kontaktmöglichkeiten mit ihrem Nachwuchs. Versuche, bei denen sie vollständig von allen Jungtieren (z. T. trennten wir auch die Eltern noch) isoliert wurden, sollten zwei Fragen beantworten:

1. Wie lange behalten die Eltern das Familienabzeichen im Gedächtnis, wenn sie keine Gelegenheit haben, es sich bei dauernden Begegnungen mit ihrem Nachwuchs immer wieder erneut einzuprägen?
2. Wie reagieren die vollständig isolierten Eltern auf die graduellen Veränderungen des Abzeichens ihrer getrennt gehaltenen Jungen?

## 2. Die Eltern werden von ihren Jungen isoliert

Zur Methode: Die Adulten wurden entweder beim Wächterdienst mit Hilfe einer gebogenen Nadel (mit der das Anstoßen am Hinterende durch den unterhalb des Wächters sitzenden Partner nachgeahmt wird [vgl. L. L. 1971]) und/oder mit einer spitzen Pinzette aus ihrer Höhle geholt. (Entfernt man den Wächter, dann rückt, solange die Jungtiere nicht wenigstens halb erwachsen sind, meist nach wenigen Sekunden oder Minuten sein Paarpartner nach.) Ein Teil der Jungen wurde dann zu Beginn der folgenden Aktivitätsphase direkt beim Verlassen der Höhle abgefangen und während der nächsten Tage und Wochen unter identischen Bedingungen wie die isolierten Eltern — aber getrennt von diesen — gehalten. Einige Familien gruben wir aus ihren Höhlen aus und trennten Eltern und Jungtiere gleich anschließend. Weder die Eltern noch die Jungtiere konnten in der nur maximal 1 cm hohen Bodenschicht ihrer Aufenthaltsgefäße eine Höhle anlegen.

Im kritischen Experiment wurden die Eltern nach verschieden langer vollständiger Isolation von eigenen und fremden Jungtieren entweder zusammen oder einzeln an eine künstliche Höhle gesetzt. Sie bezogen diese Höhle immer. Eine bis mehrere Stunden, nachdem sie Wächterposition eingenommen hatten, wurden einzelne Jungtiere — in wechselnder Reihenfolge eigene und aus fremden Familien stammende — an den Eingang gebracht. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tab. 2 zusammengefaßt.

Wie die Resultate zeigen, lassen die Eltern ihre eigenen Jungen unter diesen Umständen auch noch nach 20- bis 30tägiger Isolation immer ein, in einem Ein-

Tab. 2: Isolationsexperimente — die Eltern werden vollständig von ihren Jungen isoliert. Gruppen unterteilt

Familienbezeichnung 1)	Zahl der zurückgesetzten Jungtiere aus ein oder zwei getrennten Gruppen	Isolationszeit in Tagen	Reaktionen der zurückges. Jungen		
			Erkennen des Wächters	Intensives Bemühen trotz Abwehr des Wächters >15 Min.	Erkennen des Wächters zweifelhaft
B	5	14	5		
Ba	3 + 4	14	3 + 4		
l <sub>2</sub> ♂	5 + 5	14	5 + 5		
IH <sub>10</sub> ♂	7 + 7	21	7 + 7		
N <sub>6</sub> ♀	16	23	16		
Mo ♂	8 + 6	25	8 + 6		
Mo ♀	4 + 4	25	4 + 4		
l <sub>2</sub> ♂	5 + 5	27	5 + 5		
Aa	5 + 5	29	5 + 5		
Fo	5 + 5	30			5 + 5
IH <sub>8</sub>	7 + 8	31	7 + 8		
IH <sub>9</sub>	17	31	17	17	
B <sub>1</sub>	15	32	15	15	
l <sub>5</sub>	15	32	15	12	
IH <sub>6</sub>	5 + 5	32	5 + 5		
l <sub>3</sub> ♂	3	34	3		
l <sub>3</sub> ♀	12	34	12	9	
Ab	8 + 5	40	3 + 1		5 + 4
l <sub>4</sub>	15	40			15

1) Aus dieser Spalte läßt sich auch entnehmen, ob beide Adulte (Familienbezeichnung) höhle saßen.

zelfall sogar noch nach 40tägiger Trennung. Die Tatsache, daß sämtliche Adulte nicht aus ihrer eigenen Familie stammende Jungtiere ausnahmslos abwehrten, entkräftet den notwendigen Einwand: durch die lange Isolation von den eigenen Jungen wachse die Bereitschaft, irgendwelche — also auch fremde — Junge einzulassen.

In einer Reihe von Versuchen (siehe Tab. 2) teilten wir den Nachwuchs einer Familie in zwei Gruppen auf. Bei den länger als 25 Tage getrennt gehaltenen Jungen kam es beim Zusammensetzen von Angehörigen aus beiden Teilverbänden immer wieder zu kürzeren aggressiven Auseinandersetzungen. Demnach war es in beiden Gruppen schon zu einer divergierenden Entwicklung des gemeinsamen Kennzeichens gekommen. Die von ihren Jungen isolierten Eltern ( $n = 6$  Paare und  $n = 5$  einzelne Elterntiere) akzeptierten nach einer Trennungszeit von bis zu 30 Tagen immer die Vertreter beider Gruppen ohne erkennbare Unterschiede. Setzte man sie nach diesem ersten Versuch 48 bis 72 Stunden zur einen Gruppe und testete dann an einer künstlichen Höhle ihre Reaktion gegenüber den Jungen der anderen Gruppe, dann bewiesen 4 von den 5 überprüften Elternpaaren durch vorübergehende Abwehr deutlich, daß ihnen nun diese Jungen fremder waren.

Die aus einer Familie stammenden Jungtiere werden zum Teil in zwei getrennt lebende (s. Text)

Reaktionen der adulten Wächter			
Einlassen ohne jede Behinderung	kurzzeitiges Blockieren, leichtes nicht wiederholtes Schlagen	Blockieren, Schlagen, Schieben > 2 Min., letztlich Einlassen	endgültige Abwehr
5			
3 + 4			
5 + 5			
6 + 5	1 + 2		
16			
8 + 6			
4 + 4			
5 + 5			
5 + 5			
	1 + 2	4 + 3	
7 + 8			
			17
			15
	3	12	
4 + 3	3		
	3		
			12
	4	3	6
			15

ohne Zusatz) oder nur einer (Familienbezeichnung mit ♂- oder ♀-Zeichen) in der Versuchs-

Die Versuchsergebnisse erlauben folgende Antworten auf die oben gestellten Fragen:

1. Von ihren und fremden Jungen vollständig isolierte, paarweise oder einzeln gehaltene Elterntiere erkennen die eigenen Jungen noch nach 30tägiger und z. T. noch längerer Trennung. Verwechslungen mit fremden Jungen konnten nicht beobachtet werden: Lehnen sie ihre eigenen Jungen ab, dann akzeptieren sie auch nie Junge aus fremden Familien. Die Frage, ob sie ihre Jungen nach einer zu langen Isolation nicht mehr erkennen, weil sich deren Abzeichen stark verändert hat oder weil sie selbst das Abzeichen vollständig oder zu einem wesentlichen Teil vergessen haben, muß offen bleiben.
2. Es kann nicht angenommen werden, daß sich in diesen Versuchen das Abzeichen der Jungtiere, die unter denselben Isolationsbedingungen wie bei den in Tab. 1 zusammengefaßten Experimenten lebten, nicht verändert hat. Da für eine derartige Veränderung auch direkte Beweise vorliegen (gegenseitige Angriffe der in zwei Gruppen aufgeteilten Jungtiere einer Familie nach dem Zusammensetzen, s. o.), muß man annehmen, daß die längere Zeit von ihren Jungen getrennten Eltern weniger auf die Details des Familienabzeichens achten, als solche, die im dauernden Kontakt mit ihrem Nachwuchs leben.

Die Ergebnisse der folgenden Versuche unterstützen die letztgenannte Annahme ebenfalls:

Wenn die mit einem Teil ihres Nachwuchses in der natürlichen Höhle verbliebenen Eltern ihre im Plastikgefäß isoliert gehaltenen Jungen nicht mehr in die natürliche Höhle einlassen (Versuchsmethodik siehe 1. Isolationsexperiment), werden sie aus ihrem Bau genommen und von sämtlichen Jungtieren isoliert. (Läßt nur ein Elternteil die Jungen nicht mehr ein, dann wird nur dieser entfernt.) Bereits einige Stunden danach werden die Eltern erstmalig an einer künstlichen Höhle für 2 bis 4 Stunden mit ihren zuvor an der natürlichen Höhle abgewehrten Jungen konfrontiert und anschließend gleich wieder isoliert. Der

Tab. 3: Isolationsexperimente — Versuchsablauf zunächst wie Tab. 1. Sobald die mit einem Jungen nicht mehr akzeptieren, werden sie aus der Höhle genommen und vollständig isoliert. wieder mit diesen Jungen konfrontiert. (Im Hauptversuch wurden immer

Familien-Nr.	Isolationszeit in Tagen	abgelehnt von einem oder beiden Elterntieren ? Betreffende(r) = Wächter im Vor- und Hauptversuch	Vorversuch n Stunden nach Isolation	Zahl der beim Vorversuch eingelassenen isolierten Jungtiere
I	14	♀	12	-
II	16	♀	8	-
III	16	♂ ♀	4	-
IV	17	♂	12	-
V	18	♀	6	-
VI	18	♂ ♀	12	-
VII	19	♂ ♀	12	-

nächste Versuch erfolgt im Abstand von einigen Tagen (siehe Tab. 3). Die Ergebnisse sind eindeutig. Im Vorversuch verhalten sich die Eltern genau wie einige Stunden früher an der natürlichen Höhle; sie wehren die isoliert gehaltenen Jungen ab. Im Hauptversuch dagegen lassen sie dieselben Jungen oft ohne die geringste Behinderung in die Höhle ein.

Nicht aus der Familie stammende Jungtiere werden immer angegriffen und abgewehrt. Zur Erklärung dieser Befunde muß man wieder annehmen, daß sich

1. die Familienabzeichen unter den geschilderten Versuchsbedingungen innerhalb eines Monats nicht prinzipiell, sondern nur in Details ändern und daß sich
2. Eltern, die von ihren Jungen vollständig isoliert sind, weniger um derartige Details kümmern, als Eltern, die mit ihren Jungen zusammenleben.

Veränderungen in den Feinheiten des familienspezifischen Abzeichens werden offensichtlich gelernt. Wenn das Abzeichen seine Entstehung entweder Körperhaftgerüchen oder von den Jungtieren produzierten Sekreten verdankt, sollte man annehmen, daß die Eltern das Abzeichen ihres Nachwuchses nicht nur in den sich mit der Zeit ändernden Feinheiten, sondern als Ganzes lernen müssen<sup>4</sup>).

