Soziale Prozesse der Selbstregulation einer Wildkaninchenpopulation (*Oryctolagus cuniculus L.*)

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät Biologie, Chemie und Geowissenschaften
der Universität Bayreuth

vorgelegt von
Dipl. Biol.
Paul Ernst Kaetzke
aus Harvey / U.S.A.

Januar 2010

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zeit von 1.01.1991 bis 13.01.2010 am Lehrstuhl Tierphysiologie der Universität Bayreuth unter der Betreuung von Prof. Dr. Dietrich von Holst angefertigt.

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth genehmigten Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

Amtierender Dekan:	Prof. Dr. Stephan Clemens
Tag des Einreichens der Dissertation:	13.01.2010
Tag des wissenschaftlichen Kolloquiums:	14-06.2010

Prüfungsausschuss:

Prof. Dr. Dietrich von Holst	(Erstgutachter)
Prof. Dr. Klaus H. Hoffmann	(Zweitgutachter)
Prof. Dr. Konrad Dettner	(Vorsitzender)
Prof. Dr. Stefan Schuster	
Prof. Dr. Sigrid Liede-Schumann	

Gewidmet meinen Kindern
Stella Malina & Franka Anita

Inhalt

I. Einleitung

Faktoren der Regulation von Populationen werden bis heute kontrovers diskutiert. Im Hinblick auf die zunehmende Verknappung des Lebensraumes und die Diskussion über den Artenschutz wird es immer wichtiger herauszufinden, welche Gesetzmäßigkeiten zur Erhaltung einer Population beitragen. Viele Populationen zeigen Fluktuationen in ihrer Dichte, die zyklisch auftreten können, um einen bestimmten konstanten Wert variieren oder keine Regelmäßigkeiten erkennen lassen. Populationen unterliegen Wechselwirkungen vieler Faktoren, die dichteabhängig, dichteunabhängig, intrinsisch und extrinsisch sein können. Von einer Populationsregulation wird per Definition nur gesprochen, wenn dichteabhängige Prozesse auftreten (BEGON ET AL. 1997). Eine zentrale Frage der Populationsökologie ist es, welchen Stellenwert dichteabhängige oder -unabhängige Faktoren zur Bestimmung der Abundanz und Dynamik von Populationen haben. Ein Großteil dieser Diskussionen wird von zwei entgegen gesetzten Sichtweisen beherrscht: Nach der Sichtweise von NICHOLSON (1954) werden Populationen durch dichteabhängige Mechanismen um einen stabilen Gleichgewichtspunkt reguliert (1. Ansatz). Im Gegensatz dazu werden nach ANDREWARTHA und BIRCH (1954) Populationsveränderungen durch dichteunabhängige Faktoren bestimmt (2. Ansatz).

Aber selbst dichteabhängige Faktoren können nach Modellen von MAY (1974, 1976) und MAY und OSTER (1976) über gedämpfte Schwankungen und stabile Grenzzyklen zu einer Dynamik führen, die äußerlich nicht von Chaos zu unterscheiden ist, d.h. viele Modelle des zweiten Ansatzes sind auf Modelle der ersten Möglichkeit reduzierbar. Sie berücksichtigen Zeitverzögerungen, hohe Produktionsraten und eine stark überkompensierende Dichteabhängigkeit ohne äußere Ursachen und erklären viele Varianten von Dichteschwankungen. Diese Modelle wurden inzwischen an Freilanddaten angepasst (HASSELL ET AL. 1976), an Laborpopulationen überprüft (z.B. BELLOWS und HASSELL 1988) und durch neue analytische Techniken der nichtlinearen Mathematik ergänzt (HANSKI ET AL. 1993, HIGGINS ET AL. 1997, SUGIHARA und MAY 1990, TURCHIN und TAYLOR 1992). Die meisten Populationsmodelle abstrahieren jedoch die Dynamik einer einzigen Population aus ihrer natürlichen Lebensgemeinschaft und vernachlässigen die Wiederbesiedlung- und Kolonisierungsrate durch benachbarte Populationen. Metapopulationsmodelle versuchen, diese Faktoren zu berücksichtigen (ANDREWARTHA und BIRCH 1984, HANSKI und GILPIN 1997). Die meisten Modelle sind nach ORESKES ET AL. (1994) primär von heuristischem Wert. Sie hängen von der richtigen Wahl von Parametern und Gleichungssystemen ab und verwechseln dabei nach KREBS (1996) oft Korrelation mit Ursache. Andererseits können Modelle verdeckte Zusammenhänge, die

mehr als zwei Faktoren berücksichtigen, veranschaulichen. Generell fehlen Modelle, die die Struktur von Populationen berücksichtigen oder auf der Simulation von individuellem Verhalten gründen (TURCHIN und HANSKI 1997). Die Zusammenhänge zwischen Altersstruktur, sowie der räumlichen Heterogenität von Landschaftssystemen mit dem Austausch von Populationen sind in den meisten Modellen noch nicht integriert worden (WIENS 1997).

Obgleich die periodischen Fluktuationen von Schneeschuhhasen, Luchsen sowie zahlreichen Microtinen (ELTON 1924) eine bahnbrechende Entdeckung waren und zu einer Veränderung der vorherrschenden Ansicht eines Gleichgewichts der Natur in Gebieten ohne störenden Einfluss von Menschen führten (ELTON 1924, PIMM 1991), wurden nur wenige Modelle zur Populationsregulation von Säugetieren entwickelt (Übersicht: BEGON ET AL. 1997, für Kleinsäuger: STENSETH 1999). Nach SINCLAIR (1989) wird als Ursachen der Dichteabhängigkeit von 72 untersuchten Populationen großer Landsäugetiere in 99% der Fälle der Faktor Nahrung angegeben, während sie bei 21 untersuchten Kleinsäugerpopulationen auf unterschiedliche Faktoren wie Nahrung, Räuber, Raum und soziale Effekte zurückzuführen sind. Wie SINCLAIR (1989) herausstellt, zeigen die meisten dieser Untersuchungen allerdings, dass Räuber die Beutepopulationen begrenzen, sie jedoch nicht regulieren. Für Kleinsäuger wird als wichtigste Einzelursache für die Regulation der dichteabhängige Ausschluss von Jungtieren angeführt. Bisher lassen sich aber noch keine Verallgemeinerungen bezüglich der Ursache dichteabhängiger Mortalität bei Säugetieren treffen. Ein Hauptgrund für diese Unsicherheit ist nach SINCLAIR (1989), dass der Einfluss von Räubern und die Auswirkungen von Parasiten und Krankheitserregern kaum berücksichtigt wurden.

Langzeitstudien an Microtinen und Schneeschuhhasen brachten aufgrund ihrer auffälligen Dichtezyklen die meisten Hypothesen zur Erklärung von Populationsfluktuationen hervor. BATZLI (1992) listet in seiner Übersicht hierzu 22 Hypothesen auf, die er nach folgenden Kriterien unterteilt: a) Krankheit, b) Stress, c) Räuber-Beute-Zyklen, d) Nahrungsverfügbarkeit, e) Aktivitätsmuster, f) Sozialverhalten und g) multiple Faktoren. In einem allgemeinen Modell fasst er diese zahlreichen Beziehung von Ursache und Wirkung zusammen. Er hebt dabei hervor, daß dichteabhängige Faktoren in Wechselwirkung mit individuellen Verhaltensmuster der Konkurrenz stehen.

KREBS (1996) definiert einen Populationszyklus anhand von phasenbezogenen Veränderungen der Individuen wie ihrer sexuellen Reife, ihrer Reproduktions- und Überlebensraten mit dem Alter (KREBS und MYERS 1974) und nennt dies die biologische Definition von Zyklen. Mit dieser Definition sucht Krebs nach einer allgemeinen Erklärung der Regulation von Populationen, macht jedoch keine Aussagen über die Amplitude und Periode von Zyklen (mathe-

matische Definition siehe HANSSON und HENTTONEN 1985). Die zentrale Frage für ihn ist: Welche Faktoren behindern das Populationswachstum? Hypothesen zu dieser Frage fallen nach KREBS (1996) in fünf Klassen: a) Nahrungsverfügbarkeit, b) Prädation, c) Nahrungsverfügbarkeit und Prädation, d) qualitative Veränderungen von Individuen und e) multiple Faktoren.

Die hier aufgeführten Hypothesen lassen sich in extrinsische und intrinsische unterteilen. Intrinsische Hypothesen der Populationsregulation sind durch Verhaltensmechanismen der räumlichen Verteilung (z.B. Überlappungen von Aufenthaltsgebieten, Territorialität, Abwanderung, etc.) mit extrinsischen Hypothesen in einem multifaktoriellen Modell der Populationsregulation verknüpft (TAITT und KREBS 1984). Intrinsische Regulation existiert nach WOLFF (1997) nur bei Säugetierpopulationen, in denen Weibchen territorial sind, hierbei die räumlich-sozialen Aufzuchtbedingungen limitiert sind oder junge Weibchen einer Reproduktionssupression unterliegen. Sein evolutionsbiologisches Modell nennt als ultimativen Faktor den Entwicklungstand bei der Geburt (Nesthocker oder Nestflüchter) und als proximate Faktoren Weibchenterritorialität, Infantizidgefahr und die Anwesenheit von nahe verwandten Männchen im Geburtsgebiet (Inzuchtvermeidung), die zur Reproduktionssupression von Weibchen führen können. Selbstregulation (intrinsische Regulation) kommt nach WOLFF (1997) nur unter einer begrenzten Kombination von Bedingungen vor, so dass die meisten Säugetiere durch extrinsische Faktoren reguliert werden.

Drei weitere vorgeschlagene Mechanismen der Selbstregulation sind a) genetische Veränderungen, verursacht durch dichte- und frequenzabhängige natürliche Selektion von räumlichen Verhaltensmustern (polymorphische Verhaltenshypothese CHITTY 1960, 1967, 1996, KREBS 1978,1985, TAMARIN 1985, VOIPO 1999) b) phänotypische Veränderungen der Physiologie (Streßhypothese) verursacht durch soziale Interaktionen bei Überbevölkerung (CHRISTIAN 1978, 1980) oder Überalterung (BOONSTRA 1994, SAPOLSKY ET AL. 1987) und c) Veränderungen der Verwandtschaftsbeziehungen (soziobiologische Hypothese), die die Aggression bei hoher Dichte beeinflussen (CHARNOV und FINERTY 1980, WATSON ET AL. 1994).

Keine dieser Hypothesen kann aber die Frage, ob und wie eine Population reguliert wird, beantworten, solange nicht die Wechselwirkungen des Sozialsystems mit dem individuellen Verhalten und den Populationsfaktoren der jeweiligen Tierart bekannt sind. Während Populationsbiologen sich hauptsächlich auf die demographischen Konsequenzen der Umweltbedingungen- und biologischen Veränderungen konzentrieren, beschäftigen sich Verhaltensökologen vorwiegend mit dem adaptiven Wert von Verhalten von Individuen auf Gruppen- oder Populationsebene einer Tierart. Verhaltensökologen vergessen dabei meist, welche Konse-

quenzen das Verhalten auf die Populationsdynamik hat, und Populationsbiologen vernachlässigen die Verhaltensmechanismen, die den Veränderungen von Natalität, Mortalität und Migration zugrunde liegen (HASSEL und MAY 1985). Auch die regulative Bedeutung von Stress in natürlichen Populationen wird erst verstanden, wenn die Lebensgeschichten von Individuen in Bezug zur Sozialstruktur geklärt sind (LEE und MCDONALD 1985).

Wie so manche Gegenüberstellung verdeckt auch die Unterscheidung zwischen intrinsischen und extrinsische Faktoren andere wichtige Fragen der Populationsregulation wie z.B.: Auf welcher Ebene wird die Population reguliert? Viele Studien an sozialen Säugetieren legen nahe, dass dichteabhängige Prozesse eher auf der Ebene der sozialen Gruppe regulieren als auf der Populationsebene (CLUTTON-BROCK und ALBON 1985, DITTUS 1977, 1979, FURUYA 1969, ZIMEN 1977). Soziale Beziehungen zwischen Individuen einer sozialen Gruppe können die Variablen der Lebensgeschichte wie Natalitäts-, Mortalitäts- und Migrationsrate beeinflussen. So stellt DUNBAR (1985) die Faktoren der Sozialstruktur heraus, die die Reproduktionsphysiologie bestimmter Weibchen und den Zugang zu ihren Ressourcen beeinflussen. Demographische Prozesse spiegeln sich in den strukturierten Lebensgemeinschaften von Säugetieren daher vor allem in der Folge der sozialen Prozesse bzw. der Sozialdynamik zwischen und innerhalb von Gruppen wider. Soziale Prozesse sind wiederum ein Ergebnis der Beziehungen von Individuen und der Größe und Zusammensetzung der Gruppe, in der sie leben. Dieser Zusammenhang kann wichtige Auswirkungen auf individuelle Strategien (SILK 1983) und die Stabilität von Gruppen und Populationen (LOMNICKI 1982) haben.

Tiere, die einer sozialen Gruppe angehören, sind verschiedenen Stressoren ausgesetzt, was sich in der in der Konzentration von Glucocorticoiden im Blut widerspiegeln kann. Erhöhte Corticioidkonzentrationen können mit sozialer Instabilität (ALBERTS ET AL. 1992, GUST ET AL. 1993, SAPOLSKY 1983,1993, VON HOLST 1998) einhergehen, während die Anwesenheit eines sozialen Partners die Stressantwort dämpfen kann (LEVINE 1993, LYONS ET AL. 1995). In einer Anzahl von Primatenarten ist die individuelle Cortisolantwort abhängig vom sozialem Rang (EBERHART ET AL. 1983, GOLUB ET AL. 1979, MANOGUE ET AL. 1975, SAPOLSKY 1982). In anderen Arten ist die Cortisolkonzentration weniger vom Rang als vom reproduktiven Status (SALTZMAN ET AL. 1994), der Copingstrategie (BOHNEN ET AL. 1991, VICKERS 1988) oder von der sozialen Erfahrung und Geschicklichkeit (SACHSER und LICK 1991, SAPOLSKY und RAY 1989, DE VILLIERS ET AL. 1997) abhängig. Die unterschiedlichsten Zusammenhänge von sozialen Beziehungen und Stress lassen demographische Folgerungen daher nur dann zu, wenn man das Sozialsystem der jeweiligen Spezies genau kennt.

Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) leben in gemischtgeschlechtlichen Gruppen in fest umgrenzten und gegen Nachbarn verteidigten Revieren. Sie haben sehr hohe Reproduktionsraten, die eine dichteabhängige Populationsregulation erwarten lassen. Obwohl zahlreiche populationsbiologische Untersuchungen an Wildkaninchen durchgeführt wurden (Übersicht siehe:, THOMPSON und KING 1994, KAETZKE ET AL. 2003), ist noch nicht geklärt, inwieweit soziale Prozesse für die Fluktuationen der Populationsdichte innerhalb eines Habitats verantwortlich sind (KREBS 1986). Es bestehen einige Hinweise, dass soziale Effekte den physiologischen Status beeinflussen (BELL 1986, EISERMANN 1988, FARABOLLINI 1987, HUTZELMEYER ET AL. 1993, KHASCHEI ET AL. 1993, MYERS ET AL. 1981, SCHÖNHEITER ET AL. 1993, VON HOLST ET AL. 1993, 1999; VON HOLST 1998). Aber nur eine detaillierte Analyse von Sozialstruktur und Sozialdynamik vermag zu klären, ob diese einen Einfluß auf die Demographie haben.

Das Freigehege des Lehrstuhls für Tierphysiologie der Universität Bayreuth bot die seltene Möglichkeit, die Wechselwirkungen des Verhaltens von Individuen mit der sozialen Gruppe bis zur Populationsebene zu verfolgen. Hierbei konnten fast lückenlose Datensätze gewonnen werden, die folgende Fragen beantworten sollen:

1. Wie wirken sich Populationsfaktoren wie Dichte, Geschlechterverhältnis und Altersstruktur auf die Geburten-, Überlebens- und Mortalitätsraten aus?
2. Welche strukturgebenden Verhaltensmechanismen bestimmen die Untersysteme (Männchen-Männchen, Weibchen-Weibchen, Männchen und Weibchen) des Sozialsystems der gemischtgeschlechtlichen Gruppe?
3. Welche Wechselbeziehungen bestehen zwischen saisonalen und populationsdynamischen Faktoren (Dichte, Geschlechterverhältnis und Altersstruktur) mit den strukturgebenden Verhaltensmechanismen?
4. Welche Beziehungen bestehen zwischen Größe, Struktur und Zusammensetzung der Gruppen und dem Sozialverhalten bei Veränderung der Populationsdichte ? (bzw. Wechselwirkung des strukturellen Zustandes des (Populations-) Sozialsystems mit dem Verhalten)
5. Werden Größe und Zusammensetzung von Gruppen in einer fluktuierenden Population durch sozialdynamischen Prozesse reguliert?
6. Wie wirken sich populations- und sozialdynamische Prozesse auf strukturell-funktionell Aspekte des Sozialsystems (a) strukturell in Hinblick auf die Stabilität von sozialen Beziehungen (geschlechtsspezifischen Dominanzbeziehungen und Sozialbindungen) und (b)

funktionell in Hinblick des Ressourcennutzung- und Paarungssystem, betreffend der Physiologie, Reproduktion, Lebensgeschichte und –dauer von Individuen aus?

7. Wird die Populationsdichte des europäischen Wildkaninchens dichteabhängig reguliert? Wenn ja über welche Kontrollmechanismen?

II. Tiere, Material und Methoden

1. Tiere und Haltungsbedingungen

Alle in der vorliegenden Studie untersuchten Wildkaninchen stammen von 3 Männchen und 5 Weibchen ab, die im Juni 1983 bei Schwandorf / Bayern gefangen wurden. Die Weibchen waren zum Zeitpunkt des Fanges trächtig. Nachdem sie sich zunächst in einem 800 m^2 großen Gehege fortgepflanzt hatten, wurden 6 (2 Männchen, 4 Weibchen) der 8 Wildfänge zusammen mit 51 Nachkommen (31 Einjährige und 20 Juvenile) im Juli 1984 in das eigentliche Untersuchungsgelände, ein ca. 2 ha großes Gehege (Abb.1), überführt. Außer dem zusätzlichen Einsetzen zweier Männchen im Mai 1988 erfolgte keine künstliche Manipulation des Tierbestandes. Im Oktober 1990, zu Beginn des Untersuchungzeitraumes lebten im Gehege 80 adulte Tiere (32 Männchen und 48 Weibchen), die sich auf 13 Gruppen verteilten. Am Ende der Untersuchung im Oktober 1992 hatte sich der Bestand auf 34 adulte Tiere (10 Männchen und 24 Weibchen) in 8 Gruppen verringert. Die Populationsentwicklung seit Bestehen des Großgeheges bis 2002 ist im Ergebnisteil in der Abb. 5 zusammengefasst.

Das Freigehege (Abb.1), in dem die Studie durchgeführt wurde, liegt am südlichen Rand des Bayreuther Universitätscampus und gehörte ursprünglich zu einem landwirtschaftlichen Betrieb. Das Gehege ist zweifach eingezäunt. Als Schutz vor Störungen durch Spaziergänger ist der

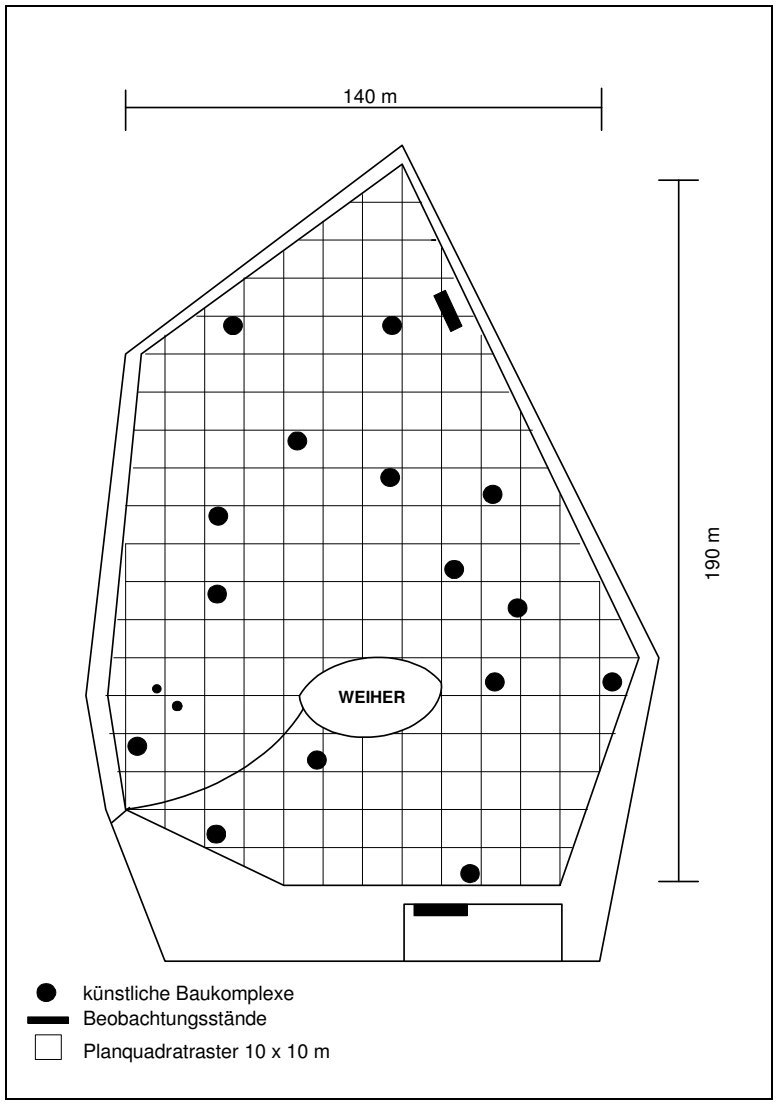


Abb. 1: Untersuchungsgelände

Zwischenraum der beiden Zäune mit Büschen und Bäumen bepflanzt. Der Zaun ist 1 m tief in die Erde eingelassen, um ein Untergraben durch die Wildkaninchen zu verhindern. Der Zaun verhindert jedoch nicht das Eindringen von Räubern wie Marder, Iltisse, Wiesel, Katzen und Raubvögeln, was auch beabsichtigt war, um einen natürlichen Selektionsdruck zu bewahren.
Die Gehegeflächenvegetation setzte sich aus einer Weidelgrasmischung zusammen und wurde während der Vegetationsperiode zwei bis dreimal gemäht, um eine Beobachtung der Tiere zu ermöglichen. Das Gelände war durch mehrere Gebüsch-, Laub- und Nadelbaumgruppen, sowie einen von Binsen und Schilf umwachsenen Teich im Zentrum des Geheges strukturiert. Als Wurf- und Wohnbaue standen den Wildkaninchen 16 künstliche Baukomplexe, bestehend aus einem verzweigten System eingegrabener Betonröhren und Betontöpfen mit 1-2 Ein- und Ausgängen zur Verfügung. Die Kammern der Baue waren von oben jeweils durch einen Betondeckel verschlossen und somit bei Bedarf einsehbar. Die Kaninchen wurden nicht daran gehindert, natürliche Erdbaue zu graben. Über das gesamte Gehege zusätzlich verteilte Betonröhren und Holzfallen boten den Tieren Schutz und Schatten.
Mit Ausnahme der Baumrinde, die durch einen Maschendraht geschützt war, stand den Tieren die gesamte in dem Gehege vorkommende Vegetation zu Verfügung. Im Winter wurden gelegentlich Heu und Äste zugefüttert, was in etwa die durch das Mähen entnommen Nahrungsmenge kompensieren sollte. Die Fütterung erfolgte bei Bedarf in Krippen, die gleichmäßig über alle Gruppen verteilt waren. Mit der Fütterung wurde erst begonnen, wenn die Individuen der gesamten Tierpopulation in ihren Gewichten deutlich abnahmen (in der Regel Ende Januar). Ein Weiher mit Abfluss gewährleistete die Wasserversorgung. Da in manchen Monaten die Trockenheit sehr lange andauerte und der Weiher nahezu austrocknete, dienten gleichmäßig über das Gelände verteilte Wasserbecken als zusätzliche Tränken. Außer Salzlecksteinen, die das ganze Jahr über dem gesamten Gehege verteilt auslagen, und der Beköderung mit gerösteten Erdnüssen, gab es keine weitere künstliche Futterquellen.

2. Markierungen

Alle Tiere wurden individuell markiert. Ab dem zwölften Lebenstag, kurz vor dem Verlassen des Nestes, wurden die Ohren der Jungtiere mit einer nummerierten, farbigen Plastikohrmarke (Dalton, Rototag, 20 x 5 x 1 mm) versehen. Dies war auch der erste Zeitpunkt, an dem Jungtiere nach äußeren Merkmalen geschlechtlich differenziert wurden. Sobald die Jungtiere ein Körpergewicht von 500 g erreicht hatten, wurden die kleinen Plastikmarken durch größere, ebenfalls nummerierte, farbige Plastikohrmarken (Dalton, Rototag, 35 x 10 x 2 mm) ersetzt.

Diese Marken gewährleisteten ein schnelles individuelles Erkennen der Tiere, sowie ein Einordnen des Geburtsjahres, da jedem Jahr eine eigene Farbe zugeordnet war. Hierbei wurde bei den Männchen das rechte und bei den Weibchen das linke Ohr markiert. Das jeweils gegenüberliegende Ohr wurde zusätzlich mit einer kleinen Aluminiummarke (45 x 20 x 0,5 mm; 1,1g) mit einer individuellen, gut sichtbaren Farbkombination markiert. Ab einem Körpergewicht von 1000 g wurde die kleinen Aluminiummarken durch größere Aluminiummarken (60 x 20 x 0,5 mm; 1,7 g) ausgetauscht. Noch junge Fokustiere wurden zusätzlich mit einem Färbemittel (Nyanzol - D) gekennzeichnet, um sie besser zu identifizieren.

3. Datenaufnahme

3.1. Untersuchungszeitraum

Jeden Morgen zwischen 8 und 11 Uhr wurde das Gelände begangen. Hierbei wurden die Wohn- und Wurfbaue auf ihre Benutzung kontrolliert und gegebenenfalls Nestlinge gewogen. Die letzten 4-5 Stunden in der Abenddämmerung vor Einbruch der Nacht wurden die Tiere beobachtet. Diese Beobachtungszeit ist dem täglichen Aktivitätsmaximum von Wildkaninchen (WALLAGE-DREES 1986) angepasst. Am Anfang jeden Monats wurden zudem an 2-3 aufeinander folgenden Tagen die Kaninchen gefangen, um die Tiere zu wiegen und Blutproben zu entnehmen. Die Untersuchung wurde von März 1988 bis Dezember 1988 und von Oktober 1990 bis April 1993 durchgeführt. Stichprobenhafte Untersuchungen fanden zusätzlich im Dezember 1995 und April 1996 statt.

3.2. Reproduktions- und Mortalitätsdaten

Auf den täglichen Rundgängen wurden das Gehege und die Baue nach neugeborenen, sowie verstorbenen Tieren abgesucht. Von Kaninchen gegrabene Baue wurden mit einer Drahtsonde auf Länge und Verlauf vermessen. Die Endkammern wurden durch einen ca. 10 cm breiten, mit einem Plastikdeckel und einer Betonplatte verschlossenen Schacht kontrollierbar gemacht. Neugeborene Tiere konnten so jederzeit herausgenommen, markiert und gewogen werden.

Die Bestimmung der Mütter war durch folgende Merkmale eindeutig möglich: 1. Graben eines Wurfbaues, 2. Eintragen von Nistmaterial (Heu, ausgezupftes Fell), 3. Farbe des eingetragenen Bauchfelles (Das Bauchfell der Weibchen wurde während der Reproduktionszeit mit jeweils unterschiedlichen Seidenmalfarben (MYERS und POOLE 1961) eingefärbt), 4. häufiges Kinndrüsenmarkieren (MYKYTOWYZ 1964) am Baueingang, 5. Öffnen bzw. Verschließen des

Baues, 6. häufiger Aufenthalt in der Nähe des Baues, 7. Verteidigung des Wurfbaues gegen Artgenossen (MYKYTOWYZ 1959, 1964).

Tote Tiere wurden nach folgenden Kriterien folgenden Gruppen zugeordnet: 1. *Prädation*: Typische Wunden, Kadaverreste. 2. *Darmcoccidiose*: verklebte Anogenitalregion, flüssiger Kot, aufgeblähter Bauch, glasiger Darm. 3. *Lebercoccidose*: typische weiße Flecken auf der Leber, abgemagert. 4. *Unbekannt*: Tiere, die keines dieser Merkmale aufwiesen und auch sonst keine Auffälligkeiten zeigten. 5. *Verschwunden*: Tiere, die nicht mehr auffindbar waren.

Ein Großteil der demographischen Daten aus den Jahren 1988-1989 und 1991-1992 wurde von mir selber erhoben. Alle anderen Lebenszeitdaten wurden im Verlauf von 16 Jahren von einer Vielzahl von Doktoranden, Diplomanden, Hilfswissenschaftler und Praktikanten (A. Bora, F. Bressau, H. Dräxler, J. Kaiser, T. Kappauf, M. Khaschei, C. König, J. Künkele, B. Meier, J. Niedermeier, S. Prechtl, H. Rödel, R. Schönheiter, T. Soellner, T. Stübel, S. Weber, M. Weiser, H. Zöbelein, P. Zimmermann) erhoben und mir freundlicherweise von Professor von Holst zur Analyse überlassen. Sie sind ein wichtiger Bestandteil dieser Arbeit, ohne den ein tieferes Verständnis der hier vorgestellten sozialen Mechanismen nicht möglich gewesen wäre.

3.3. Physiologische Daten

Zur Gewinnung von physiologischen Daten wurden die Tiere an 2-3 aufeinanderfolgenden Tage zu Beginn jeden Monates gefangen. Dies gelang mit Hilfe von 10 Metall- (840 x 240 x 240 mm, Tomahawk Lifetrap Company) und ca. 100 Holzfallen (800 x 300 x 300 mm, Eigenbau, SCHÖNHEITER 1992), die sich ständig auf dem Gelände befanden und dreimal pro Woche mit gerösteten Erdnüssen beködert wurden. Entsichert wurden sie nur an den Fangtagen, in der übrigen Zeit benutzten die Kaninchen als Schutz vor Regen, Wind und Feinden, insbesondere vor Greifen. Die Fallen wurde an den Fangtagen zwischen 8 und 10 Uhr morgens geleert. In den anschließenden 2 –3 Stunden wurden an den Tieren folgende Untersuchungen durchgeführt:

Die Tiere wurden mit einer Federwaage gewogen und ihr Körperzustand überprüft. Dazu wurden die Tiere nach Wundschorf und offenen Wunden abgetastet und die Anogenitalregion auf verklebte Stellen untersucht (Hinweis auf Darmkozidose, eine Darmerkrankung, die durch verschiedene Arten der Protozoen aus der Gattung *Eimeria* ausgelöst wird). Der reproduktive Status der Weibchen wurde anhand der Rötung der Vulva und bei den Männchen am Zustand des Skrotums (retrahierte / deszendierte Hoden) beurteilt.

