

Aus der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Wissenschaftsbereich Zoologie

(Leiter des Wissenschaftsbereiches: Prof. Dr. J. Schuh)

Verhaltensökologische und soziobiologische Aspekte der Populationsdynamik von Grobsäufern

Von Peter Neuhäuser, Josef Schuh und Michael Stubbe

Mit 6 Abbildungen und 2 Tabellen

(Eingegangen am 15. März 1988, überarbeitete Fassung vom 1. 11. 1989)

1. Einleitung

Wenn wir heute einen Zugang zum Verständnis von Wild über das Verhalten in die Betrachtung stellen, gehen wir davon aus, daß die Optimierung des Betriebs- und Baustoffwechsels, die Reproduktion, die Steuerung und Regelung des Informationsaustausches mit der Umwelt über das Verhalten realisiert wird und ein Verständnis des Verhaltens nur unter dem Einschluß der Umwelt möglich wird, das heißt im Kontext zum Ökosystem. Dabei ist der Bezug des Menschen zum Wild als freilebenden Populationen in einem von Menschen beeinflussten und gestalteten Lebensraum sehr vielschichtig und unterliegt in Abhängigkeit von den historischen, sozial-ökonomischen Bedingungen unterschiedlichen ökonomischen, kulturellen und ethischen Bewertungen. Es ist noch nicht allzulange her, daß Wildtiere mit Attributen belegt waren wie „blutgierige Bestie“, „heimtückischer Räuber“, „verwüstender Schädling“. Prognosen über die endgültige Ausrottung des Wildes – besonders in Zeiten sozial-ökonomischer Veränderungen in der Gesellschaft – oder die totale Verwüstung von Wald und Feld reflektieren wechselnde, vom jeweiligen Interessenstandpunkt aus getroffene Bewertungen in einer unmittelbaren Nutzen-Schadens-Bilanzierung. Erst in unserer Zeit, in der sich auch das Bewußtsein für Ökologie und Umwelt zwangsläufig zu schärfen beginnt, ergibt sich die Möglichkeit, unsere Zielvorstellungen über freilebende Wildpopulationen weiter auszuformen, sie als Glieder eines Ökosystems, einer Natur, welche die Grundlage unserer eigenen Lebensansprüche bedingt, zu verstehen.

Von hier aus gesehen sind auch Notwendigkeit und Grenzen eines Bewirtschaftungsanspruches zu formulieren, der schließlich einen umfassenden Wertungsmaßstab ökonomischer, ökologischer, kultureller und ethischer Gesichtspunkte umspannt und gleichermaßen die Frage aufwirft, inwieweit die Selbstregulation freilebender Wildpopulationen akzeptiert und in die Bewirtschaftungsansprüche hereingenommen wird.

2. Theoretische Grundlagen

Ökologie deckt vor allem funktionelle Beziehungen, Wechselwirkungen zwischen Faktoren und Gliedern eines Ökosystems auf. Verhaltensbeziehungen von Organismen, Populationen, lassen sich einmal auf eine Umwelt beziehen, mit welcher kein gemeinsames Alphabet (Genbestand) im Sinne eines Informationsprozesses besteht (Ökosystem sensu strictu), eine informationelle Umwelt, über die nur aktiv Information gebildet werden kann, und zum anderen auf eine Umwelt mit gemeinsamem Grundalphabet, also die Art bzw. Population und damit ein gemeinsamer Genpool, das heißt eine kommunikative Umwelt, mit welcher Nachrichten ausgetauscht werden können (Tembrock 1987).

Diese verschiedenen Umwelten lassen sich jeweils durch die art- und individual-spezifischen Umweltansprüche charakterisieren.

Einer Gliederung Tembrocks (1987) folgend, können Grundansprüche wie folgt gekennzeichnet werden:

1. Raumansprüche: quantitative Raumansprüche durch Körperdimension, qualitative Raumansprüche durch Leistungsanforderung, Biotopansprüche, Zielfunktionen
2. Zeitansprüche: quantitative Zeitansprüche – Lebensdauer, qualitative Zeitansprüche, – innere Zustände, Zuordnung zur kosmischen Zeit, Fressen, Schlafen, Fortpflanzung
3. Informationsansprüche: Informationsansprüche – im Dienst der Selbstregulation von Wachstum, Differenzierung, im Dienst der Interaktion mit der Biogeozönose, im Dienst der Interaktion mit Artgenossen
4. Stoffwechselansprüche: quantitativer und qualitativer Art
5. Schutzansprüche: mit Gewährleistung der Raum- und Zeitansprüche
6. Partneransprüche: Verwandtschaft, Sex-Partner, Pflege, individuelle Eigenschaften der Partner.

Die Grundansprüche sind in gegenseitigen Wechselbeziehungen verknüpft und stehen nicht in starren Relationen.

Der Grad der Realisation dieser Grundansprüche, die sich sowohl auf das Ökosystem als auch auf das Populationssystem beziehen, bestimmt die Überlebens- und Reproduktionschancen und damit die Fitness des Individuums.

Für die Jagdwirtschaft darf daraus zunächst abgeleitet werden, daß die Ausgestaltung des bewirtschafteten Lebensraumes unseres Wildes sowie die durch das Wild gegebenen Rückwirkungen in ein Gesamtkonzept einzubringen sind, welches sowohl Schadwirkung, „Schadenstoleranz“ und Nutzwirkung (im Hinblick auf Wild, Landschaft, Ökosystem) umschließt. Die Bewertung wird dabei nicht nur mit den gängigen ökonomischen Maßstäben zu erreichen sein.

Wenn wir im folgenden aus den sechs Grundansprüchen die Partneransprüche herausheben, so geschieht dies aus drei Gründen:

- a) Jedes Lebewesen hat ein Sozialleben, es reproduziert sich im Verlaufe seines Lebens, die Reproduktion selbst ist ein soziales Ereignis (Trivers 1985).
- b) Partneransprüche besitzen damit größte Bedeutung für die Evolution des Verhaltens (Tembrock 1987).
- c) Alle anderen Elementaransprüche werden zum Teil in den Partneransprüchen „aufgehoben“, d. h. ihre Wahrnehmung ermöglicht und unterstützt die Wahrnehmung von Partneransprüchen.

Der Überlebenswert sowie die Bedeutung des Verhaltens im Zusammenleben von Tieren in Populationen (natürlichen Fortpflanzungsgemeinschaften von Individuen einer Art, wobei alle Individuen an einem gemeinsamen Genpool teilhaben; zur Diskussion des Begriffes „Population“ vgl. Timofeeff-Ressovsky et al. 1977 und Crawford 1984) sind seit Mitte der siebziger Jahre von zwei, sich teilweise überschneidenden Forschungsrichtungen, der Soziobiologie (Wilson 1975, eine kurze und prägnante Einführung gibt Reyer 1982) und der Verhaltensökologie (Krebs u. Davies 1978, 1984), in den Blickpunkt des öffentlich-wissenschaftlichen Interesses gerückt worden. Soziobiologie und Verhaltensökologie studieren den Überlebenswert des Verhaltens, sie suchen zu verstehen, wie Selektionsdrucke, ausgeübt von der ökologischen und der sozialen Umwelt, ein Verhalten gegenüber einem anderen besonders begünstigen (Krebs 1985, Alcock 1988). In Anknüpfung an die Darwinsche Evolutionstheorie in

ihrer heute weitgehend anerkannten Form der „Synthetischen Theorie der Evolution“ wird dabei von folgenden Prämissen ausgegangen:

1. Die elementare Selektionseinheit ist das Gen. Die Gene sind die eigentlich beständigen Elemente im Evolutionsprozeß (Dawkins 1978, Maynard Smith 1985, Williams 1985).
2. Der Haupttrend der Evolution besteht in der Maximierung der „inkluisiven Fitness“ (Gesamteignung, Hamilton 1964). Diejenigen Gene sind am erfolgreichsten in der Evolution, die das Überleben und den Fortpflanzungserfolg des Individuums und seiner genetischen Verwandten am besten fördern (Maynard Smith 1964, Trivers 1985).
3. Tiere sind durch das Wirken der natürlichen Selektion optimal an ihre Umwelt adaptiert. Das optimale Verhalten für ein Individuum hängt von den Umweltbedingungen und vom Verhalten der anderen Individuen ab. Unter Anpassung wird „ein Unterschied zwischen zwei phänotypischen Merkmalen oder Merkmalskomplexen, der die Gesamteignung des Trägers steigert“ (Clutton-Brock u. Harvey 1979) verstanden. Der Begriff der „natürlichen Selektion“ beinhaltet Unterschiede im Reproduktionserfolg zwischen Individuen in der Natur (Endler 1986, Clutton-Brock 1988).
Zur Diskussion wichtiger o. g. Begriffe vgl. Dunbar (1982 a) und Stearns (1986).
4. Altruistisches Verhalten (Beistandsverhalten) liegt vor, wenn durch dieses Verhalten die individuelle Fitness des Donors, bezogen auf die Population, gesenkt wird, während die individuelle Fitness des Rezipienten durch den altruistischen Akt vergrößert wird (Hamilton 1964).

Aus den genannten Prämissen wird deutlich, daß sich Tiere nicht zum Wohl der Gruppe oder der Art, sondern einzig und allein zu ihrem eigenen Vorteil verhalten. Es ist erwähnenswert, daß diese auf Darwin zurückgehende Ansicht (selektive Vernichtung von Individuen im Kampf ums Dasein) noch Ende des vorigen Jahrhunderts zunehmend von einer gruppenselektionistischen Ansicht verdrängt wurde, nach der die natürliche Selektion zum Wohl der Gruppe bzw. der Art arbeitet. Diese Meinung hat sich, nicht zuletzt durch die von V. C. Wynne-Edwards (1962, 1986) publizierten Bücher bis in die jüngste Vergangenheit erhalten. Wynne-Edwards argumentiert, daß eine tierische Population äußerst selten die in ihrer Umwelt vorhandenen Nahrungsreserven erschöpft und dann hungern muß, weil die Individuenzahl der Population über das Verhalten reguliert wird; mit wachsender Populationsdichte verzichten immer mehr Individuen in der Population auf die Reproduktion. Wynne-Edwards nimmt an, daß sich spezielle „epideictic displays“ (epideiktische Verhaltensmuster) entwickelt haben müßten, mit deren Hilfe die Individuen die Populationsdichte einschätzen und ihr Verhalten aktiv darauf einstellen können.

Die Gruppenselektion dürfte jedoch in der Evolution nur eine untergeordnete Rolle spielen, da ihre Wirksamkeit an eine Reihe von speziellen Voraussetzungen gebunden ist (Brown 1964, Maynard-Smith 1976, 1982). Obleich Wynne-Edwards also wahrscheinlich mit seinen Schlussfolgerungen fehlt liegt (vgl. jedoch Wade 1988), so lieferte er doch den Anstoß für eine umfassende Erforschung der Rolle des Sozialverhaltens für die Populationsregulation. Der Schwerpunkt der Forschungsarbeit konzentrierte sich dabei zweifellos auf die Vögel und Säuger.