Es stellt sich uns die Frage, ob die Eltern, auch nachdem sie schon Wochen mit ihren eindeutig erkannten Jungen zusammenlebten, noch in der Lage sind, ein vollständig neues Kennzeichen selektiv zu erlernen.

### III. Austauschexperimente

#### 1. Erlernen Eltern neue Familienkennzeichen?

Unsere erste Frage lautet: sind Eltern unter irgendwelchen natürlichen oder experimentellen Bedingungen bereit, Junge aus einem fremden Familienverband zu adoptieren?

Teil ihres Nachwuchses in der natürlichen Höhle lebenden Adulten ihre getrennt gehaltenen Einige Stunden und dann einige Tage später werden sie als Wächter einer künstlichen Höhle alle noch lebenden Jungen aus der isolierten Gruppe eingelassen, s. Text)

Hauptversuch n Tage nach Isolation	Reaktionen des bzw. der Wächter gegenüber n Jungtieren beim Hauptversuch			
	Einlassen ohne Behinderung	leichte Behinderung	starke Behinderung , schließl. Einlassen	endgültige Abwehr
4 1/2	10	2		
12		10		
8		4	8	
12	5			
3	9	6		
10			15	
11	15			

<sup>4</sup>) Direkte Beweise für diese Annahme liegen noch nicht in genügender Anzahl vor: Wir konnten bisher nur zweimal mit einigen erst wenige Stunden alten Jungen und erfahrungslosen Eltern experimentieren.

Hinweise auf Adoptionen unter natürlichen Bedingungen erhielten wir insgesamt dreimal: in 3 von 20 Bauten, in denen wir beide Eltern entfernt hatten, fanden wir 10 bis 18 Tage später jeweils ein einzelstehendes ♂. Diese ♂♂ unterschieden sich in ihrem Verhalten den noch lebenden Jungen gegenüber nicht von echten Elterntieren. In keinem Fall kannten wir allerdings ihre Vorgeschichte; die hier wichtige Frage, ob sie schon eigene Junge hatten, kann daher nicht beantwortet werden.

Schon Wochen und Monate vom eigenen Nachwuchs getrennte Adulte ließen fremde Junge nie in ihre bereits länger bewohnte oder gerade frisch bezogene Höhle ein, auch wenn sich die — unter günstigen klimatischen Bedingungen gehaltenen Jungen — tagelang immer wieder um Zutritt bemühten. (Junge mit amputierten Fühlerspitzen und solche, die schon wenigstens halb erwachsen sind, bemühen sich u. U. sehr ausdauernd an fremden Bauten.) In den daraufhin durchgeführten Experimenten wurden Elterntiere zwangsweise mit fremden Jungen in engen Gefäßen zusammengespart. Während der ersten Stunden griffen die Erwachsenen die fremden Jungen, falls diese noch nicht wenigstens halb erwachsen waren, dauernd an und brachten regelmäßig mehrere um. Spätestens 24 Std. nach dem Zusammensetzen konnten wir keine ernsthaften Angriffe mehr beobachten.

Nach verschiedenen langen Zeiten des Zusammenlebens wurde geprüft, wie die Erwachsenen als Wächter einer neubezogenen künstlichen Höhle auf ihre potentiellen Adoptivjungen reagierten. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tab. 4 zusammengefaßt.

Eltern, die zwischen 3 und 25 Tage mit den fremden Jungen in einem Gefäß von  $8 \times 8$  bis  $12 \times 12$  cm Grundfläche zusammenlebten, behandelten sie immer wie Familienangehörige und ließen sie widerstandslos in eine von ihnen

Tab. 4: Austauschexperimente — Eltern werden zu 30—80 Jungen eines fremden Familienverbandes gesetzt. 3—25 Tage nach dem Zusammensetzen ließen wir die Eltern eine künstliche Höhle beziehen und prüften, wie sie sich dort als Wächter den potentiellen Adoptivkindern gegenüber benahmen

Bezeichnungen der Herkunftsfamilien	Dauer des Austausches	Adoptiveltern von Jungen wie eigene Eltern behandelt	Reaktionen der Adoptiveltern			
			Einlassen ohne Behinderung	vorübergehende Abwehr	endgültige Abwehr	Einlassen fremder Jungen aus zumindest 3 Familien (n = 12 - 15 Indiv.)
JE <sub>13</sub> / AE <sub>14</sub>	25 Tage	+ <sup>1)</sup>	+			-
JE <sub>14</sub> / AE <sub>13</sub>	23 "	+	+			-
JL <sub>2</sub> / AL <sub>1</sub>	23 "	+	+			-
JIH <sub>1</sub> / AIH <sub>2</sub>	21 "	+	+			-
JIH <sub>4</sub> / AIH <sub>3</sub>	19 "	+	+			-
JE <sub>11</sub> / AE <sub>12</sub>	12 "	+	+			-
JIH <sub>5</sub> / AIH <sub>6</sub>	10 "	+	+			-
JE <sub>12</sub> / AE <sub>11</sub>	7 "	+	+			-
JE <sub>2</sub> / AE <sub>3</sub>	7 "	+	+			-
JE <sub>3</sub> / AE <sub>1</sub>	7 "	+	+			-
JIH <sub>6</sub> / AIH <sub>5</sub>	6 "	+	+			-
JL <sub>3a, b, c</sub> / AL <sub>3d</sub>	5 "	+	+			-
JE <sub>7</sub> / AE <sub>8</sub>	3 "	+	+			-
JK <sub>5</sub> / AK <sub>6</sub>	3 "	+	+			-
JE <sub>13</sub> / AK <sub>14</sub>	40 Std.	-			+	-

<sup>1)</sup> Ein + bedeutet, daß sämtliche Junge die in der Spaltenüberschrift angegebene Reaktion zeigten (bei — nicht zeigten) bzw. daß die Eltern alle Jungtiere gleichartig behandelten.

besetzte Höhle ein. Bei sporadischen Beobachtungen des Verhaltens der Adulten innerhalb der ersten 24 Std. nach dem Zusammensetzen war uns aufgefallen, daß die Zeitspanne, in der wir ernsthafte Angriffe beobachten konnten, mit der Zahl der Jungtiere negativ korreliert war. Das heißt, je mehr Junge in dem Gefäß waren, um so schneller ließ die Aggressivität der Adulten nach. Da mit zunehmender Jungendichte notgedrungenmaßen die Zahl der Berührungskontakte (mit den Fühlern siehe S. 135) ansteigt, folgern wir daraus, daß — zumindest in bestimmten zeitlichen Grenzen — allein deren Zahl die Adoptionsbereitschaft bestimmt. Direkte Bestätigungen dieser Annahme — durch Auszählen der Antennenkontakte und Experimentieren mit Adulten, deren quantitativer und zeitlicher Erfahrungszustand genau bekannt ist — fehlen noch. Es kann lediglich jetzt schon gesagt werden, daß unter den geschilderten Versuchsbedingungen die Zahl der zum Kennenlernen notwendigen Fühlerberührungen in die Hunderte geht. Versuche, in denen wir Eltern in verschiedenen großen Gefäßen mit zahlenmäßig etwa gleichstarken (60 bis 75 Individuen) Jungenverbänden zusammensetzten (Tab. 5), bestätigen unsere Vermutung indirekt: In Gefäßen mit  $8 \times 8$  cm Grundfläche gehaltene Eltern behandelten nichteigene Junge, mit denen sie 24 bis 44 Std. zusammenlebten, immer noch wie fremde. Auf einem Viertel der Fläche mit fremden Jungen zusammengepferchte Eltern dagegen ließen diese schon nach 24 Std. — ein ♂ sogar bereits nach nur 14 Std. — widerstandslos in eine von ihnen bewachte Höhle ein. Auch die Jungtiere wurden in den engeren Gefäßen schneller mit den fremden Adulten vertraut als in den weiteren (vgl. Spalte 4 in Tab. 5). In den  $12 \times 12$  cm messenden Behältern dauerte es bis zu 3 Tage, bevor sich die Jungen gegenüber Adoptiv- und den eigenen Eltern gleichartig benahmen.

Die getesteten Erwachsenen wurden in jedem Fall während des Versuchs mit Jungen aus zumindest drei fremden Familien konfrontiert. Da sie diese ohne Ausnahme immer sofort angriffen und von der Höhle vertrieben, scheinen die experimentellen Resultate einen eindeutigen Beweis für ein selektives Neulernen eines Familienabzeichens zu liefern: Offensichtlich wird durch ein längeres zwangswises Zusammenleben mit den Jungen einer anderen Familie nicht eine unspezifische Bereitschaft, fremde Junge einzulassen, erzeugt, sondern diese Bereitschaft ist sehr spezifisch und ausschließlich auf die Mitglieder der betreffenden Familie beschränkt.

Gegen die aus den Versuchsergebnissen gezogene Schlußfolgerung läßt sich einwenden: Die Eltern könnten entscheidend — durch Übertragung von spezifischen Stoffen — an der Bildung des Familienabzeichens beteiligt sein (vgl. die Verhältnisse bei den zwar systematisch sehr weit entfernt stehenden, sonst aber eine Reihe von Parallelen aufweisenden Gleitbeutlern: Bei ihnen tragen die adulten ♂♂ durch aktives Markieren wesentlich zur Bildung des Sippenduftes bei; SCHULTZE-WESTRUM 1965). Das hieße im vorliegenden Fall, die Eltern lernen in Wirklichkeit kein neues Familienkennzeichen, sondern sie passen das fremde dem eigenen Abzeichen an, sie zwingen die fremden Jungen in die eigene Uniform.