Es ist unmöglich im Freiland von lebenden Tieren endokrine Werte zu erhalten, ohne diese durch Fang und Handling zu beeinflussen. Bei der in dieser Untersuchung angewandten Fangmethode saßen die Tiere zusätzlich unterschiedlich lange in den Fallen. Daher war es unmöglich, Basalwerte der hier erfassten Glucocorticoidhormone wie Corticosteron und Cortisol zu bestimmen. Das Hypophysen-Nebennierenrindensystem passt sich aber bei längeren dauernder Belastung durch Hypertrophie innerhalb von ein bis zwei Wochen an die dauernd erhöhten Corticoidausschüttung an. Wie Befunde unseres Lehrstuhls zeigen (VON HOLST 1998), führt diese Vergrößerung der Nebennierenrinde auch zu einer Erhöhung der maximalen Ausschüttungsrate. Hoch genug dosierte ACTH-Injektionen regen die Nebennierenrinde zur ihrer maximalen Aktivität an. So ist es nach einer ACTH induzierten Anregung möglich, Aussagen über den Anpassungszustand des Systems zu machen. Dieser Reaktionstest kann als ein Maß für die vorherige Belastung eines Tieres genommen werden.

Zur Durchführung des ACTH-Reaktionstests wurde jedem Tier jeweils 10 I.E ACTH (Synacthen Depot, Ciba Pharma), intramuskulär injiziert. Eine Stunde nach der Injektion wurden aus der Ohrvene 0,3 - 1,5 ml Blut entnommen und auf Eis zwischengelagert. Der Hormontiter wurde mit einem Radioimmunoassay (FENSKE et al. 1983) ermittelt. Die Interassayvarianz betrug bei Corticosteron 8,1% und bei Cortisol 14,9%. Zur Analyse wurden jedoch nur die Corticosteronreaktionswerte herangezogen, da sie bei Wildkaninchen am meisten Aussagekraft über den Anpassungszustand des Hypophysen-Nebennierenrindensystems der Tiere an ihre jeweilige Umgebungssituation erlauben (SCHÖNHEITER 1992).

3.3. Ethologische Daten

Die Beobachtungen wurden in den letzten 4-5 Stunden vor der Dämmerung durchgeführt. Zwei in ca. 4 m Höhe angebrachte Beobachtungsstände (siehe Abb. 1) ermöglichten einen guten Überblick über das gesamte Untersuchungsgelände. Die Beobachtungen wurden 10-20 Minuten nach Betreten des Geländes begonnen. An den Tagen, an denen im Gelände gearbeitet wurde (Fangtage, Mähen), erfolgte keine Beobachtung. Insgesamt gehen ca. 2800 Beobachtungsstunden in die Aufnahme der Verhaltens- und Ortsdaten ein. Die optischen Geräte (Spektiv Swarovski „Habicht“ 30x70, Fernglas Leitz 8 x 40) erlaubten ein Identifizieren der Tiere von beiden Beobachungsständen im gesamten Gehege. Als Zeitgeber diente eine Stoppuhr. Um eine kontinuierliche Aufzeichnung zu gewährleisten, wurde bei hohen Interaktionshäufigkeiten ein Diktiergerät (Sony, V.O.R.) benutzt, das sich bei Ansprache automatisch anschaltete.

3.3.1. Ortsdaten

Um die Registrierung von Aufenthaltsorten zu ermöglichen, wurde das Gehege in eine Matrix von ca. 700 Planquadraten à 25 m^2 (Abb. 2) mit Zaunpfählen 20 x 20 m und Bambusstöckchen 5 x 5 m unterteilt. Die zur Bestimmung eines verlässlichen Aufenthaltsareals benötigte Anzahl Sichtungen pro Tier und Monat wurde stichprobenhaft für einige Tiere ermittelt. Die benötigte Anzahl Sichtungen hängt demnach von der Größe der Matrix und dem gewählten Zeitintervall ab. Um die Größe eines Aufenthaltgebietes für ortstreue Tiere zu ermitteln, kann die benötigte Anzahl Sichtungen aus einer Sättigungskurve (COWAN 1987a, KÜNKELE 1992a) abgelesen werden.

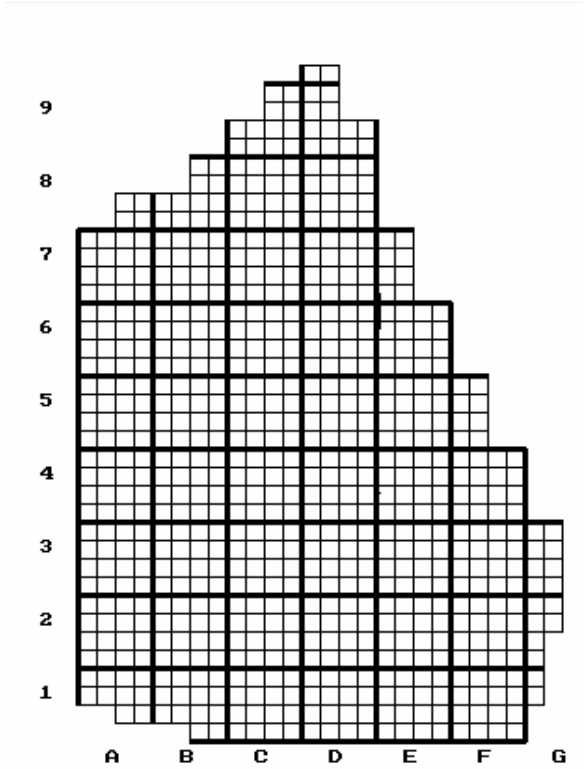


Abb. 2: Geländematrix dicke Linie 20 x 20 m

dünne Linie 5 x 5m

Zu Beginn der Untersuchung März 1988 und Oktober 1990 wurden, zur Ermittlung der Gruppenzugehörigkeit der Tiere, mit einer Festzeitmethode (ALTMANN 1974, MARTIN & BATESON 1986) die Aufenthaltsorte der Kaninchen der gesamten Population in 10-30-Minuten Intervallen bestimmt. Anschließend wurden Focusgruppenbeobachtungen durchgeführt, d. h. alle Tiere einer Gruppe mit gemeinsamen Aufenthaltsgebiet wurden gleichzeitig beobachtet. Jede Focusgruppe wurde 1 Stunde lang beobachtet. Während der Focusgruppenbeobachtung wurden die Aufenthaltsorte der Tiere alle 2,5 Minuten (1991-1993) und 5 Minuten (1988) aufgezeichnet (Tab.1). Tiere, die die Gruppe verließen, wurden soweit möglich weiterverfolgt. Außerdem wurden die Koordinaten von gruppenfremden Tieren, die in das Gruppengebiet der beobachteten Gruppe eindrangen bzw. einwanderten, mit aufgenommen.

1988 wurden 60 % der Tiere der Population als Focusgruppe beobachtet. Die Aufnahme der Koordinaten erfolgte auf 10 Meter genau in 2,5 bis 5 Minutenintervallen.

1991 wurde die räumliche Verteilung von 80% der Tiere über einstündige Fokusgruppenbeobachtung in 2,5 Minuten Intervallen bestimmt. Zusätzlich wurde an jedem Beobachtungstag

die räumliche Verteilung aller Tiere der Population in 15 Minuten Intervallen über eine Stunde ermittelt.

1992 und 1993 erübrigte sich dieses Verfahren, da alle Tiere als Fokusgruppentiere beobachtet wurden. 1995 und 1996 sollte nur die Veränderung der räumlichen Verteilung ermittelt werden, deshalb erfolgten in diesen Jahren keine Focusgruppenbeobachtung. Um eine bessere Auflösung der Gebiete zu erreichen, wurde das Raster 1991 von 10 x 10 m auf 5 x 5 m umgestellt. Insgesamt wurden ca. 250 000 Ortsdaten aufgenommen, für jedes Tier ca. 200 - 250 Koordinaten pro Monat.

Ortsaufnahme	Koordinaten	alle adulten Tiere der Population			adulte Tiere v. Focusgruppen		
Zeitraum	**Planquadrat-Raster**	**Zeit-intervall**	**Gehege-Fläche**	**Stunden/ Monat**	**Zeit-intervall**	**Gehege-fläche**	**Stunden/ Monat**
Mär 1988	**10 x 10 m**	**10 min**	**100 %**	**26**			
Apr 1988 - Jun 1988	**10 x 10 m**				**5 min**	**60 %**	**32 - 48**
Jul 1988 - Dez 1988	**10 x 10 m**				**2,5 min**	**60 %**	**41 - 52**
Okt 1990 - Nov 1990	**10 x 10 m**	**30 min**	**100 %**	**80**			
Dez 1990 - Feb 1991	**5 x 5 m**	**15 min**	**100 %**	**15-20**	**2,5 min**	**60 %**	**80 - 120**
Mär 1991 - Okt 1991	**5 x 5 m**	**15 min**	**100 %**	**15-20**	**2,5 min**	**80 %**	**80 - 120**
Dez 1990 - Okt 1992	**5 x 5 m**				**2,5 min**	**100 %**	**80 - 120**
Mär 1993 - Apr 1993	**5 x 5 m**				**2,5 min**	**100 %**	**80 - 120**
Dez 1995 - Jan 1996	**5 x 5 m**	**30 min**	**100 %**	**40**			
Apr 1996	**5 x 5 m**	**15 min**	**100 %**	**40**			

Tab. 1: Ortsdatenaufnahme: Angegeben sind Untersuchungsmonate, Größe der Geländematrix, Intervall der Festzeitbeobachtung, Anzahl der Beobachtungsstunden und der Beobachtungsmodus.

3.3.2. Verhaltensdaten

Tiere, deren Aufenthaltsgebiete zu mehr als 50% überlappten, wurden zu Gruppen zusammengefasst. Es erfolgten einstündige Focusgruppenbeobachtungen (ALTMANN 1974, MARTIN & BATESON 1986). Mit Hilfe eines Kürzelsystems konnten alle sozialen Verhaltensweisen der Mitglieder einer Focusgruppe erfasst werden. Die Verhaltensweisen (Tab. 2) wurden als Ereignisse („Events“, ALTMANN 1974) registriert. Die Einteilung der Verhaltensweisen erfolgte nach COWAN (1987a), KRAFT (1976), LOCKLEY (1964), MYERS & POOLE (1961), MYKYTOWYCZ und HESTERMAN (1975) und SOUTHERN (1948); die Definitionen der

Verhaltensweisen nach COWAN (1987a) und KRAFT (1976). Die Intensität der Verhaltensweisen wurde nach eigens hier aufgeführten Kriterien aufgeschlüsselt.

Tab. 2: Ethogramm

Agonistisches Verhalten:

Aggressiv (offensiv): „*Verdrängen*"; ein Hinrennen oder auch nur Hinhoppeln, wobei die Individualdistanz unterschritten wird, der Interakionspartner aber nur minimal (1-2 Kaninchenlängen) ausweicht.
„*Jagen*" differenziert nach Länge der Jagden über 5, 10 und mehr als 10 m.
„*Kämpfen*" (Beißen; Hochspringen; Überspringen; Treten mit den Hinterläufen);

Defensiv: „*Vermeiden*"; Aus dem Weg gehen bei Bemerken des Interaktionpartners (ohne Hinhoppeln oder kurz bevor der Interakionspartner hinzuhoppelt).
„*Fliehen*" entspricht Gejagt werden.

Territorialverhalten: ortsgebundenes *aggressives* und *defensives* Verhalten mit gruppenfremden Tieren.
„*Parallellaufen*" an der Reviergrenze
„*Scharrgraben*"; an der Reviergrenze

Werbe- und Sexualverhalten:

„*werbendes Treiben*";
„*Umkreisen*";
„*Anharnen*";
„*Anogenitalschnuppern*";
„*Aufreiten*";
„*Kopulieren*"
und deren passiven Formen.

Freundliches Verhalten:

„sich Ducken";
„soziales Putzen";
„Nasonasalschnuppern";

Pro Monat wurde ca. 80 - 100 Stunden beobachtet, bzw. 8-10 Stunden pro Gruppe verteilt auf 16 -20 Tage. Die einzelnen Gruppen wurden täglich in ihrer zu beobachtenden Reihenfolge rotiert (Tab.3). Im Beobachtungsjahr 1991 wurde zusätzlich täglich eine Stunde Ortsdaten aufgenommen.

Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4	Tag 5	Tag 6	Tag 7	Tag 8	.....	Uhrzeit
Gr. I	Gr. V	Gr. II	Gr. VI	Gr. III	Gr. VII	Gr. IV	Gr. VIII	.....	16:00
Gr. II	Gr. VI	Gr. III	Gr. VII	Gr. IV	Gr. VIII	Gr. V	Gr. I	.....	17:00
Gr. III	Gr. VII	Gr. IV	Gr. VIII	Gr. I	Gr. V	Gr. II	Gr. VI	.....	18:00
Gr. IV	Gr. VIII	Gr. I	Gr. V	Gr. II	Gr. VI	Gr. III	Gr. VII	.....	19:00

Tab. 3: Beobachtungsplan: Beispiel Oktober 1991

3.3.3. Distanzen

Parallel zur Aufnahme der sozialen Verhaltensweisen wurde der kürzeste Abstand, den Focustiere innerhalb eines 2,5 Minuten Intervalls miteinander oder zu gruppenfremden Tieren einnahmen, protokolliert (One-zero sampling). Die Distanzen wurden hierbei differenziert in Körperkontakt, 1 Kaninchenlänge, 1 und 2 m. In die Auswertung gehen pro Tier und Monat 200-300 Abstände von insgesamt 500 000 ausgezählten Distanzen ein. Die Häufigkeit nahen Beisammensitzens wurde in Prozent der 2,5 Minuten Intervallen über die ausgewertete Einheit wie pro Monat oder pro Jahreszeit (Frühjahr, Sommer, Herbst und Winter) angegeben.

4. Datenauswertung

4. 1. Definitionen

Reproduktionsperiode: Die Zeitspanne zwischen dem ersten und letzten Wurf des Jahres (zuzüglich der Tragzeit von 31 Tagen zu Beginn des Jahres, WARD 1971).

Wurfrunde: Einteilung der Reproduktionsperiode in Tragzeitphasen (ca. 30 tägiges Intervall). Die erste Wurfrunde beginnt mit dem Zeitpunkt des ersten Wurfes einer Reproduktionsperiode und endet 30 Tage später mit dem zweiten Wurf. Damit beginnt die zweite Wurfrunde u.s.w.

Altersklassen: Bis zum Erreichen der auf ihr Geburtsjahr folgenden Reproduktionsperiode wird in dieser Arbeit von **Jungtieren** oder **subadulten** Tieren gesprochen. Danach werden die Tiere als **Adulte** bezeichnet; sie sind in der Regel fortpflanzungsaktiv. In ihrem ersten Jahr nach Erreichen der sexuellen Reife werden Adulte als **Einjährige** bezeichnet, im darauffolgenden Jahr entsprechend als **Zweijährige** u.s.w.

Gruppe: Tiere, deren Aufenthaltsgebiete während der Reproduktionsperiode zu mehr als 50% überlappen.

Satellitentiere: Tiere, deren Aufenthaltsgebiete mit denen mehrerer Gruppen zu mehr als 20% überlappen.

Nicht integrierte Tiere: Tiere, deren Aufenthaltsgebiete während der Reproduktionsperiode ständig wechseln.

Revier (Territorium): Ein von Individuen verteidigtes Gebiet, dessen Grenze durch die Summe der Orte festgelegt ist, an denen „Parallellaufen“ und Scharrgraben“ beobachtet wurde.

Geschlechterverhältnis: Anzahl von Weibchen pro Männchen. Ein **zunehmendes** Geschlechterverhältnis bedeutet entsprechend eine **Zunahme** der Anzahl Weibchen pro Männchen, ein **abnehmendes** Geschlechterverhältnis die **Abnahme** der Anzahl der Weibchen pro Männchen.

Jahrezeiten: Frühjahr F (März-Mai), Sommer S (Juni-August), Herbst H (September-November), Winter W (Dezember-Februar)

4.2. Ortsdaten

4.2.1. Aufenthaltsgebietsgröße und Häufigkeitsverteilung

Mit Hilfe eines eigens entwickelten Computerprogrammes (Karnickel 2.0 KÖCKENBERGER und KAETZKE 1991) wurde für jedes Tier monatlich jeweils ein Aufenthaltsgebiet erstellt. Neben der Lage der jeweiligen Gebiete wurde auch die relative Aufenthaltshäufigkeit der Tiere innerhalb dieser Gebiete berechnet. In einer Normalgrafik wird die Belegung der Einzelfelder relativ zur gesamten Sichtungszeit dargestellt. In einer Summengrafik werden die Felder mit zunehmendem Häufigkeitsgrad ihrer Belegung (Sichtungen) aufaddiert und in 10%-Schritten unterschiedlich schraffiert angezeigt (Summe bis zu 10, 20, 30, 40, 50 und zu mehr als 50%). Die Felder, die am häufigsten belegt wurden und in der Summe > 50% der Sichtungen einnehmen, werden im folgenden als Kerngebiete (bzw. Hauptaufenthaltsgebiete) bezeichnet (Abb. 3).

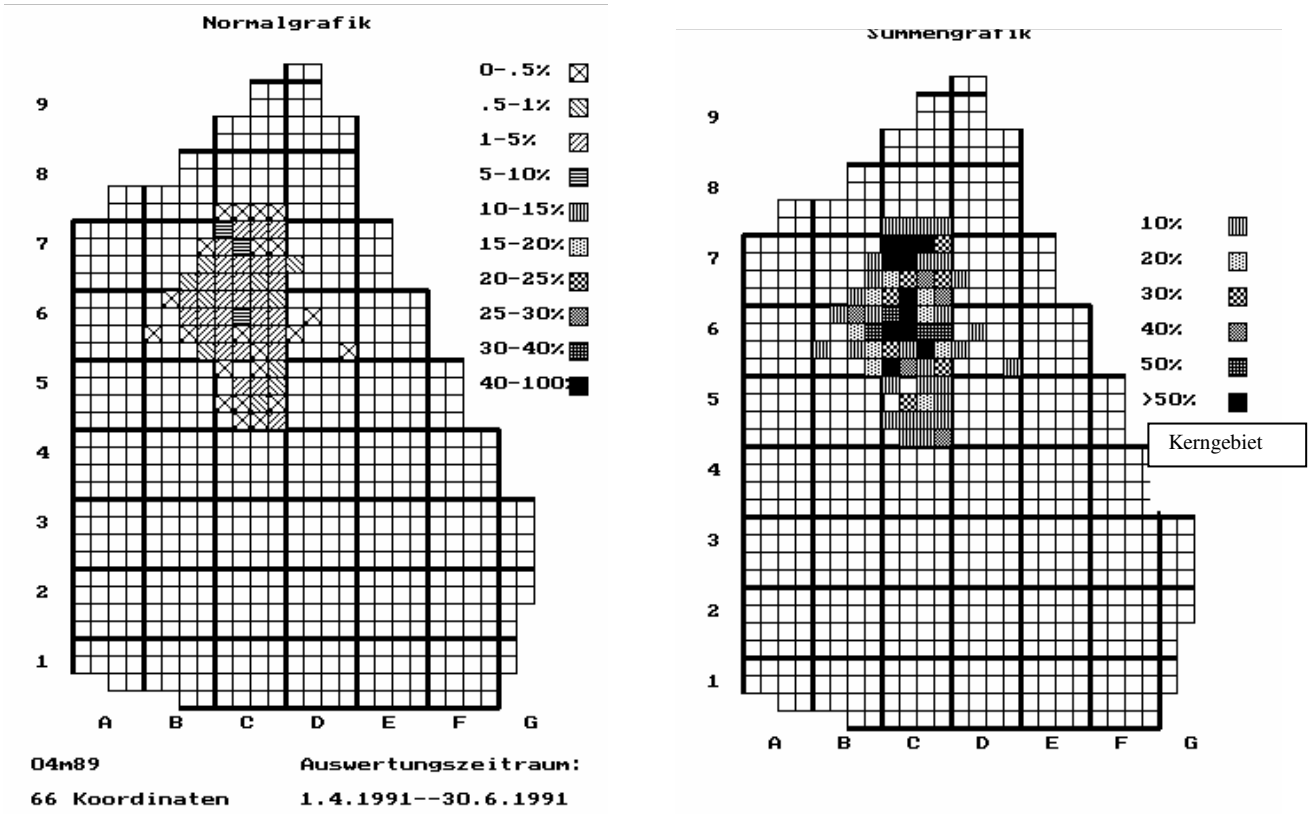


Abb. 3: Normal- und Summengrafik: Männchen4

4.2.2. Bestimmung von Tiergruppen

Tiere, deren Aufenthaltsgebiete zu mehr als 50 % überlappten, wurden einer Gruppe zugeordnet.

Die Überlappung der Gebiete wurde nach folgender Methode ermittelt:

Die gemeinschaftlich belegten Felder SiÜ zweier Individuen A und B wurden auf die Summe der Gesamtsichtungen Si der jeweiligen Tiere (siehe KÜNKELE 1992a) bezogen.

$$\text{Überlappung (\%)} = \frac{\text{SiÜ (A)} + \text{SiÜ (B)}}{\text{Summe Si (A)} + \text{Summe Si (B)}}$$

Mit den Überlappungswerten wurde eine Matrix erstellt und einer Clusteranalyse (Ntsys single linkage) unterzogen, die zu Tiergruppierungen führte. Tiergruppierungen (mindestens zwei adulte Tiere verschiedenen Geschlechts) mit einem Überlappungsniveau von >50% wurden als Fortpflanzungsgruppe bzw. eine Gruppe definiert. Einzelne Individuen, die mit keinem andersgeschlechtlichen Tier oder mit mehr als nur einer Tiergruppe ein Überlappungsniveau von mehr als 30 % erreichten, wurden zu der Kategorie Satellitentiere oder nicht integriert (s.o.) gezählt.

Aus den einzelnen Aufenthaltsgebieten der Mitglieder einer Gruppe wurde ein **Gruppengesamtareal** bestimmt. Letzteres setzt sich aus jenen Feldern zusammen, die von mindestens zwei Tieren einer Gruppe belegt wurden. Das Gruppengesamtgebiet setzt sich zusammen aus dem Gruppenüberlappungsareal und dem Gruppenkernareal. Als **Gruppenkernareal** wird dasjenige Areal einer Gruppe verstanden, das mit keinem benachbarten Gruppengesamtgebiet überlappt. Die Bestimmung der Adulttiergruppen sowie der Gruppengebiete erfolgten monatlich.

4.2.3. Berechnung von Distanzen

Für die Berechnung der mittleren Entfernung zu einem bestimmten Wurf- bzw. Wohnbau wurde die Distanz eines jeden Aufenthaltsfeldes zu der gewählten Koordinate berechnet (auf 5 m genau und bei Diagonalen nach Pythagoras). Die Summe der erhaltenen Distanzwerte wurde mit der Anzahl Sichtungen gemittelt.

4.2.4. Mobilität der Tiere

Die Abstände der eingenommenen Aufenthaltsorte (Berechnung nach Pythagoras) innerhalb einer Beobachtungsstunde wurden für jeden Monat aufsummiert und durch die absolute Sichtungszahl dividiert. Da die Aufenthaltsorte mit einer Festzeitmethode gewonnen wurden, stellen diese berechneten Werte ein Mindestmaß für die Mobilität dar.

4.3. Verhaltensdaten

Interaktionen / h: Da es nicht immer möglich war, alle Tiere gleich lang zu beobachten, wurden die Häufigkeiten auf Interaktionen / h normiert: Die absolute Häufigkeit der einzelnen Verhaltenselemente pro Monat wurde durch die absolute Sichtungszeit dividiert (gebildet durch die Summe der 2,5 Minuten Intervalle, in denen das Tier beobachtet wurde).

Rangordnung: Für jede Gruppe wurde monatlich ein Soziogramm der Aggression zwischen den Tieren erstellt. Über diese Soziogramme konnte den Tieren einer Gruppe für jeden Monat ein **absoluter** Rang zugeordnet werden: Die Richtung der Interaktionen war in der Regel unidirektionell, und ergaben damit eine lineare Rangordnung. Zu Beginn der Reproduktionsperiode, bei Revierübernahme oder Rangstürzen kam es gelegentlich vor, dass zwischen bestimmten Tieren in einem Monates keine eindeutigen Rangbeziehungen festgestellt werden konnte. In diesen Monaten wurde auf eine Rangzuordnung verzichtet oder beiden Individuen gleich hohe Ränge vergeben. Ein so bestimmter Rang muß sich nicht notwendigerweise quantitativ, d.h. in den Interaktionshäufigkeiten widerspiegeln. Weibchen, deren Rangordnung in der Regel zu Beginn der Reproduktionsperiode festgelegt oder bestätigt wird, interagieren in der Folgezeit manchmal nur noch sehr selten miteinander. Für diese Monate erfolgte die Rangzuordnung über die Soziogramme der Vormonate. Männchen und Weibchen besitzen getrennte lineare Rangordnungen.

5. Statistik

Die statistischen Auswertungen erfolgte sowohl mit parametrischen (SIEGEL 1976) als auch mit nichtparametrischen Tests (SACHS 1984, ENGEL 1997) und sind an den entsprechenden Stellen im Ergebnisteil angegeben. Das Signifikanzniveau wurde auf 5 % festgelegt. Für alle statistischen Auswertungen dieser Arbeit gilt * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Statistische Tests können den Anschein von Poolingfehlern erwecken, da untersucht wurde. auf welcher Ebene (individuellen Beziehungs-, Gruppen- und Populationsebene) Unterschiede bestehen und zu suchen sind. Um die Transparenz der Ergebnisse zu wahren, wurde hierbei der Anwendung einfacher statistischer Tests auf den einzelnen Ebenen der Vorrang vor multiplen Analysen gegeben. Da nur ein Bruchteil der Population sich bei Dichteabnahme aus denselben Individuen zusammensetzt, wurde je nach Betrachtungsweise auf Gleichheiten und Unterschiede als abhängige und unabhängige Merkmale getestet und gegenübergestellt. Entsprechend wurden statusabhängigen Ergebnisse aufgrund der Populations- und Sozialdynamik

(Exitus, Abwanderung und Integration von Jungtieren) als unabhängige und abhängige getestet - je nachdem, ob hierbei Auswirkungen des sozialen Status per se oder die individuellen Dominanzbeziehungen miteinander verglichen wurden.
Verhaltensdaten wurden in der Regel nicht parametrisch getestet und als Boxplots mit Median, 25 und 75 % Quartilen, sowie 10 und 90 % Percentile dargestellt.

6. Software

Neben der gängigen von Windows 95 und Windows NT4 gestützten Software Word 97 (Textverarbeitung), Excel 97 (Tabellenkalkulation), Access 97 (Datenbank) wurde als Statistikprogramm Statistica 4.0 und als Grafikprogramme Visio 4.0 professionell und Sigmaplot 4.0 benützt. Für die Auswertung und grafische Darstellung der Aufenthaltsorte wurde ein speziell für die Matrix des Kaninchengeländes entwickeltes Programm verwendet (Karnickel 2.0 Köckenberger und Kaetzke).

Konditionen: Set und Setting

Tägliche Kontrolle

Natalität & Mortalität

Beköderung von Fallen

Set & Setting

Startkonditionen: 31 Adulttiere und 20 Juvenile, die von Wildfängen abstammen

Gehege 22000 m^2, natürliche Vegetation inklusive eines Weihers

keine Manipulation über 16 Jahre

Monatliche Aufgaben

Winterfütterung

Fangtage

Individuelle Markierung, Reproduktion-zustand

Parasitenbefall, physiologische Daten, DNA-fingerprints, ...

Ethologische Datenaufnahme

Pioneer researcher:

Hannelore Dräxler

Gruppenstruktur

¼ Mill.:Ortsdaten

½ Mill.:soziale Distanzen

Geburt ·····  ·····▶ Tod

Emigration, Integration & Segregation von Juvenilen

Hüteverhalten

Agonistisches Verhalten

Gruppendynamik
Fisson & Fusion
Emi- & Immigration

III. Ergebnisse

1. Populationsdynamik

Im folgenden Kapitel werden Populationsparameter wie Dichte, Geschlechterverhältnis und Alterssaufbau miteinander in Beziehung gesetzt und ihre Auswirkung auf populationsbiologische Prozesse wie Geburten-, Mortalitäts- und Rekrutierungsrate der Tiere überprüft.

1.1. Dichte, Altersstruktur und Geschlechterverhältnis

Innerhalb der 16 hier untersuchten Jahre variierte die Population um eine mittlere Individuendichte von 50 ± 19 adulten Tieren (M ± SD; Min.: 23; Max.: 94) (Abb. 4 u. 5a). Bei einer Produktion von jährlich zwischen 250 und 1080 Jungtieren ist dies ein erstaunlich konstanter Wert (Abb. 4).

Während die gesamte Adulttierpopulation jährlichen Schwankungen unterlag, stieg der prozentuale Anteil der einjährigen (rekrutierten Jungtiere) Tiere im Verlauf von jeweils vier Jahren von 1987-1990 und von 1992-1995 kontinuierlich an. Hierdurch erreichte die Population innerhalb von zwei aufeinanderfolgenden Jahren (1989-1990 und 1994-1995) ihre Maximaldichte (Abb. 5 b). In den dazwischen liegenden Jahren 1990 - 1992 nahm die Population kontinuierlich ab. Erst nach drei Jahren nahm wie zu Beginn der Populationsentwicklung der prozentuale Anteil an Jungtieren wieder zu: Adulttiere wurden also nicht sukzessiv nach ihrer unmittelbaren Altersfolge, sondern in einem Intervall von 3-4 Jahren durch zwei aufeinanderfolgende neue Generationen vollständig ersetzt. Faktoren wie Prädatoren können die Länge des Intervalls unterbrechen, wie die Jahre 1996 und 1997 zeigen. Im Frühjahr 1996 wurden alle Jungtiere sowie ein Großteil der Adulttiere von einem durchziehenden Uhu (*Bubo bubo*) erbeutet. In der Folge überlebte 1997 eine größere Anzahl Jungtiere (Abb. 7 a). Im Jahr 2002 wurde die natürliche Entwicklung der Population durch den erstmaligen Ausbruch von Myxomatose und RHD unterbrochen.

Das Geschlechterverhältnis (Weibchen pro Männchen) oszillierte um einen mittleren Wert von 1:1,87 (S.D.: ± 0,70; Min: 1:0,70; Max: 1:3,78). Die Geschlechterzusammensetzung blieb nur über kurze Zeiträume ausgeglichen und war in der Regel zugunsten der Weibchen verschoben (Abb. 5c). Verschiebungen der Geschlechterzusammensetzung waren an die unterschiedlichen Wachstumsphasen der Population gebunden (Abb. 6). In der Regel verschob sich bei Abnahme der Populationsdichte die Geschlechterzusammensetzung zugunsten der Weibchen, aufgrund der höheren Sterblichkeitsrate der Männchen. Bei Zunahme der Populationsdichte wurde das Geschlechterverhältnis durch die hohe Überlebensrate beider Geschlechter

ausgeglichen. Zudem nahm die Alterszusammensetzung (relativ zum sozialen Status siehe Kapt. 6 u. 7) der jeweiligen Geschlechter im Zusammenspiel mit der sozialen Stabilität der Gruppen Einfluß darauf, wie stark und in welche Richtung sich das Geschlechterverhältnis verschob.