Brown (1964) entwickelte eine allgemeine Theorie der Evolution der Diversität in intraspezifischen Territorialsystemen bei Vögeln, die auch auf Säuger anwendbar ist und im folgenden kurz skizziert werden soll (Abb. 1). Aggressives Verhalten (als Bestandteil agonistischen Verhaltens) wird generell von Individuen bei der Erwerbung von solchen Ressourcen gezeigt, die eine Maximierung des individuellen Überlebens und der Reproduktion ermöglichen. Dabei sollte die natürliche Selektion aggressives

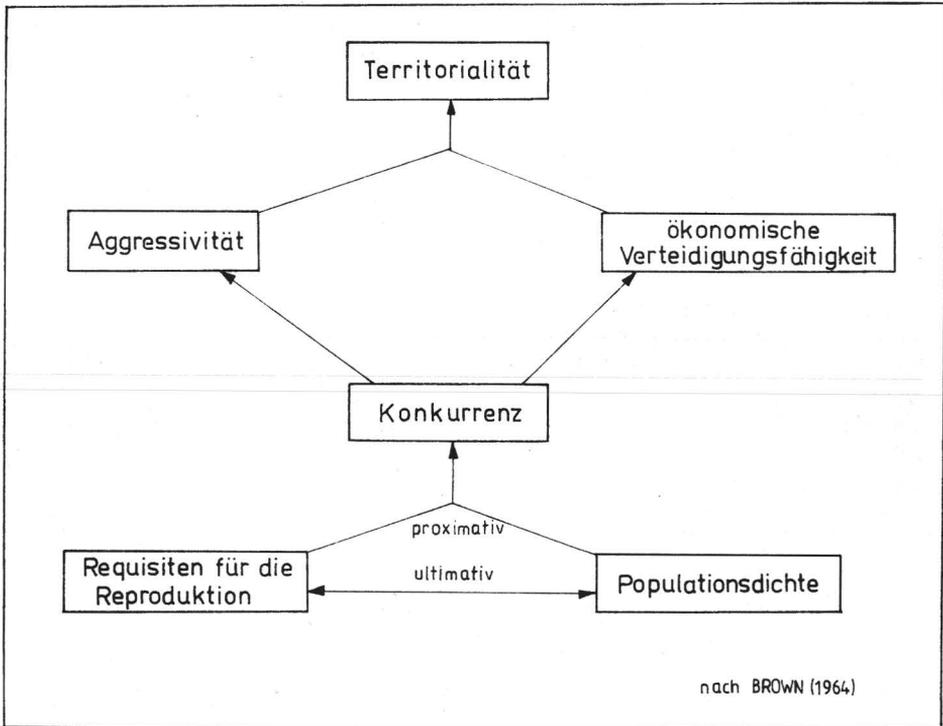


Abb. 1. Allgemeine Theorie für die Evolution der Diversität in intraspezifischen Territorialsystemen bei Vögeln (Brown 1964)

Verhalten in der Population begünstigen, wenn diese Ressourcen als Ganzes leicht von Individuen durch Angriffsverhalten erwerbbar sind. Wenn z. B. eine Nahrungsquelle nicht verteidigt werden kann, weil sie mobil ist oder nur vorübergehend vorkommt, so wird sich generell auch kein Territorialsystem zu ihrer Verteidigung entwickeln; das Territorium beschränkt sich dann zumeist nur auf die Brutstätte. Das klassische Territorium beinhaltet hingegen eine relativ feste und gut definierbare Fläche, innerhalb derer das Individuum oder eine soziale Gruppe Nahrungsquellen und Brutstätten findet und Sexualpartner anzulocken vermag. Die Fähigkeit zur Verteidigung von Requisitionen, verkörpert durch die physische Konstitution des Individuums, seines Zeit- und Energiebudgets, ist eine der wichtigsten Determinanten des Systems des Territorialverhaltens (Abb. 2). Konkurrenz um ökologische Ressourcen führt zu einem Anstieg der Aggressivität. Die Intensität der Konkurrenz ist direkt abhängig von der Dichte der Population und korreliert invers mit der Menge an Ressourcen. Zuviel Aggressivität in Abwesenheit einer ausreichenden Ressourcenmenge würde wahrscheinlich nachteilige Folgen für das Individuum haben. Deshalb muß eine Balance hergestellt werden zwischen den positiven Werten für erworbene Nahrung, Brutstätten, Partner und den negativen Werten für Zeit- und Energieverluste. Die Balance wird durch Faktoren wie die Populationsdichte oder auch die physiologischen Zwänge der Art gestaltet. Innerhalb der Population werden diejenigen Individuen mit einer optimalen Balance der genetischen Faktoren für und wider einer bestimmten Form der Aggressivität die meisten überlebenden und sich reproduzierenden Nachkommen aufweisen; Typ und Grad der Aggressivität dieser Individuen werden durch die natürliche Selektion zur Populationsnorm.

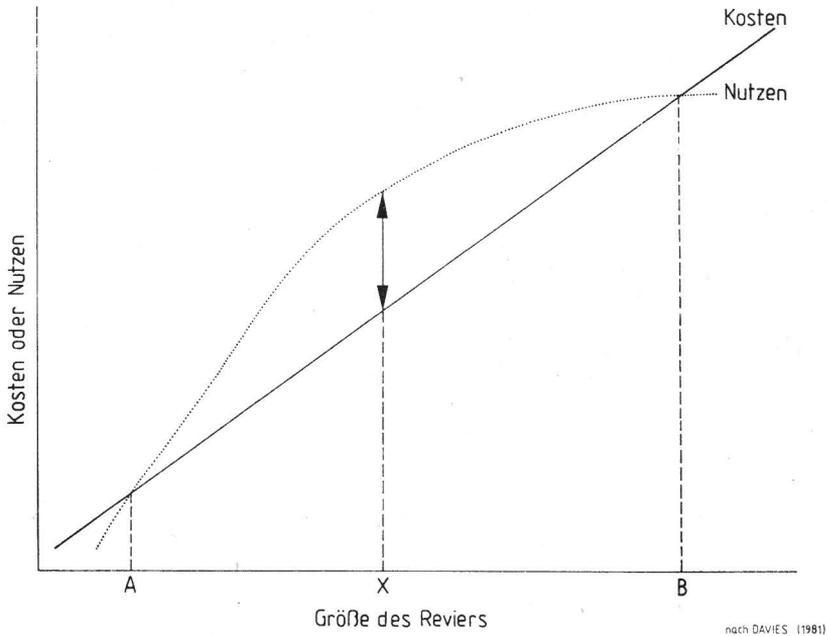


Abb. 2. Einfaches graphisches Modell, das die Vorstellung des ökonomisch verteidigbaren Reviers beschreibt. Das Tier sollte nur zwischen A und B ein Revier verteidigen (wo der Nutzen größer als die Kosten ist). Der maximale Nettogewinn (Nutzen - Kosten) wird bei der Reviergröße X erreicht (Davies 1981)

In einem späteren Artikel arbeitet Brown (1969) drei kritische Populationsdichten in das Konzept der Populationsregulation durch Territorialverhalten ein. Auf der niedrigsten Dichtestufe herrscht keine Konkurrenz um Territorien zwischen den Individuen. Auf der mittleren Dichtestufe müssen einige Individuen ihre Territorien in ärmeren Habitaten etablieren. Dies bringt unter bestimmten Bedingungen einen Puffereffekt hervor. Auf der höchsten Dichtestufe gelangen viele Individuen nicht mehr zur Reproduktion, sie bilden eine Brut- oder Populationsreserve und können als „schwimmende Populationselemente“ in oder zwischen besetzten Territorien sowie auf separatem Grund existieren. Kürzlich von Fowler (1987) zusammengestelltes Material zur Dichteabhängigkeit verschiedener Parameter bei Großsäugern (z. B. Reproduktion, Überleben, Populationserneuerung, Wachstum und Körpergröße) stützt indirekt obiges Modell. Populationen von Großsäugern zeigen dichteabhängige Regulation in verschiedenen Formen, wobei der Reproduktionsprozeß generell beteiligt zu sein scheint. Bei Populationsdichteanstieg vergrößern sich Mortalität und Emigration, während sich Reproduktion und Wachstum verringern. Die Änderungen auf dem populären Niveau werden dabei durch Änderungen der individuellen Fitnesswerte der Populationsmitglieder hervorgerufen (Begon 1984)! In Reaktion auf verfügbare Nahrungsmengen in der Umwelt bewirken Verhaltens- und Sozialfaktoren bei ansteigender Populationsdichte eine Populationsregulation. Zu Theorien und Hypothesen der Abundanzdynamik in Kleinsäugerpopulationen vgl. Stubbe u. Heise (1987).

Ähnliche Befunde und Überlegungen finden sich auch bei Tamarin (1983), der als Paradigma formuliert: „Alle tierischen Populationen sind ultimativ reguliert durch limitierte Ressourcen, z. B. Nahrung, und proximativ durch ihr Sozialverhalten und ihre Organisation.“ Watson u. Moss (1970, zit. nach Tamarin 1983) definierten Kri-

terien für die Beurteilung, ob eine Population durch soziale Faktoren reguliert wird oder nicht.

1. Ein bestimmter Anteil der Population reproduziert sich nicht, weil die Tiere intra-spezifisch an der Reproduktion gehindert werden oder weil die Tiere oder ihre Nachkommen sterben, vermutlich durch sozialinduzierte Mortalität.
2. Die sich nicht reproduzierenden Individuen sind physiologisch zur Reproduktion in der Lage und ersetzen dominantere Tiere, wenn diese ausfallen.
3. Die sich reproduzierenden Tiere brauchen die Ressourcen, wie z. B. Nahrung, Raum oder Brutstätten, nicht völlig auf. Ist eine Ressource erschöpft, so wirkt sie limitierend.
4. Verhaltensinduzierte Mortalität kann durch andere Mortalitätsfaktoren kompensiert werden. Wenn folglich andere Mortalitätsfaktoren in der Umwelt in ihrem Einfluß auf die Population zunehmen, so wird die verhaltensinduzierte Mortalität sinken.
5. Veränderungen in der verfügbaren Nahrungsmenge führen zu Veränderungen in der Dichte (z. B. Reduktion des Territoriums bei „gut im Futter stehenden“ Tieren).

Die Anwendung der Kriterien ist jedoch in der Praxis vielfach problematisch und erfordert unter Ausschaltung experimenteller Einflüsse langfristige Populationsuntersuchungen, wie sie bisher nur an wenigen Tierarten durchgeführt worden sind. Eine der bestuntersuchten Arten im Freiland ist der Rothirsch, *Cervus elaphus* L., wozu nunmehr durch die inzwischen fünfzehn Jahre betriebenen Studien von Clutton-Brock et al. aus Cambridge/England umfangreiches Datenmaterial zusammengetragen wurde (s. u.).

„Für die Aufdeckung der zu relativer Dichtehomöostase führenden Prozesse innerhalb einer Population ist ein volles Verständnis der Naturgeschichte der Art, einschließlich der Verwandtschaft der Individuen, den Arten von Interaktionen zwischen Individuen und ihren Konsequenzen für die individuelle Fitness, sowie den Ursachen für die Mortalität, notwendig“ (Tamarin 1983). Oben genannte Forderung schließt die Notwendigkeit der Kenntnis des sozialen Verhaltens und der sozialen Organisation der Art ein. Wenn Gruppenbildung zwischen Individuen einer Art stattfindet, so sollte sich soziales Verhalten aus drei Gründen entwickeln (Alexander 1974):

1. Soziales Verhalten zwischen den Gruppenmitgliedern verstärkt die ursprünglichen Vorteile des Gruppenlebens, z. B. verminderte Predationsgefahr und verbesserte Ernährungsmöglichkeiten für das Individuum.
2. Soziales Verhalten reduziert die *relative* Wahrscheinlichkeit von Krankheiten und Parasitenbefall/Parasitenübertragung (im allgemeinen über die Evolution und Etablierung von Resistenzen in der Gruppe/Population).
3. Soziales Verhalten beinhaltet grundlegende Effekte auf die reproduktive Konkurrenz von Gruppenmitgliedern in Relation zu anderen Gruppenmitgliedern sowie zu Anteilen der Population als Ganzes. Die Ausbildung einer sozialen Hierarchie steigert die individuelle Fitness nicht nur des dominanten, sondern auch des subordinierten Tieres (vgl. auch Bernstein 1981, Vehrencamp 1983).

Die soziale Organisation einer Art ist durch folgende Hauptmerkmale beschreibbar (Davies u. Krebs 1981): Brut- und Fressgruppengröße (z. B. einzeln oder im Schwarm, Rudel, Rotte etc.), räumliche Gliederung (z. B. territorial, überlappende Aktionsbereiche) und Paarungssystem (z. B. Monogamie, Polygynie). Die Frage, ob soziale Systeme optimal sind für die Umwelten, in denen sie vorkommen (Gosling u. Petrie 1981), ist im funktionalen Sinne nicht zu beantworten, da die natürliche Selektion proximativ auf dem Niveau des Individuums operiert (vgl. aber Maynard Smith 1984 a, Sober 1984).

Das in den letzten zwei Dezennien international umfangreich betriebene Studium des Sozialverhaltens und der sozialen Organisation (zur Methodologie siehe Altmann 1974, Bernstein u. Williams 1986) bei wildlebenden Vertebraten hat vielfältige Beweise für intraspezifische Variation (IVSS) in den Sozialsystemen und im (Sozial-) Verhalten einzelner Arten erbracht. Unterschiede im sozialen Verhalten von Individuen einer Art können vielfach als ökologische Anpassung an gegebene Umweltbedingungen interpretiert werden, was Wickler bereits 1970 betonte.

Eine neuere umfassende Übersicht zur Thematik gibt Lott (1984). Nach Aufarbeitung zahlreicher Literaturhinweise in seinem Review schlußfolgert er, daß viele Arten eines von zwei alternativen Systemen des gleichen Grundtyps manifestieren, so daß offenbar Flexibilitätszwänge existieren. Außerdem lassen sich mehrere ökologische Variablen mit alternativen Sozialsystemen innerhalb einer Art korrelieren. Die Variablen beinhalten Unterschiede in:

1. der Verteilung und Menge der Nahrung
2. dem Grad der Konkurrenz um Nahrung
3. dem Grad und der Art des Predationsdruckes
4. dem Grad der Populationsdichte
5. der Habitatsättigung.