## 2. Welchen Anteil haben die Eltern an der Bildung des Familienabzeichens?

Diese Frage und damit die Stichhaltigkeit des obigen Einwands läßt sich mit den folgenden beiden Methoden untersuchen:

1. Nach dem Ausgraben werden die Jungen jeder Familie in zwei gleichgroße Gruppen eingeteilt. Beide Teilverbände leben unter identischen Bedin-

Tab. 5: Austauschexperimente — Geschwistergruppen von 60—75 Individuen werden in  
Es werden immer mindestens 25 Jungtiere

Bezeichnung der Herkunftsfamilien	Dauer des Austausches in Std.	Größe des Versuchsgefäßes in cm (Grundfläche)	Erkennungsreaktion der Jungen <sup>1)</sup>
JK <sub>6</sub> / AK <sub>5</sub>	24	8 x 8	-
JK <sub>5</sub> / AK <sub>6</sub>	24	8 x 8	-
JK <sub>5</sub> / AK <sub>6</sub>	46	8 x 8	+
JE <sub>14</sub> / AE <sub>13</sub>	37	8 x 8	-
JE <sub>13</sub> / AE <sub>14</sub>	40	8 x 8	-
JK <sub>14</sub> / AK <sub>15</sub>	44	8 x 8	-
JK <sub>3</sub> / AK <sub>4</sub>	47	4 x 4	+
JK <sub>1</sub> / AK <sub>2</sub>	46	4 x 4	Mehrzahl +, einige -
JK <sub>4</sub> / AK <sub>3</sub>	45	4 x 4	+
JK <sub>2</sub> / AK <sub>1</sub>	44	4 x 4	+
JK <sub>9</sub> / AK <sub>10</sub>	44	4 x 4	+
JK <sub>10</sub> / AK <sub>9</sub>	43	4 x 4	+
JK <sub>8</sub> / AK <sub>7</sub>	24	4 x 4	Mehrzahl +, einige -
JK <sub>7</sub> / AK <sub>8</sub>	24	4 x 4	+
JK <sub>12</sub> / AK <sub>11</sub>	15	4 x 4	-
JK <sub>11</sub> / AK <sub>12</sub>	14	4 x 4	-

<sup>1)</sup> Ein + bedeutet, daß sich die Jungen bei Begegnung mit den Adoptiveltern verhielten,

<sup>2)</sup> In diesem Experiment ließ das ♂ alle Jungen widerstandslos ein, während das ♀ Da es aber bei Berührung durch die Jungtiere nie Abwehrbewegungen zeigte, wurden die

gungen, mit dem einzigen Unterschied, daß jeweils zur einen Gruppe fremde Eltern gesetzt werden, während die andere ohne jede erwachsene Assel gehalten wird.

Spätestens 3 Tage nach dem Zusammensetzen lassen die Erwachsenen Junge aus der Gruppe, mit der sie ihr Aufenthaltsgefäß teilten, ohne jegliche Behinderung in eine zuvor von ihnen bezogene künstliche Höhle ein. Nach weiteren 3 bis 38 Tagen Zusammenleben mit der 1. Gruppe wird ihr Verhalten gegenüber den Jungen aus der 2. Gruppe geprüft. Tab. 6 enthält die Versuchsergebnisse.

Die Ergebnisse sind vollkommen eindeutig: Das Verhalten der Adoptiveltern gegenüber den Jungen aus beiden Gruppen ließ — mit Ausnahme der 38 Tage getrennten — nie Unterschiede erkennen. (Dagegen waren die Reaktionen der Jungen, vgl. letzte Spalte in Tab. 6, immer deutlich verschieden, worauf aber in der vorliegenden Arbeit nicht eingegangen werden soll.) Daß die Adoptiveltern die ersten Jungen aus dem 38 Tage getrennt lebenden Teilverband, mit denen sie in Kontakt kamen, vorübergehend abwehrten, ist nicht weiter verwunderlich. Wir haben oben (S. 141) gesehen, daß sich bei derartigen langen Isolationszeiten das gemeinsame Kennzeichen der in Gruppen aufgeteilten Jungen auseinanderentwickelt.

2. Einen weiteren Beweis gegen die Annahme einer entscheidenden Beeinflussung des familienspezifischen Merkmals durch die fremden Elterntiere erbrachten Experimente, in denen die Eltern nicht wie im gerade besprochenen Versuch über Kreuz getauscht wurden: Wir trennten jeweils ein Elternpaar voll-

verschieden großen Versuchsgefäßen mit fremden Elternpaaren zusammengehalten (s. Text). pro Versuch an die Höhle gesetzt

Reaktionen der Adoptiveltern			
Einlassen ohne Behinderung	vorübergehende Abwehr	endgültige Abwehr	Einlassen fremder Jungen aus zumindest 3 Familien
		+	-
		+	-
	3 von 10	7 von 10	-
		+	-
		+	-
		+	-
+			-
+			-
+			-
+			-
+			-
+			-
+			-
+			-
		+	-
♂ : + 2)		♀ : + 2)	-

als hätten sie die eigenen Eltern, ein — als hätten sie fremde Adulte vor sich. alle Jungen heftig angriff. Die Jungen verhielten sich auch dem ♂ gegenüber äußerst ängstlich. kleinen Asseln „mutiger“ und gingen schließlich nach längerem Zögern am Wächter vorbei in die Höhle.

ständig von den eigenen und fremden Jungen. Seine Jungen hielten wir mit fremden Eltern zusammen. Erst Tage, z. T. auch Wochen, nachdem die fremden Eltern die Adoptivjungen bereits ohne jegliche Behinderung in ihre Höhle einließen, fand der entscheidende Versuch statt. Nach üblicher Methode wurden die isolierten Eltern und ihre inzwischen von einem fremden Elternpaar adoptierten Jungen an einer künstlichen Höhle zusammengebracht (Tab. 7).

Hätte sich durch die Anwesenheit der Adoptiveltern das familienspezifische Abzeichen entscheidend verändert, dann wären die Jungen mit Sicherheit von ihren Eltern nicht mehr akzeptiert worden (siehe die vergleichbaren Versuche auf S. 154, in denen Junge aus verschiedenen Familien zusammengehalten wurden).

Wir können nun also aufgrund experimenteller Ergebnisse feststellen, daß die Eltern nicht wesentlich an der Bildung des Familienabzeichens beteiligt sind. Daraus ergibt sich zwanglos die Folgerung, daß die Adulten fähig sind, ein neues Familienkennzeichen selektiv zu erlernen — auch wenn sie schon länger als 2 Monate mit ihren eigenen Jungen zusammenlebten. Sie behandeln die Träger dieses Abzeichens dann wie die eigenen Jungen.

Aus den Ergebnissen der ersten Versuchsserie (Tab. 6) können wir eine sehr wichtige weitere Folgerung ziehen: Die Reaktionen der Adoptiveltern gegenüber den Jungen aus dem Teilverband, mit dem sie nicht zusammenlebten, beweisen, daß die Jungen einer Familie wirklich ein gemeinsames Abzeichen tragen. Denn

Tab. 6: Austauschexperimente — die Jungen einer Familie werden in 2 gleichgroße Gruppen eingeteilt, zur einen wird ein fremdes Elternpaar gesetzt, die andere wird ohne Adulte gehalten. Zu einem Zeitpunkt, zu dem die Adulten Junge einer Gruppe, mit der sie zusammenleben, bereits seit 3—35 Tagen wie eigenen Nachwuchs behandeln, wird ihr Verhalten gegenüber den Jungen aus der zweiten Gruppe getestet. (Die Jungenzahl pro Versuch liegt zwischen 15—30)

Bezeichnung der Herkunftsfamilien	Dauer des Zusammenlebens mit einer Hälfte der fremden Jungtiere in Tagen	Reaktionen der Adulten auf fremde Junge der isoliert lebenden Gruppe			Reaktionen der isolierten Jungtiere gegenüber den Adoptiveltern	
		Einlassung ohne Behinderung <sup>1)</sup>	kurzes, vorübergehendes Abwehren	endgültige Abwehr	wie gegenüber eigenen Eltern	wie gegenüber fremden Erwachsenen <sup>1)</sup>
JMH <sub>6</sub> / AM <sub>5</sub>	6	+				+ ängstlich
JMH <sub>5</sub> / AM <sub>6</sub>	10	+				+ ängstlich
JM <sub>7</sub> / AM <sub>8</sub>	19	+				+ ängstlich
JM <sub>8</sub> / AM <sub>7</sub>	21	+				+ zunächst ängstl. dann aggressiv
JCa <sub>1</sub> / ACa <sub>2</sub> ♀	27	+				+ ängstlich
JCa <sub>1</sub> / ACa <sub>2</sub> ♂	27	+				+ ängstlich
JMH <sub>4</sub> / AMH <sub>3</sub>	38	15 von 20	erste 5 von 20			+ aggressiv

1) Die Jungen, die bei den Adulten nie auch nur auf die Andeutung einer Abwehr stießen, gingen schließlich in die Höhle, obwohl sie — nach ihrem „ängstlichen“ Verhalten zu schließen — die Erwachsenen ganz offensichtlich immer als fremd betrachteten (vgl. Anm. Tab. 5). Junge, die bereits halberwachsen oder größer waren, benahmen sich meist nicht ängstlich, sondern aggressiv und versuchten, die Adulten aus der Höhle zu drängen.

Tab. 7: Versuche zur Frage, ob das gemeinsame Familienabzeichen durch fremde Eltern verändert werden kann. Die Jungen einer Familie werden, nachdem sie zwischen 7—27 Tagen mit Adoptiveltern zusammenlebten, an eine künstliche, von ihren eigenen Eltern bewohnte Höhle gesetzt (pro Versuch  $n \geq 20$  Jungtiere). (Wie in allen derartigen Experimenten wurden die Eltern wieder mit Jungen aus mindestens 3 fremden Familien konfrontiert, die sie immer angriffen und niemals in die Höhle einließen)

Familien-Nr.	Zeitspanne des Zusammenlebens mit Adoptiveltern	Reaktionen der Eltern auf ihre Jungen		Reaktionen der Jungen gegenüber den eigenen Eltern	
		Einlassen ohne Behinderung	endgültige Abwehr	Erkennen <sup>1)</sup>	kein Erkennen
P <sub>1</sub>	7	+		+	
P <sub>2</sub>	10	+		+	
P <sub>3</sub>	20	+		+	
P <sub>4</sub>	23	+		+	
P <sub>5</sub>	23	+		+	
P <sub>6</sub>	25	+		+	
P <sub>7</sub>	27		+	+	

1) Erkennen = keine ängstlichen und keine aggressiven Reaktionen bei Berührung, sondern immer gleich Bemühen, in Höhle eingelassen zu werden.

in diesen Versuchen kann mit Sicherheit ein individuelles Kennen eines jeden einzelnen Jungtiers ausgeschlossen werden (siehe Einwand auf S. 134), über das die Eltern bei ihrem eigenen Nachwuchs theoretisch hätten verfügen können.

## 3. Neulernen oder Umlernen?

Nachdem bewiesen werden konnte, daß Eltern wirklich ein neues Kennzeichen erlernen, dessen reaktionsauslösende und aggressionshemmende Wirkung der des familienspezifischen Merkmals der eigenen Jungen entspricht, stellt sich uns die Frage: Findet ein zusätzliches Neulernen des Abzeichens statt oder ein Umlernen, wobei das neue Abzeichen das alte verdrängt. Im letzten Fall dürften die Eltern nach einer Adoption der fremden Jungen ihre eigenen nicht mehr erkennen.