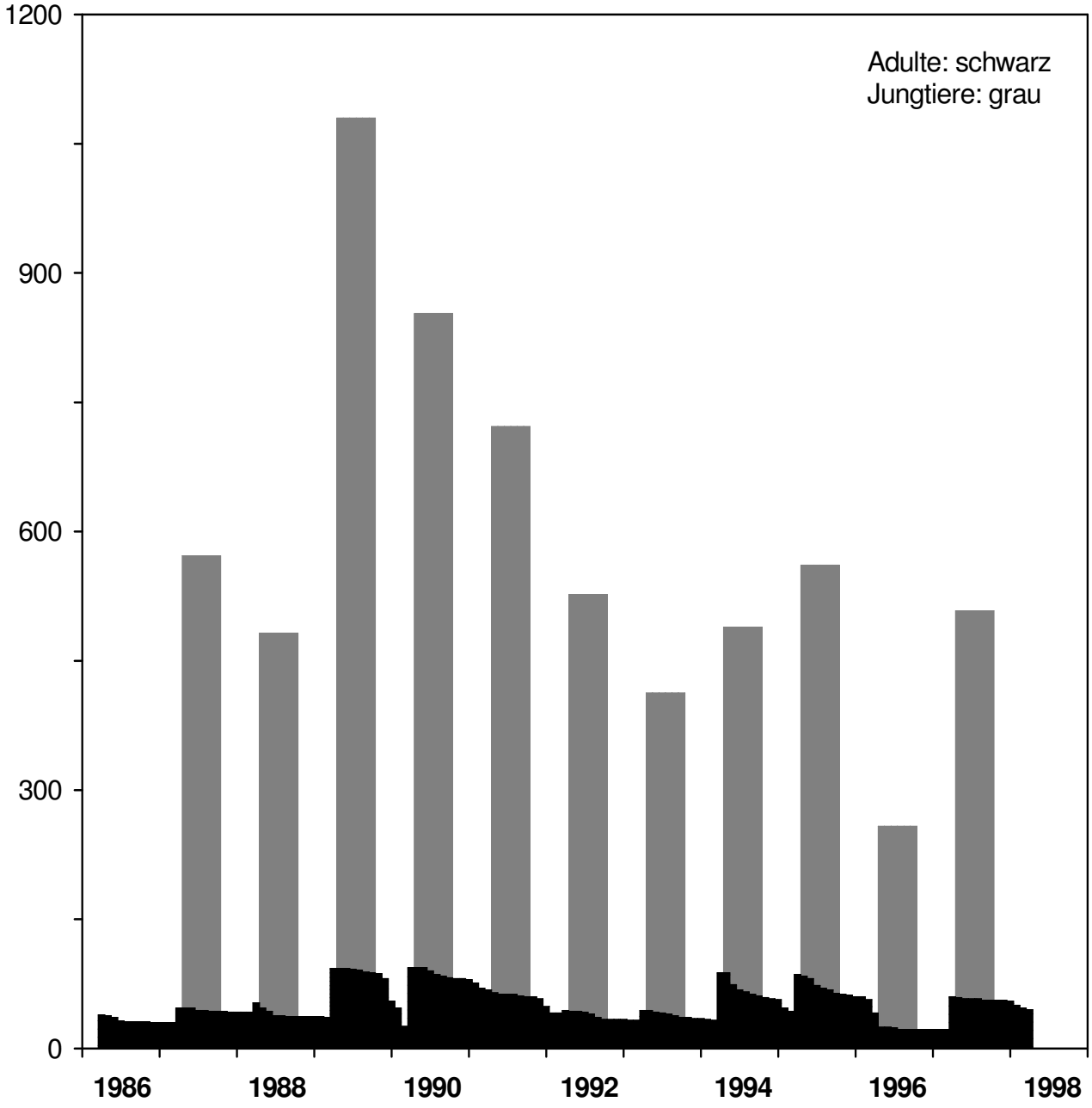


Abb. 4: Populationsdynamik der Adult- und Jungtiere

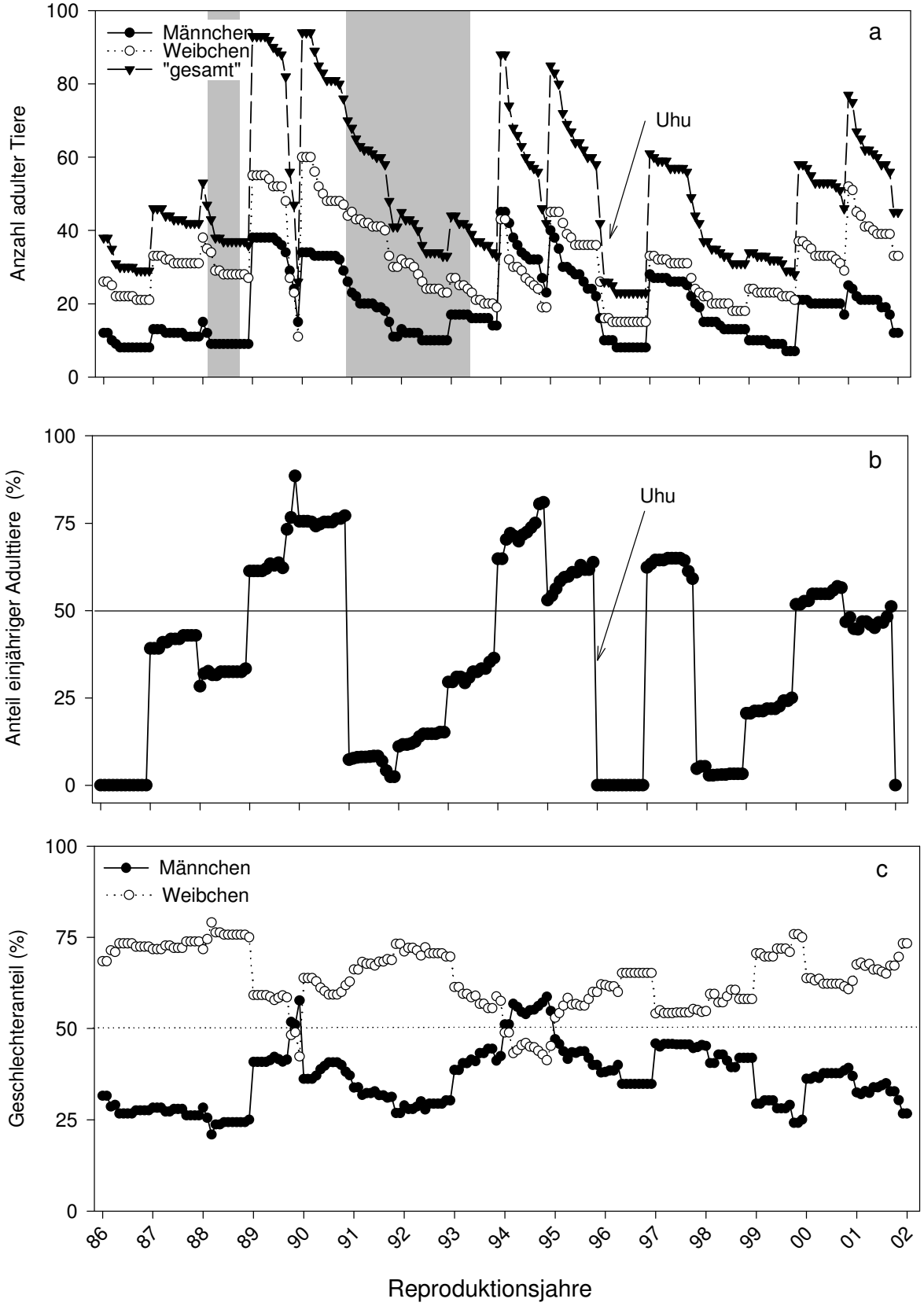


Abb. 5 a) Individuendichte adulter Tiere, b) Prozentualer Anteil der einjährigen Adulttiere und c) prozentuale Geschlechterzusammensetzung: a-c) Grau unterlegte Bereiche geben die Beobachtungszeiträume mit detaillierten Verhalten an. Im März der jeweiligen Jahre wurden überlebende Jungtiere als Adulte in die Grafik aufgenommen.

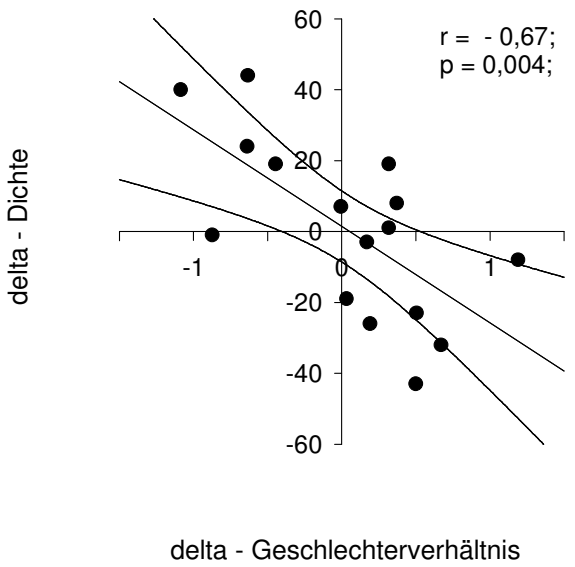


Abb. 6: Verschiebung (Differenz) des Geschlechterverhältnisses bei zu- und abnehmender Populationsdichte (Differenz) zu Beginn der Reproduktionsperioden im März: Pearson Korrelation: n = 16 Jahre; y = -0,10 – 34,38x

Entsprechend zur Dichte unterlag auch der Altersaufbau großen Variationen (Abb. 7). Im Durchschnitt wurden Männchen 2,3 (SD. = ± 1,2; n = 122) und Weibchen 2,5 (SD = ± 1,1; n = 163) Jahre alt; die die Geschlechtsreife erreichten. Der Unterschied zwischen den Geschlechtern ist nicht signifikant. Die Überlebensrate der einzelnen Jahrgänge war jedoch sehr variabel (siehe Appendix Abb. 1). Die Überlebenswahrscheinlichkeit von 3-5 jährigen Weibchen war gegenüber den Männchen leicht erhöht (siehe Appendix Abb. 2.)

Auffällig war, daß erst bei einer relativ gealterten Population (Durchschnittsalter der Tiere: 3-4 Jahre), eine größere Anzahl von Jungtieren überlebten und sich im Folgejahr ebenso eine weitere Generation etablieren konnte (Abb. 7 a). Der Austausch der mehrjährigen Tiere erfolgte periodisch im Abstand von 2-3 Jahren. Hierbei wurden ältere Tiere durch eine große Anzahl Jungtiere in einem Zeitraum von 2 Jahren vollständig ersetzt.

Unterschiedliche Überlebensraten von Männchen und Weibchen (Adulten und Jungtieren) in der Wachstumsphase der Population führten zu einer Verschiebung des Geschlechterverhältnisses und zu einem Ungleichgewicht der Alterszusammensetzung von Männchen und Weibchen. Bei gealterter Population vervierfachte sich die Anzahl der Männchen während sich die Anzahl der Weibchen nur verdoppelte. Die durchschnittliche Alterszusammensetzung von Männchen und Weibchen glich sich jedoch nach einer Verjüngung der gesamten Population wieder aneinander an (siehe Appendix Abb. 3 u. 4).

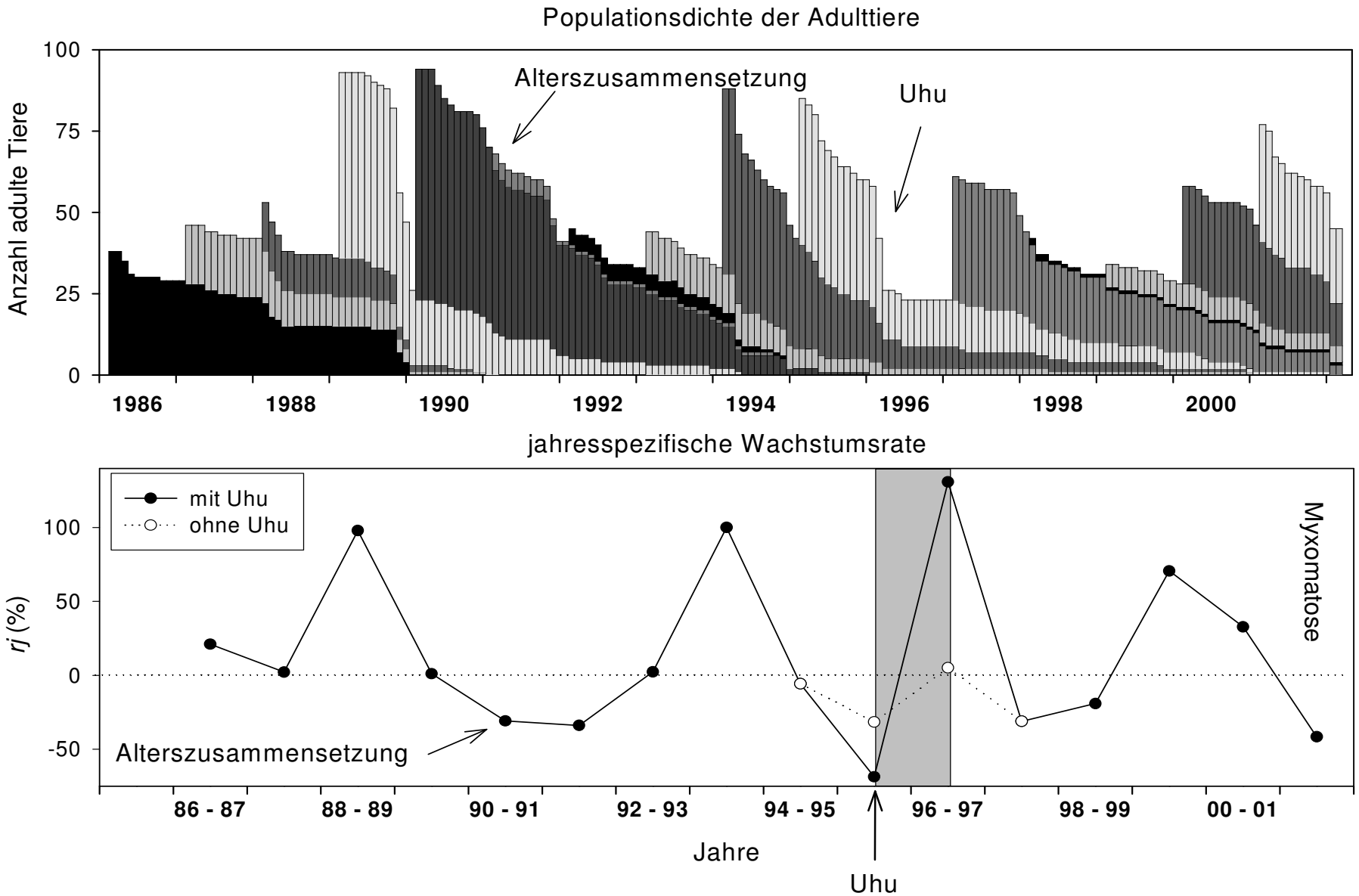


Abb. 7 a: Altersaufbau: Tiere unterschiedlicher Generationen entsprechen verschiedenen Grautönen. Im März jeden Jahres wurden im Vorjahr geborene Jungtiere als Adulte in die Grafik aufgenommen (neuer Grauton). **b: Jahresspezifische Wachstumsrate *rj* in Prozent** (*rj* = jährliche Zuwachs- minus Sterblichkeitrate in Prozent). Reduktion bzw. Erhöhung der direkt dichteabhängigen Sterblichkeitsrate durch eine verjüngte Alterszusammensetzung bzw. durch einen Prädator siehe Abb. 9 g.

1.2. Demographische Prozesse

1.2.1. Jahresspezifische Wachstumsrate

In Abb. 5b ist die zyklische Zu- und Abnahme des prozentualen Anteils der Einjährigen an der Gesamtpopulation dargestellt. Bedingt wird dies durch Beziehungen der Sterblichkeitsrate von Adulttieren und der Überlebensrate von Jungtieren. Faßt man die beiden Faktoren als jahresspezifsches Wachstum (rj = Rekrutierungsrate – Sterblichkeitsrate) zusammen, wird deutlich, daß den Dichteschwankungen ein Zyklus zugrundeliegt (Abb. 7 b). Das jährliche intrinsische Wachstum beschreibt hierbei drei Phasen der Populationsdynamik: Die Populationsgröße mit $rj = 0$ ist stationär; mit $rj > 0$ nimmt sie zu und mit $rj < 0$ nimmt sie ab. Diesem Zyklus liegt, wie im Weiteren gezeigt werden soll, eine endogene, dichteabhängige Regulation zugrunde. Exogene Faktoren wie intensive Prädation (z.B. durch den Uhu) können den zyklischen Generationsaustausch unterbrechen, was durch einen Anstieg der Zuwachsrate im darauf folgenden Jahr unmittelbar kompensiert wird. Hierdurch wird die Periodendauer um 2 Jahre verkürzt bzw. verlängert (siehe graue Schraffur Abb. 7 b).

1.2.1.1. Zuwachs- und Sterblichkeit

Die Zu- und Abnahme beider Geschlechter ist synchronisiert (Abb. 8 a-b). Hierbei kann zwischen den Zeiträumen März – Oktober, der Reproduktionszeit (Konsolidierung von Gruppen) und Oktober – März, der Integrationsphase von Jungtieren unterschieden werden.

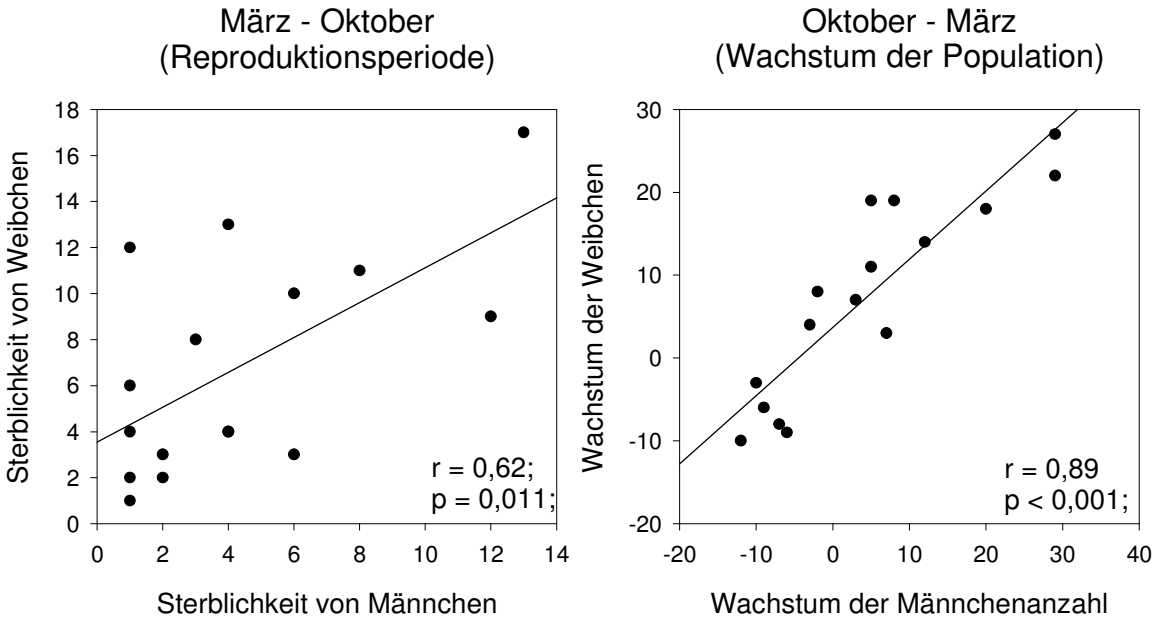


Abb. 8: Synchronisation der Ab – und Zunahme von Männchen und Weibchen während unterschiedlicher sozialer Phasen: a) y = -3,54 + 0,76x; b) y = 3,69 + 0,82x; a-b) n = 16 Jahre;

Der jährliche Zuwachs an Adulten (Abb. 9 c) bezogen auf den Integrationszeitraum der Jungtiere von Oktober – März entspricht in seinem Verlauf dem Zyklus des jahresspezifischen

intrinsischen Wachstums (Abb. 7 b).

Geburtenrate: Die Anzahl geborener Jungtiere (Abb. 9 a) ist abhängig von der durchschnittlichen Anzahl der Weibchen in der Reproduktionszeit (Abb. 9 c). Die Geburtenrate (Anzahl geborener Jungtiere pro Weibchen) ist unabhängig:von der Weibchendichte ($r = -0{,}07$; $p = 0{,}81$; $n = 16$) sowie der Gesamtdichte der Population ($r = 0{,}11$; $p = 0{,}68$ $n = 16$). Eine Dichteregulation über eine Reproduktionssupression kann somit ausgeschlossen werden.

Überlebensrate: Daß es sich um eine Regulation auf der Ebene der Integration von Jungtieren handelt, wird durch den zyklischen Verlauf ihrer Überlebensrate (Abb. 9 b) verdeutlicht, die unabhängig von der Anzahl geborener Jungtiere ($r = -0{,}37$; $p = 0{,}16$; $n = 15$ Pearsonkorrelation) und von der unmittelbaren Sterblichkeitsrate der Adulttierpopulation desselben Jahres ist ($r = -0{,}00$; $p = 0{,}99$; $n = 15$; Pearsonkorrelation). Auch wenn man die Kapazitätsgrenze des Geheges berücksichtigt und nicht die Überlebensrate der Jungtiere, sondern die absolute Anzahl der überlebenden Jungtiere in Beziehung zur Adulttierdichte oder zur unmittelbaren Sterblichkeitsrate der Adulten setzt, sind keine unmittelbaren Zusammenhänge festzustellen. Die reduzierte Überlebensrate nach einer Verdopplung der Population könnte zwar auf die begrenzte Tragfähigkeit des Geländes zurückzuführen sein, sie erklärt jedoch nicht die kontinuierliche Abnahme der Population über drei aufeinander folgende Jahre 1990 – 1992 oder die "spontane" Zunahme der Population 1989 und 1994 (Abb. 7a).

Die Überlebensrate der Jungtiere stand in Beziehung zur Sterblichkeitsrate der Mehrjährigen des folgenden Jahres (Abb. 9 d). Dies deutet auf eine Konkurrenz von Mehrjährigen und Einjährigen als Ursache für die Mortalität hin. Je nach Alterszusammensetzung und Dichte der Population können sich demnach unterschiedlich viele Jungtiere in der Population integrieren. So war die Rekrutierungsrate der Jungtiere mit einer Zeitverzögerung von zwei Jahren indirekt dichteabhängig ($r = -0{,}63$; $p = 0{,}015$; $n = 14$ Jahre; Pearsonkorrelation). Dies führt bei einer verjüngten Population zu a) einer reduzierten Sterblichkeitsrate der Adulten und b) einem fast völligen Ausschluss von Jungtieren. Eine Alterszusammensetzung bestehend aus ausschließlich ein- und zweijährigen Tieren reduziert dabei selbst bei hoher Dichte die sonst streng dichteabhängige Mortalität der Adulttierpopulation um mehr als 50 % (Abb. 9 e). Im umgekehrten Fall, wenn die Populationsdichte mit junger Alterszusammensetzung exogen durch einen Prädator stark herabgesetzt wird (hohe Sterblichkeitsrate), steigt die Überlebensrate der Jungtiere.

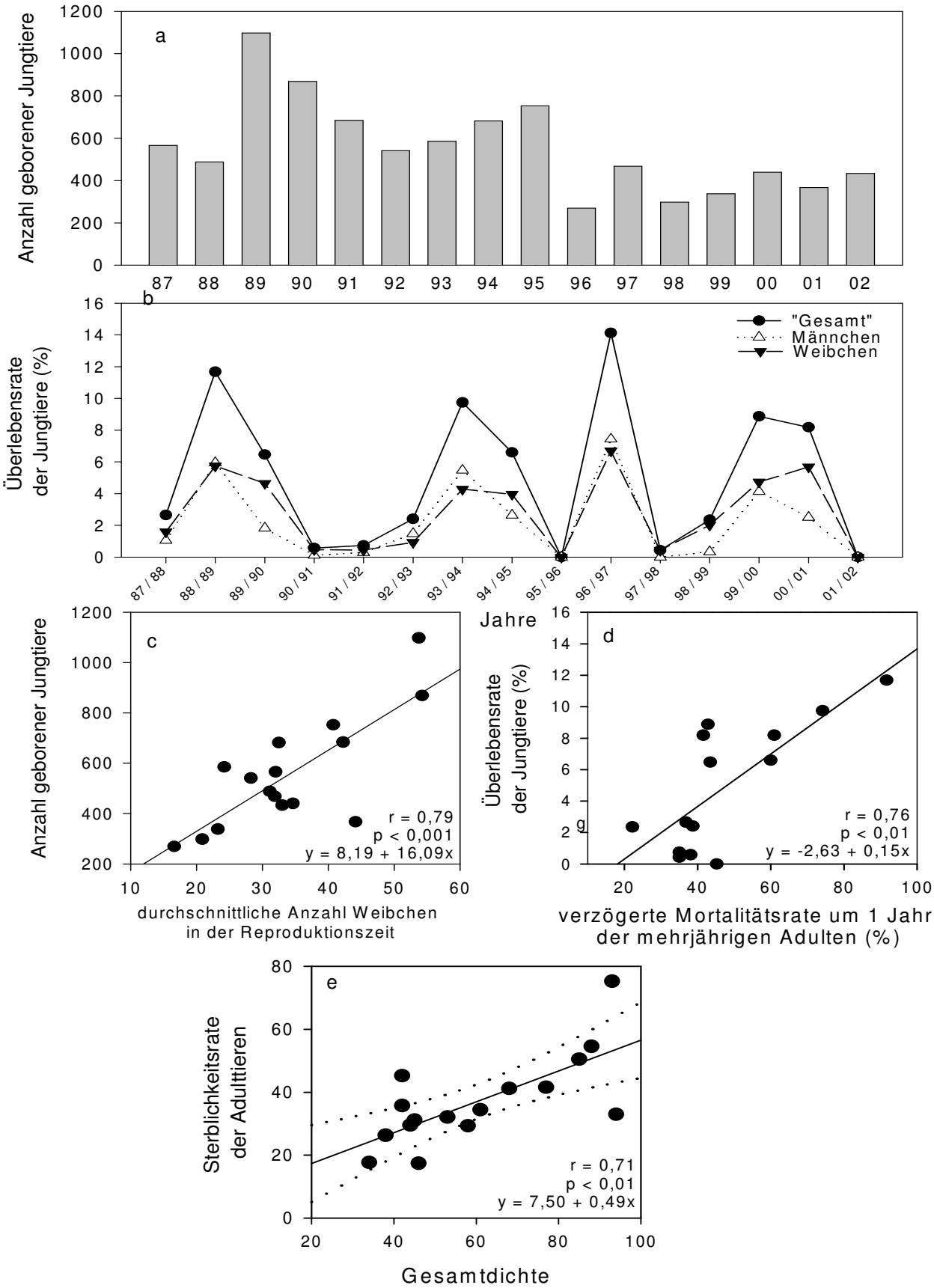


Abb. 9 Demographische Prozesse: a - b) Anzahl und Überlebensrate der geborenen Jungtiere im Zeitverlauf. c) Natalität und Weibchendichte d) Überlebensrate der Jungtiere und verzögerte Mortalitätsrate der Mehrjährigen e) dichteabhängige Sterblichkeitsrate der Gesamtpopulation. Pearsonkorrelation und 95 % Vertrauensbereich

Somit wird die Populationsgröße in Abhängigkeit von ihrer Dichte und Alterszusammensetzung reguliert, was ohne exogene Einwirkung eines spezialisierten Prädators (Uhu) ihren Ausdruck in einem exakten Zyklus der jahresspezifischen Wachstumsrate findet (In den Jahren 91 und 92 mit kontinuierlich abnehmender Dichte wurden im Winter nur bei etwa 14 % der toten Jungtiere und bei fast keinen der toten Adulten Prädatorenspuren registriert.). Es besteht jedoch keine unmittelbare Beziehung zwischen der durchschnittlichen Alterszusammensetzung und der absoluten Dichte der Population zur Überlebensrate der Jungtiere. Vielmehr müssen die unterschiedlichen Altersstufen in Beziehung zur jeweiligen Dichte, den individuellen Lebensgeschichten der Tiere und der Stabilität des Sozialsystems gesetzt werden.

1.2.1.2. Geschlechtsspezifische intrinsische Wachstumsrate

Der Zyklus der jahresspezifischen Wachstumsrate der Männchen war sehr ausgeprägt (Abb. 10 a): Sie stieg auf dreimal so hohe Werte wie die der Weibchen an. Die Dichteregulation der Weibchen war viel deutlicher bzw. verlief unmittelbarer und stabiler als die der Männchen, d.h.: Zuwachs- und Sterblichkeitsrate der Weibchen oszillierten in einem engeren Bereich als die der Männchen (Abb. 10 d - e). Die Dichte der Weibchen wurde außerdem auf einem weit höheren Niveau reguliert als die der Männchen (Abb. 10 b - c).

Die Sterblichkeitsrate der Weibchen verblieb nach einer Verjüngung der Alterszusammensetzung (1990) über vier Jahre auf etwa gleichem Niveau, während die Sterblichkeitsrate der Männchen erheblich schwankte. Der Zyklus der Zuwachsrate der Männchen begann mit einem abrupten Anstieg, der sich zunehmend abschwächte, und endete mit einer Periode von 2 Jahren in der nahezu kein Zuwachs stattfand. Der Zyklus (der Zuwachsrate) der Weibchen war hingegen gekennzeichnet durch eine zweijährige Phase mit relativ konstanter hoher und einer dreijährigen Phase mit sehr niedriger Zuwachsrate (Abb. 10 d –e).