Alternative Sozialsysteme können damit als adaptive Reaktion im Sinne einer Nutzen-Kosten-Bilanz aufgefaßt werden (Lott 1984). Ähnliche wie die o. g. Schlußfolgerungen lassen sich auch aus vielen, kürzlich publizierten Langzeitstudien an Vogel- und Säugerarten ableiten (Rubenstein u. Wrangham 1986, Clutton-Brock 1988, Slobodchikoff 1988).

Gleichzeitig wurde die Erkenntnis quasi neu gewonnen, daß sich Individuen, auch innerhalb einer Population, voneinander in ihren Genotypen unterscheiden und folglich auch in ihren phänotypischen Manifestationen dieser Genotypen. Es begann international eine intensive Diskussion der Individualitätsproblematik, die mit der Einführung des Konzeptes der „evolutionsstabilen Strategien“ (ESS, Maynard-Smith 1974, 1979) einen Höhepunkt erreichte. Unter einer evolutionsstabilen Strategie ist eine Strategie zu verstehen, die größere reproduktive Fitness liefert als jede andere alternative Strategie, wenn sie von der Mehrzahl der Populationsmitglieder angenommen wird. Diese Frequenzabhängigkeit der Fitness kann dabei sowohl genotypisch als auch phänotypisch determiniert sein. In der Regel wird aber nicht eine Strategie allein evolutionsstabil sein; es werden in der Population einige Individuen diese, andere Individuen jene Strategie verfolgen, eine evolutionsstabile Mischstrategie ist die Konsequenz. Die optimale Strategie für ein Individuum hängt also neben den Umweltfaktoren und den dem Individuum innewohnenden Zwängen (z. B. Körpergröße) in entscheidendem Maße vom Verhalten der anderen Populationsmitglieder ab. Sehr gute Beispiele solcher in der Natur vorkommender Mischstrategien lieferte die Analyse von Paarungsstrategien; eine exzellente Darstellung gibt Dunbar (1982 b, 1983). Bei vielen Tierarten mit Territorialverhalten treten als Hauptstrategien „Territorialbesitzer“ und „Satelliten“ auf. Die Satelliten sind vielfach am Rand des Territoriums zu finden, sie warten dort auf eine günstige Gelegenheit, mit einem Weibchen des Territorialbesitzers zu kopulieren, während dieser vielleicht in eine Auseinandersetzung mit einem Eindringling verwickelt ist. Gosling (1986) analysierte männliche Paarungsstrategien bei Antilopenarten aus Savannenhabitaten Ost- und Südafrikas. Der Reproduktionserfolg eines Männchens hängt in erster Linie von der intrasexuellen Konkurrenz des Zugangs zu Weibchen und in zweiter Linie von der Art der Maximierung der Anzahl von Verpaarungen ab. Der Ausgang intrasexueller Kämpfe zwischen den Männchen wird offenbar von Unterschieden im Alter, in der Körpergröße, Horngröße und Stärke determiniert. Die Männchen bauen untereinander konsistente Dominanzbeziehungen auf und erkennen sich individuell, sofern sie in

Gruppen leben. Die dominanten Männchen können Territorien besetzen. Männchen sind größer und schwerer als Weibchen. Ein Männchen hat zwei Hauptmöglichkeiten, die Anzahl seiner Verpaarungen zu maximieren. Es kann entweder einem Weibchen oder einer Weibchengruppe folgen und Dominanz aufrechterhalten zu anderen, ebenfalls folgenden Männchen, oder es kann in einem Gebiet, welches einen Teil des Aktionsradius von Weibchen darstellt, warten und eine Fläche gegen andere Männchen verteidigen. Letztere, die „Sitzen und Warten“-Strategie, umfaßt die Verteidigung von Ressourcen (z. B. Nahrungsquellen), die das Weibchen benötigt. Eine andere, hochspezialisierte „Sitzen und Warten“-Strategie besteht darin, ein Arena-Territorium zu erwerben. Arenen sind Flächen mit vielen Männchen, welche die Weibchen anziehen, wenn diese empfängnisbereit werden. Die Flächen enthalten aber zumeist nur unbedeutende Nahrungsquellen. Weibchen scheinen solche Arenen aufzusuchen, weil sie hier Männchen auswählen können mit solchen phänotypischen Erbmerkmalen, die den wahrscheinlichen Reproduktionserfolg ihrer Nachkommen fördern / maximieren (Damwild: Clutton-Brock, Hiraiwa-Hasegawa u. Robertson 1989). Goslings (1987) Vergleich von sechzig Männchen aus Arena-Territorien mit sechzig Männchen aus Ressourcen-Territorien und sechzig adulten Weibchen erbrachte, daß keines der sechzig Weibchen Verletzungen an den Hörnern hatte, dagegen traten bei zwanzig Prozent der Männchen solche Verletzungen auf. Dies bestätigt die Annahme, daß eskalierende Kämpfe häufiger zwischen Männchen als zwischen Weibchen vorkommen und steht im Einklang mit Darwins Theorie der sexuellen Selektion (vgl. Trivers 1972). Die Verletzungshäufigkeit der Hörner von Männchen aus Arena-Territorien war etwa zweieinhalb mal größer als die Verletzungshäufigkeit der Hörner von Männchen aus Ressourcen-Territorien. Dieser Fakt impliziert die Hypothese, daß Arena-Verhalten eine Strategie mit hohen Kosten *und* hohem Nutzen sein muß.

Zusammenfassend sei gesagt, daß die Spieltheorie das methodische Rüstzeug zur Analyse individueller Variabilität liefert, wenn die Fitness frequenzabhängig ist. Die Analyse frequenzunabhängiger Verhaltensstrategien wird durch die Anwendung der Optimalitätstheorie ermöglicht (Maynard Smith 1980). Seit kurzer Zeit ist jedoch offenbar auch die Analyse frequenzunabhängiger Strategien (Lernen) mit der Theorie der evolutionsstabilen Strategien möglich (Maynard Smith 1984 b). Parker (1985) erörtert Ansätze einer Verbindung von Populationsökologie mit der Theorie der evolutionsstabilen Strategien unter besonderer Berücksichtigung von Konsequenzen auf dem popularen Niveau.

Neben der genetisch bedingten Individualität wird derzeit auch die Evolution von Lernmechanismen und kultureller Informationsübertragung im Kontext der Individualitätsproblematik diskutiert (Colgan 1983, Shettleworth 1984).

Slater (1986) führt neben den Verhaltensstrategien zwei weitere Quellen von Individualdifferenzen im Verhalten an. Erstere betrifft den Kommunikations- und Erkennungsprozeß, letztere umfaßt funktionslose Variabilität. Individualdifferenzen im Verhalten begünstigen die Kommunikation über Identität (Colgan 1983). Die Vorteile der Individualerkennung in sozialen Gruppen, zwischen Sexualpartnern und zwischen Eltern und Nachkommen liegen auf der Hand: größere Fitnessgewinne über differenziertes Verhalten.

Säugetiere sind zu chemischer, akustischer, visueller und taktiler Kommunikation befähigt (Poole 1985). Der chemischen Kommunikation über Gerüche ist jedoch das Primat zuzuschreiben. Mit Urin und Kot erfolgt die Markierung von Territorien, auch Artgenossen werden z. T. mit Urin markiert. Drüsen sind in spezifischer Ausprägung bei allen Säugern vorhanden, mit den Exudaten markieren Säuger ihre Umwelt. Die Geruchsmarken ermöglichen die Orientierung der Individuen im eigenen Territorium und geben Hinweise für Artgenossen bezüglich der Anwesenheit von Individuen oder Gruppen (Eisenberg u. Kleiman 1972). Für jedes Individuum existiert in Abhängigkeit

von Alter, Geschlecht, Stimmung und Reproduktionsstatus ein optimales Geruchsfeld. Dieses Geruchsfeld umfaßt eine Kombination olfaktorischer Stimuli des Individuums, der Umwelt und von Artgenossen (Eisenberg u. Kleiman 1972). Brown (1979) hat angeregt, zwischen langfristig wirksamen Identifizierungsgerüchen und kurzzeitig wirksamen Emotionsgerüchen zu unterscheiden. Letztere sollen z. B. die Erkennung des Sozialstatus eines Individuums ermöglichen.

Säuger scheinen generell zur geruchlichen Individualerkennung von Artgenossen befähigt zu sein (Brown u. Macdonald 1985, Halpin 1986). Ungulaten differenzieren Tarsaldrüsengerüche, während die Carnivoren, wie z. B. der Rotfuchs, Analdrüsengerüche für die Individualerkennung nutzen. „Eine der wichtigsten Funktionen der Individualgerüche ist die Unterscheidung von Gruppenmitgliedern (bei sozialen Arten) und/oder von genetisch Verwandten“ (Halpin 1986). Beides wurde in allgemeiner Form bereits 1964 von Hamilton vorausgesagt. Er schrieb: "The social behaviour of a species evolves in such a way that in each distinct behaviour-evoking situation the individual will seem to value his neighbours' fitness against his own according to the coefficients of relationship appropriate to that situation."

Die Hamiltonsche Hypothese wird inzwischen durch zahlreiche experimentelle Beweise an verschiedenen Arten unterstützt. Tiefgründige Übersichten hierzu geben Hepper (1986), Fletcher u. Michener (1987) und das Spezialheft 18 (4) 1988 der Zeitschrift "Behavior Genetics".

Folgende vier Mechanismen werden diskutiert, mit denen ein Individuum den Grad seiner genetischen Verwandtschaft mit Artgenossen erkennen und danach differenziert agieren kann (Blaustein et al. 1987 a):

Erkennung, basierend auf:

1. der räumlichen Verteilung
2. der Vertrautheit und früherer Assoziation: soziales Lernen
3. "Phenotype matching": Individuum lernt oder ruft ab den Phänotyp von Verwandten oder sich selbst; dazu muß phänotypische Ähnlichkeit mit genotypischer Ähnlichkeit korreliert sein; spätere Einschätzung von Ähnlichkeiten und Differenzen zwischen gelerntem Phänotyp und fremden Artgenossen
4. Erkennungsallelen: phänotypischer Marker und Erkennung des Markers sind genetisch bedingt.

In letzter Zeit mehrten sich die Hinweise, daß für die Unterscheidung von „Selbst“ und „Fremd“ der Haupthistokompatibilitätskomplex (MHC) eine Schlüsselfunktion besitzt (Klein et al. 1983, Brown et al. 1987, Singh et al. 1987). Experimente an hochgradigen Inzuchtstämmen der Labormaus, die sich nur im extrem polymorphen H-2-Komplex unterscheiden, deuten die Existenz eines genetischen Ein-Locus-Erkennungssystems an (Blaustein et al. 1987 a, 1987 b). Lösliche H-2-Fragmente erscheinen im Urin und könnten selbst Geruchsstoffe sein, oder aber in unterschiedlich starker Affinität mit Geruchsprodukten des Metabolismus eine Geruchscharakteristik eines jeden MHC-Haplotyps bewirken (Boyse et al. 1987). Bei der Hausmaus jedoch operieren mehrere Erkennungsmechanismen zusammen (Blaustein et al. 1987 b).

Folgende mögliche Funktionen der Verwandtschaftserkennung werden diskutiert (Blaustein et al. 1987 b):

1. Optimale Balance zwischen Inzucht und Auszucht (Bateson 1983, Shields 1983)
2. Präferenzgerichtetes Verhalten auf Verwandte
 - Warnrufe
 - Aufrechterhaltung kohäsiver Familieneinheiten
 - Helfen
 - Interferenz in agonistischen Begegnungen

3. Rolle in intraspezifischer Konkurrenz
4. Kannibalismus (einschließlich Infantizid)
5. Habitatselektion.

Zunehmendes Interesse gilt der Ontogenese alternativer Taktiken, Wiley's (1981) Konzept der „ontogenetischen Bahnen“ (Veränderungen der Sozialposition eines Individuums im Verlaufe seines Lebens) und die Analyse von Caro u. Bateson (1986) zur altersabhängigen Variation im Verhalten demonstrieren Ansätze dieser Art. Sie erfüllen damit die Forderung von Begon (1984): "Developments are needed in evolutionary population biology which take account of the behaviour and characteristics of individuals". Die gleiche Position vertritt auch Dunbar (1985): "... we shall only be able to achieve an adequate understanding of the species' population dynamics if we take behaviour into account. Of course, the converse is equally true: we will never fully understand behaviour if we fail to take demographic processes into account."