Tab. 8: Reaktionen der Eltern auf ihre eigenen Jungen (und umgekehrt), nachdem sie 7—25 Tage in dauerndem Kontakt mit Adoptivjungen aus einer fremden Familie lebten. Es werden immer zumindest 10 Junge an die Höhle gesetzt

Familien- bezeichnung	Zeitdauer des Zusam- menlebens mit fremden Adoptivjungen in Tagen	Reaktionen der Eltern auf ihre Jungen			Reaktionen der Jun- gen gegenüber den eigenen Eltern	
		Eintassen ohne Behinderung	vorüberge- hende Abwehr	endgültige Abwehr	Erkennen	kein Erkennen
E <sub>11</sub>	7	+			+	
E <sub>3</sub>	7	+			+	
IH <sub>5</sub>	10	+			+	
IH <sub>6</sub>	10	+			+	
E <sub>12</sub>	12	+			+	
IH <sub>2</sub>	21	(+)	+ anfangs <sup>1)</sup>		+	
E <sub>13</sub>	23	♀: +		♂: +	?	?
L <sub>3d</sub>	23	+			+	
E <sub>14</sub>	25	♀: +		♂: +	+	
K <sub>9</sub>	25	+			+	
K <sub>7</sub>	25		+		+	
K <sub>10</sub>	25			+	+	
K <sub>8</sub>	25			+	+	

<sup>1)</sup> Das ♀ wehrt die sich sehr intensiv bemühenen Jungen zunächst hartnäckig ab, fängt dann sogar eines. In dem Moment aber, in dem es das Junge mit seinen Mundwerkzeugen berührt, läßt es sofort los. Nach jeweils kurzem Betasten erhalten danach alle Jungen Zutritt zur Höhle. Das unter dem ♀ in der Höhle sitzende adulte ♂ zeigt schon bei der ersten Berührung keinerlei feindliches Verhalten.

Die in Tab. 8 zusammengefaßten Ergebnisse der entsprechenden Experimente geben eine klare Antwort: Es findet kein mit einem Abzeichenersatz gekoppeltes Umlernen statt. Die Eltern akzeptieren auch noch nach tage- und wochenlangem Zusammenleben mit den Adoptivjungen ihren eigenen Nachwuchs. Die Eltern sind also fähig zumindest 2 Familienabzeichen zur gleichen Zeit zu erkennen und sich gegenüber ihren Trägern gleichartig zu verhalten.

In weiteren Versuchen ist es nicht geglückt, die Eltern dazu zu bringen, Junge aus drei oder mehr Familien gleichzeitig wie die eigenen zu behandeln: Bei den Experimenten wurden die Adulten zum Nachwuchs einer neuen Familie gesetzt, sobald sie die Mitglieder der fremden Jungengruppe, mit der sie zuvor zusammenlebten, ohne jede Behinderung in ihren Bau einließen. In allen kritischen Versuchen erhielten immer nur die eigenen Jungen und Asseln aus der Gruppe, mit der sie die letzten 24 bis 36 Stunden verbracht hatten, Zutritt zur Höhle.

Junge, aus den zeitlich dazwischenliegenden Familien, mit denen sie höchstens 5 Tage zusammengehalten wurden, wehrten sie immer ab. Vielleicht wären die Elterntiere bei längerem Zusammenleben bereit, mehr als einen fremden Geschwisterverband zu adoptieren. Aus Zeitgründen konnten aber keine entsprechenden Versuche mehr durchgeführt werden. Man ist bei dieser Fragestellung auf Sukzessiv-Versuche angewiesen. Im Simultanversuch — die Eltern werden zu einer aus zwei oder mehr Familien stammenden Jungengruppe gesetzt — können die ursprünglichen Familienabzeichen nicht gelernt werden (siehe S. 154).

#### IV. Untersuchungen über die Natur der familienspezifischen Abzeichen

Die Tatsache, daß Junge auch während einer mehrwöchigen Isolation in fremder Umgebung ihr Abzeichen nicht vollständig verlieren, obwohl sie sich während dieser Zeit 2- bis 5mal häuten, spricht gegen einen Körperhaftgeruch. Trotzdem wurde diese Möglichkeit in den folgenden Versuchen noch in Erwägung gezogen.

##### 1. Spielen aus der Umgebung stammende, am Körper haftende Substanzen eine wesentliche Rolle beim Zustandekommen des Familienabzeichens?

1. Versuch: Junge wurden beim Verlassen ihrer natürlichen Höhle abgefangen und gruppenweise (je 6 bis 10 Individuen) in Gefäße gesetzt, die verschiedenes Bodenmaterial enthielten. Es handelte sich um 1. Flugsand, der sich in einem das Beobachtungsgebiet durchziehenden Trockental angesammelt hat, 2. Bodenmaterial von der Oberfläche des Wohnraums, 3. Bodenmaterial aus 50 bis 80 cm Tiefe, ebenfalls aus dem Wohnraum und 4. vom Meeresstrand stammender Sand. Die Versuchsergebnisse sind in der Tab. 9 zusammengefaßt: Bei Isolationszeiten von 12 bis 20 Tagen ließen sich keine Korrelationen zwischen dem Grad der Fremdheit der Jungtiere und einer bestimmten Bodenart feststellen. Zahlreiche, hier nicht im einzelnen aufgeführte Laborversuche erbrachten dasselbe Resultat: Auch bei Haltung von Teilverbänden auf und in für *H. reaumuri* vollkommen unnatürlichem Untergrund (= verschiedenes Bodenmaterial aus der Umgebung Regensburgs) konnten wir keine beschleunigte Verfremdung feststellen.

2. Angehörige von mit konzentriertem Geraniol, Eugenol, Citronellol, Phenylaethylalkohol und Methylheptenon und Mischungen dieser Geruchsstoffe bedufteten Teilverbänden (es wurden jeden 3. Tag 5 bis 10 Tropfen auf den Untergrund geträufelt) wurden nach 8 bis 27 Tagen nicht signifikant häufiger abgewiesen als ohne diese Düfte gehaltene Jungtiere aus derselben Familie: 8 Versuchsserien mit je 5 bis 8 Individuen pro 5 bis 7 Gruppen: bei  $3 \times 8$ ,  $2 \times 10$  und  $1 \times 15$  Tagen Isolation wurden die Vertreter aller Gruppen glatt eingelassen. Bei den 27 Tage isolierten wurden weder die Bedufteten noch die Unbedufteten eingelassen. Bei 14 Tage isolierten Jungen aus einer Familie wurden die nicht bedufteten und einzelne mit Eugenol und Citronellol bedufte Junge glatt eingelassen, alle übrigen erst nach vorübergehender Abwehr. Wie schon an anderer Stelle im Zusammenhang mit Versuchen zur Verfremdung des Partners betont (L. L. 1971), können die Asseln die verwendeten Düfte wahrnehmen; für das Erkennen der Familienangehörigkeit haben sie aber offensichtlich keine Bedeutung.

##### 2. Wird das Abzeichen von der Zusammensetzung der Nahrung beeinflusst?

Die Adulten treffen bei ihren Sammelgängen eine Nahrungsauswahl. Sie bemühen sich nach unseren Beobachtungen um ein möglichst verschiedenartig zusammengesetztes Futter. Sie vermeiden es meist, mehrfach hintereinander z. B. die vertrockneten Blättchen einer einzigen Pflanzenart einzutragen. Zwingt man

Tab. 9: 3 bis 4 Gruppen von jeweils 6—10 Jungtieren einer Familie werden in Gefäße mit verschiedenem Untergrund gesetzt. Nach 12—20tägiger Haltung in diesen Gefäßen wurden die Überlebenden (in keinem Fall weniger als 5 Individuen pro Gruppe) wieder an ihre natürliche Höhle zurückgesetzt. Registriert wurden die Reaktionen der die Höhle bewachenden Eltern

Familien - Nr.	Bodenmaterial	Isolations - zeit	Einlassen ohne Be- hinderung	Einlassen nach mehr oder weniger starker Behinderung	Endgültige Abwehr
1.	1. Flugsand 2. Oberflächensand 3. Tiefensand 4. Meeressand	12	+ + + +		
2.	1. 2. - 3. 4.	12	+ + +		
3.	1. 2. 3. 4.	14		+ + + +	
4.	1. 2. - 3. 4.	16		+ + +	
5.	1. 2. 3. 4.	16		2 3 2	3 5 4 4
6.	1. 2. 3. 4.	20			+ + + +

Versuchstieren eine vollkommen einseitige Nahrung<sup>5)</sup> auf (n = 12 Gruppen, bestehend aus 20 bis 30 Individuen, die nur die abgefallenen Blättchen eines einzigen Strauchs erhalten, z. B. von *Nitraria retusa*), dann behandeln die in der natürlichen Höhle belassenen Eltern und Geschwister diese Jungen nach 12 bis 14 Tagen nicht erkennbar anders als die Angehörigen möglichst vielseitig gefütterter, aus Geschwistern bestehender Kontrollgruppen. Auch wenn man noch stärker von der natürlichen Ernährung abweicht und einem Teil der Jungen nur rote Fliegen und Brotkrumen, einer 2. Gruppe nur Brotkrumen oder Haferflocken und der 3. Kontrollgruppe eine natürlich zusammengesetzte Nahrung anbietet, gelingt es nach unseren Ergebnissen (an 5 Familien) nicht, eine schnellere Verfremdung der Versuchsgruppen gegenüber den Kontrollgruppen zu erzielen. (Test 2mal nach 14 Tagen an der natürlichen Höhle; 3mal nach 25 bis 27 Tagen an einer künstlichen Höhle: diese wurde von den Eltern bewacht, die während der Versuchszeit mit dem Rest der Jungen unter denselben Bedingun-

<sup>5)</sup> Die Asseln nehmen sehr viel Bodenmaterial zu sich. Würde seine unterschiedliche Zusammensetzung auf dem Umweg über das Verdauungssystem das Familienabzeichen beeinflussen, dann hätte sich das bei den obigen Versuchen (S. 150), bei denen die Jungen auf verschiedenem Untergrund gehalten wurden, bemerkbar machen müssen.

gen wie die Kontrollgruppe lebten. Die Mitglieder aller Gruppen wurden trotz der z. T. langen Trennung noch in die Höhle eingelassen.)

Das stärkste Argument gegen die Annahme, der Zusammensetzung der Nahrung könnte eine entscheidende Bedeutung bei der Bildung der familien-spezifischen Abzeichen zufallen, liefern die Ergebnisse von Laborversuchen: Die Mitglieder von ( $n = 148$ ) Asselfamilien, die über 7 Monate vollkommen identisch gefüttert wurden, unterscheiden mit größter Sicherheit ihre Geschwister und — soweit noch am Leben — ihre Eltern von Angehörigen aller anderen Familien. Letztere werden in bestimmten Bereichen der Wohngefäße und in und an der Höhle immer angegriffen. Verwechslungen konnten wir nach dieser langen Versuchszeit ebensowenig beobachten wie im Freiland.