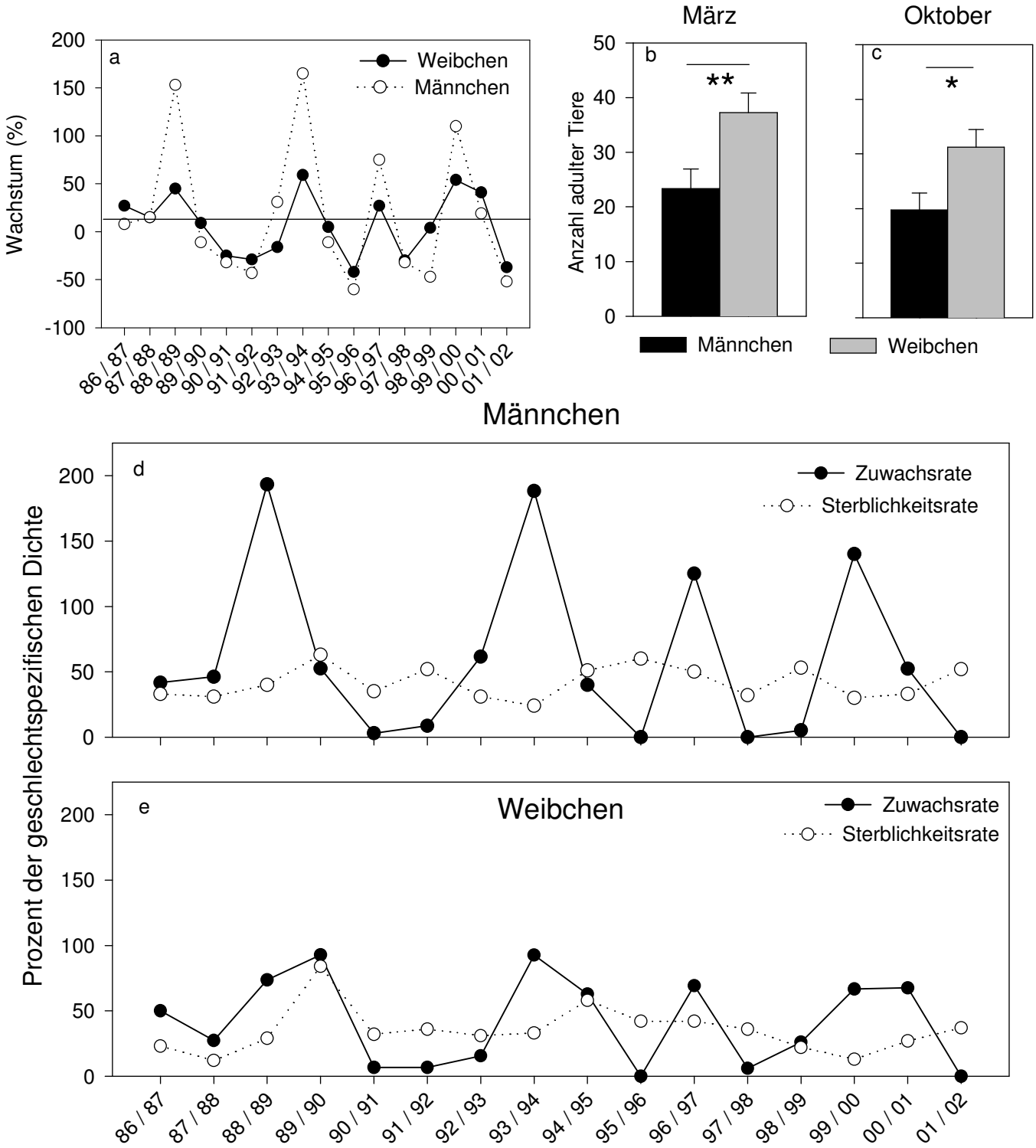


Abb. 10: a) Geschlechtsspezifische intrinsische Wachstumsrate b –c) Mann Whitney U-Test; M+ S:E; n = 16 Jahre; d –e) Vergleich der geschlechtsspezifischen Zuwachsrate mit der Sterblichkeitsrate der Adulten

Unterschiedliche Überlebensraten von Jungtieren und Sterblichkeitsraten von Adulten resultieren für die einzelnen Geschlechter in folgendem Ergebnis: Der Anteil der einjährigen Männchen ist nicht von der Dichte der mehrjährigen Männchen abhängig, sondern von dem in der Population herrschenden Geschlechterverhältnis (Abb. 11 a, b). Der Anteil der einjährigen Weibchen ist hingegen abhängig von der Dichte der mehrjährigen Weibchen und unabhängig vom Geschlechterverhältnis der Population (Abb.11 c, d).

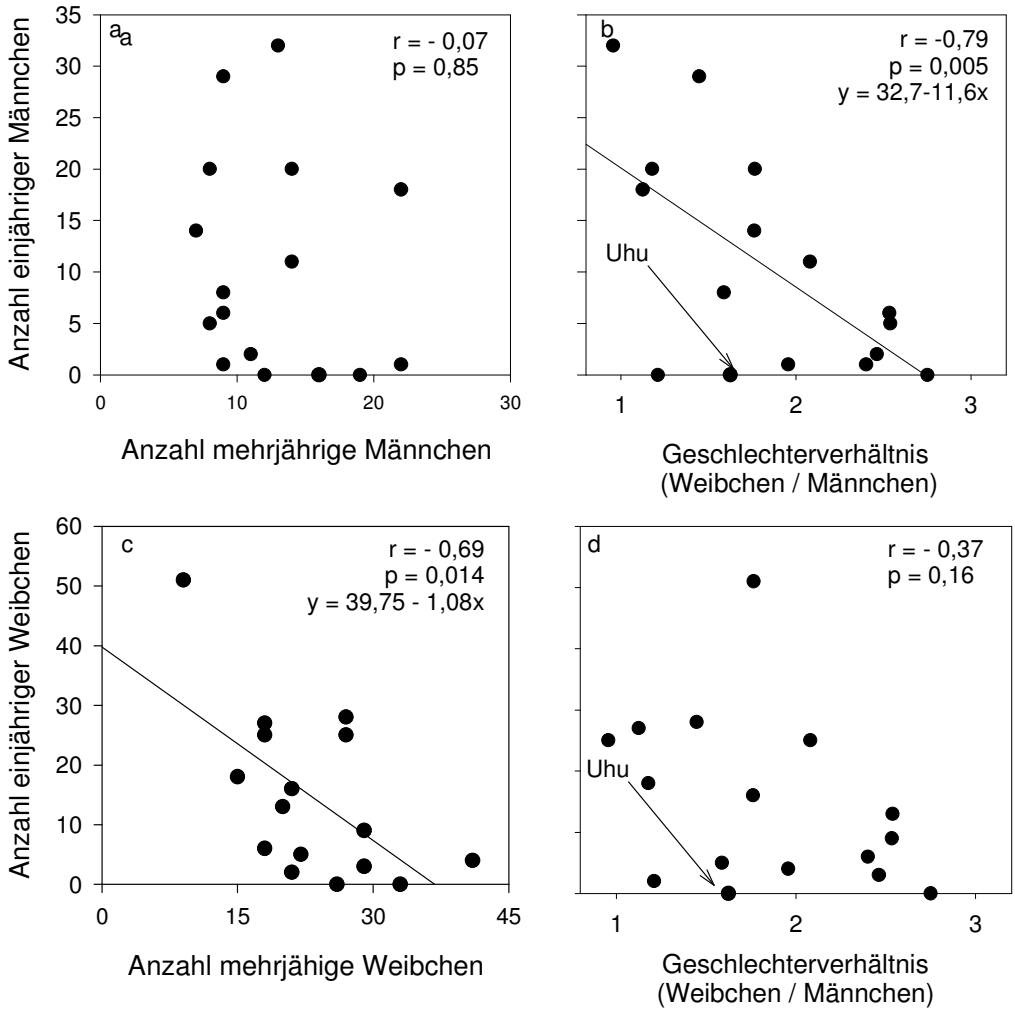


Abb.11 a-d: Zusammenhang des Anteils der einjährigen Weibchen und Männchen mit der Dichte der mehrjährigen Weibchen und Männchen sowie mit dem Geschlechterverhältnis der Population (GV) zu Beginn der Reproduktionsperiode. 16 Jahre

1.3. Klimatische Faktoren und Populationsdichte

Der Vergleich von Dichteschwankungen der Population mit klimatischen Faktoren wie Temperatur, Niederschlagsmenge und Anzahl Tage mit geschlossener Schneedecke (Abb. 12 lassen keinen unmittelbaren Zusammenhang mit der Sterblichkeits- und Überlebensrate erkennen: So nahm die Population auch bei extremen Winterbedingungen (Winter 1994/1995

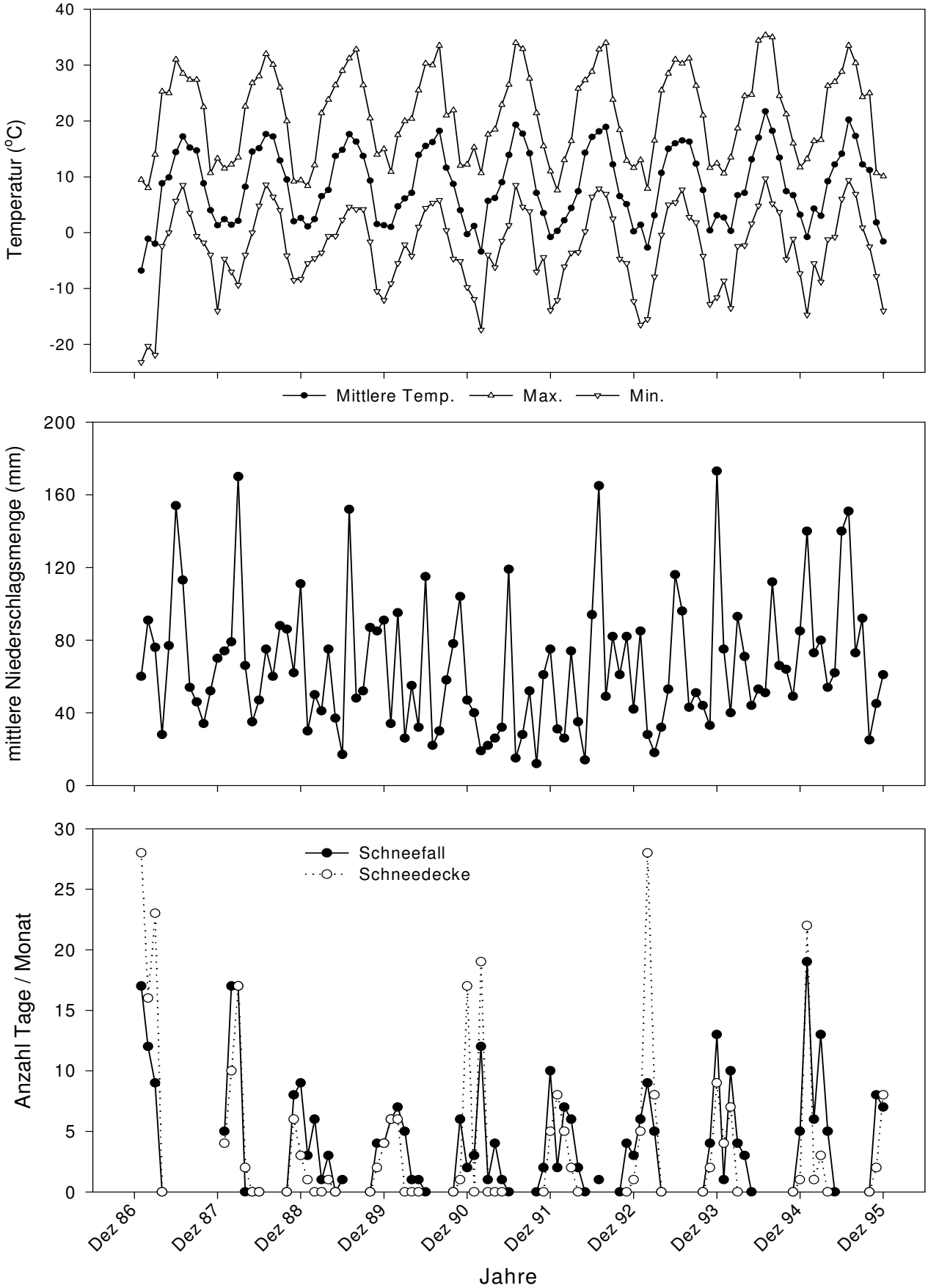


Abb.12: Temperatur, mittlere Niederschlagsmenge, Anzahl der Tage mit Schneefall und Schneedecke pro Monat für die Jahre 1986 –1996: Daten für Bayreuth aus dem Amtsblatt des Deutschen Wetterdienstes

Januar mittlere Temp.:- 0,8° C; Minimum.: -18,1° C; Schneedecke: 22 Tage) bei geringer Dichte zu, in einem anderen ähnlichen Winter (Februar 1991: mittlere Temp. -3,4° C; Min.- 17,4° C; Schneedecke: 19 Tage) bei hoher Dichte aber ab. Veränderungen der Überlebens- und Mortalitätsraten sind daher nicht direkt auf klimatische Faktoren zurückzuführen. Das Zusammenspiel von verschiedenen klimatischen Faktoren wie Länge des Winters, Feuchtigkeit und Kälteeinbrüche kann zwar im Winter 1990/1991 die Sterblichkeitsrate bei hoher Dichte verstärkt haben, erklärt aber nicht die weitere Abnahme der Population im darauf folgenden milderen Winter 1991/1992. Klimatische Faktoren erklären daher vielleicht die Intensität der Schwankungen, aber nicht die Schwankungen als solche.

1.3.1. Saisonale Sterblichkeitsrate

Die direkte dichteabhängige Sterblichkeitsrate ist im Winter am deutlichsten ausgeprägt. Sie betrifft jedoch nicht alle geschlechtspezifischen Altersklassen gleichmäßig (Abb.12 a).

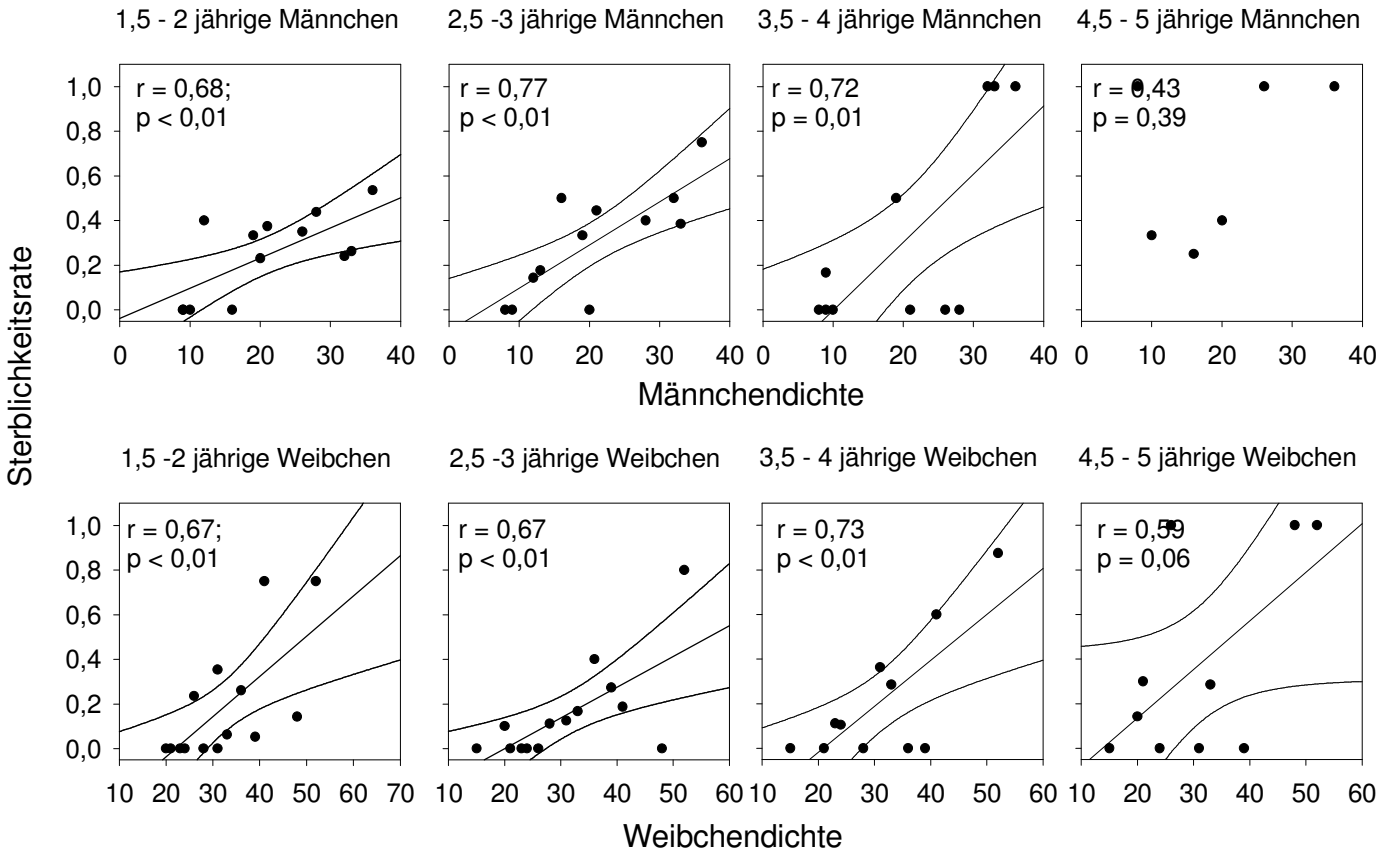


Abb. 12 a: Saisonale (Oktober – April) dichteabhängige Sterblichkeitsrate geschlechtsspezifischer Altersklassen:: n = 6- 14 Generationen; Pearson Korrleation und 95 % Vertrauensbereich.

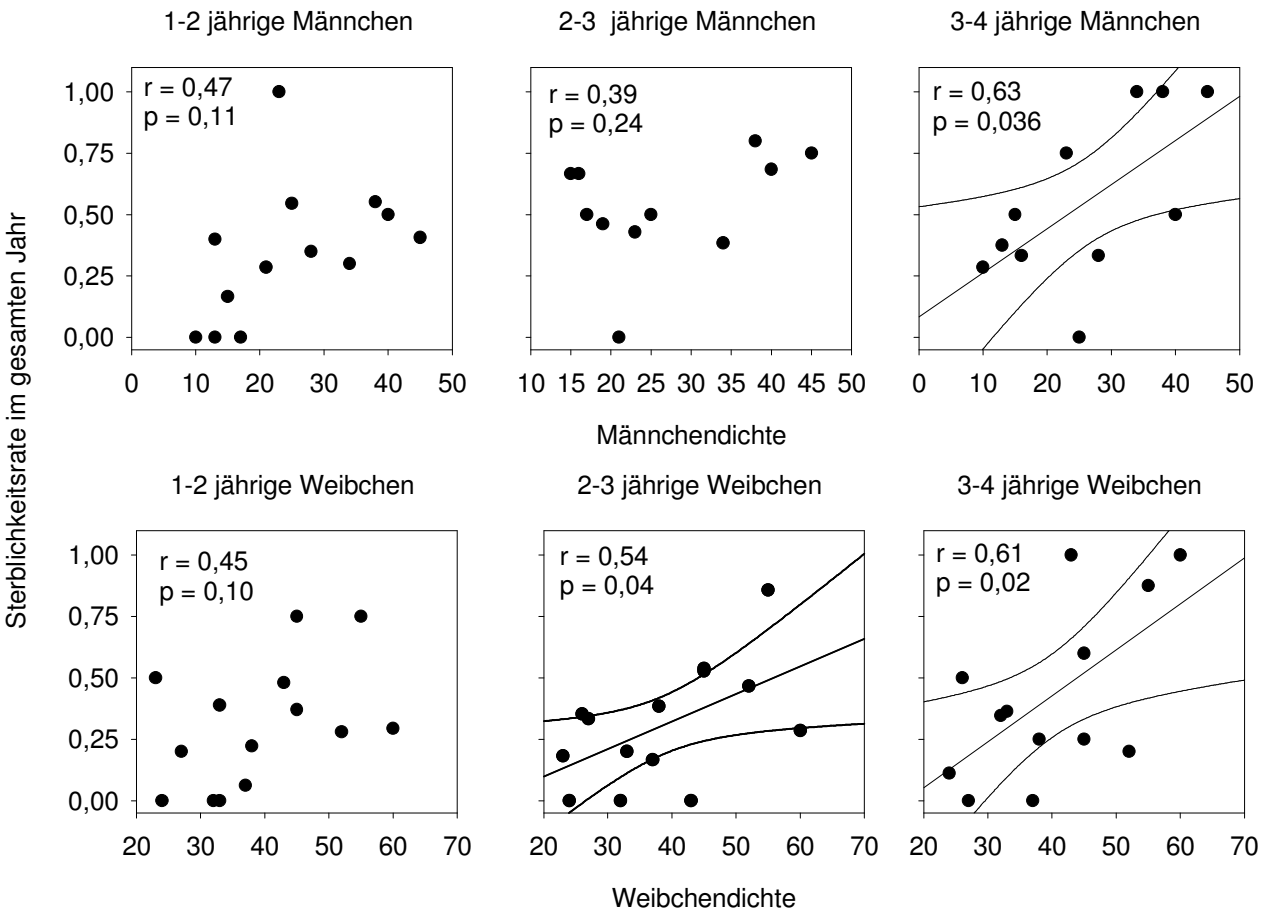


Abb. 12 Dichteabhängige Sterblichkeitsrate geschlechtspezifischer Altersklassen im gesamten Jahr n = 11 – 14 Generationen; Pearson Korrelation mit 95 % Vertrauensbereich

Alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede der saisonalen Sterblichkeitsrate sind jedoch nicht unabhängig von sozialen Einflüssen während der Reproduktionsperiode (Abb.12). D.h. Einflüsse sozialer Prozesse (Ursache) der vorausgehenden Reproduktionsperiode werden durch die saisonalen Einflüsse des Winters (Auslöser) erst akzentuiert.

1.4. Zusammenfassung:

Faktoren der Populationdynamik wie Dichte, Geschlechterverhältnis und Altersaufbau sind folgenderweise miteinander vernetzt:

Populationsdynamische Prozesse: Die Populationsdichte der Adulten ist trotz der hohen Produktion von Jungtieren relativ stabil. Die Mortalitätsrate der Adulttiere ist direkt dichteabhängig und altersspezifisch, während die Geburten- und Überlebensrate von Jungtieren dichteunabhängig ist. Die Anzahl der geborenen Jungtieren steigt linear mit der Anzahl der Weibchen. Die Rekrutierungsrate der Jungtiere ist mit einer Zeitverzögerung von 2 Jahren indirekt dichteabhängig. Die Überlebensrate der Jungtiere ist abhängig von der Sterblichkeitsrate der Mehrjährigen im Folgejahr.

Intrinsische Wachstumsrate: Der Austausch von Jung- und Alttieren erfolgt in Intervallen von 3 Jahren und spiegelt sich im Anstieg der zyklischen Überlebensrate von Jungtieren wider. Dies führt zu Oszillationen im Geschlechterverhältnis und zu periodischen Schwankungen im Altersaufbau der Population. Bei Abnahme der Populationsdichte verschiebt sich das Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen und wird bei Zunahme wieder ausgeglichen. Die Populationsgröße wird in Abhängigkeit von ihrer Dichte und Alterszusammensetzung reguliert, was ihren Ausdruck in einem Zyklus der jahresspezifischen intrinsischen Wachstumsrate mit einer Periodendauer von ca. 5 Jahren findet. Geschlechtsspezifische intrinsische Wachstumsraten verlaufen auf unterschiedlichem Dichteniveau und ergänzen sich zu einem vollständigen Zyklus.

Einfluß von extrinsischen Faktoren: Die Periodendauer kann durch den Einfluß spezialisierter Prädatoren (hier Uhu) verkürzt werden. Klimatische Faktoren spielen hierbei nur eine untergeordnete Rolle, können sich aber auf das Niveau der Amplitude (bzw. der Intensität des Austausches von Alt- und Jungtieren) auswirken.

Saisonale Einflüsse wirken sich unterschiedlich stark auf die Sterblichkeitsrate geschlechtsspezifischer Altersklassen aus. Die direkte altersspezifische dichteabhängige Sterblichkeit wird durch das Klima im Winter ausgelöst. Saisonale Einflüsse triggern hierbei die Oszillationen.

2. Sozialstruktur

Wesentlich für das Verständnis der Mechanismen der Regulation ist die Strukturierung der Wildkaninchenpopulation in territoriale Gruppen (siehe Kapt. 3.2. Abb. 54). Die Struktur des Sozialsystems ist am deutlichsten zu Beginn der Reproduktionszeit im Frühjahr zu erkennen. Daher soll exemplarisch am Beispiel des Frühjahres 91 (März - Mai) die Sozialstruktur der Tiere auf drei Ebenen, a) der räumlichen Verteilung, b) dem sozialen Verhalten und c) den Distanzen, die die Tiere zueinander einnehmen, dargestellt und genauer definiert werden.

2.1. Räumliche Verteilung

Die Sozialstruktur der Wildkaninchenpopulation ist am auffälligsten durch die räumliche Verteilung ihrer Individuen charakterisiert. So besitzt jedes Individuum ein diskretes Aufenthaltsgebiet (Abb. 13). Anhand der Überlappung der Aufenthaltsgebiete können soziale Gruppeneinheiten definiert werden:

Diejenigen Männchen und Weibchen, die in ihren Aufenthaltsgebieten zu mehr als 50 % überlappen, können von benachbarten Gruppentieren unterschieden werden. Im Durchschnitt überlappen die Gebiete von Männchen und Weibchen einer Gruppe zu mehr als 70 % (Abb.14 a-b). Die Gebiete der Tiere einer Gruppe überlappen hingegen mit Gebieten gruppenfremden Tiere selten zu mehr als 20 % (Abb.14 a-c). Überlappungen mit Gebieten nicht benachbarter Gruppentiere sind als explorative Ausflüge von Individuen oder im Rahmen der Sozialdynamik der Population zu verstehen.

Die Gebiete der Weibchen einer Gruppe überlappen zu mehr als 70 %, während sie mit Gebieten benachbarter Weibchen nur zu einem geringen Maß (10%) überlappen (Abb.14 c). Innerhalb von Männchengebieten können aber auch die Gebiete zweier Weibchengruppen bzw. zweier Weibchen-Untergruppen liegen. Hierbei benutzen die Weibchen einer Männchen-Weibchengruppe kein einheitliches Gebiet. Vielmehr bilden die Weibchen Untergruppen aus Einheiten von 2-3 Tieren mit räumlich getrennten Aufenthaltsgebieten (Abb. 13). Die Weibchen der jeweiligen Untergruppe besitzen ein gemeinsam genutztes Gebiet, welches aber mit dem Gebiet benachbarter Weibchenuntergruppen zu mehr als 30 % überlappen kann (Abb. 14 c).

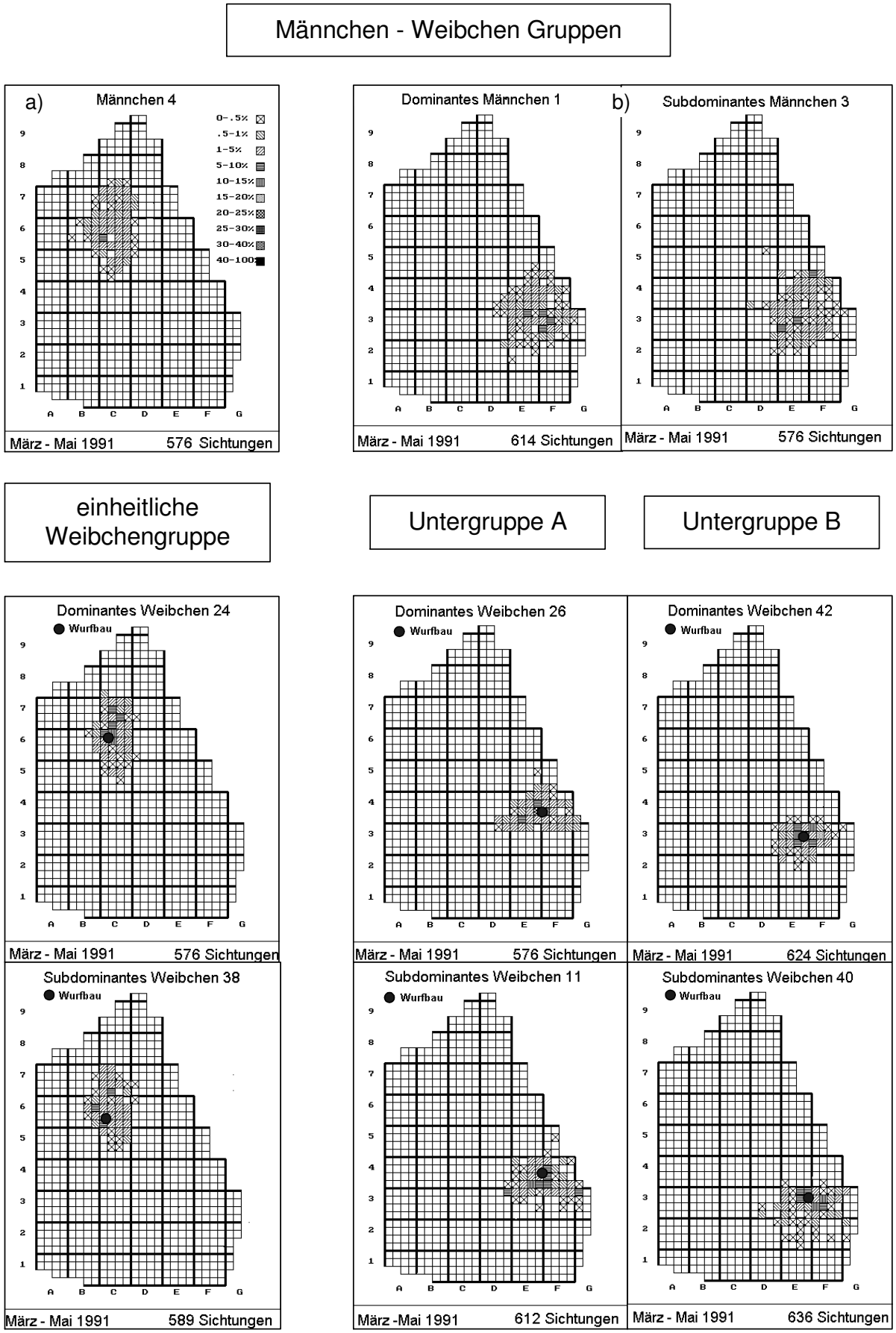


Abb.13: Aufenthaltsgebiete von Männchen und Weibchen mit zwei unterschiedlichen Gruppenstrukturen: a) einheitliche Weibchengruppe; b) Weibchen-Untergruppen**.**

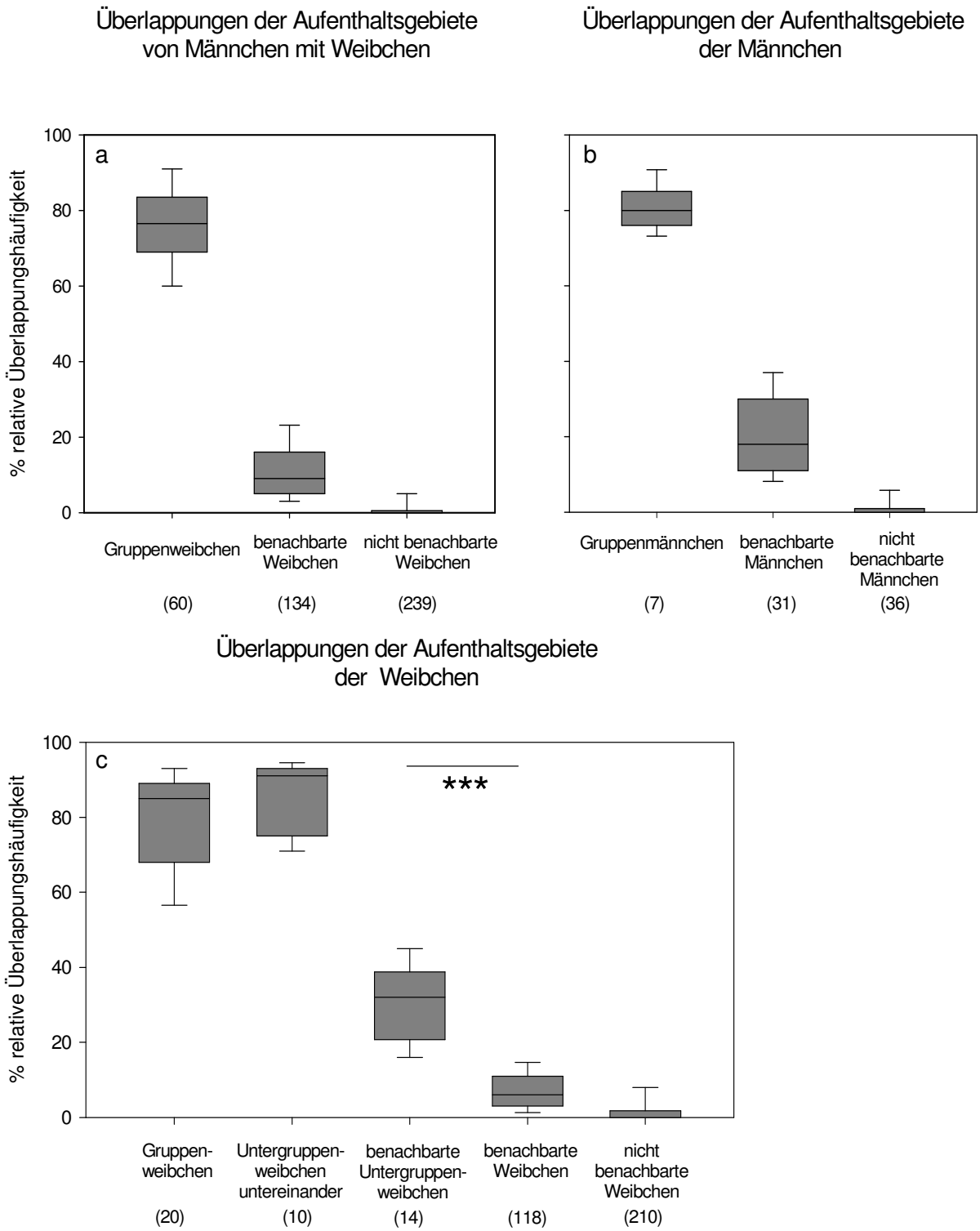


Abb.14 a-c: Überlappungen der Aufenthaltsgebiete im Frühjahr 91: Die Überlappungswerte von Gruppentieren und gruppenfremden Tieren unterscheiden sich per Definition (Clusteranalyse, single linkage). Benachbarte Untergruppenweibchen bezeichnen die Untergruppenweibchen einer Männchen-Weibchengruppe. Boxplots mit Median, 25 %- und 75 %-Quartile sowie 10 %- und 90 %- Perzentile. Mann-Whitney U-Test. Zahlen in Klammern geben die Anzahl der Beziehungen an.