Dunbar (1985) analysiert die Beeinflussung der Populationsdynamik durch individuelles soziales Verhalten bei Abwesenheit klassischer dichteabhängiger Effekte anhand von Daten aus Untersuchungen an Säugern. Seine Analyse zeigt, daß Produktivität, Mortalität und Verhalten von Individuen in Säugerpopulationen hochgradig durch das Sozialverhalten anderer Individuen determiniert werden und damit entscheidenden Einfluß auf die Dynamik der Population als Ganzes ausüben (vgl. auch Hassell u. May 1985, Lomnicki 1988). Besondere Bedeutung bei der Vermittlung o. g. Faktoren erlangen der soziale Rang eines Individuums in der Gruppe (Dominanzstatus, vgl. Dewsbury 1982) und die Konkurrenz um den Zugang zu Angehörigen des anderen Geschlechts (Clutton-Brock und Albon 1985). Statusabhängige Reproduktion (Wasser u. Barash 1983, Abbott 1987), Synchronisation der Reproduktionszyklen (McClintock 1983), erhöhte Mortalität und zugunsten der Weibchen verschobenes sekundäres Geschlechterverhältnis unter den Nachkommen niedrigrangiger Weibchen (Clutton-Brock u. Iason 1986), Dispersion in Abhängigkeit vom Reproduktionserfolg und auch die variierende Größe der reproduktiven Einheiten (z. B. Harems) sind Beispiele für den bestimmenden Einfluß individuellen sozialen Verhaltens auf die Gesamtstruktur der Population bei Säugern. Und so ist Dunbar (1985) wohl zuzustimmen, wenn er schreibt: "Our ability to predict their population dynamics will be much greater if the behavioural and demographic levels are integrated more closely."

Säugetiere leben in der Natur vielfach in hochstrukturierten Gruppen auf niedrigem Dichteniveau (Hendrichs 1978). Ihre soziale Organisation ist durch folgende Hauptmerkmale charakterisiert:

1. Die soziale Basiseinheit ist das Weibchen mit seinen Jungen. Durch das Säugen der Jungen entsteht eine enge Mutter-Jungtier-Bindung. Die Hilfe des Männchens bei der Aufzucht der Jungen ist im allgemeinen nicht notwendig/gegeben (Crook et al. 1976, Eisenberg 1977).
2. Säugetiere sind in der Regel matrilinear, d. h. die Gruppen bestehen zumeist aus genetisch eng miteinander verwandten Weibchen und ihren Nachkommen. Dies begünstigt die Tendenz zu altruistischem Verhalten (Bekoff 1981, Abb. 3).
3. Die Mehrzahl der Säuger lebt solitär (Poole 1985).
4. Es herrscht häufig Polygynie. Weniger als drei Prozent aller Säugerarten leben nachgewiesenermaßen monogam (Kleiman 1977). Es wirkt starke sexuelle Selektion: Männchen konkurrieren um den Zugang zu Weibchen, diese wählen vielfach unter den Männchen aus (Female choice). Die sexuelle Selektion hat wahrscheinlich zum Größendimorphismus geführt; Männchen sind im allgemeinen größer und schwerer als Weibchen (vgl. aber Ralls 1976, 1977).

5. Beide Geschlechter haben unterschiedliche allgemeine Dispersionsmuster. Die Männchen wandern weiter ab als die Weibchen (Greenwood 1980). Dispersion kann die Populationsdichte verringern, übermäßige Inzucht verhindern (zur Diskussion vgl. Shields 1983, Moore u. Ali 1984, Ralls et al. 1986, Waser et al. 1986, Clutton-Brock 1989) und die genetische Zusammensetzung der Population verändern (Chepko-Sade u. Halpin 1987).

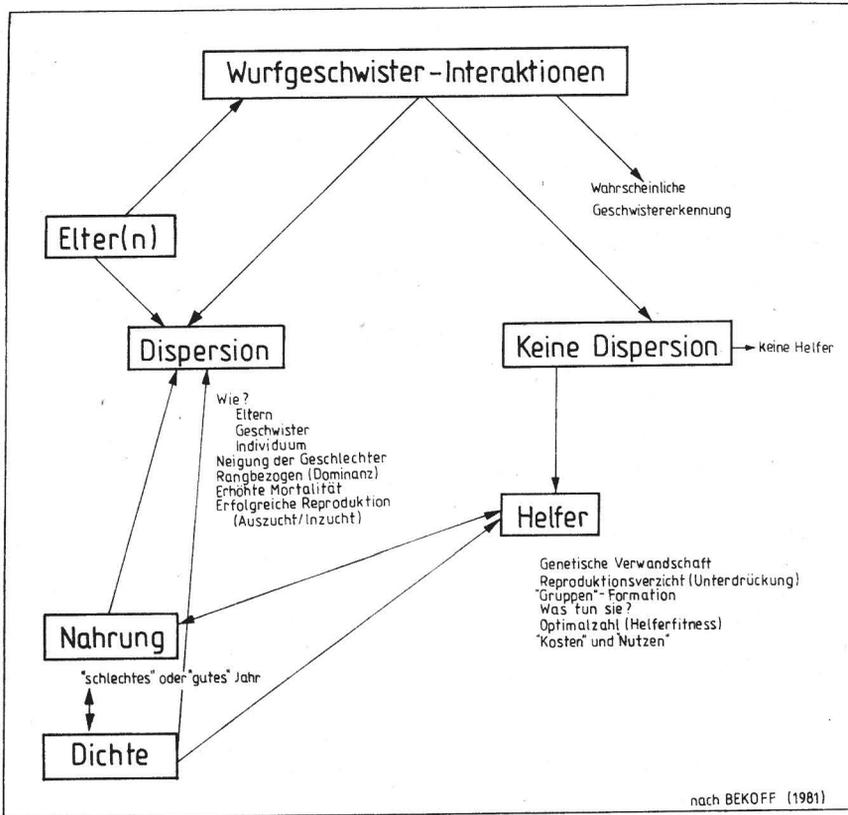


Abb. 3. Summarische Darstellung einiger möglicher Beziehungen zwischen Verhaltensentwicklung, Dispersion, Ökologie und Helfen (Bekoff 1981)

In der Charakteristik der Säuger wurde bereits darauf hingewiesen, daß viele Arten polygyne Paarungsstrategien entwickelt haben. Diese Tatsache scheint eine Folge der sexuellen Selektion zu sein. Weibchen sich sexuell reproduzierender Arten benötigen bedeutend mehr Energie und Nährstoffe zur Bildung und Reifung der wenigen Eizellen als die Männchen für die Bildung der Spermien (Parker et al. 1972, Trivers 1972). Infolge dessen sind die Weibchen (mit ihren Eizellen) eine knappe Ressource, um die die Männchen konkurrieren. Da die Männchen ein viel größeres Fortpflanzungspotential aufweisen als die Weibchen, lohnt es sich für die Männchen zur Steigerung ihrer individuellen Fitness, mehrere Weibchen zu finden und zu besamen. Einige Männchen werden aufgrund ihrer körperlichen Größe und Stärke in der Lage sein, schwächere Männchen an der Besamung von Weibchen zu hindern, sie können die Weibchen monopolisieren und ihren Reproduktionserfolg durch die Verteidigung eines Harems maximieren. Dies bedeutet, daß durch die intrasexuelle Selektion der männliche Fortpflanzungserfolg stärker variieren wird als der weibliche.

3. Fallbeispiele

Die Bestände mehrerer Schalenwildarten, aber auch jene des Fuchses haben in den letzten Jahren auf unserem Territorium beträchtlich zugenommen.

Wenn auch im Vordergrund der Ursachendiskussion Fakten stehen, wie

1. Umstrukturierung der Landschaft

Zunahme riesiger Flächen von Monokulturen und Dickungskomplexen in Feld und Wald

2. Zunahme der Beunruhigung durch Tourismus, Pilzsucher u. a. und die dadurch verstärkte heimliche Lebensweise mehrerer Arten

3. Erhöhung des Nahrungsangebotes durch ungenügend beerntete Felder

4. Klimaänderungen

Mildere Winter und geringere Verluste

5. Fehler in der Wildbestandsermittlung; bewußte oder unbewußte Fehleinschätzungen der tatsächlichen Wilddichten und daraus resultierende mangelhafte Abschlußpläne, wird weit weniger über ethökologische Störungen und soziobiologische Effekte durch massive Eingriffe in das Populationsgeschehen diskutiert. Dies kann hier nur zur Postulierung von Hypothesen führen, die uns jedoch durch Denkanstöße und Investition von Forschungspotential auch in der Wildbiologie voranbringen sollten.

3.1. Rotfuchs – *Vulpes vulpes* L., 1758

Nach einem Abfall der Fuchsstrecke bis zum Jahre 1980 auf ca. 42 000 erlegte bzw. gefangene Tiere stieg diese 1981 auf 70 000 und 1988 auf 104 640 an (Abb. 4). Nach den bisherigen Kenntnissen, den fundierten Überlegungen zur Bewirtschaftung und der Stimulierung der Jäger durch ein neues Prämiensystem war diese Entwicklung nicht vorauszusehen.

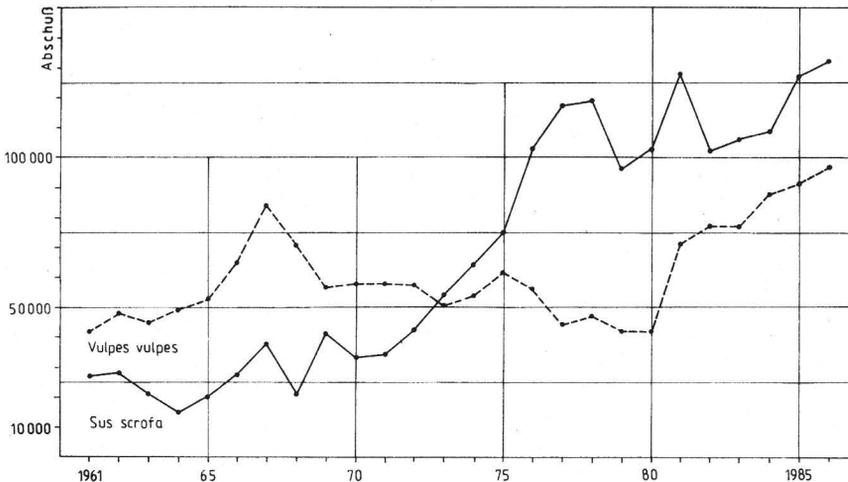


Abb. 4. Entwicklung der Fuchs- und Schwarzwildstrecke der DDR von 1961–1986

In der Ursachendiskussion können neben der Frage nach einer erhöhten Resistenz gegenüber Krankheiten, hypothetisch besonders gegenüber Tollwut, im obigen Sinne u. a. zwei Faktoren erörtert werden (vgl. Stubbe 1989):

1. Der Bau erfüllt für den Fuchs wesentliche ethökologische Grundansprüche als Ort maximaler Geborgenheit für Geburt, Aufzucht und Ruheperiode im circadianen Tagesgeschehen. Durch jahrelanges Zerstoren der Baue (z. T. über 80 %) infolge der Begasungsaktionen haben die überlebenden Individuen eine Fülle kleiner Notröhren und Verstecke angelegt, die den Jägern unbekannt blieben, oder ihre Jungen gezwungenermaßen als adaptive Leistung infolge fehlender Baue unter Windwürfen, Reisighaufen, Holzstapeln, in Durchlässen aller Art, in alten verlassenen Schuppen usw. aufgezogen, was zu einem Aufschaukeln bzw. zur Sicherung des nächstjährigen Ausgangsbestandes wesentlich beitrug. Hinzu kamen erhebliche Ressentiments der Jäger gegenüber einer Frühjahrs- und Sommerbejagung, was durch ein starkes Prämiengefälle noch begünstigt wurde.
2. In ungestörten Gebieten leben Füchse in sozialen Gruppen. Das Sozialverhalten limitiert wie bei anderen Caniden die Produktivität der Weibchen. Neuere englische Untersuchungen haben ergeben, daß in unbejagten Gebieten mehrere Fähen im Territorium eines Rüden leben können und dann durch sinkende Wurfzahl eine Geburtenkontrolle erfolgt. Unverpaarte Weibchen fungieren als Helfer in der Jungenaufzucht des dominanten Muttertieres (MacDonald 1980). Bei Verlusten von ranghohen Weibchen kann eine untergeordnete Fähe die Aufzucht der verwaisten Jungen übernehmen (Schantz 1981). In naturnahen Lebensräumen erreicht der Fuchs bei weitem nicht die Populationsdichten der europäischen Kulturlandschaft (Dawaa et al. 1982). Zur Zeit der Ranz besteht unter den Rüden eine soziale Hierarchie. Das Alter des Rüden, die physische Kondition und das Temperament spielen für die Stellung in diesem System eine Rolle (Tembrock 1957, Vincent 1958). Obwohl für unsere Aussage von untergeordneter Bedeutung, kann noch hinzugefügt werden, daß Rüden während der Jungenaufzuchtperiode deutlich ihre Nahrungsaufnahme reduzieren, obwohl sie zu dieser Jahreszeit in ausgesprochen schlechter Kondition sind. Fähen haben – trotz Laktation – im Frühjahr noch eine bessere Kondition als Rüden. Daraus wird eine soziobiologische Hypothese über altruistisches Verhalten der Rüden abgeleitet (Suchentrunk 1984), d. h. Schwächung der eigenen Individualfitness zugunsten der Jungen.