Diese Versuchsergebnisse zeigen also ganz klar, daß auch bei gleicher Nahrung die Familienspezifität der Abzeichen gewahrt bleibt, mithin ihre Variabilität nicht die Folge einer entsprechend von Familie zu Familie variierenden Zusammensetzung der Nahrung sein kann.

Die Angehörigen der gerade erwähnten 148 Asselfamilien wurden nicht nur gleich gefüttert, sondern sie lebten zum größten Teil (112 Familien) auch sonst unter völlig identischen Umgebungsbedingungen (gleicher Raum, gleiche Aufenthaltsgefäße, gleicher Boden usw.). Da trotzdem die Familienspezifität der Abzeichen nicht verloren ging, sind die Ergebnisse zusätzlich auch noch ein Beweis gegen die im vorigen Abschnitt behandelte „Wohnraum-Körperhaftergeruch-Hypothese“: Würde sie zutreffen, dann dürfte nach monatelanger Haltung eine Unterscheidung von Familienangehörigen und identisch lebenden Fremden nicht mehr möglich sein.

### 3. Untersuchungen zur Sekrethypothese

Die in den beiden vorhergehenden Kapiteln dargestellten Versuchsergebnisse führen zu der Annahme, daß die Ursache von Variabilität und Familienspezifität der Abzeichen nicht exogener Natur sein kann. Unsere Alternativ-Arbeits-hypothese lautet: Bei den familien-spezifischen Abzeichen handelt es sich um — in ihrer Zusammensetzung genetisch determinierte — von Familie zu Familie variierende Sekrete. Hier stoßen wir gleich auf einen wesentlichen Einwand: Wieso kann es dann nach einer Auftrennung der Familie zu Veränderungen des Abzeichens kommen, wie wir sie regelmäßig bei Isolationsexperimenten feststellten (vgl. S. 136 und S. 141)?

Zwei Ursachen könnten, ohne der Sekrethypothese zu widersprechen, dafür verantwortlich sein: 1. Die Änderungen sind ein Hinweis darauf, daß exogene Faktoren auf längere Zeit gesehen doch einen graduell verändernden Einfluß<sup>6)</sup> ausüben, und/oder 2. die Jungtiere oder zumindest einzelne aus jeder Familie produzieren nicht vollständig identische Sekrete. Erst durch den Austausch und die Mischung der Sekrete entsteht das gemeinsame, jedem Jungtier der Familie anhaftende Abzeichen.

Bei ausgedehnten Beobachtungen der Asseln innerhalb (Höhlen an der Wand von Glasbehältern angelegt) und außerhalb ihrer Höhle konnten nie Verhaltensweisen entdeckt werden, die sich als aktives Markierungsverhalten eines Familienmitgliedes deuten ließen. Auffallend, für Asseln aber nicht ungewöhnlich (vgl. z. B. ALLEE 1926; EDNEY 1954, 1968; FRIEDLANDER 1965), ist, daß

<sup>6)</sup> Diese Möglichkeit kann derzeit noch nicht mit Sicherheit vollständig ausgeschlossen werden, auch wenn es nicht gelungen ist (siehe die beiden vorherigen Kapitel), durch Variation der Umweltbedingungen eine Beschleunigung der Abzeichenveränderung zu erzielen.

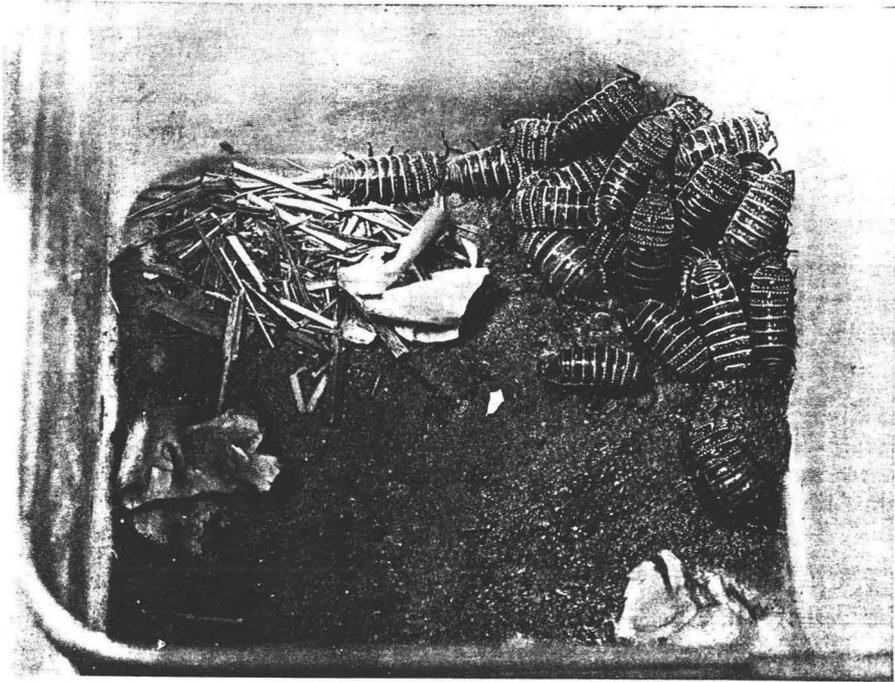


Abb. 2: Mitglieder einer Familie, die in Gefäßen gehalten werden, in denen sie keine Höhle graben können, setzen sich während der Ruhephasen möglichst eng zusammen

Tab. 10: 20—40 Jungtiere wurden beim Verlassen ihrer Höhle abgefangen und in zwei gleichgroße, getrennt gehaltene Gruppen eingeteilt. Zur einen — der Versuchsgruppe (V) — wurden fremde Jungtiere gesetzt, die Kontrollgruppe (K) blieb unvermischt. 4—14 Tage später wurden Angehörige von V und K an ihre natürliche Höhle zurückgesetzt (bzw. bei der 1. + 2. Familie nach 18 und 30 Tagen an einer künstlichen Höhle mit ihren während der Versuchszeit von allen Jungen isolierten Eltern zusammengebracht). Die aus 2 Familien stammenden V-Jungen wurden entweder so ausgesucht, daß sie sich in ihrer Größe unverwechselbar unterschieden, oder sie wurden mit Farbtupfen markiert. (Da die Asseln sich in zwei Etappen häuten — zunächst das Hinterende und viele Stunden oder sogar erst bis zu 2 Tage später das Vorderende —, geht die Markierung dabei nicht verloren, wenn man Vorder- und Hinterkörper gleichartig kennzeichnet und häufig genug kontrolliert)

Familien-Nr.	"Mischungsverhältnis" eigene / fremde Jungtiere	Trennungsdauer bei (K) + Zeitdauer des Zu- sammenlebens bei (V)	Reaktionen der Eltern + nicht getrennten Jungen	
			Einlassen	endgültige Abwehr
1.	20 + 10	30	K alle	V alle
2.	10 + 5	18	"	"
3.	10 + 5	14	"	"
4.	10 + 5	13	"	"
5.	15 + 15	6	"	"
6.	10 + 10	5	"	"
7.	20 + 20	4	"	"
8.	12 + 12	4	"	"
9.	10 + 10	4	"	"

Tab. 11: Junge wurden beim Verlassen ihrer Höhle abgefangen. Jeweils 4 wurden einzeln 15—19 Tage getrennt gehaltenen Jungtiere hatten während dieser Zeit alle 2, einige 3 Häutungen einzeln in wechselnder Reihenfolge an die natürliche, von wenigstens einem Elternteil bewachte bestimmte Behandlung

Familien - Nr.	Isolationszeit in Tagen	Zahl der Individuen beim Versuch	
		in der Gruppe gehalten ( G )	einzeln lebend ( E )
1.	19	9	4
2.	17	12	4
3.	17	11	4
4.	15	5	3
5.	11	12	4

sie sich auch in großen Gefäßen, in denen sie keine Möglichkeit zum Eingraben haben, während der Ruhezeiten möglichst eng zusammensetzen (siehe Abb. 2). Die familienspezifischen Substanzen könnten nun bei diesem Zusammensetzen, beim Aufeinander-Herumsteigen und ähnlichen Gelegenheiten übertragen werden. Sollte dies der Fall sein, dann müßte es möglich sein, durch Zusammensperren von Mitgliedern mehrerer Familien in engen Gefäßen Abzeichenschichten herzustellen<sup>7)</sup>. Träger dieser vermischten Abzeichen sollten den unbehandelten Mitgliedern der eigenen Familie früher oder später fremd erscheinen. Die in Tab. 10 zusammengefaßten Versuchsergebnisse bestätigen diese Erwartung: Junge, die nur wenige Tage mit den Nachkommen fremder Eltern zusammenlebten, wurden nach dem Zurücksetzen von ihren Eltern und nicht isolierten Geschwistern wie völlig fremde behandelt. Genauso lange getrennte, aber unvermischt gebliebene Geschwister der Versuchstiere dagegen wurden in allen Experimenten erkannt und in die Höhle eingelassen. Das Abzeichen, der im gemischten Verband lebenden Asseln muß sich also in kurzer Zeit sehr wesentlich geändert haben. Das kann man nur verstehen, wenn man annimmt, daß familienspezifische Substanzen übertragen und dabei vermischt werden. Offensichtlich kann aus der Mischung ein vollständig neues Abzeichen entstehen.

Auch das folgende Versuchsergebnis spricht dafür, daß aus der Mischung zweier familienspezifischer Abzeichen ein völlig neues entsteht: 4 Elternpaare wurden zu einem schon 5 bis 10 Tage gemischten Verband gesetzt. Wir warteten, bis sie die Jungen ungehindert in die Höhle einließen, und testeten dann an einer anderen künstlichen Höhle ihr Verhalten gegenüber den im reinen Verband verbliebenen Geschwistern ihrer Adoptivjungen: Sie behandelten diese immer wie vollständig fremde.

Nebenbei sei bemerkt, daß die gerade geschilderten Ergebnisse als *eindeutiger Beweis gegen die Annahme morphologischer, mit Hilfe von Tastrezeptoren wahrgenommener, familienspezifischer Abzeichen gewertet werden müssen* (siehe S. 135).