Die räumliche Verteilung der Weibchen orientiert sich an der Lage der von ihnen benutzten Baue. Die Gebiete der Männchen umschließen die kleineren Gebiete der Gruppenweibchen (Abb. 13). Innerhalb der Gebiete halten sich die Weibchen am häufigsten in der Nähe ihrer Wurfbaue auf. Die Baue der Weibchen einer Gruppe liegen signifikant näher beieinander als die nächsten Baue der Weibchen benachbarter Gruppen (Abb.15). Die Baue der Weibchen benachbarter Untergruppen liegen näher zusammen als die gruppenfremder Weibchen. Gelegentlich benützen die Weibchen einer Gruppe ein und denselben Bau und werfen sogar in dieselbe Wurfkammer. Die Männchen besitzen nur wenige Hauptauftenthaltsgebiete, bei dominanten Männchen liegen sie in der Mitte ihres Gebietes zwischen den Wurfbauen der Weibchen. Subdominante Männchen halten sich am häufigsten am Rand des Gebietes des dominanten Männchens auf (Abb. 13).

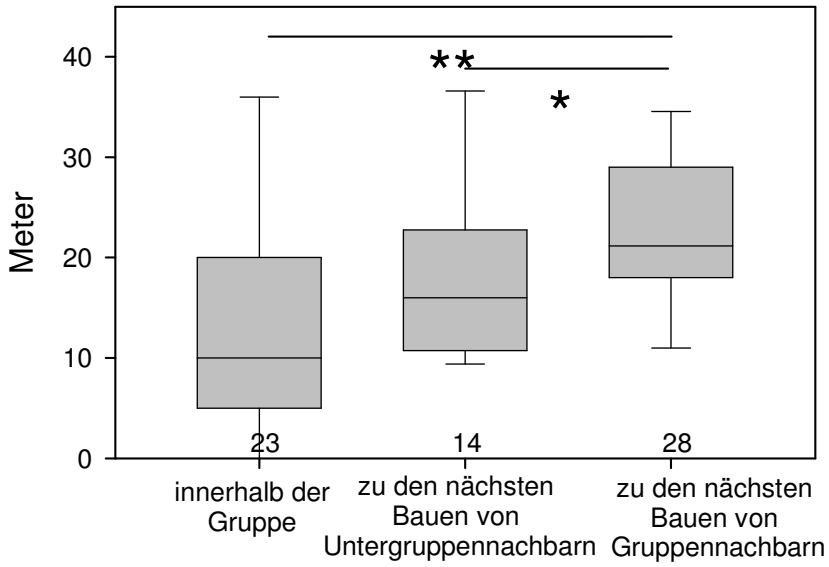


Abb. 15: Abstände der Wurfbaue der Weibchen: Verglichen wurden die Abstände der benutzten Baue im Mai 91 (Boxplots mit Median, Quartilen und Percentile). P< 0,01 Kruskal-Wallis H-Test mit anschließendem Mann-Whitney U-Test. Zahlen geben die Anzahl der Abstände an.

2.2. Soziales Verhalten

Männchen und Weibchen bilden innerhalb einer Gruppe getrennte lineare Rangordnungen aus. Zu Beginn jedes Frühjahres werden die Rangordnungen neu festgelegt, was sich in erhöhten Häufigkeiten von „Jagen“ (siehe Jahresgang) ausdrückt. Das meiste „Jagen“ und „Gejagt werden“ ist innerhalb der Gruppen zwischen Tieren des eigenen Geschlechts zu beobachten.

a) Agonistisches Verhalten, Territorialverhalten und Dominanzauseinandersetzungen von Männchen

Gruppenfremde Männchen jagen sich nur, wenn sie Reviergrenzen überschreiten. Begegnen sich Männchen an ihren Gebietsgrenzen, so laufen sie in einem Abstand von 1 bis 2 m zueinander parallel, wobei sie immer wieder anhalten und scharrgraben. Die Orte von „Parallellau-

fen“ und „Scharrgraben“ spiegeln somit die Reviergrenzen wider (Abb.16). „Jagen“ hingegen ist weit häufiger zwischen Männchen einer Gruppe (Abb.17 b) zu beobachten, erfolgt innerhalb des Gruppengebietes ortsunabhängig und dient der Aufrechterhaltung der Rangordnung. Die Reviergrenzen werden im Frühjahr zwar vorwiegend durch das dominante Männchen der Gruppe durch „Parallellaufen“ und „Scharrgraben“ verteidigt, aber auch Subdominante zeigen dieses Verhalten (Abb.18). Subdominante Männchen werden von dominanten Männchen ihrer Gruppen vehement gejagt und weichen dabei vielfach in benachbarte Territorien aus. Dies hat zur Folge, dass subdominante Männchen von benachbarten Gruppenmännchen häufiger gejagt werden als dominante (Abb.18).

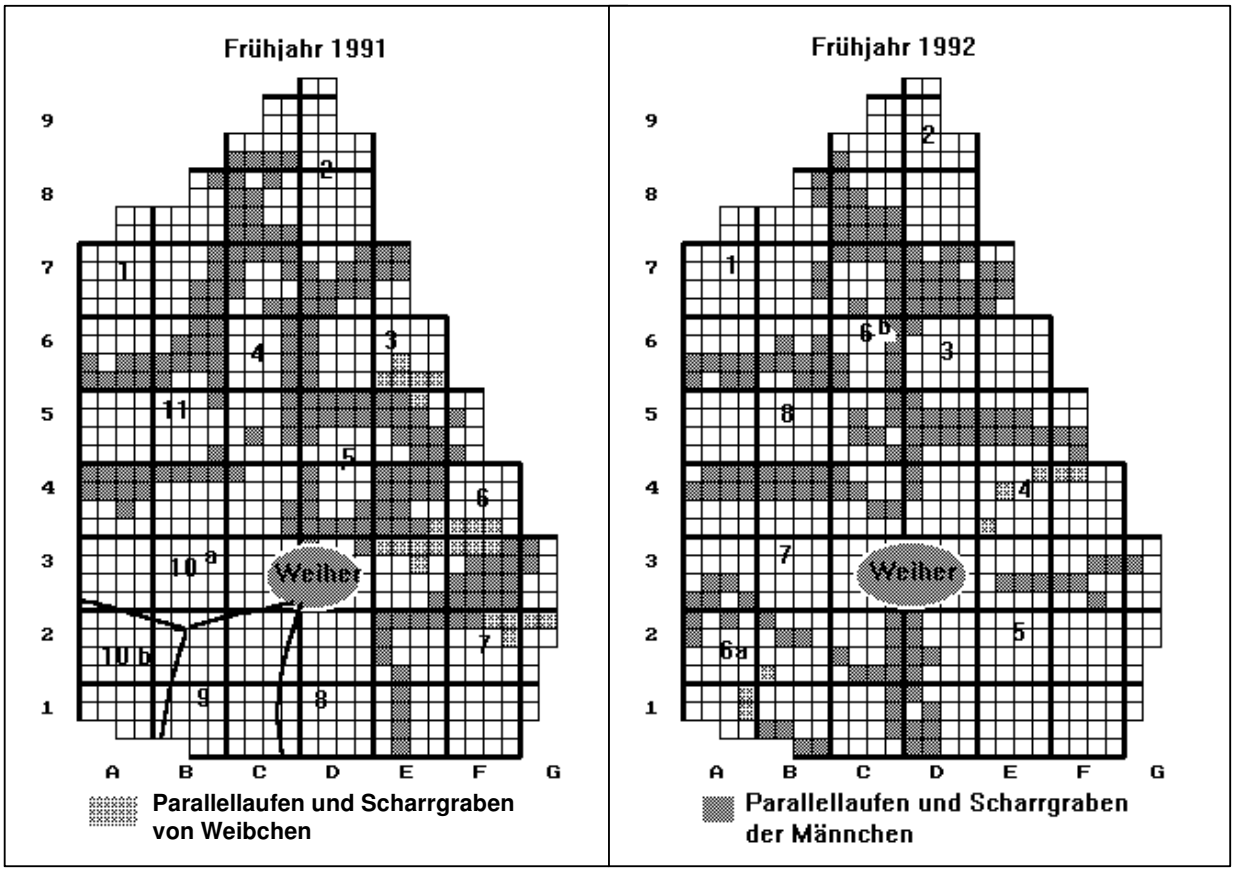


Abb.16: Reviergrenzen: Orte, an denen Männchen „Parallellaufen“ und „Scharrgraben“ zeigen, geben die Reviergrenzen an. Hell schraffierte zeigen Grenzen, an denen Untergruppenweibchen innerhalb von Männchenrevieren Territorien bildeten. Zahlen geben Gruppengebiete an.

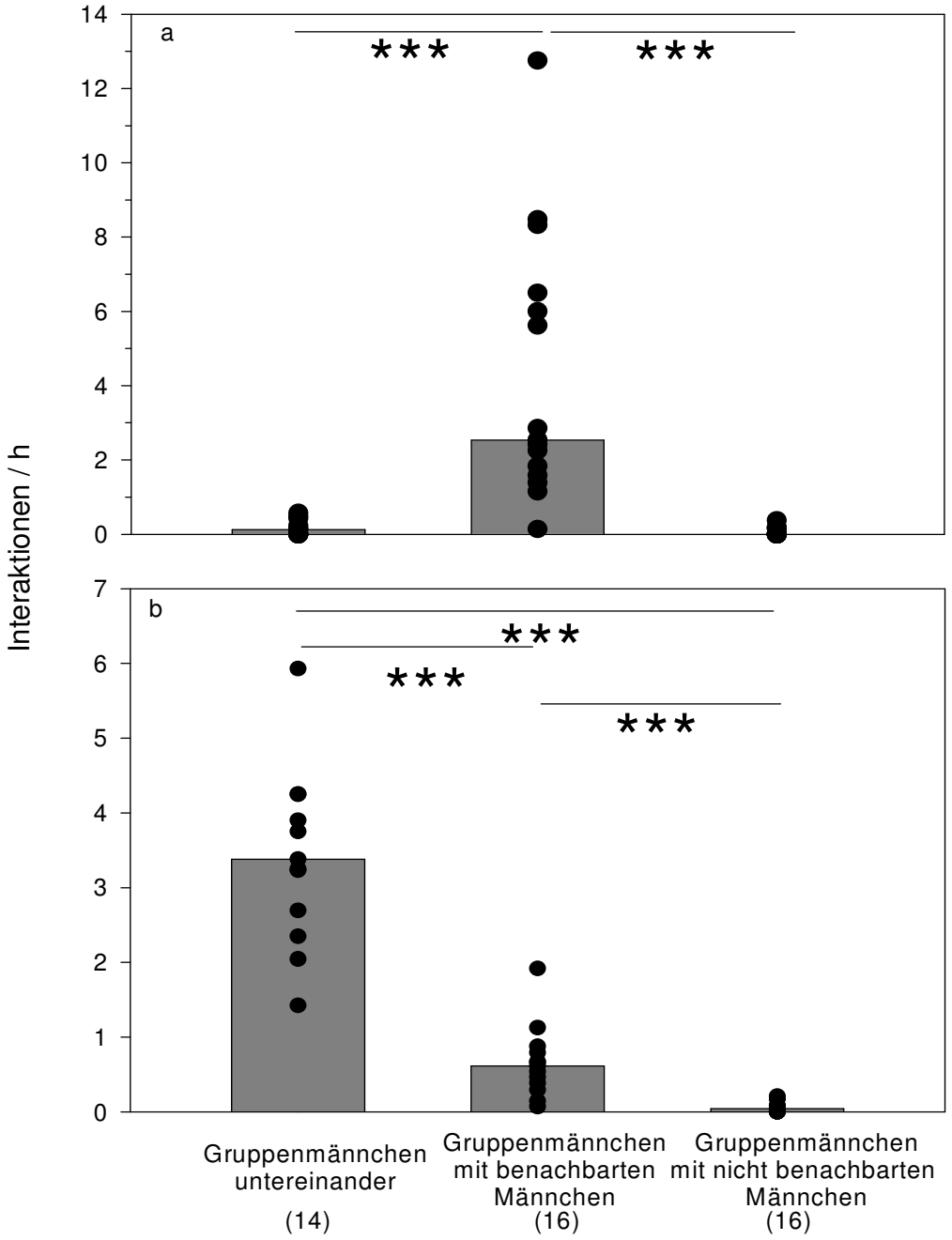


Abb. 17 Agonistisches Verhalten zwischen Männchen Frühjahr 91: a) Territorialverhalten „Parallellaufen“ und „Scharrgraben“ b) „Jagen“ und „Gejagt werden“ a-b) Balken geben Mediane und Punkte Einzelwerte an. $p < 0{,}001$ Kruskal-Wallis H-Test mit anschließenden Mann - Whitney U-Test. Zahlen in Klammern geben die Anzahl der Männchen an.

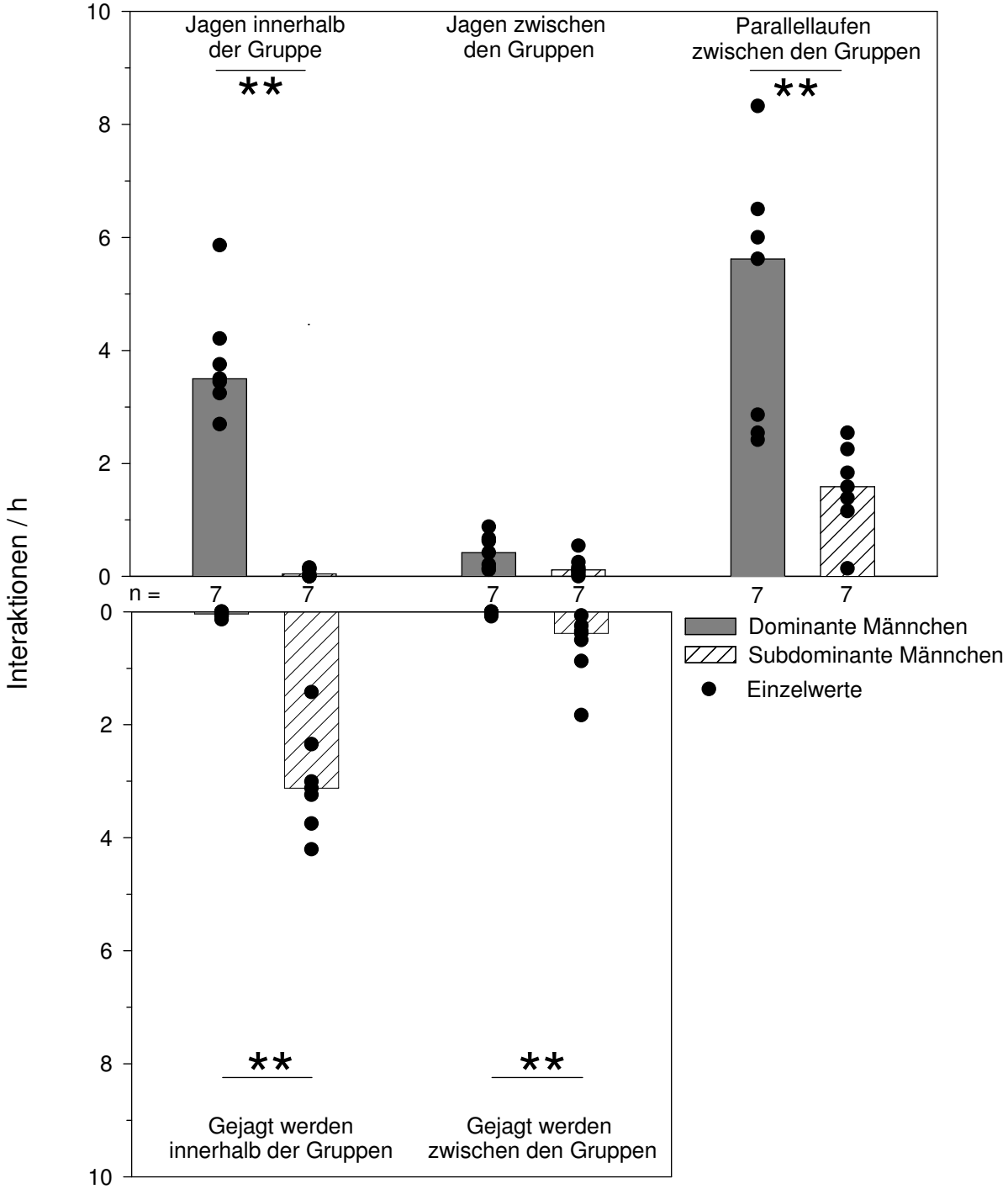


Abb.18 Agonistisches Verhalten zwischen Männchen in Abhängigkeit dominanter und unterlegener Männchen: Mediane mit Einzelwerten. Mann - Whitney U-Test; n = Anzahl Tiere.

b) Männchen und Weibchen

Männchen konkurrieren um Weibchen. Ihre Reviere umschließen die Gebiete von Weibchen. Männchen interagieren nahezu nur mit Weibchen, deren Gebiete innerhalb ihrer Reviere liegen (Abb.19 a). Innerhalb der Gruppe bilden Männchen eine Rangordnung aus, was sich im Zugang zu den Gruppenweibchen widerspiegelt. Dominante Männchen interagieren mit fast

jedem Weibchen ihrer Gruppe häufiger als subdominante (Abb.19 b). Allerdings schaffen es die dominanten Männchen in nur wenigen Fällen, subdominante Männchen gänzlich vom Zugang zu Weibchen auszuschließen. Umgekehrt gelingt es subdominanten Männchen selten, zu einem einzelnen Gruppenweibchen mehr oder auch nur annähernd soviel Kontakt wie das dominante Männchen zu bekommen.

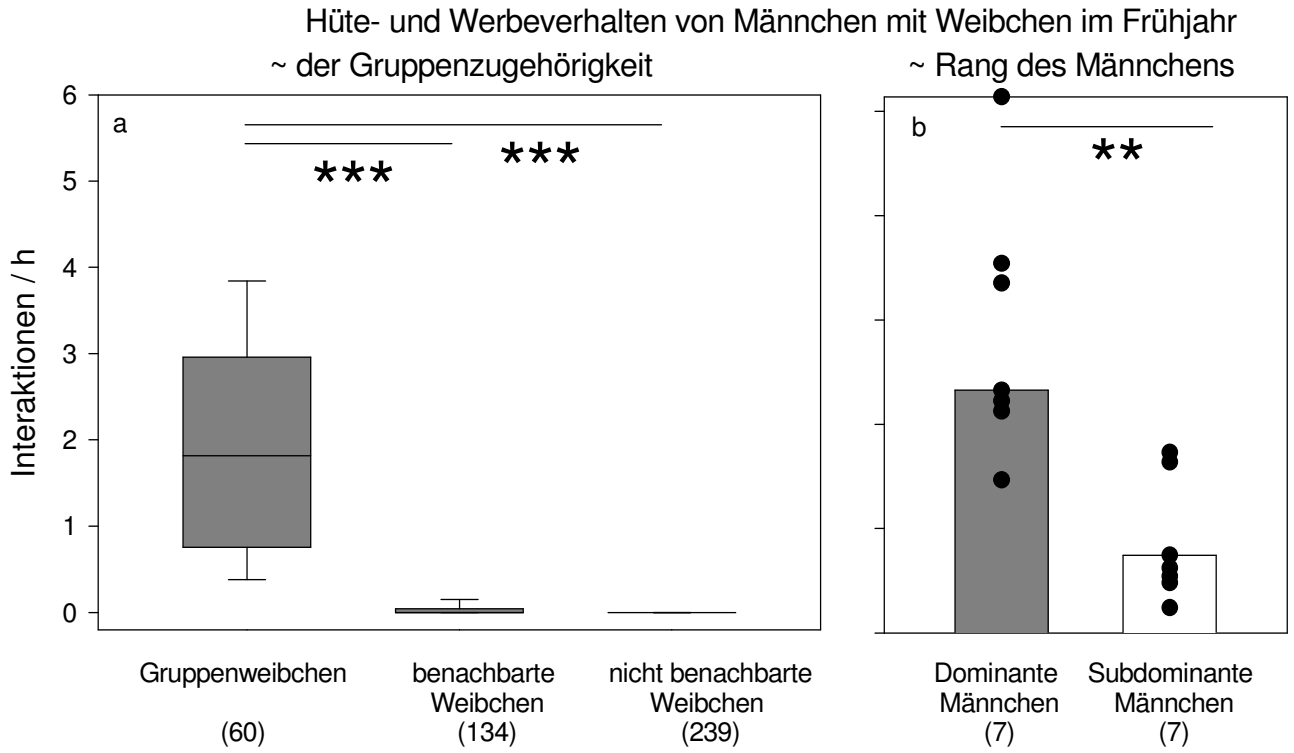


Abb.19: Hüte und Werbeverhalten von Männchen mit Weibchen im Frühjahr 1991: a) in Abhängigkeit der Gruppenzugehörigkeit: Boxplots mit Median, Quartilen und Percentilen. $p < 0{,}001$ Kruskal-Wallis H-Test mit anschließendem Mann - Whitney U-Test. Zahlen in den Klammern geben die Anzahl der Männchen-Weibchen Beziehungen an. b) in Abhängigkeit vom Rang: Die Punkte geben den Median innerhalb der Gruppe an, die Säulen den Median der Gruppen. Mann - Whitney U-Test; Zahlen in den Klammern geben die Anzahl der Männchen an.

c) Weibchen

Durch die Reviere der Männchen sind die Weibchen indirekt vor der Konkurrenz gruppenfremder Weibchen geschützt. Weibchen benachbarter Gruppen jagen sich daher sehr selten und zeigen kaum Territorialverhalten wie „Parallellaufen“ und „Scharrgraben“ (Abb.20 a-b). Die Rangordnung ist linear und absolut (Abb.21) und wird durch „Jagen“ und / oder „Verdrängen“ aufrechterhalten. Die lineare Rangordnung braucht sich nicht notwendigerweise quantitativ widerzuspiegeln. Ein niederrangiges Weibchen wird zwar fast nie ein höherrangiges Weibchen jagen, aber die Aggressionshäufigkeiten können sich auf die einzelnen Ränge unterschiedlich verteilen (siehe Vergleich von Gruppen Abb. 57). Zwischen Weibchen einer

Gruppe kann es zu zwei Extremata der Baubenutzung kommen: a) dass ein Weibchen den Bau eines anderen Weibchen für sich beansprucht und die Wurfkammer leerräumt und dabei gegebenenfalls die Jungen zu Tode kommen oder b) dass Weibchen kooperieren und ein und denselben Wurfbau benützen oder sogar dieselbe Wurfkammer teilen und ihre Jungen in einem gemeinsamen Nest aufziehen.

Innerhalb eines Männchenreviers können zwei Weibchengruppen bzw. Weibchen-Untergruppen liegen. Die Weibchen von Untergruppen bilden jeweils getrennte Rangordnungen aus. Die Weibchen der verschiedenen Untergruppen grenzen ihre Aufenthaltsgebiete rang -unabhängig durch das sonst nur für Männchen typische Territorialverhalten „Parallellaufen“ und „Scharrgraben“ gegeneinander ab (Abb.20 b u. Abb. 21).

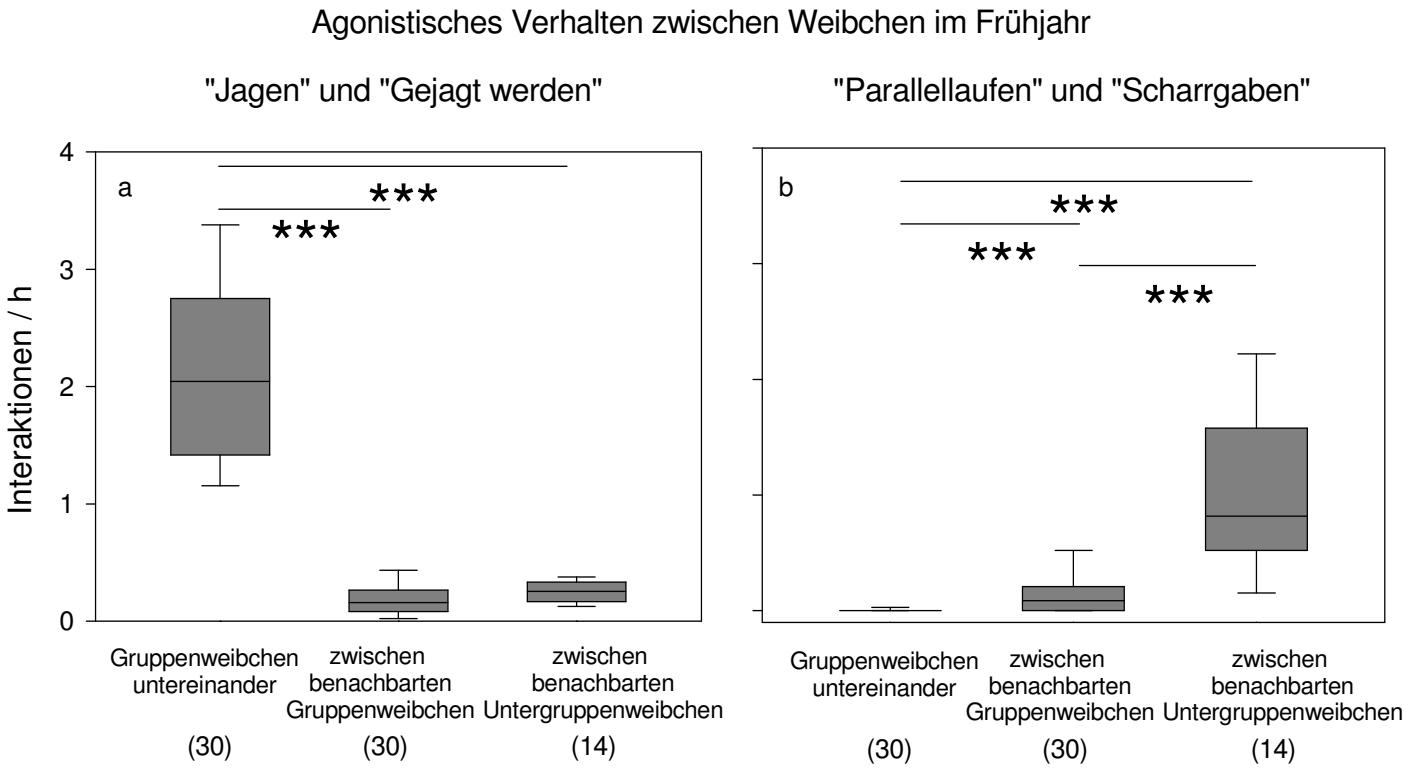


Abb.20 a-b: Agonistisches Verhalten zwischen Weibchen Frühjahr 91: Boxplots mit Median, Quartilen und Percentilen. $p < 0{,}001$ Kruskal-Wallis H-Test mit anschließenden Mann - Whitney U-Test; Zahlen in Klammen geben die Anzahl die Tiere an.