Aus obigen Aussagen resultiert folgende Hypothese: Das gesamte soziobiologische Grundraster ist in der Fuchspopulation durch die starken und immer neuen Eingriffe völlig gestört. Es gibt keine Ehebeziehungen, die über eine Saison anhalten, so daß der Aufbau sozialer Gruppen in den Anfängen sofort wieder zerfällt. Ein sehr hoher Prozentsatz der Populationsglieder kommt durch fehlende Hierarchien zur erfolgreichen Fortpflanzung. Zahlreiche Fähen ziehen ihr Geheck allein auf. Der hohe jährliche Abschuf verhindert Selbstregulation. Die Population explodiert.

Schluffolgerung: Wir benötigen dringend auf der Ebene von Populationen Analysen zum Wirkungsgrad anthropogener Eingriffe. Kröger (1983) beobachtete z. B. bei starker Bejagung des Fuchses im Elbe-Weser-Gebiet ein Umkippen des Geschlechterverhältnisses zugunsten der Fähen. Dies sollte Anregung sein, um auch in anderen Gebieten diesem Phänomen nachzugehen und bei Bestätigung an der wissenschaftlichen Aufklärung zu arbeiten (vgl. Williams 1979).

3.2. Schwarzwild – *Sus scrota* L., 1758

Auch in der Bestandsentwicklung des Schwarzwildes können soziobiologische Effekte in Anpassung an gestörte populationsökologische Parameter diskutiert werden (Stubbe und Stubbe 1977).

Ein großer Prozentsatz der Frischlingsbachen wird noch im ersten Lebensjahr, das heißt mit etwa neun Monaten, begattet. Im Hapel waren dies etwa 37 %. Auch

Briedermann (1971) kam zu dem wichtigen Ergebnis, daß selbst in ökologisch ungünstigen Perioden, wie z. B. in strengen Wintern, mindestens 30 % der Frischlingsbächen, wenn auch mit einer offensichtlich etwas geringeren Reproduktionsrate, begattet sind.

Meinhardt (1982) kam bei seinen jahrelangen Untersuchungen zu der Aussage, daß über 50 % der Frischlingsbächen in den Reproduktionsprozeß eingreifen.

Diese beweiskräftigen Befunde aus der DDR stehen in eindeutigem Gegensatz zu den von Oloff (1951) postulierten Reproduktionsverhältnissen des Schwarzwildes im Solling in der BRD. Diese besagen, daß in mastlosen Jahren nur die zweijährigen und älteren Bächen, in Durchschnittsjahren 100 % der Altbächen und 10 % der Frischlingsbächen sowie in Mastjahren 25 % der Altbächen zweimal, 75 % der Altbächen und 50 % der Frischlingsbächen einmal frischen.

Um eine Wandlung von Verhaltensnormen im Reproduktionsgeschehen des Schwarzwildes der DDR handelt es sich bei der bemerkenswerten Frühreife von ca. 50 % Frischlingsbächen, die damit auf dem gleichen Niveau der Geschlechtsreife wie Hausschweine stehen. Es ist die ganz natürliche biologische Folge der stark verjüngten Schwarzwildbestände auf die Eingriffe des Menschen in den Altersklassenaufbau. Die Schwarzwildbestände stellen heute in der Mehrzahl der Fälle Jugendgesellschaften mit einem fehlenden Überbau und einem zusammengebrochenen Sozialregime dar. Durch das Fehlen des sozialen Stresses, wie er beispielsweise durch Hierarchie und Rivalenkampf stets in einer altersklassengesunden Population erzeugt wird, kommt es zu nicht manifesten Verhaltensänderungen, die auch oder besonders in der Reproduktionsbiologie ihren Niederschlag finden. Frühreife und eine lang auseinandergezogene Rauschzeit sind die Folgen. Diese Aussage wird durch die Befunde von Meinhardt (1982) nachhaltig unterstützt. Nach einer Regulation unserer Schwarzwildbestände ergeben sich daraus Konsequenzen, die in praxisnahen Richtlinien zu verwirklichen wären. Dies heißt bei den gegenwärtig stark überhöhten Beständen in erster Linie konsequenter Abfang und Entnahme der Frischlingsgeneration und starke Bejagung der Überläuferklasse.

Für diese Hypothese sprechen mehrere Tatsachen. So wurde z. B. im vorigen Jahrhundert und in noch früheren Zeiten die Fortpflanzung von Frischlingsbächen als außerordentliche Seltenheit verzeichnet. Zum anderen ist aus naturnahen Biozönosen bekannt (Sludski 1956, Heptner et al. 1966), daß das weibliche Schwarzwild unter den Bedingungen eines natürlichen Altersklassenaufbaues und einem damit verbundenen normalen Sozialregime erst im zweiten Lebensjahr mit 1 3/4 Jahren in den Reproduktionszyklus eintritt.

3.3. Rotwild – *Cervus elaphus* L., 1758

Poole (1985) charakterisiert die Gattung *Cervus* als „zeitweilig mobile Harems“ bildend. Während der herbstlichen Brunft konkurrieren die Hirsche um den Besitz der Weibchen. Es besteht eine positive Korrelation zwischen dem Sexualdimorphismus (Gewicht adultes Männchen : Gewicht adultes Weibchen) und dem Polygyniegrad, d. h. die stärksten Hirsche beherrschen die größten Harems und können dementsprechend auch am häufigsten kopulieren. Diese Beziehung gilt auch für andere Säugergruppen, z. B. Primaten und Pinnipedier (Alexander et al. 1981). Die in der Brunftzeit oft auftretenden Auseinandersetzungen um den Haremsbesitz führen bei fast allen Hirschen zu leichten Wunden, ca. 20–30 % der Hirsche erhalten bleibende Verletzungen. Zur Vermeidung unnötiger Kosten schätzen die Hirsche die Kampfstärke ihrer Gegner ab (Clutton-Brock u. Albon 1979, Clutton-Brock, Albon, Gibson u. Guinness 1979, Bützler 1974, zit. nach Wagenknecht 1981).

Bei annähernd gleichstarken Hirschen ist im allgemeinen der Ressourcenbesitzer in der Auseinandersetzung überlegen.

Der Kampf Erfolg korreliert positiv mit dem Reproduktionserfolg, beide sind altersabhängig (Abb. 5). Die erfolgreichsten Hirsche halten während des Höhepunktes der Brunft einen Harem, wobei die Größe dieses Harems täglich wechseln kann (Clutton-Brock 1985).

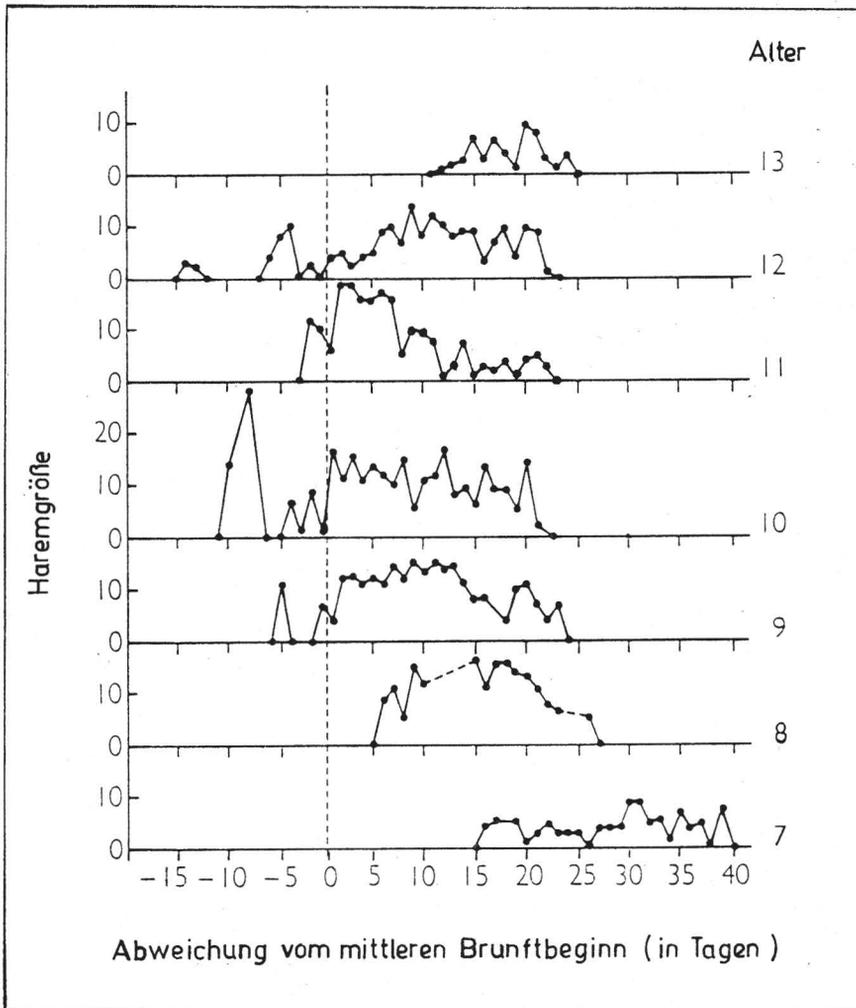


Abb. 5. Altersabhängiger Unterschied im Reproduktionserfolg (Haremgröße) eines Hirsches (aus Trivers 1985 nach Clutton-Brock, Guinness und Albon 1982)

Neuere Versuche haben gezeigt, daß die Haremsbesitzer ihren Verpaarungserfolg durch häufiges Röhren steigern können, da das Röhren die Ovulation bei den Weibchen beschleunigt (McComb 1987).

Die energetischen Kosten während der Brunft, z. B. Kämpfe mit anderen Männchen, Röhren, Zusammenhalten des Harems und Verpaarungen sind für die Hirsche sehr groß (Abb. 6). So werden nur diejenigen Männchen die notwendige Körpergröße, Geweihgröße und Energiereserve für einen Erfolg in der intraspezifischen Konkurrenz erlangen, die im frühen Lebensalter und außerhalb der Brunft genügend Nahrung aufgenommen und als Energiereserve gespeichert haben.

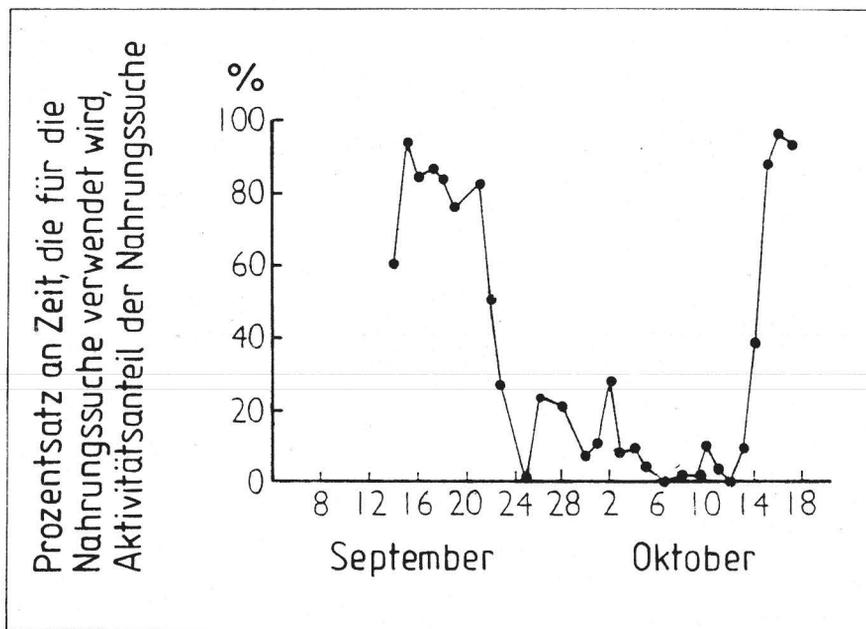


Abb. 6. Reproduktionskosten eines Hirsches. Prozentsatz an Zeit, die ein neunjähriger Hirsch während der Brunft 1974 mit der Nahrungssuche verbrachte (aus Trivers 1985 nach Clutton-Brock, Guinness und Albon 1982)

Der Reproduktionserfolg eines Tieres hängt von drei Faktoren ab: der Lebensspanne, der Anzahl gezeugter Nachkommen pro Jahr und dem Anteil überlebender Nachkommen.