Wir wollen im übrigen hier nicht mehr näher auf die vielen Fragen, die bei den „Misch“versuchen auftauchen, eingehen. Sie werden in anderem Zusammen-

<sup>7)</sup> In den Versuchsgefäßen (8 cm × 8 cm bis 12 cm × 12 cm Grundfläche) zusammengesetzte Jungtiere aus zwei oder mehr Familien gewöhnen sich innerhalb von 12 bis 36 Stunden aneinander. Das heißt, Familienfremde reagieren bei direktem Kontakt weder ängstlich noch aggressiv. Sie lassen sich dann in ihrem Verhalten nicht mehr von den Angehörigen eines unvermischten Geschwisterverbandes unterscheiden, bilden also z. B. auch während der Ruhezeiten einen gemeinsamen „Klumpen“.

gehalten, die übrigen verbrachten die Isolationszeit gemeinsam in einem Versuchsgefäß. Die durchgemacht. Beim Test wurden die in einer Gruppe gehaltenen und die allein lebenden Höhle zurückgesetzt. In Klammern ist jeweils die Zahl der Jungen angegeben, die eine erfahren

Reaktionen der nichtisolierten Eltern + Geschwister			
Einlassen ohne Behinderung	leichte Abwehr	längere, heftige Abwehr, letztlich eingelassen	endgültige Abwehr
E (3)			E (1) ; G (alle)
E (1)	E (2)	E (1)	G (alle)
E (2)	E (1)		E (1) ; G (alle)
E (2)			E (1) ; G (alle)
E (3)	G (alle)	E (1)	

hang genauer besprochen werden. Uns soll im Moment bei der zur Diskussion stehenden Frage die Feststellung genügen, daß die in einem Gefäß zusammen-gesperrten Jungen verschiedener Familien familienpezifische Substanzen austauschen. Die Frage ist, ob auch innerhalb einer Familie ein solcher Austausch stattfindet. Da wir auch bei den gemischten Verbänden nie aktive Markierungs-verhaltensweisen entdecken konnten, muß man annehmen, daß die obige An-nahme richtig war und eine passive Übertragung erfolgt. Es müßte danach zwischen allen Individuen, die in engen körperlichen Kontakt miteinander kommen, also gerade — und unter natürlichen Bedingungen ausschließlich — zwischen den Mitgliedern einer Familie, zum Austausch der entscheidenden Sub-stanzen kommen.

Nehmen wir also per Analogschluß die Übertragung des Abzeichens unter den Mitgliedern einer Familie als gegeben an, dann bleibt noch die Frage nach Anhaltspunkten für die oben vermuteten individuellen Unterschiede bei der Sekretbildung. Hinweise auf die Richtigkeit dieser Annahme erbrachten Ver-suche, in denen wir Junge aus jeweils einer Familie sowohl in kleinen Gruppen als auch einzeln isolierten. (Tab. 11 enthält die Ergebnisse.)

Der auffallendste Unterschied zwischen den Angehörigen der kleinen Grup-pen und den einzeln gehaltenen war: Erstere wurden von den Wächtern und den nicht isolierten Geschwistern immer gleichartig behandelt, während wir bei letzteren sehr verschiedene Reaktionen erlebten. Die Mehrzahl der einzeln gehaltenen wurde ohne jede Behinderung nach dem ersten Berührungskontakt eingelassen und von den Geschwistern in der Höhle nicht angegriffen. Einige wenige Isolierte wurden, obwohl sie sich höchst intensiv (z. T. länger als 1 Std.) bemühten, vom Wächter endgültig abgewehrt und von den Geschwistern heftig angegriffen. Dazwischen gab es alle möglichen Übergänge. Eben derartige Reak-tionen sind zu erwarten, wenn die einzelnen Jungen nicht alle vollkommen identische Sekrete produzieren<sup>8)</sup>.

<sup>8)</sup> Die intrafamiliären Unterschiede sind — wie zu erwarten — nach ersten, noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen deutlich geringer als die interfamiliären: Sperrte man Junge, die nach längerer Trennung nicht mehr eingelassen wurden, im Verhältnis 1 : 10 in engen Gefäßen mit zuvor nicht isolierten Geschwistern zusammen, so wurden sie beim neuerlichen Rücksetzversuch 3 bis 5 Tage später nicht mehr von ihren Eltern am Zutritt zur natürlichen Höhle gehindert. Ihr Abzeichen war also wieder an das familienpezifische angeglichen worden. Eine Überdeckung fremder Familienabzeichen ist uns unter vergleichbaren Bedingungen nie geglückt. Solche Versuche führten vielmehr immer zu einer mehr oder weniger starken Ver-fremdung der eigenen Jungen — trotz ihrer erheblichen Überzahl.

Fassen wir unsere bisherigen Kenntnisse über Art und Herkunft der familienspezifischen Merkmale zusammen, dann scheinen die folgenden Annahmen gerechtfertigt: *Die Familienabzeichen sind chemischer Natur. Sie werden von den Jungen als Sekrete produziert; ihre Zusammensetzung ist höchstwahrscheinlich genetisch determiniert. Die Sekrete der Mitglieder einer Familie sind nicht völlig identisch; das gemeinsame Abzeichen kommt erst durch Übertragung und Durchmischung der individuellen Merkmale zustande.*

Die Versuche — vor allem die Austauschexperimente und die Experimente zur Verfremdung von Jungtieren durch „Misch“versuche — haben eindeutig bewiesen, daß das Familienabzeichen den Eltern zum Erkennen der eigenen Jungen dient und den Jungtieren selbst zur Unterscheidung ihrer Geschwister von familienfremden, jungen Asseln. Auf zwei Fragen, die unmittelbar mit dem Problem des Familienzusammenhaltes zu tun haben, soll hier nicht näher eingegangen werden: 1. Woran erkennen die Jungen ihre Eltern und 2. Wie wird die eigene Höhle von fremden unterschieden?

Im ersten Fall spielt das Familienabzeichen keine entscheidende Rolle, im zweiten Fall ist das Familienabzeichen nur einer der relevanten Faktoren. Beide Male würde damit eine Behandlung dieser Fragen den Rahmen der vorliegenden Untersuchung sprengen<sup>9)</sup>.

#### D. Diskussion

*Hemilepistus reaumuri* ist in ihrem Lebensraum nicht die einzige, aber die bei weitem erfolgreichste Assel. Vergleicht man die Individuendichte pro Flächeneinheit, dann ergeben sich in den mir bekannten nordafrikanischen Biotopen zwischen *H. reaumuri* und z. B. *Porcellio olivieri* oder *P. albinus* oder *Armadillo spec.* Zahlenverhältnisse, die in der Größenordnung von  $10^4$  bis  $10^6$  zu 1 liegen.

Die Wüstenasseln halten sich — von einer kurzen Wanderphase im Frühjahr abgesehen — während der Ruheperioden regelmäßig in selbst gebauten Höhlen auf. Die übrigen Arten dagegen findet man außerhalb der Aktivitätszeiten meist in natürlichen Verstecken, am häufigsten unter Steinen. Die naheliegende Annahme, allein das Grabverhalten erkläre den großen Erfolg von *H. reaumuri* in ihrem Biotop, erweist sich bei längerer Beobachtung als falsch: Sämtliche genannten sympatrischen Asseln (wie auch einheimische *Oniscus* und *Porcellio*-Arten, KAESTNER 1959) verfügen über ein in Bewegungskoordination und Effektivität weitgehend gleichartiges Grabverhalten; sie setzen es aber nicht in den gleichen Situationen wie *H. reaumuri* ein. Nicht das Grabvermögen allein, sondern erst seine Kombination mit dem Sozialverhalten hat die Wüstenasseln zu dem gemacht, was sie heute sind: vielerorts das beherrschende Faunenelement. (Auf einer Fläche von der Größe eines Fußballfeldes können  $2 \times 10^6$  Individuen leben!) Welche Rolle die auf individuellem gegenseitigem Kennen beruhende Monogamie dabei spielt, wurde (L.L. 1971) oder wird an anderer Stelle besprochen. Wir wollen hier im folgenden nur eine Frage genauer diskutieren, die nach den wahrscheinlichen Ursachen (und den Folgen) der Selektion familienspezifischer Abzeichen.

In ihrem heute bewohnten Biotop wäre es für die Jungen von *H. reaumuri* höchst lebensgefährlich, die Höhle in den ersten Tagen nach ihrer Geburt zu

<sup>9)</sup> Die erste Frage wird in Kürze im Zusammenhang mit einer detaillierten Untersuchung über das Lernverhalten von *H. reaumuri* behandelt werden, die zweite Frage wird im Rahmen der Darstellung des Orientierungsverhaltens beantwortet werden.

verlassen. Sie sind anfänglich so leicht und können sich nur so schlecht am Boden festhalten, daß sie zu Spielbällen des fast ununterbrochen heftig wehenden Windes würden. Bei ihrer Empfindlichkeit gegen Austrocknung können sie sich einen Kampf mit dem Wind aber nicht leisten, zumal sie sich oft wenigstens 1 m von der Höhle entfernen müßten, um auf etwas Verzehrbares zu stoßen. Da sie sich innerhalb der Höhle selbstständig keine ausreichende Nahrung beschaffen können, sind sie darauf angewiesen, gefüttert zu werden.

Für die so erfolgreiche Besiedlung der heutigen Lebensräume war demnach nicht nur der Bau von Dauerhöhlen, der vom Vorhandensein natürlicher Verstecke unabhängig macht, sondern auch die Brutpflege Voraussetzung. Beide Fähigkeiten dürften in weniger extremen Lebensräumen selektioniert worden sein. Wir kennen bislang leider keine Arten, die zwischen den in offenen, anonymen Verbänden in natürlichen Verstecken lebenden einheimischen Porcellioniden (AMOURIQ 1967, MENER 1967) und den — wahrscheinlich sämtlich (MARIKOVSKY 1969, SCHNEIDER 1971, L.L. 1971) — sozial lebenden, Dauerhöhlen bauenden *Hemilepistus*-Arten vermitteln. Wir können uns daher über die Entstehung der Familienverbände nur theoretische Vorstellungen machen. Das soll uns aber nicht hindern, einige prinzipielle Probleme zu diskutieren.

In dem Moment, in dem eine Tierart beginnt, Brutpflege zu treiben, muß sie Mechanismen entwickeln, die eine Beschränkung dieser Handlungen auf die eigenen Nachkommen gewährleisten. Nur wenn die Träger des eigenen Genoms Fortpflanzungsvorteile gewinnen, können sich die altruistischen Verhaltensweisen des Brutpflege treibenden Tieres genetisch durchsetzen (HAMILTON 1964 a und b; WICKLER 1967; MARKL 1971).