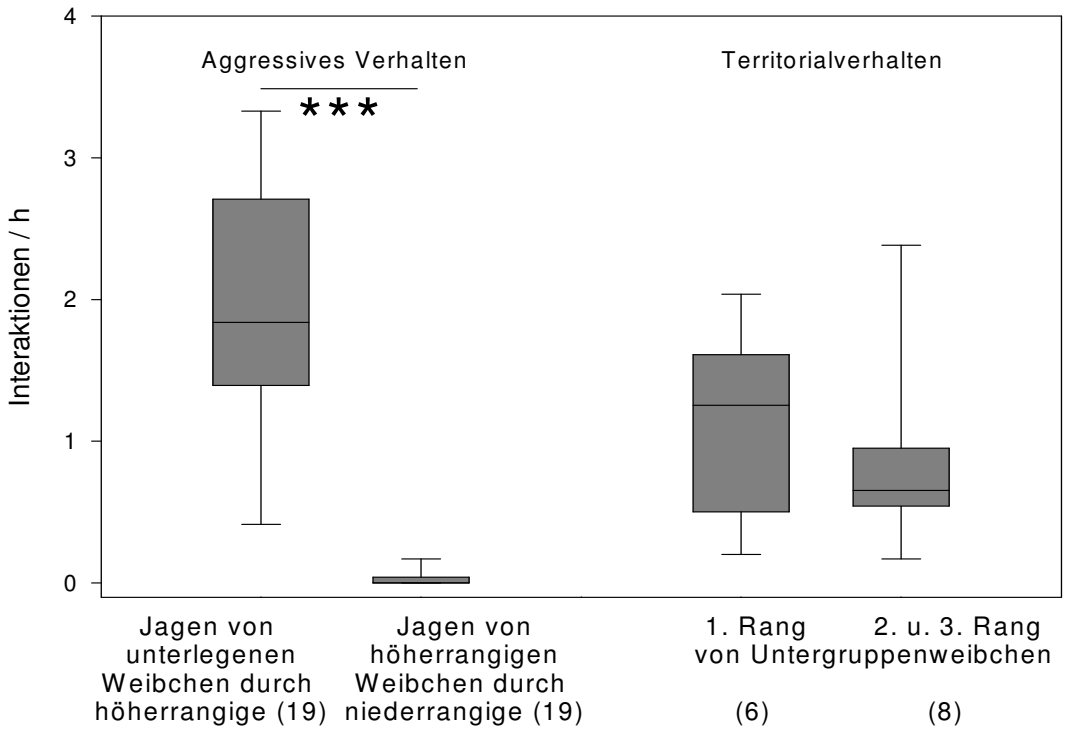


Abb. 21: Aggressives Verhalten und Territorialverhalten zwischen Weibchen im Frühjar 1991: Boxplots mit Median, Quartilen und Percentilen. Mann - Whitney U-Test; Zahlen in Klammern geben die Anzahl die Tiere an.

2.3. Distanzen

Entsprechend der räumlichen Verteilung und den sozialen Beziehungen sitzen die Tiere einer Gruppe häufiger in geringen Abständen zueinander als mit gruppenfremden Tiere (Abb.22 a-c). Innerhalb der Gruppe halten sich dominante Männchen öfter in räumlicher Nähe zu ihren Gruppenweibchen auf als subdominante Männchen (Abb.23 a). Geringe Distanzen zwischen Weibchen einer Gruppe können sich rangabhängig unterscheiden (Abb. 23 b). Weibchen von Untergruppen verhalten sich wie Weibchen einheitlicher Gruppen. Benachbarte Untergruppenweibchen sitzen häufiger eng beieinander (v.a. an den Reviergrenzen) als mit benachbarten Gruppenweibchen (Abb.22 c).

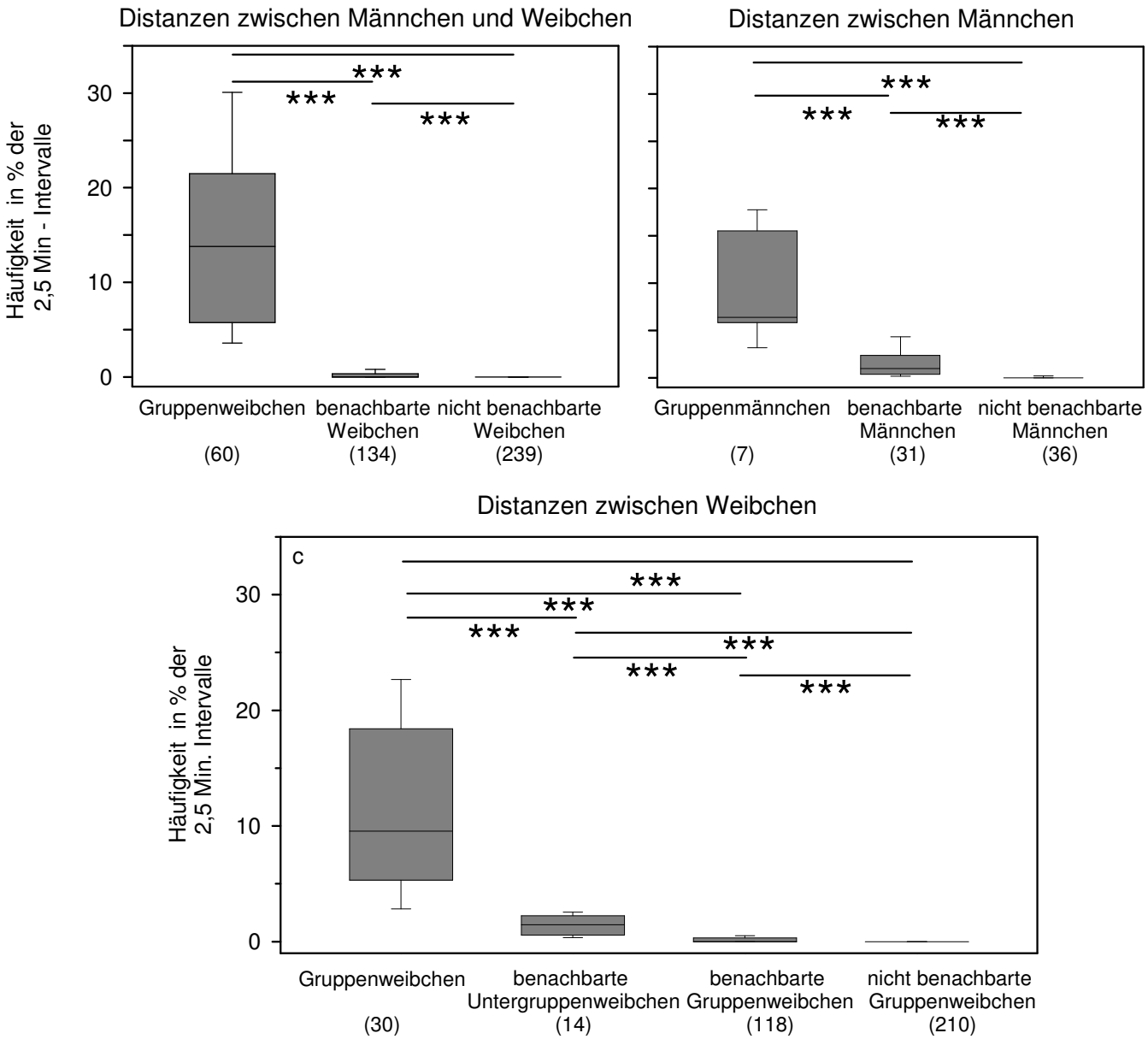


Abb.22: Geringe Distanzen (Körperkontakt-2m) zwischen Gruppentieren, benachbarten und nicht benachbarten Tieren: a) Männchen und Weibchen b) Männchen und Männchen c) Weibchen und Weibchen a-c): Boxplots mit Median, Quartilen und Percentilen; $p < 0{,}001$ Kruskal-Wallis H-Test mit anschließendem Mann - Whitney U-Test;. Zahlen in Klammern geben die Anzahl der Beziehungen an.

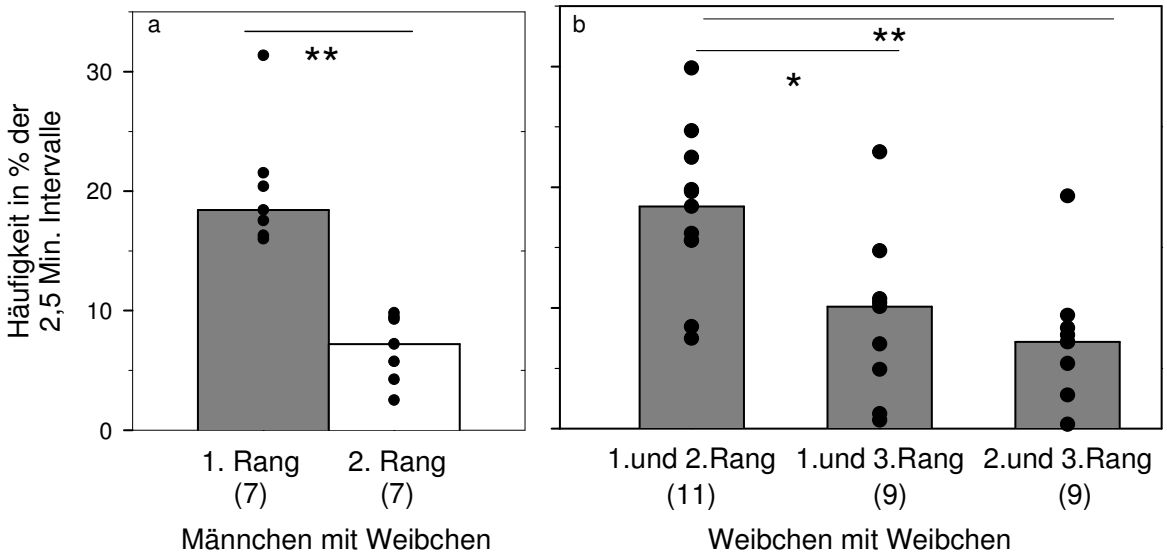


Abb. 23: Geringe Distanzen (Körperkontakt-2m) innerhalb der Gruppen in Abhängigkeit vom Rang: a) Männchen mit Weibchen: Die Punkte geben die Mediane der Männchen innerhalb der Gruppe an, die Säulen den Median der Gruppen. Mann - Whitney U-Test;. Zahlen in Klammern geben die Anzahl der Männchen an. **b) Weibchen mit Weibchen**: Die Balken geben die Mediane an, die Punkte die Einzelwerte. $p < 0{,}001$ Kruskal-Wallis H-Test mit anschließendem Mann -Whitney U-Test; Zahlen in Klammern geben die Anzahl der Beziehungen an.

2.4. Zusammenfassung

Im Strukturbild (Abb.24) sind die typischen Elemente des Sozialsystems des europäischen Wildkaninchens auf den drei hier angesprochenen Ebenen (1) räumliche Verteilung, (2) agonistischen Verhalten, Hüte und Werbeverhalten und (3) Distanzen getrennt nach den gleich- und zwischengeschlechtlichen Beziehungen zusammengefasst. Danach können Gruppentiere von gruppenfremden Tieren, nicht integrierten Tieren und Satellitentieren getrennt werden.

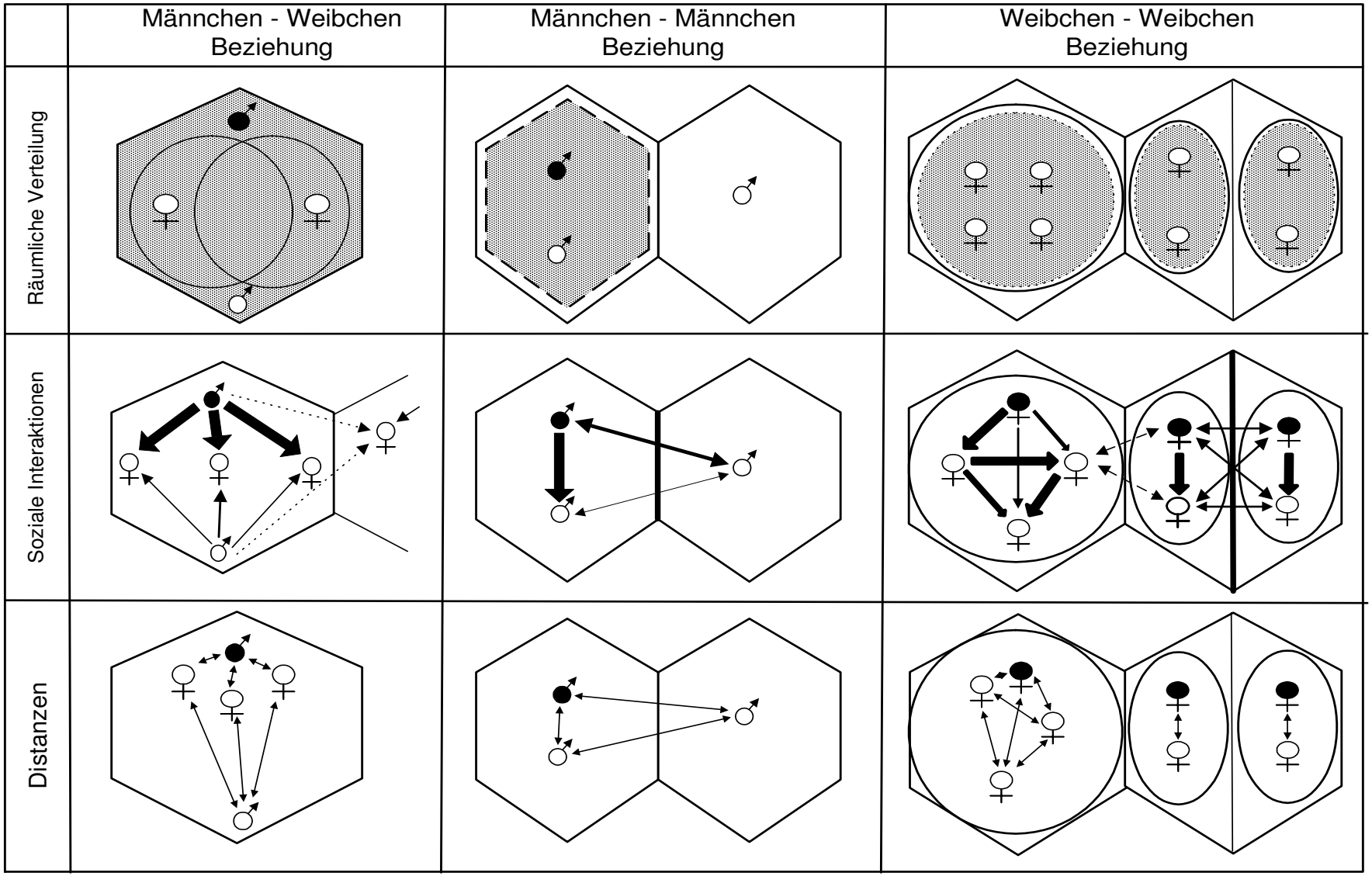


Abb.24: Strukturbild

Räumliche Verteilung: Rauten und Kreise stellen die Gebiete der Männchen und Weibchen dar. Schraffierte Felder kennzeichnen gemeinsam genutzte Gebiete.

Soziales Verhalten: In den Soziogrammen geben unidirektionale Pfeile zwischen Männchen und Weibchen die Summe von Hüte- und Werbeverhalten und zwischen dem eigenem Geschlecht die Summe von „Jagen“ und „Verdrängen“ an. Die Dicke der Pfeile gibt die Häufigkeit des jeweiligen Verhaltens an. Pfeilspitzen sind auf gejagte Tiere gerichtet. Bidirektionale Pfeile geben die Häufigkeit von Territorialverhalten (die Summe von „Parallellaufen“ und „Scharrgraben“) an. Stark gezeichnete Linien geben Reviergrenzen an. Dominante Männchen- und Weibchensymbole sind schwarz ausgefüllt, subdominante offen belassen.

Distanzen: Die Länge der gegenseitigen Pfeile gibt an, wie häufig Tiere sich in geringen Distanzen zu anderen Tieren aufhalten (je kürzer, desto häufiger).

3. Einfluß populationsdynamischer Faktoren auf Dispersion, Distanzen und Verhalten der Tiere

Populationen unterliegen einer Vielzahl von Veränderungen, die sich auf die Art der sozialen Beziehungen innerhalb und zwischen den Gruppen auswirken. Neben exogenen Faktoren der Umwelt (wie Jahreszeit, Klima, Nahrung) wirken Vorgänge der sozialen Umfeldes (Gruppengröße, -zusammensetzung und –struktur, sozialer Status) und Elemente der Bevölkerungsstruktur (Dichte, Geschlechterverhältnis und Altersaufbau). Diese Faktoren stehen zum großen Teil miteinander in Wechselwirkung. In diesem Kapitel soll der Einfluß einzelner Faktoren auf die strukturbildenden Verhaltensweisen (räumliche Verteilung, soziale Verhaltensweisen und Distanzen) analysiert werden. Die Struktur des Gesamtsystems als zeitlich-räumliche Ordnung der unter den in der Population vorherrschenden Systembedingungen ablaufenden Prozesse wird im darauffolgenden Kapitel Sozialdynamik dargestellt. In Anschluß hieran wird die Funktion der Prozesse im Rahmen der Populationsdynamik analysiert. Mögliche Wechselwirkungen werden durch Querverweise gekennzeichnet und in einem Modell der Populationsregulation des europäischen Wildkaninchens diskutiert.

3.1. Einfluß von Jahreszeit und Populationsdichte

Die Jahreszeit wirkt sich auf einen Komplex von Faktoren aus, wie u.a. Beginn der Reproduktionsperiode, Nahrungsverfügbarkeit, Temperatur und Licht, die hier aber nicht im Detail analysiert wurden. Das "Kaninchenjahr" läßt sich in zwei Phasen einteilen: Die Reproduktionsphase, die Anfang März beginnt und bis Ende September andauern kann und die Nichtreproduktionsperiode, die frühestens Anfang September beginnt und Ende Februar abgeschlossen ist. Damit gehen Veränderungen in Intensität und Häufigkeit verschiedener Verhaltensweisen einher, die aber auch im Verlauf der beiden Phasen von weiteren Faktoren (z.B. der Anzahl der Nachkommen, der Populationsdichte, dem Geschlechterverhältnis, der Gruppenzusammensetzung, der Altersstruktur und den in einzelnen Gruppen ablaufenden Prozessen) überlagert werden.

Im Laufe der Beobachtungszeit nahm die Dichte der adulten Tiere von Oktober 1990 bis Oktober 1992 von 80 bis auf 34 Tiere ab. In den beiden Jahren 1990 und 1991 war die Anzahl der verstorbenen adulten Tiere größer als die Anzahl überlebender Jungtiere (in beiden Jahren überlebten 4 und 5 Jungtiere, während jeweils 26 und 29 adulte Tiere verstarben). Die Population setzte sich also bei abnehmender Dichte annähernd aus denselben Individuen zusammen. Daher bot es sich an, den Einfluß der jeweiligen Jahreszeiten Frühjahr (**F: März – Mai**),

Sommer (**S: Juni – August**), Herbst (**H: September – November**) und Winter (**W: Dezember –Februar**) auf die Jahre mit unterschiedlichen Dichten gegenüberzustellen.
In diesem Abschnitt soll überprüft werden, inwiefern die Sozialstruktur über die Nichtreproduktionsperiode erhalten wird, und welchen Einfluß die Dichte in den jeweiligen Jahreszeiten hat.

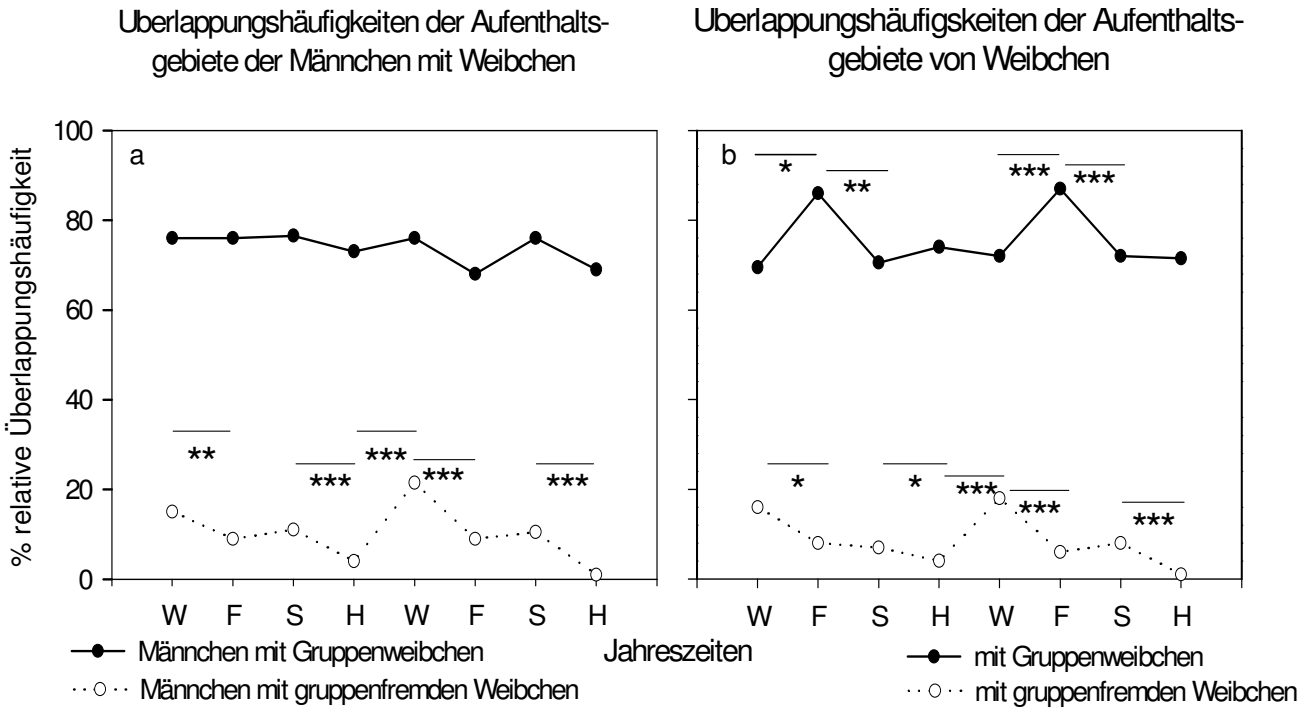
3.1.1. Einfluß von Jahreszeit und Dichte auf die räumliche Verteilung und Mobilität

3.1.1.1. Einfluß der Jahreszeit auf die räumliche Verteilung der Tiere

Die Anzahl der Tiere, die sich gelegentlich in nicht benachbarten Gruppengebieten (Aufenthalt > 5 % der Sichtungszeit) aufhielten, stieg in der Nichtreproduktionsperiode (im Winter) um ein Vielfaches an (Tab. 4). Damit nahm die Aufenthaltshäufigkeit in gruppenfremden (benachbarten und nicht benachbarten) Gebieten zu, was sich an der erhöhten Überlappungshäufigkeit mit gruppenfremden Tieren im Winter ablesen läßt (Abb.25 a-c). Im Winter hielten sich die Tiere aufgrund der Nahrungssuche in unterschiedlichen Teilen des Geheges auf (Tab.4). Ein weiterer Grund für die höhere Migration einzelner Tiere im Winter lag auch an der Mortalität von Sozialpartnern und Konkurrenten (siehe Sozialdynamik Kap. 3, Prozesse). Während der Reproduktionsperiode hielten die Tiere sich hingegen fast ausschließlich in ihren Gruppengebieten auf.
Tiere, die im Frühjahr zu Gruppen zusammengefaßt werden konnten, ließen sich aber auch im Winter anhand der Überlappungshäufigkeit diskreten Gruppen zuordnen, da ihre Hauptaufenthaltsgebiete auch weiterhin in ihren ursprünglichen Gruppengebieten lagen (Abb. 25 a-c).

	NR `91	R `91	NR `92	R `92
Ortstreue Weibchen	**24**	**35**	**17**	**26**
Nicht ortstreue Weibchen	**23**	**5**	**15**	**5**
Fisher exact	**p < 0,001**		**p = 0,009**	
Ortstreue Männchen	**15**	**23**	**6**	**10**
Nicht ortstreue Männchen	**15**	**2**	**7**	**1**
Fisher exact	**p < 0,001**		**p = 0,027**	

Tab. 4: Vergleich der Anzahl ortstreuer und nicht ortstreuer Tiere während der Reproduktionszeit (R) und Nichtreproduktionszeit (NR) (ortstreu: Aufenthalt im Gruppengebiet und unmittelbar benachbarten Gruppengebiete; nicht ortstreu: Aufenthalt > 5 % der gesamten Sichtungen in nicht benachbarten Gebiete)



Männchen mit Gruppenweibchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	n.s.	x						
S	n.s.	n.s.	x					
H	n.s.	n.s.	n.s.	x				
W	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	x			
F	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	x		
S	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	x	
H	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 27 - 60

Männchen mit gruppenfremden Weibchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	**	x						
S	*	n.s.	x					
H	***	***	***	x				
W	n.s.	***	*	***	x			
F	***	n.s.	n.s.	**	***	x		
S	n.s.	n.s.	n.s.	***	*	n.s.	x	
H	***	***	***	***	***	***	***	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 76 - 122

Weibchen mit Gruppenweibchen

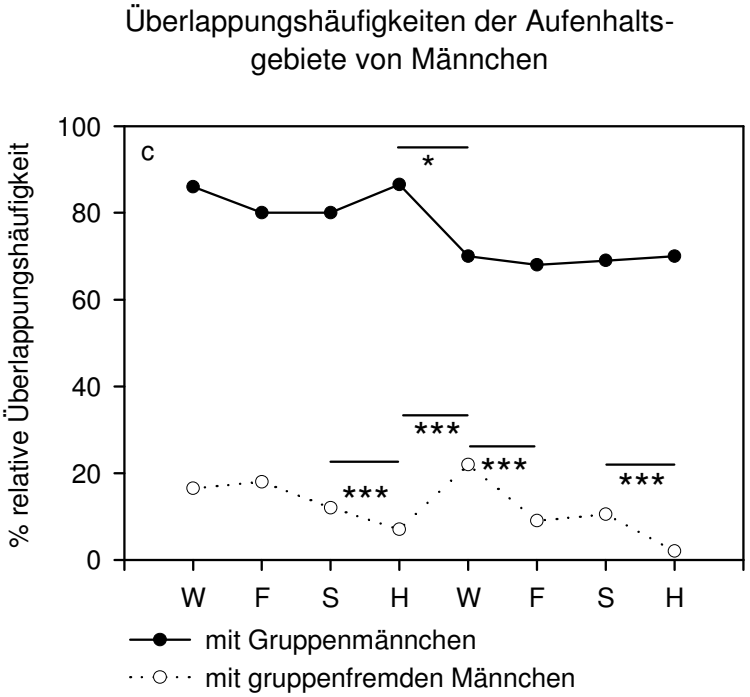
	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	*	x						
S	n.s.	**	x					
H	n.s.	*	n.s.	x				
W	n.s.	**	n.s.	n.s.	x			
F	*	n.s.	***	*	***	x		
S	n.s.	**	n.s.	*	n.s.	***	x	
H	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 18 - 30

Weibchen mit gruppenfremden Weibchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	*	x						
S	*	n.s.	x					
H	***	***	*	x				
W	n.s.	***	***	n.s.	x			
F	***	**	n.s.	*	***	x		
S	***	n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.	x	
H	***	***	***	***	***	***	***	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 145 - 203



Männchen mit Gruppenmännchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	n.s.	x						
S	n.s.	n.s.	x					
H	n.s.	n.s.	n.s.	x				
W	n.s.	n.s.	n.s.	*	x			
F	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	x		
S	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	x	
H	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,05
Mann u. Whitney U-Test
n = 5 - 8

Männchen mit gruppenfremden Männchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	n.s.	x						
S	*	n.s.	x					
H	***	**	***	x				
W	n.s.	*	n.s.	***	x			
F	**	**	n.s.	n.s.	**	x		
S	*	**	n.s.	n.s.	**	n.s.	x	
H	**	***	***	**	**	***	***	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 16 - 36

Abb. 25 a-c: Relative Überlappungshäufigkeit der Aufenthaltsgebiete von Gruppentieren und gruppenfremden Tieren im Verlauf der Jahreszeiten: Punkte geben Mediane an. Mann u. Whitney; U-Test; Signifikanzniveaus im Jahresverlauf sind in den Tabellen angegeben. Es wurden nur Überlappungshäufigkeiten von mindestens 1 % in die Tests einbezogen.

Im Frühjahr, zu Beginn der Reproduktionsperiode, nahm die Aktivität der Tiere zu: Zum einem interagierten die Tiere insgesamt mehr, zum anderen vergrößerten sie ihre Aufenthaltsgebiete, was sich beides in einem Anstieg der Mobilität ausdrückt. In der zweiten Hälfte der Reproduktionsperiode (Sommer), sowie in der Nichtreproduktionsperiode (Herbst und Winter) nahm die Aktivität ab, was sich in der Abnahme der Interaktionshäufigkeit, der Mobilität und der Größe der Hauptaufenthaltsgebiete zeigte (siehe Abb.26).

Methodische Anmerkung: Der scheinbare Widerspruch, Tiere halten sich im Winter häufiger in gruppenfremden Gebieten auf, nehmen dabei aber kleinere Aufenthaltsgebiete ein, erklärt sich durch folgende Beobachtung: Zum einen verbringen die Tiere in der Nichtreproduktionszeit die meiste Zeit mit der Nahrungsaufnahme, d.h. sie verbleiben die meiste Zeit an einer Stelle und äsen, zum anderen wechseln die Tiere ihren Standort abrupt, um an einem neuen Standort entweder zu ruhen oder weiter zu äsen. Die Tiere besetzen daher im Winter weit weniger Aufenthaltsfelder als in der Reproduktionszeit. Da hier die Anzahl der tatsächlich besetzten Felder miteinander verglichen wurde, ergeben sich dadurch viel kleinere Aufenthaltsgebiete. Würde man die äußersten besetzten Felder miteinander verbinden und damit die Grenzen der Aufenthaltsgebiete beschreiben, würden sich im Winter weit größere Aufenthaltsgebiete als im Frühjahr ergeben. Zu Beginn der Reproduktionsperiode interagieren die Tiere in der Regel häufiger miteinander, d.h. sie wechseln auch ihren Standort häufiger. Die Summe der tatsächlich besetzten Aufenthaltsfelder beschreibt daher im Frühjahr einheitlichere und größere Gebiete als im Winter.

3.1.1.2. Einfluß der Dichte auf die Gebietsgröße und Mobilität (Abb. 26)

Im Jahr mit niedriger Dichte vergrößerten im Frühjahr Männchen und Weibchen ihre Aufenthaltsgebiete, die sich jedoch im Sommer und Herbst an die Werte des Jahres mit hoher Dichte anglichen. Einzelne Männchen und Weibchen besaßen aber auch im Sommer bei niedriger Dichte weitaus größere Gebiete als bei hoher Dichte.

Es besteht ein positiver Zusammenhang zwischen der Aufenthaltsgebietsgröße und der Kerngebietsgröße (r_s= 0,74; $p < 0,001$, n = 45). Das Gebiet, in dem die Tiere sich zu 50 % (Kerngebiet) aufhielten, nahm bei beiden Geschlechtern ungefähr 10 % des gesamten Aufenthaltsgebietes ein. Bei niedriger Dichte waren daher im Frühjahr die Kerngebiete der Tiere entsprechend der Aufenthaltsgebiete deutlich größer als im Frühjahr mit hoher Dichte.

Mit abnehmender Dichte und zunehmender Gebietsgröße stieg auch die Mobilität der Tiere. Unterschiede in der Mobilität waren aber nicht nur im Frühjahr zu finden. Der Anstieg der Mobilität der Männchen und Weibchen im Winter bei niedriger Dichte ist nicht alleine auf Nahrungungsuche zurückzuführen, sondern auch auf Verschiebungen im Geschlechterverhältnis und der damit einhergehenden Neuorganisation von Gruppen (siehe Kapt. 4. Sozialdynamik). Bei den Männchen war die Mobilität auch noch im Sommer bei niedriger Dichte größer als bei hoher Dichte, während sie bei den Weibchen auf das Niveau der hohen Dichte zurückging.