Für die Hirsche und Hirschkühe der Insel Rhum ergab sich das in Tab. 1 dargestellte Bild. Die durchschnittliche Anzahl gezeugter Nachkommen für ein beliebiges Männchen unterscheidet sich wenig von der für ein beliebiges Weibchen der Population, jedoch ist die Varianz des Reproduktionserfolges bei den Männchen viel größer (Clutton-Brock 1985). Diese Erscheinung ist allgemein verbreitet bei polygynen Säugern (Trivers 1972, Clutton-Brock u. Albon 1982). Jedoch ist auch die Varianz im Reproduktionserfolg der Weibchen beträchtlich. Viele Weibchen bringen zwar pro Jahr ein Kalb zur Welt, jedoch überleben nur wenige Kälber das erste Jahr.

Tabelle 1. Wichtige Kenngrößen des Reproduktionserfolges beim Rothirsch (verändert nach Clutton-Brock 1985 und Clutton-Brock et al. 1983)

	während der Lebensspanne gezeugte Nachkommen	durchschnittliche Anzahl gezeugter Nachkommen	Varianz des Reproduktionserfolges
Hirsch	0—25	7,64	38,73
Hirschkuh	0—13	7,38	6,05

Der Reproduktionserfolg ist außerdem stark vom Dominanzrang des Weibchens abhängig; Tab. 2 weist Einzelheiten aus.

Bemerkenswert ist, daß das Geschlechterverhältnis geborener Kälber sich mit steigendem mütterlichem Dominanzrang zugunsten der männlichen Nachkommen ver-

Tabelle 2. Einfluß des Dominanzranges auf den durchschnittlichen Reproduktionserfolg/Hirschkuh (verändert aus Trivers 1985 nach Clutton-Brock et al. 1984)

Kenngrößen des Reproduktionserfolges	Dominanzrang		
	dominant	subordiniert	intermediär
Prozentsatz geborener Männchen	60,6	46,9	53,9
durchschnittliches Alter bei der ersten Geburt (in Jahren)	3,48	3,9	
durchschnittliches Gewicht von Kälbern bei der Geburt (in kg)	6,8	6,4	
Prozentsatz Kalbmortalität im ersten Jahr	28	45	
durchschnittliche Anzahl von Kälbern, die das Lebensalter von einem Jahr erreichen	6,0	2,3	
durchschnittliche Lebensspanne (in Jahren)	11	9	

schiebt (Clutton-Brock, Albon u. Guinness 1984, 1986, vgl. auch die umfassende Diskussion von Ellenberg 1978 für das Reh, *Capreolus capreolus*). Damit wird die Vorhersage von Trivers u. Willard (1973) erfüllt. Sie postulierten, daß bei sexuell dimorphen Säugern hochrangige Weibchen das Geschlechterverhältnis unter ihren Nachkommen derart beeinflussen sollten, daß mehr männliche Nachkommen erzeugt werden. Hochrangige Weibchen sollen am ehesten in der Lage sein, zusätzliche Investitionen zu tätigen, welche für die Produktion größerer, mehr konkurrenzfähiger männlicher Nachkommen erforderlich sind.

Außer bei den Cerviden wurden inzwischen auch bei Primaten, Nagetieren und Beuteltieren eindeutige Hinweise für eine adaptive Variation des Geschlechterverhältnisses unter den Nachkommen gefunden (z. B. Cockburn et al. 1985, Armitage 1987, Hrdy 1987, Huck et al. 1987, Krackow u. Hoeck 1989; negative Befunde z. B. Berman 1988, Mlikovsky 1988). Die Verschiebung im Geschlechterverhältnis ist sicherlich nicht genetisch determiniert, sondern dürfte einer umweltbeeinflussten physiologisch-hormonalen Variabilität zuzuordnen sein (Clutton-Brock u. Iason 1986, Armitage 1987). Die elterlichen Hormonniveaus zum Zeitpunkt der Empfängnis an Gonadotropinen, Östrogen, Testosteron und Progesteron beeinflussen das Geschlecht der Nachkommen, wobei die Wirkung der einzelnen Hormone offenbar artspezifisch ist (James 1989). So führt unzureichende Ernährung während der Trächtigkeit bei Ungulaten zu einem Anstieg, bei Nagetieren hingegen zum Absinken des sekundären Geschlechterverhältnisses unter den Nachkommen (Clutton-Brock u. Iason 1986).

Weiterhin besteht eine positive Korrelation zwischen dem mütterlichen Rang und dem Reproduktionserfolg der männlichen Nachkommen (Clutton-Brock, Albon u. Guinness 1984, 1986). Männliche Nachkommen dominanter Weibchen übertreffen ihre Schwestern im Reproduktionserfolg, während weibliche Nachkommen subordinierter Weibchen ihre Brüder im Reproduktionserfolg übertreffen.

Weitere geschlechtsspezifische Unterschiede sind ebenfalls erwähnenswert. Trächtigkeitsdauer und Geburtsgewicht von männlichen Kälbern sind signifikant größer als die von weiblichen. Männliche Kälber wachsen schneller und saugen signifikant mehr als weibliche. Diese Differenzen beeinflussen offenbar das zukünftige Reproduktionspotential der Mutter.

Hirschkühe, die in einem Jahr ein männliches Kalb erfolgreich aufgezogen haben, setzen mit signifikant geringerer Wahrscheinlichkeit im nächsten Jahr, verglichen mit Hirschkühen, die ein weibliches Kalb aufzogen (Guinness et al. 1978, Clutton-Brock u. Albon 1982).

Außerdem setzen die Rottiere im Durchschnitt elf Tage später in der folgenden Saison, wenn sie in der vorherigen ein männliches Kalb aufgezogen haben, gegenüber jenen Weibchen, die in der vorherigen Saison ein weibliches Kalb hatten (Clutton-Brock u. Albon 1982). Da späte Geburtsdaten mit einer geringeren Überlebenschance der Kälber verbunden sind, liegen die Kosten für die Aufzucht eines Männchens wahrscheinlich höher, als die Differenzen in der Fruchtbarkeit anzeigen (Clutton-Brock, Guinness u. Albon 1982). Die Fruchtbarkeit einer Hirschkuh korreliert, außer mit den oben genannten Faktoren, auch sehr stark positiv mit dem Körpergewicht und dem Nierenfettgewicht, negativ hingegen mit der Kieferlänge (Albon et al. 1986).

Erwähnenswert ist der Einfluß sozialer Effekte auf den Reproduktionserfolg. Große Populationsdichten haben keinen Effekt auf die Überlebenschance der weiblichen Nachkommen, sie reduzieren jedoch signifikant die Überlebenschance der männlichen Nachkommen, sowohl bei Kälbern als auch bei Jährlingen. Die sozialen Effekte wirken also sehr geschlechtsspezifisch (Clutton-Brock, Albon u. Guinness 1982, Clutton-Brock, Guinness u. Albon 1982). Es wäre daher zu erwarten, daß Weibchen in großen Gruppen relativ mehr weibliche Nachkommen erzeugen (Trivers 1985). Die Studien von Clutton-Brock und Mitarbeitern haben dies weiter gezeigt, daß die Fruchtbarkeit in einer quadratischen Form in Beziehung zum mütterlichen Alter steht (Clutton-Brock 1984) und daß die Fruchtbarkeit konstant höher ist bei:

1. Hirschkühen, die im vergangenen Sommer kein Kalb aufzogen, verglichen mit jenen, die ein Kalb aufzogen (Guinness et al. 1978 a);
2. Hirschkühen, die in kleinen matrilinearen Gruppen leben unterhalb der durchschnittlichen Gruppengröße in der Population, verglichen mit jenen in großen Gruppen (Clutton-Brock, Guinness u. Albon 1982);
3. Dominanten Hirschkühen, verglichen mit subordinierten (Clutton-Brock, Albon u. Guinness 1986).

Das Jungtierüberleben ist höher unter den Nachkommen von:

1. Hirschkühen mittleren Alters, verglichen mit dem von jungen bzw. alten Hirschkühen (Guinness et al. 1978 b / Clutton-Brock 1984);
2. Hirschkühen, die im vergangenen Sommer ein Kalb aufzogen, verglichen mit jenen ohne Kalb im vergangenen Sommer (Clutton-Brock, Guinness u. Albon 1983);
3. dominanten Hirschkühen und solchen aus kleinen matrilinearen Gruppen, verglichen mit dem von subordinierten und jenen aus großen Gruppen (Clutton-Brock, Albon u. Guinness 1982, 1986).

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß Hirschkühe großer matrilinearer Gruppen im Vergleich mit solchen kleiner Gruppen dazu tendieren:

1. später mit der Reproduktion zu beginnen,
2. eine geringere Fruchtbarkeit zu besitzen,
3. daß ihre Kälber eine erhöhte Sterblichkeitsrate im ersten Lebensjahr aufweisen.

Jüngste Analysen widmeten sich der Interaktion von Populationsdichteveränderungen mit zwei phänotypischen Variablen (Alter, reproduktiver Status) und zwei Verhaltensvariablen (Gruppengröße, Dominanzrang) sowie den daraus resultierenden Beeinflussungen von Fruchtbarkeit und Nachkommenüberleben in einer *resource limited* Population auf Rhum (Clutton-Brock, Albon u. Guinness 1987).

Hohe Populationsdichten vergrößerten die Unterschiede in der Fruchtbarkeit zwischen jungen und älteren Hirschkühen sowie zwischen Hirschkühen mit Kalb im vorherigen Sommer und jenen ohne Kalb im vorherigen Sommer.

Hohe Populationsdichten hatten jedoch keinen signifikanten Effekt auf die Beziehungen zwischen mütterlichem Alter oder reproduktivem Status und dem Kalbüberleben.

Die Fitnesskosten der Trächtigkeit sind gering, verglichen mit jenen der Laktation (Clutton-Brock, Albon u. Guinness 1989). Es dürfte daher für ein Weibchen vorteilhaft sein, erst einmal mehr Nachkommen zu erzeugen, als es gewöhnlich aufziehen kann, um später die Nachkommenzahl entsprechend den Aufzuchtbedingungen auf ein optimales Maß einzuregulieren. Dies würde auch erklären, warum sich bei vielen Arten Ressourcenknappheit bzw. hohe Populationsdichten stärker negativ auswirken auf das Überleben der Jungtiere als auf die Fruchtbarkeit (vgl. Fowler 1987).

Erstaunlicherweise waren bei ansteigender Populationsdichte die Effekte der matrilinearen Gruppengröße auf das Überleben der Kälber im ersten Winter reduziert. Gleichfalls reduziert unter diesen Bedingungen waren die Effekte des mütterlichen Dominanzranges und der Gruppengröße auf das Überleben der Jährlinge. Clutton-Brock, Albon u. Guinness (1987) interpretieren diese Fakten derart, daß bei Populationsdichteanstieg sich die Einzugsgebiete mehrerer Herden überlappen und dadurch die Intergruppenkonkurrenz verstärkt wird, so daß verbleibende intraspezifische Effekte maskiert werden.

Auch wäre möglich, daß intraspezifische Konkurrenz bei hohen Populationsdichten weniger bedeutsam ist; bei vielen sozial lebenden Arten nimmt die Häufigkeit aggressiven Verhaltens ab, wenn die Ressourcenverfügbarkeit sehr gering ist (Wilson 1975, Slobodchikoff 1988).

Abschließend sei noch einmal kurz der Sexualdimorphismus angesprochen. Wenn bisher der sexuellen Selektion das Primat für die Erklärung des Geschlechtsdimorphismus zugeschrieben wurde, so ist diese Ansicht wohl etwas zu relativieren, auch angesichts der offenbaren Unzulänglichkeiten verschiedener Methoden zur Analyse der sexuellen Selektion (Gibson 1987). In einer kürzlich vorgelegten Arbeit diskutierten Geist et al. (1988) das Problem des Dimorphismus bei Cerviden in Relation zum Habitat.

Sie formulierten die Hypothese, daß mit der Besiedlung von offenen Landschaften beide Geschlechter in der Evolution der Waffen, der Fellmerkmale und der Körpermasse konvergieren.

So scheinen Sikahirsch, Rothirsch und Wapiti eine Reihe zu bilden im Gewichtsdimorphismus von Wald- über Savannen- zu Steppenhabitaten. Der Einfluß der Nahrung gewinnt an Bedeutung, da Gras gegenüber Blättern und jungen Trieben weniger Protein und insbesondere weniger Mineralstoffe enthält, Geweihe jedoch zu etwa 56 % aus anorganischem und zu 44 Prozent aus organischem Material bestehen. Als Begründung für den Monomorphismus von gesellig in Herden lebenden Ungulaten postulierte Geist bereits 1974, daß die Weibchen die Männchengestalt angenommen haben als Konsequenz intersexuellen Konfliktes.