Relativ einfach zu lösen ist dieses Problem, wenn sich die Jungen wegen mangelnder Beweglichkeit nicht vom Fleck rühren. Dann müssen sich die brutpflegenden Adulten nur den Aufenthaltsort genau merken und ihn nach ihren Ausflügen sicher wiederfinden können. Ein Erkennen der *eigenen* Jungen ist in einem solchen Fall überflüssig. Viel schwieriger dagegen liegen die Verhältnisse bei Tierarten, deren Junge voll beweglich sind und die ihre Verstecke (zur selbständigen Nahrungssuche etwa) regelmäßig verlassen, noch während sie auf Brutpflege angewiesen sind. Aus einer Reihe von Gründen (z. B. fehlen gut ausgebildete Fernsinne und folglich entsprechende Kommunikationsmöglichkeiten zwischen Adulten und Jungtieren) ist bei Tieren von der Organisationshöhe der Asseln eine Ortsbindung von Jungtieren und Eltern sicherlich Voraussetzung für die Entwicklung einer Brutpflege. Die Aufgabe, die Brutpflegehandlungen auf die eigenen Jungen zu beschränken, ist aber bei den Asseln mit Erfüllung dieser Vorbedingungen keineswegs gelöst. Die Ortsbindung allein kann die Jungen z. B. nicht davon abhalten, die Vorräte anderer Familien zu plündern, wenn sie bei ihren eigenen Nahrungssuchgängen auf deren Unterschlupf stoßen.

Die Eltern (und die Jungen einer Familie) vermögen sich dagegen nur zu schützen, wenn sie fremde Junge von den eigenen (bzw. von Geschwistern) unterscheiden können und wenn sie über ein selektives intraspezifisches Aggressionsverhalten verfügen: Wer als fremd erkannt wird, muß in den Situationen, in denen er sich Brutpflege erschleichen könnte, bekämpft werden; dagegen müssen sicher funktionierende Hemmechanismen Angriffe gegenüber den eigenen Familienmitgliedern verhindern.

Da sich die Partner eines Wüstenassel-Paares eindeutig individuell erkennen (L.L. 1971), mußte überprüft werden, ob sie diese Möglichkeit der Identi-

fikation auch bei den eigenen Jungen anwenden. Die Ergebnisse einiger Isolationsexperimente, der Austausch- und Mischversuche zeigen, daß die bis zu 100 Jungen einer Familie ein gemeinsames Abzeichen tragen und daran von Eltern und Geschwistern erkannt werden. Die Jungen eines jeden Paares bilden demnach also einen geschlossenen, anonymen Verband. Wir kennen solche Verbände von manchen Säugetieren (z. B. Ratten und Hausmäusen: STEINIGER 1950, EIBL-EIBESFELDT 1950) und von sozialen Insekten.

In allen bislang bekannten geschlossenen, anonymen Tiergesellschaften wurden chemische Merkmale zum Verbandsabzeichen. Über die chemische Zusammensetzung dieser Abzeichen sind wir noch in keinem Fall genau unterrichtet (WILSON 1968). Auch die Ursache der sich in der Verbandsspezifität manifestierenden Variabilität — genetisch und/oder durch Außenfaktoren bedingt — ist noch bei keinem Säugetier oder Insekt vollständig geklärt. Wir wissen allerdings mit ziemlicher Sicherheit, daß bei der Entstehung der volksspezifischen Abzeichen der Bienen und Ameisen aus dem Wohnraum und von der Nahrung stammende, am Körper haftende Gerüche eine wesentliche, bei den Bienen wohl entscheidende Rolle spielen (Bienen: u. a. RENNER 1960; RIBBANDS 1965; Ameisen: Zusammenfassungen: RIBBANDS 1965; SUDD 1967).

Nach unseren Ergebnissen sind weder die Nahrung noch aus dem Wohnraum stammende Körperhaftgerüche entscheidend an der Bildung der familienzuspezifischen Abzeichen von *Hemilepistus* beteiligt. Betrachtet man die ökologische Situation der Asseln und vergleicht sie mit derjenigen der Bienen, dann sehen wir, daß die Bienenmethode keine befriedigende Lösung des Asselproblems darstellen könnte: Bei den Bienen verhindern der große Aktionsradius, die Vielzahl der besuchten Blüten und Verhaltenseigentümlichkeiten wie die zeitweilige Blütenstetigkeit der Sammlerinnen mit großer Sicherheit, daß zwei Völker eine identische Nahrung eintragen. Dies gilt vor allem dann, wenn man natürliche und nicht die vom Menschen extrem erhöhten Siedlungsdichten in Betracht zieht. Unter natürlichen Bedingungen dürfte auch kaum ein Siedlungsplatz dem anderen in den Geruchskomponenten gleichen, die ohne Zutun der Bewohner vorhanden sind.

Im Gegensatz zu den Bienen haben die Asseln einen kleinen Aktionsradius: Bei der Nahrungssuche entfernen sie sich meist nur 0,5 bis 2 m (Luftlinie) von der Höhle. Die Nahrungsauswahl ist in vielen Biotopen sehr gering, die Siedlungsdichte aber sehr hoch. (Auf dem m<sup>2</sup> können bis zu 8 Familien hausen; bei *H. rhinoceros* [MARIKOVSKY 1969] und *H. aphganicus* [SCHNEIDER 1971] sogar bis 40 [!].) Die Ernährungsräume benachbarter Familien überlappen sich oft vollständig. Die Nahrung unterscheidet sich daher in ihrer Zusammensetzung von Familie zu Familie — wenn überhaupt — nur ganz unwesentlich. Es erscheint kaum realisierbar, auf dieser Grundlage familienzuspezifische Abzeichen herzustellen. Auch von den Höhlengerüchen kann keine ausreichende Differenziertheit erwartet werden: Es ist nicht vorstellbar, daß der Boden alle paar cm seine Geruchsqualitäten so verändert, daß sich die Abzeichen aller Familien, deren Mitglieder miteinander in Kontakt kommen können, unterscheiden. Unter diesen Gegebenheiten bestände gerade bei nahe benachbarten Familien, die sich der häufigen Begegnungen wegen deutlich unterscheiden sollten, die Gefahr einer zu großen Ähnlichkeit der Familienabzeichen.

Meines Wissens bilden die Asseln unter allen sozial lebenden Arthropoden die am strengsten geschlossenen Gemeinschaften: In Hunderten von Experimen-

ten und bei Hunderten von natürlichen Begegnungen konnten wir nicht ein einziges Mal beobachten, daß — zuvor nicht adoptierte (siehe Austauschexperimente S. 143 ff.) — Mitglieder fremder Familien freiwillig in die Höhle eingelassen wurden. Bei Bienen, Ameisen und Termiten dagegen wurde immer wieder festgestellt, daß sie gelegentlich auch volksfremde Individuen einlassen (Zusammenfassung bei RIBBANDS 1965). Dabei kann deren Verhalten eine bedeutende Rolle spielen: eine Biene z. B., die sich nach einer irrtümlichen Landung sicher benimmt, wird oft widerstandslos eingelassen (LECOMTE 1961). Bei den Asseln dagegen bestimmt nach dem Fühlerkontakt ausschließlich die dabei erhaltene chemische Information die weitere Reaktion des Prüfenden. Wie beim individuellen Erkennen (L. L. 1971) zählt auch bei der Identifikation der Familienzugehörigkeit das Verhalten des Prüflings nicht: Auch die größte Sicherheit verschafft einer fremden Assel keinen Einlaß, wogegen bei einer familienzugehörigen auch die größte Unsicherheit keine Aggressivität auslöst (letzteres gilt nicht für die Zeitspanne vor der Fühlerberührung).

Wieso erfolgt bei den Asseln eine so strenge Kontrolle? Die Frage ist zunächst mit der nach den selektierenden Faktoren identisch und oben schon z. T. beantwortet: Die Asseln mußten einen sicheren Weg finden, ihre Brutpflegehandlungen auf die eigenen Jungen zu beschränken. Unsere Frage hat aber noch einen 2. Aspekt: Das hochdifferenzierte Abzeichensystem in Form familienspezifischer Sekrete bietet den Asseln viele Vorteile: Sie können an Nahrung zu sich nehmen, was immer sie finden, sie können auch nach tagelangem Aufenthalt in fremder Umgebung wieder in die eigene Höhle zurückkommen, ohne daß sie das Risiko eingehen, abgewiesen zu werden. Was sie aber unter allen Umständen vermeiden müssen, ist, so eng mit Jungen fremder Familien zusammenzukommen, daß es zu einem Austausch familienspezifischer Substanzen kommen kann: Dann werden sie in kürzester Zeit ihrer Familie entfremdet, ohne aber in die andere Familie aufgenommen zu werden, der der Abzeichen„spender“ entstammt. Hier dürfte der Hauptgrund für die so überaus strenge Geschlossenheit der Asselfamilie zu suchen sein: Solange der Familien<sup>10</sup>- oder Geschwisterverband bestehen soll, was von ökologischen Bedingungen abhängt, müssen seine Mitglieder ein einheitliches Abzeichen tragen. Dies ist unter natürlichen Bedingungen und bei der Art der Abzeichen aber nur solange mit Sicherheit gewährleistet, als der Verband vollständig exklusiv bleibt. Aus Wohn- oder Ernährungsgründen allein, wäre es — zumal wenn die Jungen größer sind und sich selbst versorgen — nicht notwendig, jeglichen Austausch strikt zu verhindern. Man könnte ihn dann, wie bei Bienen (BUTLER und FREE 1952; RIBBANDS 1954) und Ameisen (*Formica fusca*: WALLIS 1962) nachgewiesen, z. B. von der Verpflegungslage abhängig machen.

Indem das Abzeichensystem streng geschlossene Verbände erzwingt, dürfte es auf eine Reihe von Verhaltenskomplexen einen erheblichen Selektionsdruck ausgeübt haben und noch ausüben: z. B. auf das intraspezifische Aggressionsverhalten, bei dem einem möglichst hohen Maß interfamiliärer Aggressivität eine möglichst geringe intrafamiliäre Angriffsbereitschaft gegenüberstehen sollte, oder auf das Orientierungsverhalten: Nur diejenige Assel, deren Orientierungsmechanismen so leistungsfähig sind, daß sie nach der Nahrungssuche zur Familiengemeinschaft zurückfindet, hat eine Überlebenschance.

<sup>10</sup> *H. reaumuri* wird nicht selten 2½ Jahre alt, d. h. die Eltern können länger leben als ein Familienverband besteht.

### Zusammenfassung

1. Die monogamen Elternpaare der Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* leben zusammen mit ihren Jungen in streng geschlossenen Familienverbänden, die sich erst zu Beginn der nächsten Fortpflanzungsperiode im folgenden Frühjahr auflösen.