Die Größe von Aufenthalts- und Kerngebiet sowie die Mobilität beider Geschlechter unterlagen einem deutlichen Jahresgang (Tab.5).

3.1.1.3 Vergleich der Aufenthaltsgebietsgröße und Mobilität von Männchen und Weibchen (Abb. 27)

Männchen besaßen während beider Reproduktionsperioden deutlich größere Aufenthaltsgebiete als Weibchen. In der Nichtreproduktionsperiode (Herbst und Winter) waren nur geringe oder keine Unterschiede zu sehen.

Entsprechend unterschieden sich die Größen der Kerngebiete der Männchen und Weibchen. Deutliche Unterschiede waren aber nur im Frühjahr zu verzeichnen.

Weibchen waren in beiden Jahren bis auf den Winter weniger mobil als Männchen. Die Unterschiede waren im Jahr mit niedriger Dichte noch ausgeprägter als im Jahr mit hoher Dichte.

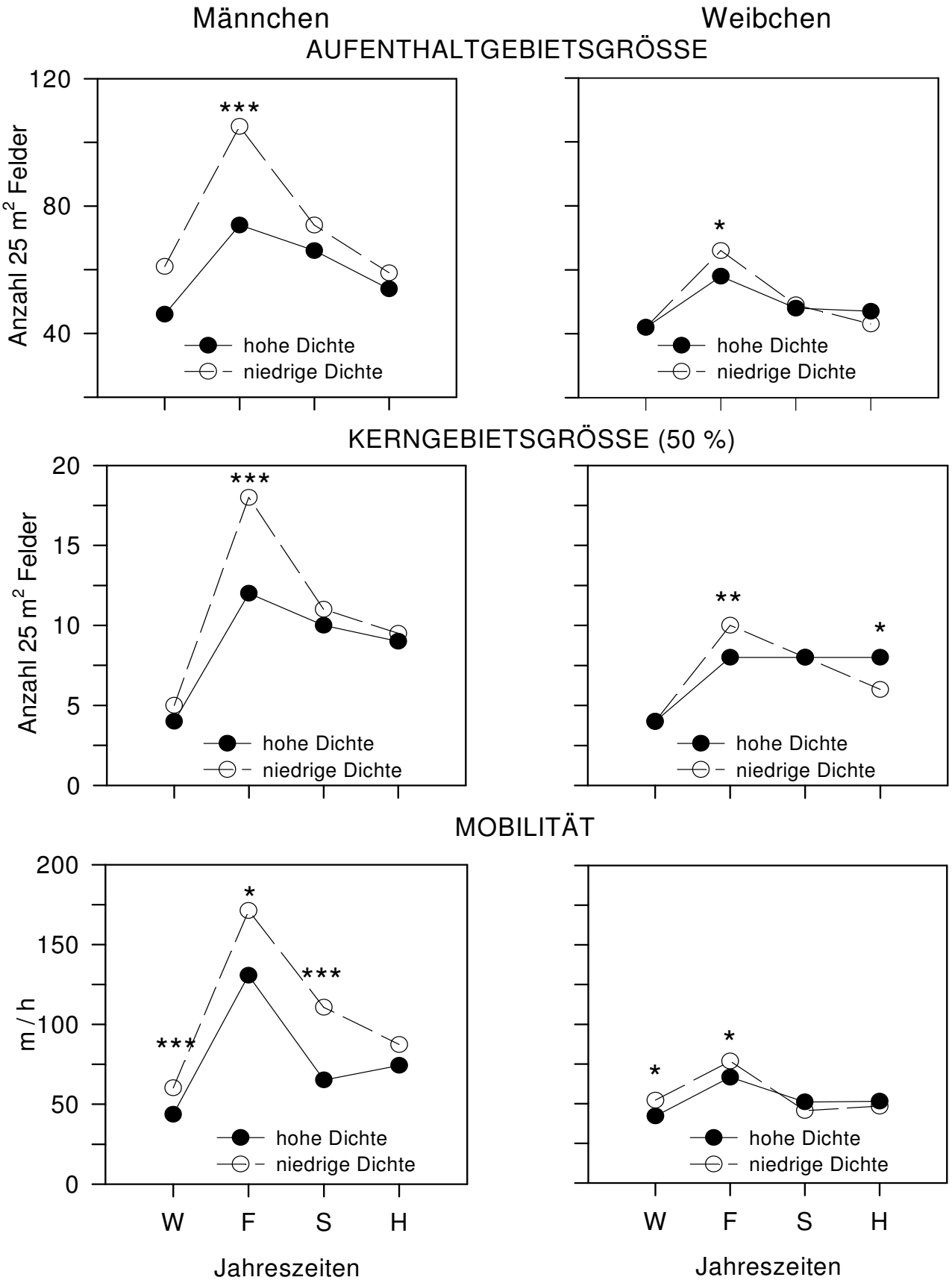


Abb. 26: Aufenthaltsgebietsgröße, Kerngebietsgröße und Mobilität von Männchen und Weibchen im Verlauf der Jahreszeiten bei hoher und niedriger Dichte: Punkte geben die Mediane an. Mann - Whitney U-Test. Signifikanzniveaus im Jahresverlauf siehe Tab. 5.

hohe Dichte niedrige Dichte

Gebietsgröße von Männchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	***	x						
S	***	***	x					
H	***	***	*	x				
W	n.s.	***	**	n.s.	x			
F	***	***	***	***	***	x		
S	***	n.s.	n.s.	*	**	**	x	
H	**	**	**	n.s.	n.s.	***	***	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 12 - 15

hohe Dichte niedrige Dichte

Gebietsgröße von Weibchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	**	x						
S	***	**	x					
H	***	**	n.s.	x				
W	n.s.	***	n.s.	n.s.	x			
F	***	*	***	***	***	x		
S	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	***	x	
H	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.	X

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 24 - 33

Kerngebietsgröße von Männchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	***	x						
S	***	**	x					
H	***	**	n.s.	x				
W	n.s.	***	***	***	x			
F	***	**	***	***	***	x		
S	***	n.s.	n.s.	n.s.	***	**	x	
H	*	***	**	n.s.	*	***	**	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 12 - 15

Kerngebietsgröße von Weibchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	***	x						
S	***	n.s.	x					
H	***	n.s.	n.s.	x				
W	n.s.	***	***	***	x			
F	***	**	**	**	***	x		
S	***	n.s.	n.s.	n.s.	***	***	x	
H	*	***	***	*	**	***	*	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 24 - 33

Mobilität von Männchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	***	x						
S	**	***	x					
H	***	***	n.s.	x				
W	***	***	n.s.	n.s.	x			
F	***	*	***	***	***	x		
S	***	*	***	***	***	**	x	
H	***	***	n.s.	*	*	***	*	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 12 - 15

Mobilität von Weibchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	***	x						
S	*	**	x					
H	**	***	n.s.	x				
W	*	***	n.s.	n.s.	x			
F	***	*	***	***	***	x		
S	n.s.	***	n.s.	n.s.	n.s.	***	x	
H	n.s.	***	n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 24 - 33

Tab. 5: Signifikanzniveaus der Aufenthaltsgebietsgröße, Kerngebietsgröße und Mobilität von Männchen und Weibchen im Verlauf der Jahreszeiten bei hoher und niedriger Dichte: n = Anzahl Individuen

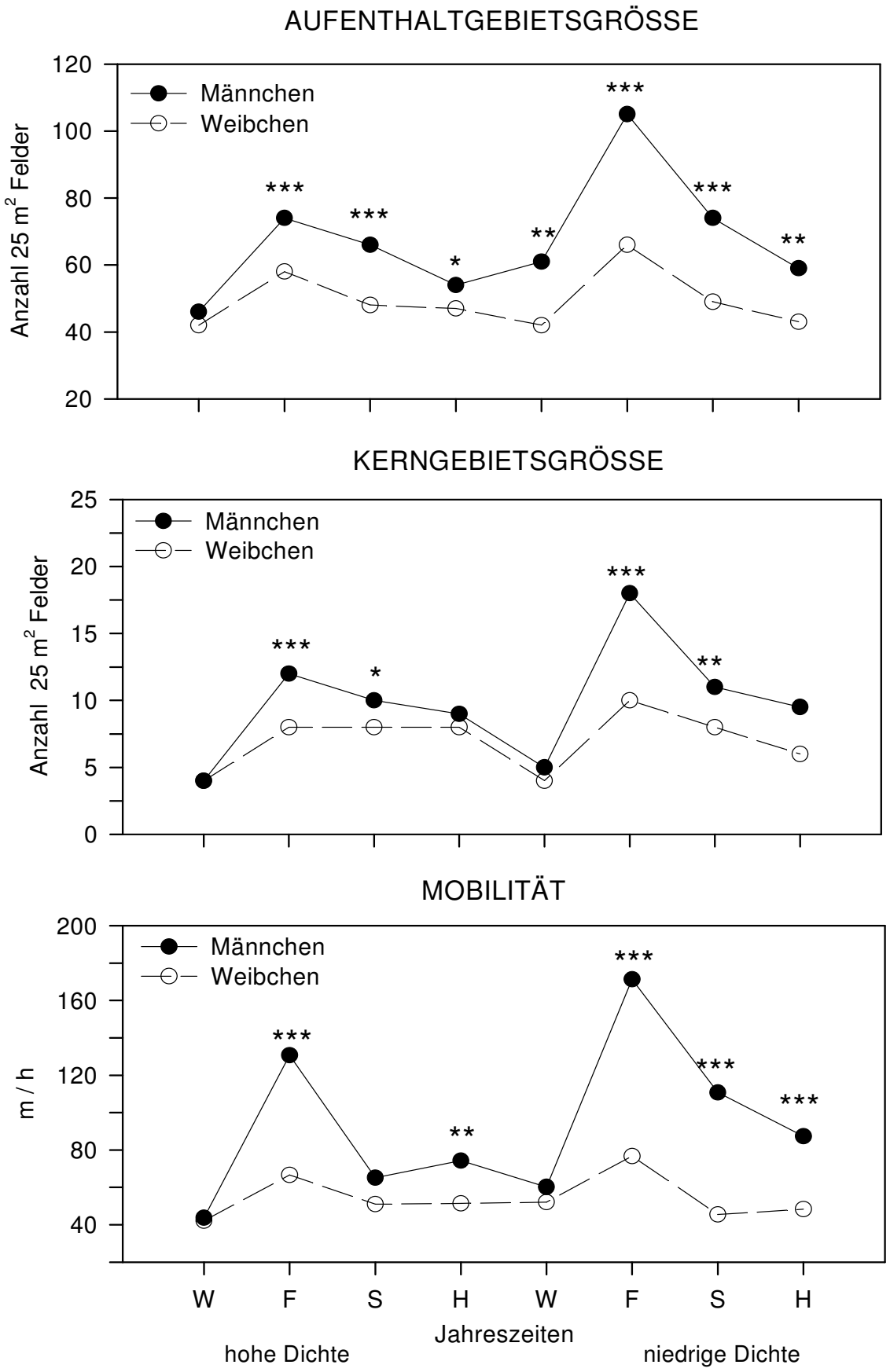


Abb. 27: Vergleich von Aufenthaltsgebietsgröße, Kerngebietsgröße und Mobilität von Männchen und Weibchen im Verlauf der Jahreszeiten: Punkte geben die Mediane an. n = 12-33 Individuen; Mann - Whitney U-Test.

3.1.1.4. Einfluß der Dichte und des Wurfbaues auf die räumliche Verteilung von Weibchen

Kaninchenweibchen säugen ihre Jungen nur alle 24 Stunden, bei einer nur sehr kurzen Säugezeit von etwa 5 Minuten. Jungtiere verlassen nach ca. 20 Tagen zum ersten Mal den Bau. Nach ca. 30 Tagen wirft die Mutter ihre nächsten Jungen in der Regel in denselben Bau. Eine der wichtigsten Ressourcen für ein Weibchen stellt daher ein sicherer Wurfbau dar. Um zuprüfen, inwiefern die Konkurrenz der Weibchen um Wurfbaue (Sicherung von Jungen) ihre räumliche Verteilung beeinflußt, wurden die aus den belegten Ortskoordinaten ermittelten durchschnittlichen Distanzen der Mütter zu ihren Wurfbauen in einem Zeitraum von 14 Tagen ab Geburtszeitpunkt mit den mittleren Distanzen der restlichen Gruppenweibchen zu diesen Wurfbauen verglichen.

Mütter hielten sich sowohl bei hoher als auch bei niedriger Dichte relativ zu den übrigen Gruppenweibchen näher bei ihrem Wurfbau auf (Abb. 28 a). Im Jahr mit hoher Dichte hielten sich aber Mütter näher bei ihren Wurfbauen auf als bei niedriger Dichte (Abb. 28 b), während sich der durchschnittliche Abstand der übrigen Gruppenweibchen zu diesen Wurfbauen nicht veränderte.

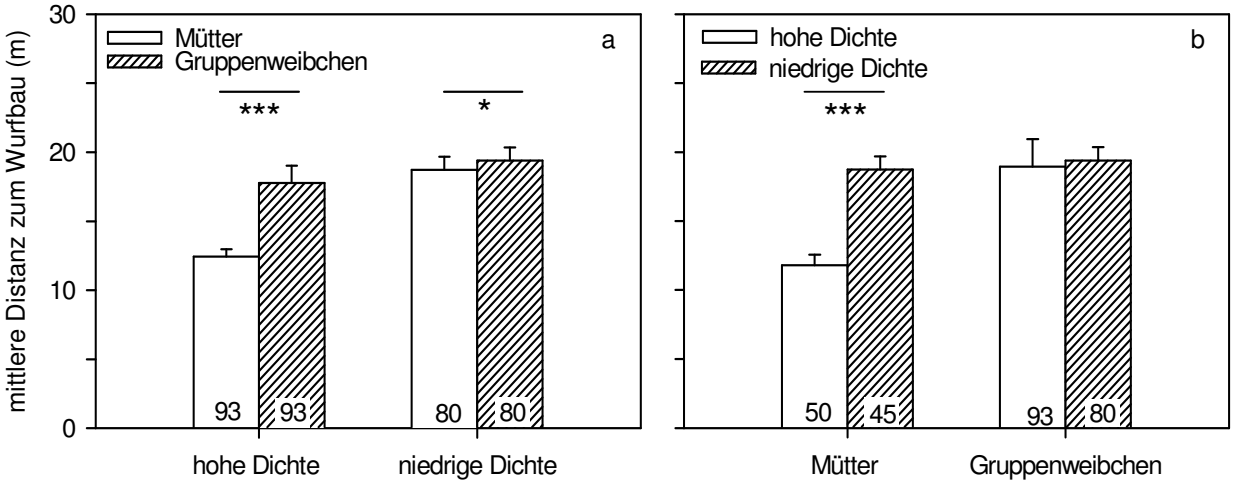


Abb. 28 a-b: Vergleich der mittleren Distanzen von Müttern und den übrigen Gruppenweibchen zu Wurfbauen bei hoher und niedriger Dichte: Balken geben den MW ± SE an. Mittlere Distanz = die aus den belegten Ortskoordinaten ermittelte durchschnittliche Distanz der Gruppentiere zum jeweiligen Wurfbau in einem Zeitraum von 14 Tagen ab Geburtszeitpunkt. a) n = Anzahl der untersuchten Mütter mit den jeweiligen Gruppenweibchen (Wilcoxon); b) n = Anzahl der Mütter und ihren Gruppenweibchen bei hoher und niedriger Dichte, Mann - Whitney U-Test.

3.1.1.5. Zusammenfassung

Die Größen von Aufenthalts- und Kerngebieten sowie die Mobilität der Tiere unterliegen einem Jahresgang. Zu Beginn der Reproduktionsperiode im Frühjahr erreichen sie ein Maximum. Die Aufenthaltsgebiete der Weibchen einer Gruppe überlappen im Frühjahr, zu Beginn der Reproduktionsperiode, weitaus mehr als im Rest des Jahres. Obwohl sich während der Nichtreproduktionsperiode eine größere Anzahl von Tieren in nicht benachbarten Gruppengebieten aufhalten, bleiben räumlich bestimmbare Gruppen bestehen.

Die Dichte beeinflußt sowohl die Gebietsgröße als auch die Mobilität der Tiere. Bei niedriger Dichte nehmen im Frühjahr Tiere beider Geschlechter deutlich größere Gebiete ein als bei hoher Dichte. Im Sommer und Herbst hingegen läßt sich kein signifikanter dichteabhängiger Unterschied in den Gebietsgrößen feststellen. Die Mobilität der Tiere beider Geschlechter ist im Winter mit niedriger Dichte höher als im Winter mit hoher Dichte. Männchen zeigen außerdem noch im Sommer mit niedriger Dichte eine deutlich größere Mobilität als im Sommer mit hoher Dichte.

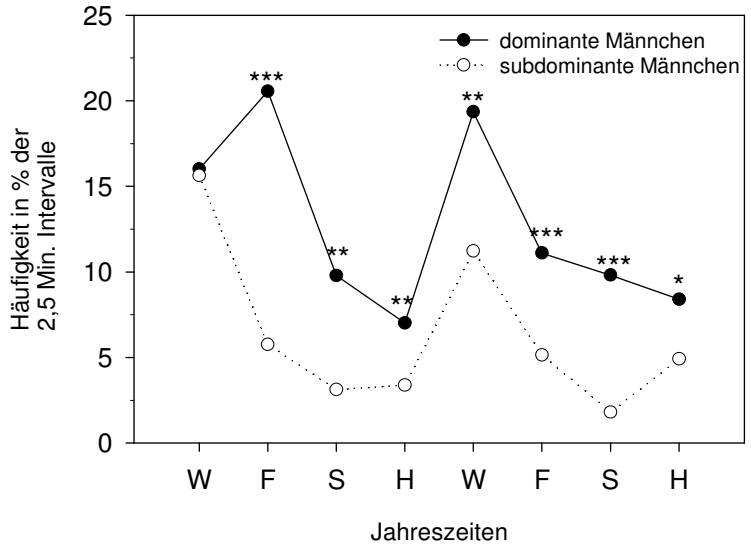
Männchen besitzen vor allem in der Reproduktionsperiode dichteunabhängig größere Aufenthaltsgebiete und zeigen eine höhere Mobilität als die Weibchen. Nur im Herbst und Winter sind zwischen den Geschlechtern geringe oder auch keine Unterschiede in der Größe der Aufenthaltsgebiete und der Mobilität festzustellen.

Weibchen, die geworfen haben, halten sich näher bei ihrem Wurfbau auf als die übrigen Gruppenweibchen. Bei hoher Dichte ist dieser Unterschied stärker ausgeprägt als bei niedriger Dichte.

3.1.2. Einfluß der Jahreszeit und der Dichte auf die Distanzen zwischen Gruppentieren

Die Struktur einer Gruppe ist dadurch gekennzeichnet, daß sich Tiere einer Gruppe in geringer Distanz (Körperkontakt - 2 m) zueinander aufhalten. Die Distanzen der Tiere zueinander unterlagen einem Jahresgang, der vom Einfluß der Dichte überlagert wurde:

a) Männchen und Weibchen: Männchen konkurrieren um Weibchen. Dies kann anhand der Aufenthaltshäufigkeit in geringer Distanz abgelesen werden. Dominante Männchen saßen (mit Ausnahme des Winters bei hoher Dichte) häufiger in räumlicher Nähe bei ihren Weibchen als subdominante Männchen (Abb. 29). In der Nichtreproduktionsperiode (im Winter) saßen dominante und subdominante Männchen näher bei ihren Weibchen als im Frühjahr. Bei hoher Dichte hielten sich dominante Männchen im Frühjahr häufiger bei ihren Weibchen auf als im Winter (Abb. 30, siehe auch Signifikanzniveautabellen Abb.29). Deutlich dichteabhängige Unterschiede konnten bei dominanten Männchen im Frühjahr festgestellt werden. So waren dominante Männchen im Frühjahr bei hoher Dichte signifikant häufiger in geringer Distanz zu ihren Weibchen zu beobachten als im Frühjahr bei niedriger Dichte (Abb. 30).



Häufigkeit geringer Distanzen zwischen dominanten Männchen und Weibchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	*	x						
S	***	***	x					
H	***	***	n.s.	x				
W	n.s.	n.s.	***	***	x			
F	**	***	n.s.	***	***	x		
S	***	***	n.s.	n.s	***	*	x	
H	***	***	n.s.	n.s.	***	*	n.s.	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 24 - 30

Häufigkeit geringer Distanzen zwischen subdominanten Männchen und Weibchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	***	x						
S	***	*	x					
H	***	*	n.s	x				
W	n.s.	**	***	***	x			
F	***	n.s	n.s.	n.s.	**	x		
S	***	***	n.s.	*	***	*	x	
H	*	n.s.	n.s	n.s.	*	n.s	n.s.	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 7 - 30

Abb.29: Nahes Beisammensitzen (Körperkontakt - 2 m) von Männchen mit Weibchen ihrer Gruppen im Jahresverlauf: Punkte geben die Mediane an. Dominante Männchen und Weibchen: n = 24 -30; Subdominante Männchen und Weibchen: n = 7-30; Mann - Whitney U-Test; Signifikanzniveaus des Jahresverlaufes sind neben der Grafik angegeben.

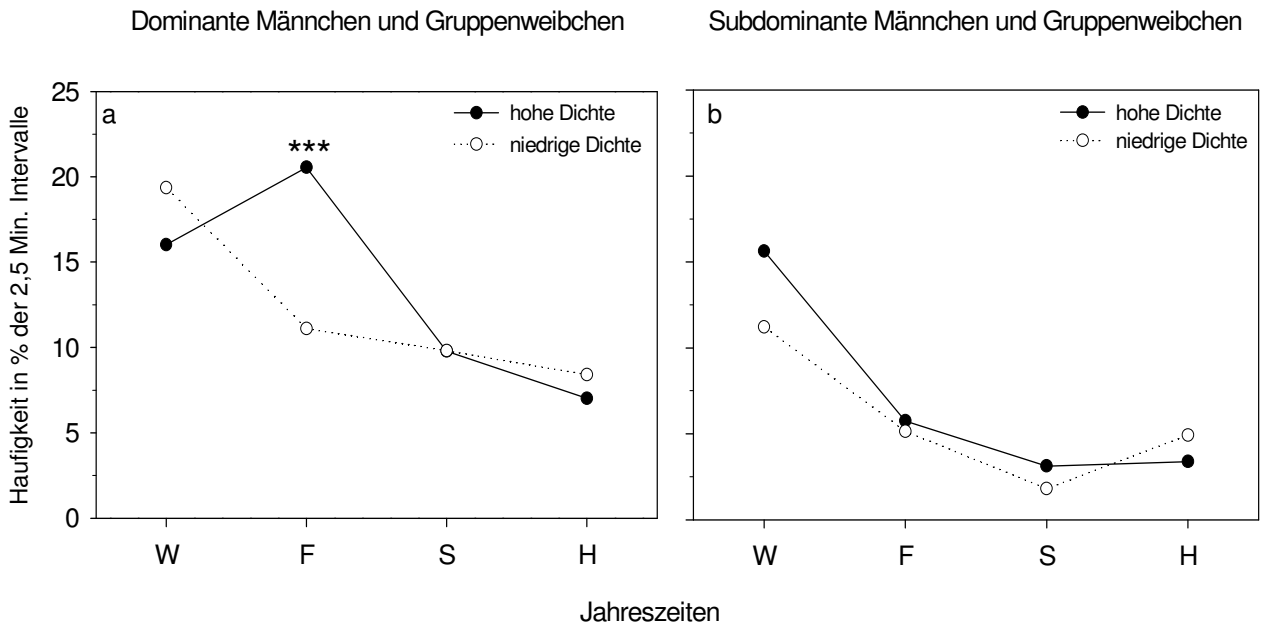
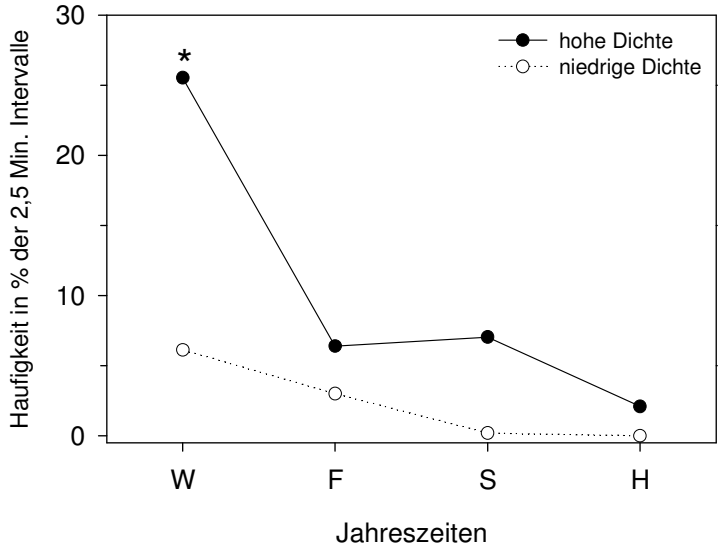


Abb. 30: Nahes Beisammensitzen (Körperkontakt - 2 m) von a) dominanten und b) subdominanten Männchen und Weibchen bei hoher und niedriger Dichte : a-b) Punkte geben die Mediane an; Anzahl der Beziehungen: a) n = 24 –30 b) n = 7 –30; Mann u.Whitney U-Test.

b) Männchen: Männchen einer Gruppe meiden sich während des ganzen Jahres. Nur im Winter bei hoher Dichte in Gruppen mit sehr kleinen Aufenthaltsgebieten konnten subdominante Männchen bei der Nahrungsaufnahme in räumlicher Nähe (Körperkontakt – 2 m) zu dominanten Männchen beobachtet werden (Abb.31).



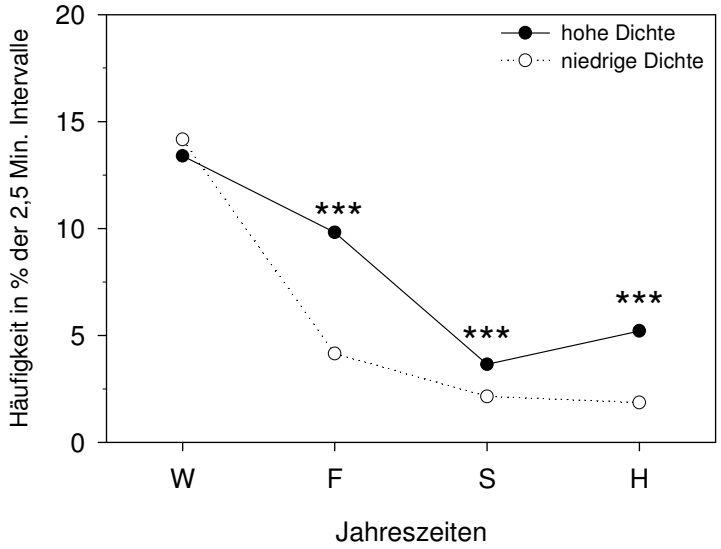
Häufigkeit geringer Distanzen zwischen Gruppenmännchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	n.s.	x						
S	n.s.	n.s.	x					
H	*	*	n.s.	x				
W	*	n.s.	n.s.	n.s.	x			
F	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	x		
S	*	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	x	
H	*	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,01
Mann u. Whitney U-Test
n = 3 - 7

Abb.31: Nahes Beisammensitzen (Körperkontakt - 2 m) von Männchen einer Gruppe im Jahresverlauf bei hoher und niedriger Dichte : Punkte geben die Mediane an. Anzahl der Beziehungen: n = 3-7; dichteabhängigkeit: Mann u. Whitney U-Test. Signifikanzniveaus des Jahresverlaufes sind neben der Grafik angegeben.

c) Weibchen: Die Distanzen zwischen Weibchen einer Gruppe unterlagen in beiden Jahren einem Jahresgang (Abb. 32). Der Dichteeinfluß machte sich am deutlichsten zu Beginn der Reproduktionsperiode im Frühjahr bemerkbar, während sich die Tiere im Winter in beiden Jahren gleich verhielten. Im Gegensatz zu den Männchen, bei denen nur die dominanten ein dichteabhängiges Verhalten zeigten, waren bei den Weibchen alle Ränge betroffen, was im folgenden am Vergleich des Frühjahres dargestellt ist.



Häufigkeit geringer Distanzen zwischen Gruppenweibchen

	W	F	S	H	W	F	S	H
W	x							
F	**	x						
S	***	***	x					
H	***	***	*	x				
W	n.s.	*	***	***	x			
F	***	***	n.s.	n.s.	***	x		
S	***	***	n.s.	***	***	***	x	
H	***	***	***	***	***	***	n.s.	x

Kruskal Wallis H-Test: p< 0,001
Mann u. Whitney U-Test
n = 41 - 66

Abb.32: Nahes Beisammensitzen (Körperkontakt - 2 m) zwischen Weibchen einer Gruppe im Jahresverlauf bei hoher und niedriger Dichte: Punkte geben die Mediane an. Anzahl der Beziehungen: n = 41 - 66; dichteabhängige Effekte: Mann u. Whitney U-Test. Signifikanzniveaus des Jahresverlaufes sind neben der Grafik angegeben.

3.1.2.1. Dichteeinfluß und Rangabhängigkeit der Distanzen im Frühjahr

Da die Dichte sich am deutlichsten im Frühjahr auf die Abstände der Tiere untereinander auswirkte, wurden exemplarisch für diesen Zeitraum die unterschiedenen Distanzklassen (Körperkontakt, Kaninchenlänge, 1 und 2 m) in bezug auf Rang- und Dichteabhängigkeit analysiert.

a) Männchen und Weibchen: Dominante Männchen hielten sich häufiger bei ihren Weibchen auf als subdominante Männchen. Während sich bei hoher Dichte Männchen in allen vier Distanzklassen rangabhängig unterschieden, waren bei niedriger Dichte nur in den Abständen Kaninchenlänge und 1 m Unterschiede zu registrieren (Abb. 33 a). Dominante Männchen saßen bei hoher Dichte in allen gemessenen Abständen häufiger bei ihren Weibchen als bei niedriger Dichte (Abb. 33 b). Im Gegensatz dazu ist bei subdominanten Männchen in keiner der vier gemessenen Distanzen ein dichteabhängiger Unterschied festzustellen. Da sich Männchen dichte- und rangunabhängig am häufigsten in 1 m Abstand zu ihren Gruppenweib-

chen aufhielten, kann 1 m als Individualabstand zwischen Männchen und Weibchen gelten (siehe Signifikanzniveaus Tab. 6).