Die Diskussion um die Bedeutung dieses oder jenes Einzelfaktors für die Evolution sowohl von Morphen als auch von Verhalten sollte jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, daß die Suche nach einer alleinigen Ursache vielfach in eine Einbahnstraße führt (Hilborn und Stearns 1982).

Z u s a m m e n f a s s u n g

Im Beitrag wird darauf verwiesen, daß eine jagdliche Bewirtschaftung freilebender Säugetierpopulationen in stärkerem Maße die biologischen Gesetzmäßigkeiten auf dem popularen Niveau zu berücksichtigen hat. Anhand von theoretischen Konzepten der inzwischen international ausgewiesenen Forschungsrichtungen Soziobiologie und Verhaltensökologie wird die Rolle des Sozialverhaltens bei der Populationsregulation diskutiert. Es wird gezeigt, daß die Dynamik der Population entscheidend durch das Verhalten von ein-

zelen Individuen geprägt wird. In diesem Zusammenhang gewinnen Fragen der Individualität und der Individual- und Verwandtschaftserkennung einen neuen Stellenwert. Fallstudien zu den jagdwirtschaftlich bedeutsamen Arten Fuchs, Schwarzwild und Rotwild unterlegen die theoretischen Aussagen.

Summary

The management of free-living game populations has to take into account the biological regularities at the level of the population. On the basis of theoretical foundations of sociobiology and behavioural ecology the importance of social behaviour in population regulation is discussed. It is shown that the dynamics of a population is greatly influenced by the behaviour of individual animals. In this context questions of individuality, individual and kin recognition and kin-correlated behaviour achieve great importance. Studies on the fair game species red fox, wild boar and red deer illustrate the theoretical statement.

Schrifttum

- Abbott, D. M.: Behaviourally mediated suppression of reproduction in female primates. *J. Zool. (Lond.)* **213** (1987) 455–470.
- Albon, S. D., B. Mitchell, B. J. Huby und D. Brown: Fertility in female red deer (*Cervus elaphus*): the effects of body composition, age and reproductive status. *J. Zool. (Lond.)* **209** (1986) 447–460.
- Alcock, J.: *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*. 4th Ed., Sinauer, Sunderland 1988.
- Alexander, R. D.: The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **5** (1974) 325–383.
- Alexander, R. D., J. L. Hoogland, R. D. Howard, K. M. Noonan, and P. W. Sherman: Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. In: Chagnon, N. A., and W. Irons (Eds.): *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An Anthropological Perspective*. 402–603. Wadsworth, Belmont 1981.
- Altmann, J.: Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* **49** (1974) 227–267.
- Armitage, K. B.: Do female yellow-bellied marmots adjust the sex ratios of their offspring? *Am. Nat.* **129** (1987) 501–519.
- Bateson, P. P. G.: Optimal outbreeding. In: Bateson, P. P. G. (Ed.): *Mate choice*, 257–277. Cambridge: Cambridge University Press.
- Begon, M.: Density and individual fitness: Asymmetric competition. In: Shorrocks, B. (Ed.): *Evolutionary Ecology*. 175–194. Oxford: Blackwell Scientific Publications 1984.
- Bekoff, M.: Mammalian sibling interactions: genes, facilitative environments, and the coefficient of familiarity. In: Gubernick, D. J., and P. H. Klopfer (Eds.): *Parenteral Care in Mammals*. 307–346. New York: Plenum Publishing Corporation 1981.
- Berman, C. M.: Maternal condition and offspring sex ratio in a group of free-ranging rhesus monkeys: An eleven-year study. *Am. Nat.* **131** (1988) 307–328.
- Bernstein, I. S.: Dominance: The baby and the bathwater. *Behav. Brain Sci.* **4** (1981) 419–457.
- Bernstein, I. S., and L. E. Williams: The study of social organisation. In: Mitchell, G., und J. Erwin (Eds.): *Comparative Primate Biology. Vol. 2 A: Behavior, Conservation, and Ecology*, 195–213. New York: Alan R. Liss. Inc. 1986.
- Blaustein, A. R., M. Bekoff and T. J. Daniels: Kin recognition in vertebrates (excluding primates): empirical evidence. In: Fletcher, D. J. C., und C. D. Michener (Eds.): *Kin Recognition in Animals*. 287–331, New York: J. Wiley and Sons 1987 a.
- Blaustein, A. R., M. Bekoff and T. J. Daniels: Kin recognition in vertebrates (excluding primates): mechanisms, functions, and future research. In: Fletcher, D. J. C., und C. D. Michener (Eds.): *Kin Recognition in Animals*. 333–357. New York: J. Wiley and Sons 1987 b.
- Boyse, E. A., G. K. Beauchamp and K. Yamazaki: The genetics of body scent. *TIG* **3** (1987) 97–102.

- Briedermann, L.: Zur Reproduktion des Schwarzwildes in der Deutschen Demokratischen Republik. *Beitr. Jagd- u. Wildforsch.* **7** (1971) 169–186.
- Brown, J. L.: The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* **76** (1964) 160–169.
- Brown, J. L.: Territorial behavior and population regulation in birds. *Wilson Bull.* **81** (1969) 293–329.
- Brown, R. E.: Mammalian social odors: A critical review. *Adv. Study Behav.* **10** (1979) 103–162.
- Brown, R. E., and D. W. MacDonald (Eds.): *Social Odours in Mammals*. Vol. 1 u. 2. Oxford: Clarendon Press 1985.
- Brown, R. E., P. B. Singh and B. Roser: The major histocompatibility complex and the chemosensory recognition of individuality in rats. *Physiol. Behav.* **40** (1987) 65–73.
- Bützler, W.: Kampf- und Paarungsverhalten, soziale Rangordnung und Aktivitätsperiodik beim Rothirsch. *Beih. Z. Tierpsychol.* **16** (1974).
- Caro, T., and P. P. G. Bateson: Organization and ontogeny of alternative tactics. *Anim. Behav.* **34** (1986) 1483–1499.
- Chepko-Sade, B. D., and Z. T. Halpin (Eds.): *Mammalian Dispersal Patterns. Their Influence on the Genetic Structure of Populations*. Chicago: University of Chicago Press 1987.
- Clutton-Brock, T. H. (Ed.): *Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals*. *Am. Nat.* **123** (1984) 212–229.
- Clutton-Brock, T. H.: Reproductive success in red deer. *Sci. Amer.* **252** (1985) 86–92.
- Clutton-Brock, T. H.: *Reproductive Success*. Chicago: University of Chicago Press 1988.
- Clutton-Brock, T. H.: Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. *Nature (Lond.)* **337** (1989) 70–72.
- Clutton-Brock, T. H., and S. D. Albon: The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* **69** (1979) 145–170.
- Clutton-Brock, T. H., and S. D. Albon: Parental investment in male and female offspring in mammals. In: King's College Sociobiology Group (Eds.): *Current Problems in Sociobiology*, 223–247. Cambridge: University Press 1982.
- Clutton-Brock, T. H., and S. D. Albon: Competition and population regulation in social mammals. In: Sibly, R. M., and R. H. Smith (Eds.): *Behavioural Ecology*. 557–575. Symposium 24 of the British Ecological Society. Oxford: Blackwell Scientific Publications 1985.
- Clutton-Brock, T. H., and P. H. Harvey: Comparison and Adaptation. *Proc. R. Soc. Lond. B* **205** (1979) 547–565.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon and F. E. Guinness: Competition between female relatives in a matrilocal mammal. *Nature (Lond.)* **300** (1982) 178–180.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon and F. E. Guinness: Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature (Lond.)* **308** (1984) 358–360.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon and F. E. Guinness: Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim. Behav.* **34** (1986) 460–471.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon and F. E. Guinness: Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *J. Anim. Ecol.* **56** (1987) 857–871.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon and F. E. Guinness: Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature (Lond.)* **337** (1989) 260–262.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness and S. D. Albon: *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. Chicago: University of Chicago Press 1982.
- Clutton-Brock, T. H., M. Hiraiwa-Hasegawa and A. Robertson: Mate choice on fallow deer hinds. *J. Anim. Ecol.* **52** (1983) 367–384.
- Clutton-Brock, T. H., M. Hiraiwa-Hasegawa and A. Robertson: Mate choice on fallow deer leks. *Nature (Lond.)* **340** (1989) 463–465.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, R. M. Gibson and F. E. Guinness: The logical stag: Adap-

- tive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.* **27** (1979) 211–225.
- Cockburn, A., M. P. Scott and C. R. Dickam: Sex ratio and intrasexual kin competition in mammals. *Oecologia* (Berl.) **66** (1985) 427–429.
- Colgan, P.: *Comparative Social Recognition*. New York: J. Wiley and Sons. 1983.
- Crawford, T. J.: What is a population. In: Shorrocks, B. (Ed.): *Evolutionary Ecology*, 135–173. Symposium 23 of the British Ecological Society. Oxford: Blackwell Scientific Publications 1984.
- Crook, J. H., J. E. Ellis and J. D. Goss-Custard: Mammalian social systems: structure and function. *Anim. Behav.* **24** (1976) 261–274.
- Davies, N. B.: Ökologische Fragen zum Territorialverhalten. In: Krebs, J. R., und N. B. Davies (Ed.): *Öko-Ethologie*, 246–272. Berlin (W.): Parey 1981.
- Davies, N. B., und J. R. Krebs: Ökologie, natürliche Auslese und Sozialverhalten. In: Krebs, J. R., und N. B. Davies (Eds.): *Öko-Ethologie*, 15–27. Berlin (W.): Paray 1981.
- Dawaa, N., M. Stubbe und Ch. Suchbat: Die Populationsdichte des Rotfuchses *Vulpes vulpes* (L., 1758) in verschiedenen Vegetationszonen der Mongolischen Volksrepublik. *Beitr. Jagd- u. Wildforsch.* **12** (1982) 81–90.
- Dawkins, R.: *Das egoistische Gen*. Berlin (W.): Springer 1978.
- Dewsbury, D. A.: Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. *Q. Rev. Biol.* **57** (1982) 135–159.
- Dunbar, R. I. M.: Adaptation, fitness and the evolutionary tautology. In: King's College Sociobiology Group (Eds.): *Current Problems in Sociobiology*, 9–28. Cambridge: Cambridge University Press 1982 a.
- Dunbar, R. I. M.: Intraspecific variations in mating strategy. In: Bateson, P. P. G., and P. M. Klopfer (Eds.): *Perspectives in Ethology*. Vol. 5, 385–431. New York: Plenum Press 1982 b.
- Dunbar, R. I. M.: Life history tactics and alternative strategies of reproduction. In: Bateson, P. P. G. (Ed.): *Mate Choice*, 423–433. Cambridge: Cambridge University Press 1983.
- Dunbar, R. I. M.: Population consequences of social structure. In: Sibly, R. M., and R. H. Smith (Eds.): *Behavioural Ecology*. 507–519. Symposium 24 of the British Ecological Society. Oxford: Blackwell Scientific Publication 1985.
- Eisenberg, J. F.: The evolution of the reproductive unit in the class mammalia. In: Rosenblatt, J. S., und B. R. Komisaruk (Eds.): *Reproductive Behavior and Evolution*, 39–71. New York: Plenum Publishing Corporation 1977.
- Eisenberg, J. F., D. G. Kleiman: Olfactory communication in mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **3** (1972) 1–32.
- Ellenberg, M.: *Zur Populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L., Cervidae) in Mitteleuropa*. Spixiana, Suppl. 2, München 1978.
- Endler, J. A.: *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press 1986.
- Fletcher, D. J. C., and C. D. Michener: *Kin Recognition in Animals*. New York: J. Wiley and Sons 1987.
- Fowler, C. W.: A review of density dependence in populations of large mammals. In: Genoways, H. H. (Ed.): *Current Mammalogy*. Vol. 1, 401–441. New York: Plenum Publ. Corporation 1987.
- Geist, V.: On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *Amer. Zool.* **14** (1974) 205–220.
- Geist, V., and M. Bayer: Sexual dimorphism in the Cervidae and its relation to habitat. *J. Zool. (Lond.)* **214** (1988) 45–53.
- Gibson, R. M.: Bivariate versus multivariate analyses of sexual selection in red deer. *Anim. Behav.* **35** (1987) 292–293.
- Gosling, L. M.: The evolution of mating strategies in male antelopes. In: Rubenstein, D. I., and R. W. Wrangham (Eds.): *Ecological Aspects of Social Evolution, Birds and Mammals*. 244–281. Princeton: Princeton University Press, 1986.