2. Die Jungtiere halten sich in den ersten 14 bis 20 Tagen ihres Lebens dauernd in der Geburtshöhle auf; sie werden von den Eltern gefüttert. Bereits bevor sie ihre Höhle zum erstenmal verlassen haben, erkennen sie ihre Eltern, ihre Geschwister und ihre Höhle und unterscheiden sie von fremden Adulten, Jungtieren und Höhlen.

3. Die Eltern erkennen ihre Jungen ortsunabhängig und verwechseln sie nie mit fremden. Fremde Jungtiere vertreiben sie nicht nur immer aus der eigenen Höhle und deren näherer Umgebung, sondern sie versuchen häufig, sie zu fangen und bringen sie im Erfolgsfall um.

4. Die Eltern erkennen ihre bis zu 100 Jungen nicht individuell, sondern an einem familienpezifischen, chemischen Abzeichen. Dieses Abzeichen geht auch bei mehrwöchiger Isolation in fremder Umgebung und nach mehreren Häutungen nicht verloren, sondern verändert sich nur geringfügig.

5. Paarweise oder einzeln gehaltene, von ihrem Nachwuchs vollständig isolierte Elterntiere erkennen ihre Jungen regelmäßig noch nach 4wöchiger Trennung.

6. Sowohl die Adulten als auch die Jungtiere einer Familie sind nach monatelangem Zusammenleben noch in der Lage, unter experimentellen Bedingungen neue Familienkennzeichen selektiv zu erlernen. Es findet dabei ein zusätzliches Neulernen und kein Umlernen statt.

7. Alle bisherigen Versuchsergebnisse sprechen dafür, daß es sich bei den Abzeichen um von den Jungtieren produzierte Sekrete handelt, deren — genetisch determinierte — Zusammensetzung von Familie zu Familie variiert. Die Eltern beeinflussen das Abzeichen ihrer Jungen nicht nachweisbar durch eigene Sekrete.

8. Die Sekrete der einzelnen Jungen einer Familie sind nicht völlig identisch. Das gemeinsame Abzeichen entsteht erst durch den Austausch und die Durchmischung sämtlicher individuellen Sekrete.

9. Der Abzeichenaustausch ist kein aktiver „willkürlich“ steuerbarer, sondern ein passiver Prozeß. Auch Jungtiere aus verschiedenen Familien tauschen Sekrete aus, wenn sie zusammengesperrt werden. Aus der Mischung der familien-spezifischen Sekrete entsteht in einigen Tagen ein vollständig neues Abzeichen.

10. Die wahrscheinlichen Ursachen und Folgen der Selektion des Abzeichensystems von *Hemilepistus* werden diskutiert. Die Asseln mußten eine Methode finden, ihre Brutpflegehandlungen auf die eigenen Jungen zu beschränken, und zwar unter schwierigen Bedingungen: sehr enge Nachbarschaft der Familien; geringe oder vollständig fehlende Differenzen in der Zusammensetzung der Nahrung benachbarter Familien; volle Beweglichkeit der Jungtiere, zu einem Zeitpunkt, zu dem sie noch wochenlang auf die Brutpflege der Adulten angewiesen sind. Unter den gegebenen Bedingungen stellt das Abzeichensystem in seiner heutigen Form eine ausgezeichnete Lösung dieses Problems dar. Es hat aber unter bestimmten Umständen auch einen deutlichen Nachteil: Es erzwingt, solange der Verband bestehen soll, eine vollständige Exklusivität, die in vielen Fällen in dieser Strenge nicht den ökologischen Erfordernissen entspricht. Wegen der Gefahr

der Sekretübertragung und der damit einhergehenden Verfremdung von Familienmitgliedern können Junge, die z. B. ihre Höhle nicht rechtzeitig wiedergefunden haben, nicht einmal vorübergehend Schutz im Bau einer anderen Gemeinschaft finden. Das Abzeichensystem dürfte daher seinerseits die Selektion leistungsfähiger Orientierungsmechanismen und hoher intraspezifischer (genauer interfamiliärer) Aggressivität begünstigt haben und weiterhin begünstigen.

### Summary

#### The Importance of Family-specific "Badges" for the Cohesion of Families in the Social Desert Woodlouse *Hemilepistus reaumuri*

1. The adults of the desert woodlouse *Hemilepistus reaumuri* live in monogamous pairs together with their offspring in completely closed family communities. These communities are dissolved in spring with the beginning of the next reproduction period.

2. Young woodlice remain in the burrow where they were born for the first 14—20 days of their lives; they are fed by their parents. Before leaving their burrow for the first time they already know their parents, siblings and burrow, and they can distinguish them from strange adults, young and burrows.

3. The parents recognize their young independent of the locality. They never mistake strange young for their own. Strange young are not only always driven from the burrow and its nearer vicinity, but the adults also try to catch and eat them.

4. Parents do not recognize their young — numbering up to a 100 — individually, but by a family-specific chemical badge. This badge changes only slightly even after an isolation of some weeks in a strange environment involving several moults.

5. Adults kept in complete isolation alone or in pairs still recognize their young after a separation of 4 weeks.

6. Parents and young — under experimental conditions — are able to learn new family-badges selectively even after living together for some months. The new family-badge is learned additionally and does not replace the old one.

7. Our experimental results support the hypothesis that these family-badges are based on secretions produced by the young. Their composition, which varies from family to family, is obviously determined genetically. The parents do not influence the badge of their young by their own secretions.

8. The secretions of single young woodlice within a family are not completely identical. The common badge of a family is produced by mutual exchange and mixture of the secretions from each individual.

9. The exchange of badges is not an active, "voluntary" process, but a passive one. The young of different families also exchange secretions, if they are put close together. The mixture of different family-specific secretions results — after a few days — in a completely new badge.

10. The probable causes and consequences of the selection of the badge system in *Hemilepistus* are discussed. To restrict the care of young to their own offspring the woodlice had to find a method which would continue to work under difficult conditions such as: very close vicinity of families; small or complete absence of differentiation in the composition of the food of neighbouring families; complete mobility of the young during weeks of continuous dependence

on parental care. Under these conditions the badge system in its present form is an excellent solution of the problem. But under certain circumstances it also involves an obvious disadvantage. As long as the community must be maintained, it enforces a complete exclusiveness which, in many cases, does not in this strictness correspond to the ecological necessities. The contact of a young woodlouse with the young of another family always includes the danger of the exchange of secretions which could result in unfamiliarity. Therefore even the cursory stay of a strange woodlouse in the burrow, which e.g. did not find its own hole in time, has to be avoided. Consequently one should assume that the badge system favours the selection of efficient orientation mechanisms and a high degree of intraspecific (more accurately interfamilial) aggressiveness.

### Literaturverzeichnis

- ALLEE, W. C. (1926): Studies in animal aggregation: causes and effects of bunching in land isopods. *J. exp. Zool.* 45, 255—277 • AMOURIQ, L. (1967): Rôle des effets de groupe et de masse sur la croissance, la maturité sexuelle, la fécondité de jeunes de *Porcellio scaber* Latr. (Oniscidae, Isopoda). *Bull. soc. Zool. France* 92, 177—185 • BUTLER, C. G., and J. B. FREE (1952): The behaviour of worker honeybees at the hive entrance. *Behaviour* 4, 262—292 • EDNEY, E. B. (1954): Woodlice and the land habitat. *Biol. Rev.* 29, 185—219 • EDNEY, E. B. (1968): Transition from water to land in isopod crustaceans. *Amer. Zoologist* 8, 309—326 • EIBL-EIBESFELDT, I. (1950): Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. *Z. Tierpsychol.* 7, 558—587 • FRIEDLANDER, C. P. (1965): Aggregation in *Oniscus asellus* Linn. *Animal Behavior* 13, 342—346 • HAMILTON, W. D. (1964a): The genetical evolution of social behaviour. I. *J. theoret. Biol.* 7, 1—16 • HAMILTON, W. D. (1964b): The genetical evolution of social behaviour. II. *J. theoret. Biol.* 7, 17—52 • KAESTNER, A. (1959): Lehrbuch der speziellen Zoologie. Teil I: Wirbellose, 4. Lfg., 926—961. Gustav Fischer, Stuttgart • LECOMTE, J. (1961): Le comportement agressif des ouvrières d'*Apis mellifica* L. *Ann. Abeille* 4, 165—275 • LINSEMAIR, K. E., and CH. LINSEMAIR (1971): Paarbildung und Paarzusammenhalt bei der monogamen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Z. Tierpsychol.* 29, 134—155 • MARIKOVSKY, P. J. (1969): A contribution to the biology of *Hemilepistus rhinoceros*. *Zool. Ž.* 48, 677—685, russisch mit engl. Zusammenfassung • MARKL, H. (1971): Vom Eigennutz des Uneigennütigen. *Naturw. Rdsch.* 24, 281—289 • MENER, B. (1967): Mise en évidence de l'effet de groupe et du phénomène sub-social chez *Porcellio scaber* Latr. (Oniscidae, Isopodes terrestres). *Rev. Comp. Anal.* 5, 37—44 • RENNER, M. (1960): Das Duftorgan der Honigbiene und die physiologische Bedeutung ihres Lockstoffes. *Z. vergl. Physiol.* 43, 411—468 • RIBBANDS, C. R. (1954): The defence of the honeybee community. *Proc. roy. Soc., London, B*, 142, 514—524 • RIBBANDS, C. R. (1965): The role of recognition of comrades in the defence of social insect communities. *Symp. Zool. Soc. London 14: Sozial organization of animal communities* (P. E. ELLIS ed.) • SCHNEIDER, P. (1971): Lebensweise und soziales Verhalten der Wüstenassel *Hemilepistus aphganicus* Borutzky 1958. *Z. Tierpsychol.* 29, 121—133 • SCHULTZE-WESTRUM, TH. (1965): Innerartliche Verständigung durch Düfte beim Gleitbeutler *Petaurus breviceps papuanus* Thomas (Marsupialia, Phalangeridae). *Z. vergl. Physiol.* 50, 151—220 • STEINIGER, F. (1950): Zur Soziologie und sonstigen Biologie der Wanderratte. *Z. Tierpsychol.* 7, 356—379 • SUDD, J. H. (1967): An introduction to the behaviour of ants. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London • WALLIS, D. J. (1962): Aggressive behaviour in the ant, *Formica fusca*. *Animal Behavior* 10, 267—274 • WICKLER, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: HEBERER, G. (1967): Die Evolution der Organismen, I, 420—508, 3. Aufl. G. Fischer, Stuttgart • WILSON, E. O. (1968): Chemical systems. In: *Animal communication* (TH. SEBEOK ed.), 75—102, Indiana Univ. Press, Bloomington—London.

Anschrift des Verfassers: Dr. K. E. Linsenmair, 84 Regensburg, Universität, Fachbereich Biologie, Universitätsstraße 31.