- Gosling, L. M., and M. Petrie: The economics of social organization. In: Townsend, C. R., and P. Calow (Eds.): *Physiological Ecology: an evolutionary approach to resource use*, 315–345. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1981.
- Gosling, L. M., M. Petrie and M. E. Rainy: Lekking in topi: a high-cost, specialist strategy. *Anim. Behav.* **35** (1987) 616–618.
- Greenwood, P. J.: Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* **28** (1980) 1140–1162.
- Guinness, F. E., S. D. Albon and T. H. Clutton-Brock: Factors affecting reproduction in red deer (*Cervus elaphus*) hinds on Rhum. *J. Reprod. Fertil.* **54** (1978 a) 325–334.
- Guinness, F. E., T. H. Clutton-Brock and S. D. Albon: Factors affecting calf mortality in red deer. *J. Anim. Ecol.* **47** (1978 b) 817–832.
- Halpin, Z. T.: Individual odors among mammals: origins and functions. *Adv. Study Behav.* **16** (1986) 40–70.
- Hamilton, W. D.: The genetical evolution of social behaviour. *J. theor. Biol.* **7** (1964) 1–52.
- Hassell, M. P., and R. M. May: From individual behaviour to population dynamics. In: Sibly, R. M., and R. H. Smith (Eds.): *Behavioural Ecology*. 3–32. Oxford: Blackwell Scientific Publications 1985.
- Hendrichs, H.: Die soziale Organisation von Säugetierpopulationen. *Säugetierkundl. Mitt.* **26** (1978) 81–116.
- Hepper, P. G.: Kin recognition: functions and mechanisms. A review. *Biol. Rev.* **61** (1986) 63–93.
- Heptner, V. G., und N. P. Naumov: *Die Säugetiere der Sowjetunion*. Bd. 1. Jena: Gustav Fischer Verl. 1966.
- Hilborn, R., and S. C. Stearns: On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. *Acta Biotheor.* **31** (1982) 145–164.
- Hrdy, S. B.: Sex-biased parental investment among primates and other mammals: A critical evaluation of the Trivers-Willard hypothesis. In: Gelles, R., and J. Lancaster (Eds.): *Child Abuse and Neglect: Biosocial Dimensions*. 97–147. New York: Aldine 1987.
- Huck, U. W., J. B. Labov and R. D. Lisk: Food restricting first generation juvenile female Hamsters (*Mesocricetus auratus*) affect sex ratio and growth of third generation offspring. *Biol. Reprod.* **37** (1987) 612–617.
- James, W. H.: Parental hormone levels and mammalian sex ratios at birth. *J. theor. Biol.* **139** (1989) 59–67.
- Kleiman, D. G.: Monogamy in mammals. *Q. Rev. Biol.* **52** (1977) 39–69.
- Klein, J., H.-G. Rammensee und Z. A. Nagy: Der Haupthistokompatibilitätskomplex und die Unterscheidung zwischen Selbst und Fremd durch das Immunsystem. *Naturwissenschaften* **70** (1983) 265–271.
- Krackow, S., and H. N. Hoeck: Sex ratio manipulation, maternal investment and behaviour during concurrent pregnancy and lactation in house mice. *Anim. Behav.* **37** (1989) 177–186.
- Krebs, J. R.: Sociobiology ten years on. *New Sci.* **1476** (1985) 40–43.
- Krebs, J. R., and N. B. Davies: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 1978.
- Krebs, J. R., und N. B. Davies: *Einführung in die Verhaltensökologie*. Stuttgart: Thieme 1984.
- Kröger, R.: 1805 Füchse in 15 Jahren. *Wild und Hund* **86** (8) (1983) 10–11.
- Lomnicki, A.: *Population Ecology of Individuals*. Princeton: Princeton Univ. Press 1988.
- Lott, D. F.: Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour* **88** (1984) 266–325.
- MacDonald, D. W.: Social factors affecting reproduction amongst red foxes (*Vulpes vulpes* L., 1758). *Biographica* **18** (1980) 123–175.
- Maynard Smith, J.: Group selection and kin selection. *Nature (Lond.)* **201** (1964) 1145–1147.

- Maynard Smith, J.: The theory of games and the evolution of animal conflict. *J. theor. Biol.* **47** (1974) 209–221.
- Maynard Smith, J.: Group selection. *Q. Rev. Biol.* **51** (1976) 277–283.
- Maynard Smith, J.: Game theory and the evolution of behaviour. *Proc. R. Soc. Lond. B* **205** (1979) 475–488.
- Maynard Smith, J.: Power and limits of optimization. In: Markl, H. (Ed.): *Evolution of Social Behavior: Hypotheses and Empirical Tests*, 27–34. Weinheim: Verlag Chemie 1980.
- Maynard Smith, J.: The evolution of social behaviour – a classification of models. In: King's College Sociobiology Group (Eds.): *Current Problems in Sociobiology*, 29–44. Cambridge: Cambridge Univ. Press 1982.
- Maynard Smith, J.: The population as a unit of selection. In: Shorrocks, B. (Ed.): *Evolutionary Ecology*, 195–202. Symposium 23 of the British Ecological Society. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 1984 a.
- Maynard Smith, J.: Game theory and the evolution of behaviour. *Behav. Brain Sci.* **7** (1984 b) 95–125.
- Maynard Smith, J.: The birth of sociobiology. *New Sci.* **1475** (1985) 48–50.
- McClintock, M. K.: Pheromonal regulation of the ovarian cycle: enhancement, suppression, and synchrony. In: Vandenberg, J. G. (Ed.): *Pheromones and Reproduction in Mammals*, 113–149. New York: Academic Press 1983.
- McComb, K.: Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds. *Nature (Lond.)* **330** (1987) 648–649.
- Meinhardt, M.: *Schwarzwild-Report*. 4. Aufl. Leipzig, Radebeul 1982.
- Mlikovsky, J.: Secondary sex ratio in the Przewalski horse *Equus przewalskii* (Mammalia: Equidae). *Z. Säugetierkde.* **53** (1988) 92–101.
- Moore, J., and R. Ali: Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Anim. Behav.* **32** (1984) 94–112.
- Oloff, H.-B.: Zur Biologie und Ökologie des Wildschweines. *Beitr. Tierkd. u. Tierzucht* **2** (1951) 1–95.
- Parker, G. A.: Population consequences of evolutionarily stable strategies. In: Sibly, R. M., and R. H. Smith (Eds.): *Behavioural Ecology*, 33–58. Symposium 24 of the British Ecological Society. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 1985.
- Parker, G. A., R. R. Baker and V. G. F. Smith: The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. theor. Biol.* **36** (1972) 529–557.
- Poole, T. B.: *Social Behaviour in Mammals*. Glasgow: Blackie 1985.
- Ralls, K.: Mammals in which females are larger than males. *Q. Rev. Biol.* **51** (1976) 245–276.
- Ralls, K.: Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *Am. Nat.* **111** (1977) 917–938.
- Ralls, K., P. H. Harvey and A. M. Lyles: Inbreeding in natural populations of birds and mammals. In: Soule, M. E. (Ed.): *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*, 35–56. Sunderland: Sinauer 1986.
- Reyer, H.-U.: Soziale Strategien und ihre Evolution. *Naturw. Rdsch.* **35** (1982) 6–17.
- Rubenstein, D. I., and R. W. Wrangham: *Ecological Aspects of Social Evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press 1986.
- Schantz, T. v.: Female cooperation, male competition, and dispersal in the red fox *Vulpes vulpes*. *Oikos* **37** (1981) 63–68.
- Shettleworth, S. J.: Learning and behavioural ecology. In: Krebs, J. R., and N. B. Davies (Eds.): *Behavioural Ecology*. 2nd Ed., 170–194. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 1984.
- Shields, W. M.: Optimal inbreeding and the evolution of philopatry. In: Swingland, I. R., and P. J. Greenwood (Eds.): *The Ecology of Animal Movement*. 132–159. Oxford: Clarendon Press 1983.

- Singh, P. B., R. E. Brown and B. Roser: MHC antigens in urine as olfactory recognition cues. *Nature* **327** (1987) 161–164.
- Slater, P. J. B.: Individual differences in animal behaviour: a functional interpretation. *Accademia Nazionale Dei Lincei* **259** (1986) 159–170.
- Slobodchikoff, C. N. (Ed.): *The Ecology of Social Behavior*. London: Academic Press 1988.
- Sludski, A. A.: Kaban. Alma Ata 1956.
- Sober, E.: *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press 1984.
- Stearns, S. C.: Natural selection and fitness, adaptation and constraint. In: Raup, D. M., and D. Jablonski (Eds.): *Patterns and Processes in the History of Life*, 23–44. Berlin (W.): Springer 1986.
- Stubbe, M.: Fuchs *Vulpes vulpes* (L.). In: Stubbe, H. (Hrsg.): *Buch der Hege*. Bd. 1., 4. Aufl., Berlin Landwirtschaftsverlag 1989.
- Stubbe, M., und S. Heise: Populationsdynamik von Greifvogel- und Eulenarten und ihrer Beutetiere. In: Stubbe, M. (Hrsg.): *Populationsökologie von Greifvogel- und Eulenarten*. Bd. 1. 279–329. *Wiss. Beitr. Univ. Halle* 1987/14 (P 27).
- Stubbe, W., und M. Stubbe: Vergleichende Beiträge zur Reproduktions- und Geburtsbiologie von Wild- und Hausschwein – *Sus scrofa* L., 1758. *Beitr. Jagd- u. Wildforsch.* **10** (1977) 153–179.
- Suchentrunk, F.: Zur Nahrungsökologie und körperlichen Kondition österreichischer Rotfuchspopulationen (*Vulpes vulpes* L.). Diss. Wien 1984.
- Tamarin, R. H.: Animal population regulation through behavioural interactions. In: Eisenberg, J. F., and D. G. Kleimann (Eds.): *Advances in the Study of Mammalian Behavior*, 698–720. American Society of Mammalogists, Special Publication Number 7 (1983).
- Tembrock, G.: Zur Ethologie des Rofuchses (*Vulpes vulpes* L.) unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung. *Zool. Garten* **23** (1957) 289–532.
- Tembrock, G.: *Verhaltensbiologie*. Jena: G. Fischer Verl. 1987.
- Timofeeff-Ressovsky, N. W., A. N. Jablovkov und N. V. Glotov: *Grundriß der Populationslehre*. Jena: Gustav-Fischer Verl. 1977.
- Trivers, R. L.: Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (Ed.): *Sexual Selection and the Descent of Man*, 139–179. Chicago: Aldine 1972.
- Trivers, R. L.: *Social Evolution*. Menlo Park: Benjamin/Cummings, 1985.
- Trivers, R. L., and D. E. Willard: Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* (N. Y.) **179** (1973) 90–92.
- Vehrencamp, S. L.: A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Anim. Behav.* **31** (1983) 667–682.
- Vincent, R. E.: Observations of red fox behaviour. *Ecology* **39** (1958) 755–757.
- Wade, M. J.: Evolution through group selection. *Evolution* **42** (1988) 1116.
- Wagenknecht, E.: *Rotwild*. Berlin: Landwirtschaftsverl. 1981.
- Waser, P. M., S. N. Austad, and B. Keane: When should animals tolerate inbreeding? *Am. Nat.* **128** (1986) 529–537.
- Wasser, S. K., and D. P. Barash: Reproductive suppression among female mammals: Implications for biomedicine and sexual selection theory. *Q. Rev. Biol.* **58** (1983) 513–538.
- Watson, A., and R. Moss: Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. In: Watson, A. (Ed.): *Animal Populations in Relation to their Food Resources*, 167–218. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 1970.
- Wickler, W.: Soziales Verhalten als ökologische Anpassung. *Verhandlungsber. d. Dtsch. Zoolog. Gesellsch.* **64**. Tagung (1970) 291–304.
- Wiley, R. H.: Social structure and individual ontogenies: problems of description, mechanism, and evolution. In: Bateson, P. P. G., and P. H. Klopfer (Eds.): *Perspectives in Ethology*. Vol. 4. 105–133. New York: Plenum Publ. Corporation 1981.
- Williams, G. C.: The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **205** (1979) 567–580.

- Williams, G. C.: A defense of reductionism in evolutionary biology. In: Dawkins, R., and M. Ridley (Eds.): Oxford Surveys in Evolutionary Biology, Vol. 2, 1-27. Oxford: Univ. Press 1985.
- Wilson, E. O.: Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge/Mass.: Belknap Press 1975.
- Wynne-Edwards, V. C.: Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Edinburgh: Oliver and Boyd 1962.
- Wynne-Edwards, V. C.: Evolution through Group Selection. Oxford: Blackwell Scientific Publications 1986.

Dipl.-Biol. Peter Neuhäuser
Prof. Dr. Josef Schuh
Prof. Dr. Michael Stubbe

Martin-Luther-Universität
Halle-Wittenberg
Sektion Biowissenschaften
WB Zoologie

Domplatz 4, Postfach Universität
Halle (Saale)
DDR - 4010