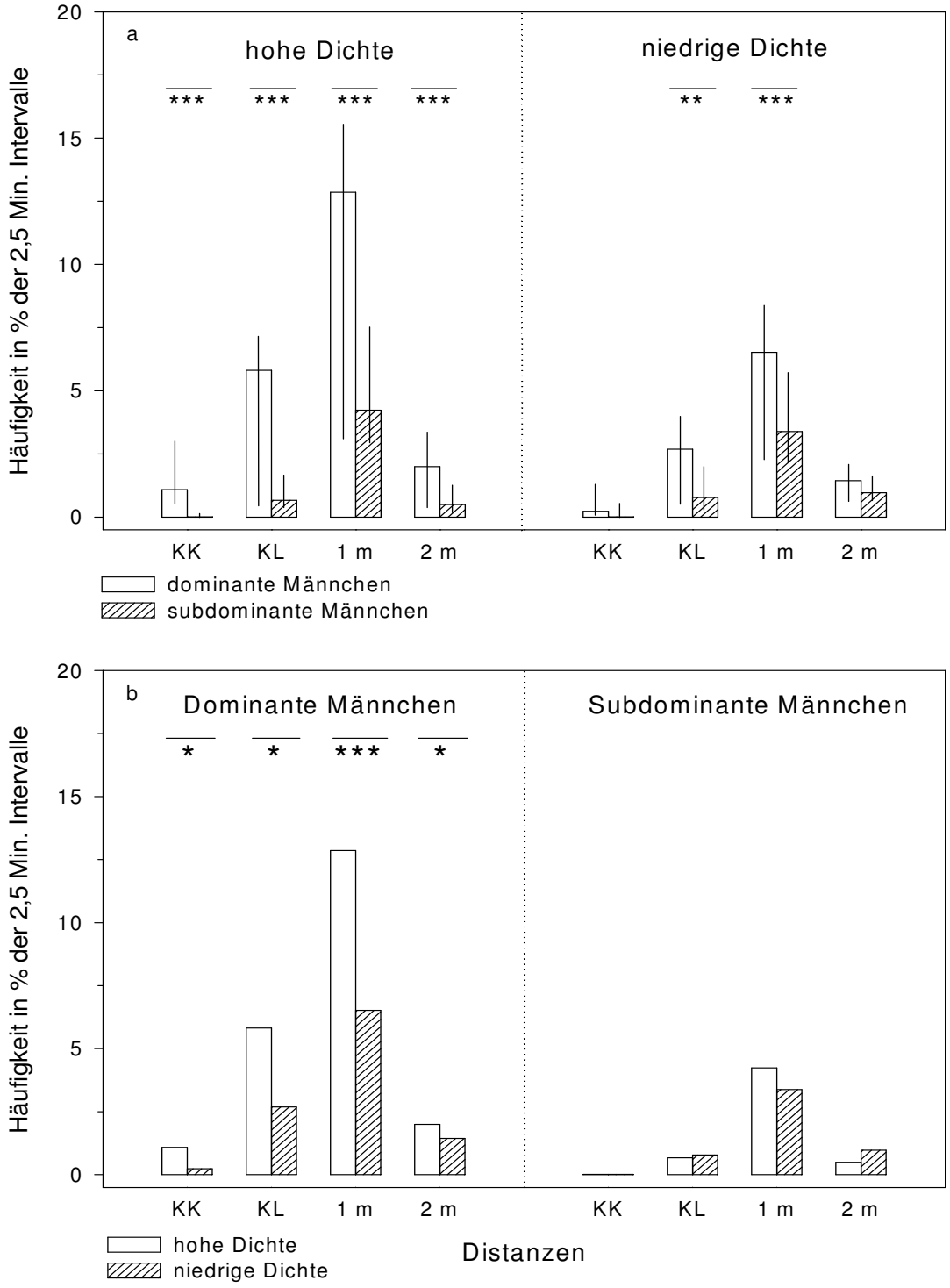


Abb.33: a) Dichte- und b) rangabhängiger Vergleich der Distanzen zwischen Männchen und Weibchen im Frühjahr: Balken geben die Mediane an und die Striche das 25 und 75% Quartil. KK = Körperkontakt, KL = Kaninchenlänge; n = Anzahl der Beziehungen (siehe Tab.6). a) Wilcoxon Test b) Mann - Whitney U-Test.

Dominante Männchen

	hohe Dichte n=30				niedrige Dichte n=30			
	KK	KL	1 m	2 m	KK	KL	1 m	2 m
KK	X				X			
KL	***	X			***	X		
1 m	***	***	X		***	***	X	
2 m	*	***	***	X	*	***	***	X
	Friedman p<0,001				Friedman p<0,001			

Wilcoxon

Subdominante Männchen

	hohe Dichte n=30				niedrige Dichte n=16			
	KK	KL	1 m	2 m	KK	KL	1 m	2 m
KK	X				X			
KL	***	X			*	X		
1 m	***	***	X		***	***	X	
2 m	***	n.s.	***	X	*	n.s.	***	X
	Friedman p<0,001				Friedman p<0,001			

Wilcoxon

Tab.6: Signifikanzniveaus der Abstände zwischen Männchen und Weibchen unter Berücksichtigung von Rang und Dichte: n = Anzahl der Beziehungen. Friedman mit anschließendem Wilcoxon.

Dominante sowie subdominante Männchen zeigten über die gesamte Population gesehen keine statistisch absicherbare Präferenz für Weibchen eines bestimmten Ranges. In einzelnen Gruppen konnten aber rangunabhängige Präferenzen für bestimmte Weibchen beobachtet werden.

b) Weibchen: Auch bei Weibchen konnten dichte- und rangabhängige Unterschiede festgestellt werden (Abb. 34 a-b). Im Gegensatz zu den Männchen saßen bei hoher Dichte alle Weibchen einer Gruppe näher beieinander (Abb. 34 b: 1 m Abstand); zudem hielten sich die Weibchen des ersten und zweiten Ranges signifikant häufiger in engen Abstand (1m) auf als mit niederrangigeren Weibchen des 3. –5. Ranges (Abb. 34 a).

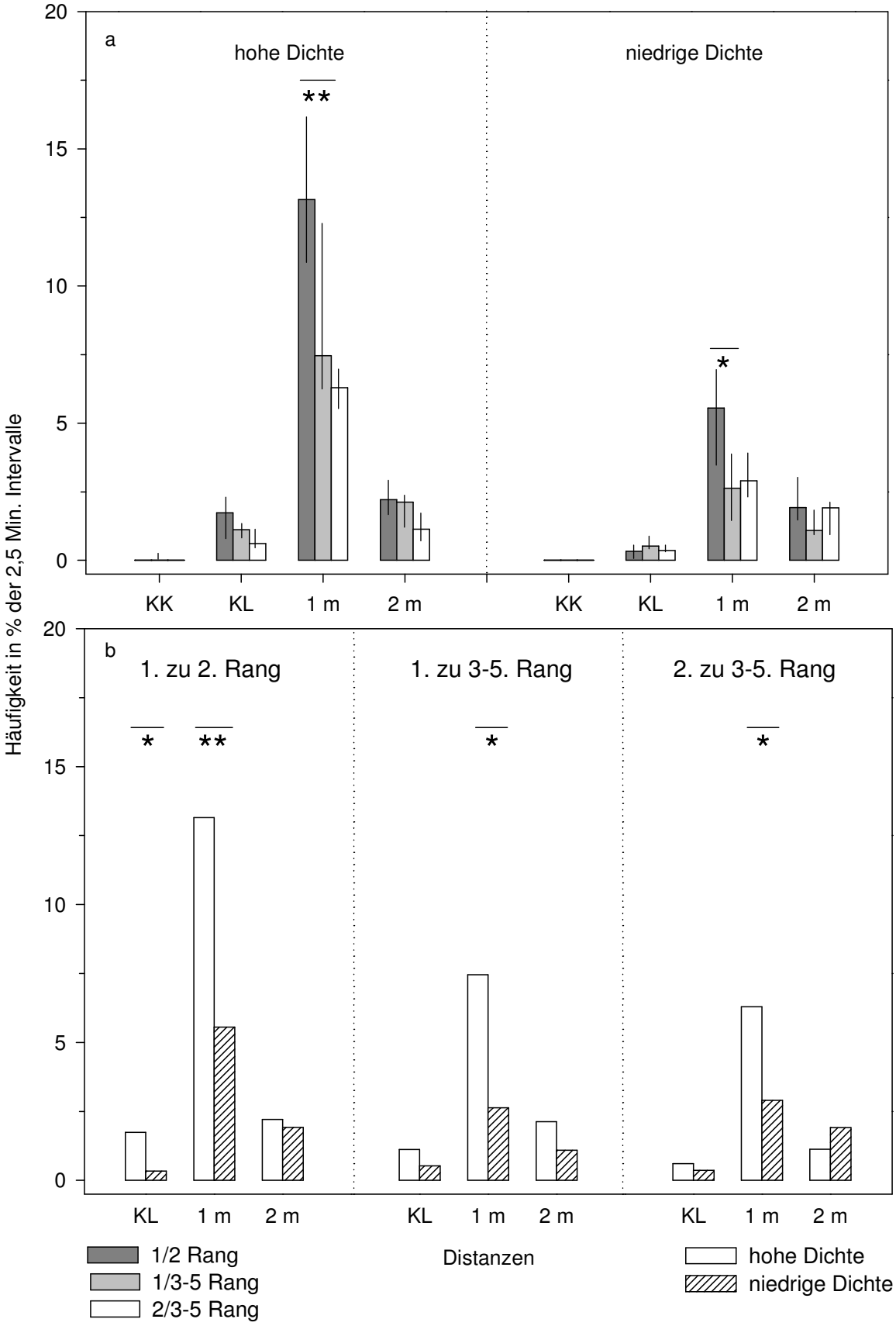


Abb.34 a) Dichte- und b) rangabhängiger Vergleich der Distanzen zwischen Gruppenweibchen im Frühjahr: Balken geben die Mediane an und die Striche das 25 und 75% Quartil. KK = Körperkontakt; KL = Kaninchenlänge; a) Friedman mit anschließendem Wilcoxon b) Mann – Whitney U-Test; n = Anzahl der Beziehungen; Signifikanzniveaus der Abstände untereinander sind in Tab.7 angegeben.

1.Rang Weibchen mit 2.Rang Weibchen

	hohe Dichte n=11				niedrige Dichte n=11			
	KK	KL	1 m	2 m	KK	KL	1 m	2 m
KK	X				X			
KL	*	X			*	X		
1 m	**	**	X		**	**	X	
2 m	**	n.s	**	X	**	**	**	X
	Friedman p<0,001				Friedman p<0,001			

1.Rang Weibchen mit 3.-5. Rang Weibchen

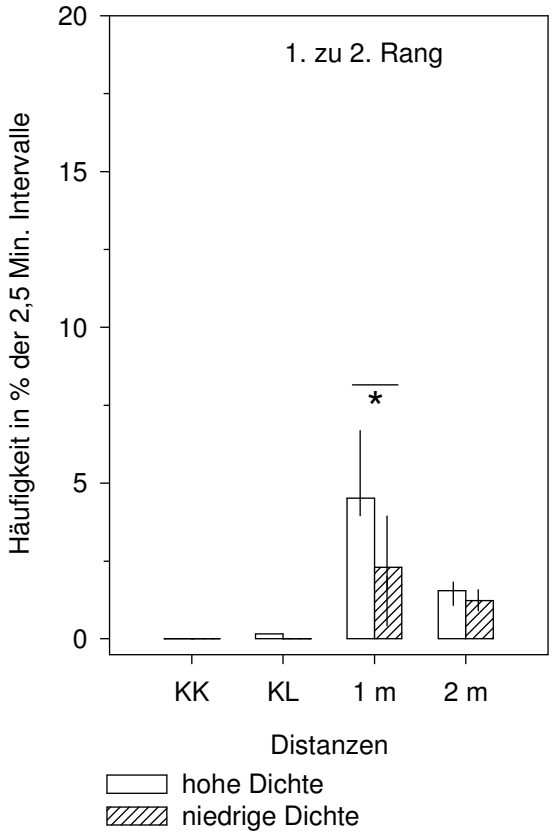
	hohe Dichte n=8				niedrige Dichte n=9			
	KK	KL	1 m	2 m	KK	KL	1 m	2 m
KK	X				X			
KL	*	X			*	X		
1 m	*	*	X		**	**	X	
2 m	*	*	*	X	**	*	**	X
	Friedman p<0,001				Friedman p<0,001			

2.Rang Weibchen mit 3.-5.Rang Weibchen

	hohe Dichte n=8				niedrige Dichte n=9			
	KK	KL	1 m	2 m	KK	KL	1 m	2 m
KK	X				X			
KL	*	X			*	X		
1 m	*	*	X		**	**	X	
2 m	*	n.s	*	X	*	*	*	X
	Friedman p<0,001				Friedman p<0,001			

Tab.7: Signifikanzniveaus der einzelnen Abstände zwischen Gruppenweibchen: Friedman - mit anschließenden Wilcoxon Test.

c) Männchen: Zwischen den Männchen einer Gruppe existierte im Frühjahr nur in der Distanz von einem Meter ein signifikanter dichteabhängiger Unterschied (Abb. 35)



	hohe Dichte n=7				niedrige Dichte n=5			
	KK	KL	1 m	2 m	KK	KL	1 m	2 m
KK	X				X			
KL	n.s	X			n.s	X		
1 m	n.s	*	X		n.s	*	X	
2 m	n.s	*	*	X	n.s	*	n.s	X
	Friedman p<0,001				Friedman p<0,01			

Abb. 35: Dichteabhängiger Vergleich der Distanzen zwischen Gruppenmännchen im Frühjahr: Balken geben die Mediane an und die Striche das 25 und 75% Quartil. KK = Körperkontakt; KL = Kaninchenlänge: Mann - Whitney U-Test n = Anzahl der Beziehungen (siehe Tab.). Signifikanzniveaus der Abstände untereinander sind neben der Grafik angegeben. Friedman mit anschließendem Wilcoxon Test.

3.1.2.2. Geschlechtsspezifischer und zwischengeschlechtlicher Vergleich von Distanzen im Frühjahr

Es existierten deutliche geschlechtsspezifische Unterschiede in den Abständen, die die Tiere zueinander einnahmen. Männchen und Weibchen einer Gruppe saßen bis auf Körperkontakt zusammen, Gruppenweibchen bis auf eine Kaninchenlänge und Gruppenmännchen bis auf einem Meter (Abb. 36). Am häufigsten hielten sich (dichteunabhängig) die Tiere aller Ränge in einem Meter Abstand auf (Abb. 33 - 35). Weibchen des ersten und zweiten Ranges hatten bei einem Meter Abstand genauso viel Kontakt untereinander wie dominante Männchen zu ihren Gruppenweibchen. Männchen untereinander saßen weniger oft in 1 Meter Abstand als Weibchen (Abb. 36). In 2 m Meter Abstand hielten sich die Tiere viel seltener auf als 1 Meter und es bestanden keine geschlechtsspezifischen Unterschiede. Zusammenfassend kann daher der Abstand von einem Meter intra- und intersexuell als Individualabstand gelten.

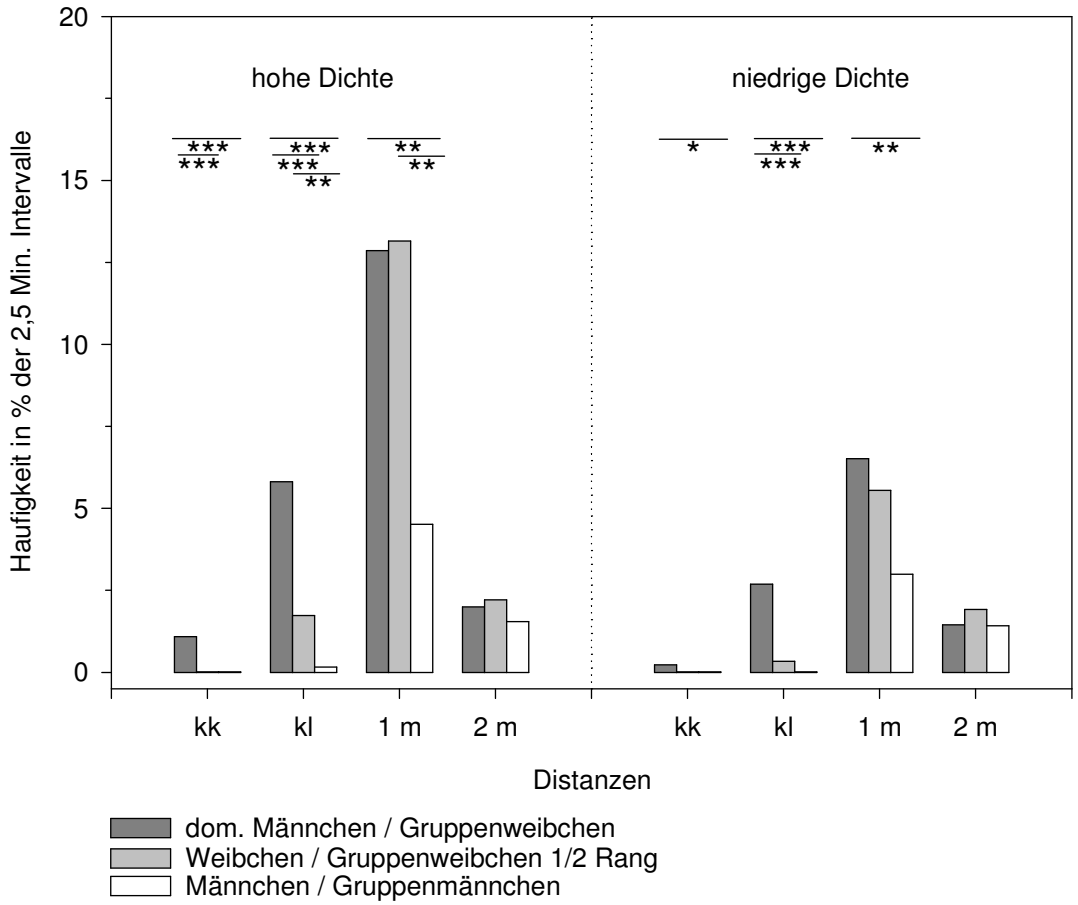
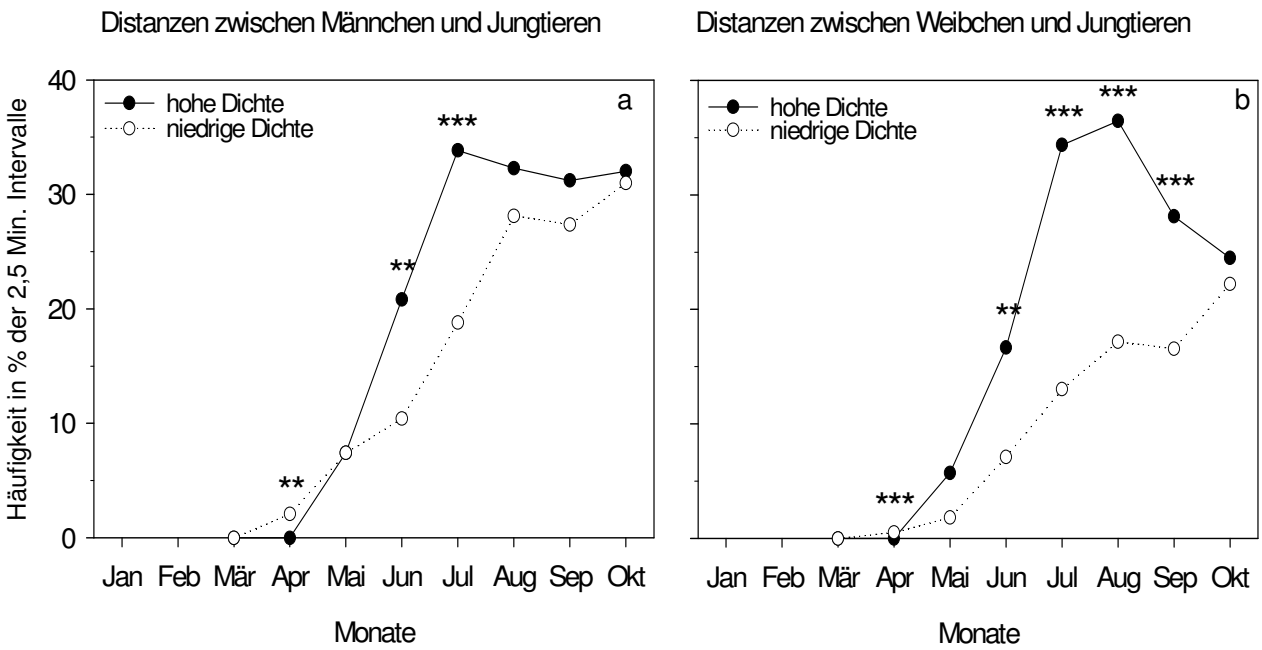


Abb. 36: Geschlechtsspezifischer und zwischengeschlechtlicher Vergleich von Distanzen innerhalb von Gruppen im Frühjahr: Die Balken geben die Mediane an. n = 30 / 11 / 7 (hohe Dichte); n = 30 / 11 / 5 (niedrige Dichte); signifikanter Kruskal- Wallis H-Test mit anschließendem Mann-Whitney U-Test.

3.1.2.3 Einfluß von Dichte und Jahreszeit auf die Distanzen zwischen adulten Tieren und Jungtieren

Kaninchenweibchen werfen bis zu 6 mal im Jahr 2 - 10 Junge im monatlichen Abstand. Eine Kaninchenpopulation unterliegt daher, beginnend mit den ersten Würfen im April / Mai, einem enormen Zuwachs an Jungtieren (siehe Abb. 102). Mit zunehmender Anzahl von Jungtieren können im Zeitraum von März bis Juli diese häufiger in räumlicher Nähe von Adulttieren beobachtet werden. Bei hoher Dichte erfolgte diese Zunahme schneller und erreichte schon im Juli ein Maximum, während bei niedriger Dichte ein Maximum erst im Oktober erreicht wurde (Abb. 37). Weibchen saßen bei hoher Dichte auch noch im August und September öfter bei Jungtieren als bei niedriger Dichte (Abb. 37 a), während sich die Männchen ab August sich nicht mehr direkt dichteabhängig verhielten (Abb. 37 b). Interessanterweise fallen in dem Jahr mit hoher Dichte bei den Weibchen nach einer Sättigung im August die Werte von September sogar wieder ab, was nicht auf die Mortalität von Jungtieren zurückzuführen war. Auch bei den Jungtieren konnte bei hoher und niedriger Dichte ein Individualabstand von 1 m zu adulten Männchen und Weibchen von einem Meter festgestellt werden (Abb. 38 a-d). Adult- und Jungtiere meiden sich somit bei hoher Dichte.



Distanzen von Männchen und Jungtieren: hohe Dichte

	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep
Mär	X						
Apr	X	X					
Mai	X	**	X				
Jun	X	***	**	X			
Jul	X	***	***	**	X		
Aug	X	**	**	**	n.s	X	
Sep	X	**	**	**	n.s	n.s	X
Okt	X	**	**	**	n.s	n.s	n.s

Friedman: p<0,001; Wilcoxon; n = 14 - 15

Distanzen von Weibchen und Jungtieren: hohe Dichte

	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep
Mär	X						
Apr	X	X					
Mai	X	***	X				
Jun	X	***	***	X			
Jul	X	***	***	***	X		
Aug	X	***	***	***	n.s	X	
Sep	X	***	***	***	***	***	X
Okt	X	***	***	***	***	***	n.s

Friedman: p<0,001; Wilcoxon, n = 30

Distanzen von Männchen und Jungtieren: niedrige Dichte

	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep
Mär	X						
Apr	*	X					
Mai	**	**	X				
Jun	**	**	*	X			
Jul	**	**	**	**	X		
Aug	**	**	**	**	*	X	
Sep	**	**	**	**	*	n.s	X
Okt	**	**	**	**	*	*	*

Friedman: p<0,001; Wilcoxon; n = 10 -11

Distanzen von Weibchen und Jungtieren: niedrige Dichte

	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep
Mär	X						
Apr	***	X					
Mai	***	***	X				
Jun	***	***	***	X			
Jul	***	***	***	**	X		
Aug	***	***	***	**	n.s	X	
Sep	***	***	***	**	***	*	X
Okt	***	***	***	***	***	*	n.s

Friedman: p<0,001; Wilcoxon n = 20 -25

Abb.37: Nahes Beisammensitzen (Körperkontakt - 2 m) von a) Männchen und Jungtieren sowie b) Weibchen mit Jungtieren im Jahresverlauf bei hoher und niedriger Dichte: Punkte geben die Mediane an. Mann - Whitney U-Test; Anzahl der Adulten (n) und Signifikanzniveaus des Jahresverlaufes sind unterhalb der Grafik angegeben.

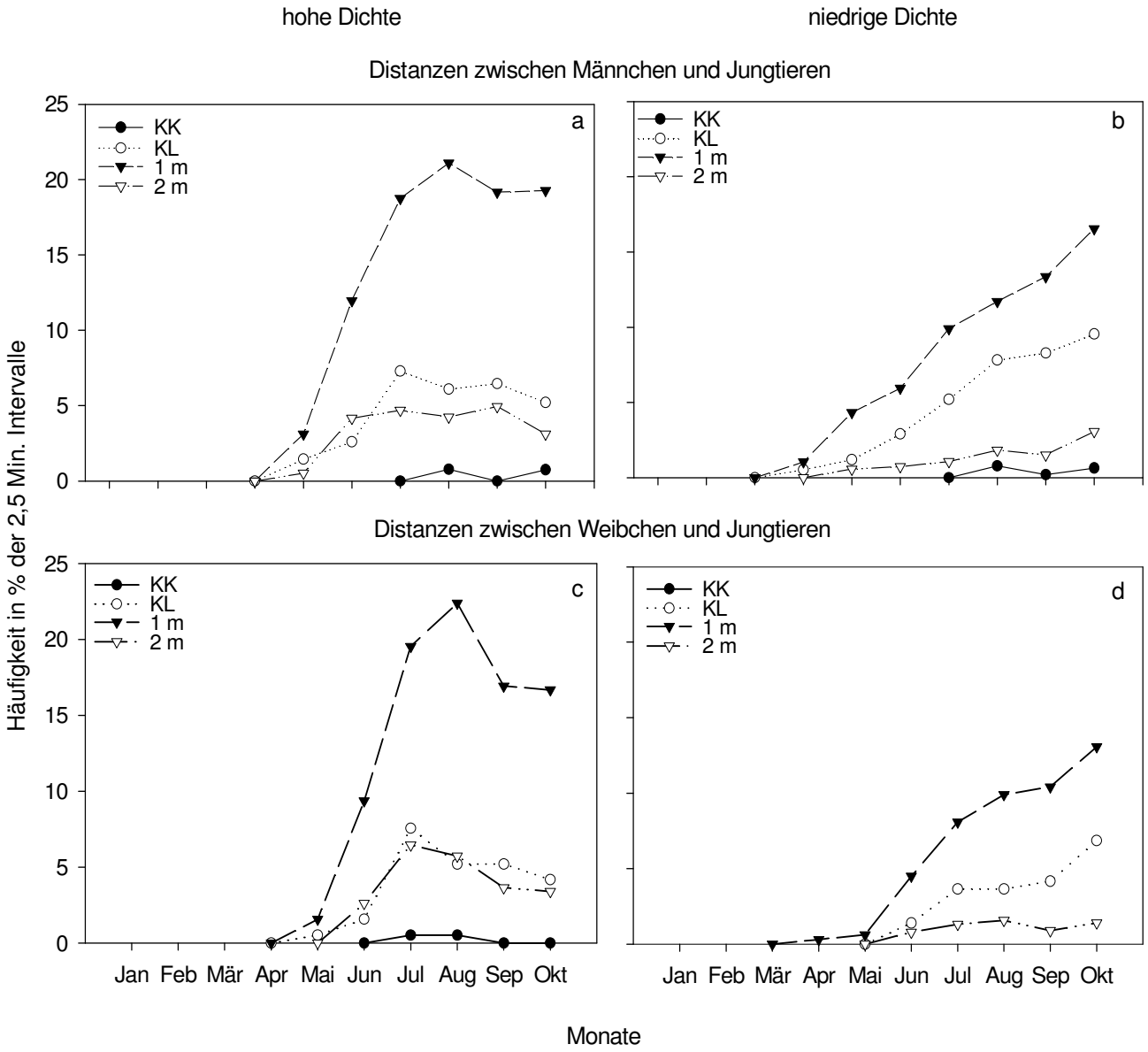


Abb. 38: Distanzen zwischen a-b) Männchen sowie c-d) Weibchen und Jungtieren im Jahresverlauf bei hoher und niedriger Dichte: Punkte geben die Mediane an. KK = Körperkontakt; KL = Kaninchenlänge; (n siehe Abb. 37).

3.1.2.4. Zusammenfassung

Die Häufigkeit von nahem Beisammensitzen zwischen den adulten Tieren einer Gruppe ist a) jahreszeiten-, b) dichte-, c) rangabhängig und d) geschlechtsspezifisch. Nahes Beisammensitzen zwischen Adult- und Jungtieren ist ebenfalls dichteabhängig. Der Individualabstand (der bei Unterschreiten eine Reaktion hervorruft) zwischen Gruppentieren sowie Adulten und Jungtieren beträgt 1 m.

3.1.3. Einfluß von Jahreszeit und Dichte auf das Verhalten

Wie die räumliche Verteilung zeigt, besitzen die jeweiligen Gruppen von bis zu 8 Tieren große Aufenthaltsgebiete von 1000 – 2500 m^2, in denen sie sich durchaus aus dem Weg gehen können. Der Einfluß der Dichte auf die Distanzen ist daher auf das soziale Verhalten in Bezug auf die räumlichen Gegebenheiten der Tiere zurückzuführen.

3.1.3.1. Einfluß von Jahreszeit und Dichte auf das agonistische Verhalten der Männchen

Das agonistische Verhalten setzt sich aus dem aggressiven und defensiven Verhalten zusammen. Zusätzlich ist das Territorialverhalten eine Form aggressiver Auseinandersetzung. Betrachtet man jede Verhaltensweise für sich, sind sie in den einzelnen Gruppen überlagert von der Territoriumsgröße, der Lage des Territoriums und der jeweiligen Gruppezusammensetzung. Wenn man das agonistische Verhalten der Männchen (Abb. 39 a) der gesamten Population der beiden Jahre miteinander vergleicht, sind nur im Frühjahr und Sommer dichteabhängige Unterschiede festzustellen. Sie sind ein Effekt der geringeren Aggression innerhalb der Gruppen (Abb. 39 b), da bei niedriger Dichte weniger Gruppen mit mehr als einem Männchen existierten. Aber auch in Gruppen mit mehr als einem Männchen verhielten sich im Frühjahr bei niedriger Dichte dominante Männchen weniger aggressiv (Abb. 39 f) als bei hoher Dichte. Im Territorialverhalten waren bei dominanten und subdominanten Männchen (Abb. 39 c - d) keine signifikanten dichteabhängigen Unterschiede zu finden, da dieses vom Einfluß der Gruppenzusammensetzung abhängt (siehe Abb.58 - 60) und zudem Männchen im Durchschnitt nur 100 Meter Reviergrenze verteidigen (siehe Abb. 114). Dichteunabhängig zeigten in beiden Jahren dominante Männchen mehr Territorialverhalten (Abb. 39 e) als subdominante Männchen (aber: Dies gilt nicht für die eine Gruppe mit mehr als 3 Männchen siehe Abb. 93 b-c).

Alle in Abbildung 39 dargestellten Verhaltensweisen unterliegen einem Jahresgang. (Auf detaillierte statistische jahreszeitliche Angaben wurden verzichtet, da diese schon von Herrn Dr. Schönheiter 1992 über mehrere Jahre nachgewiesen wurden.)

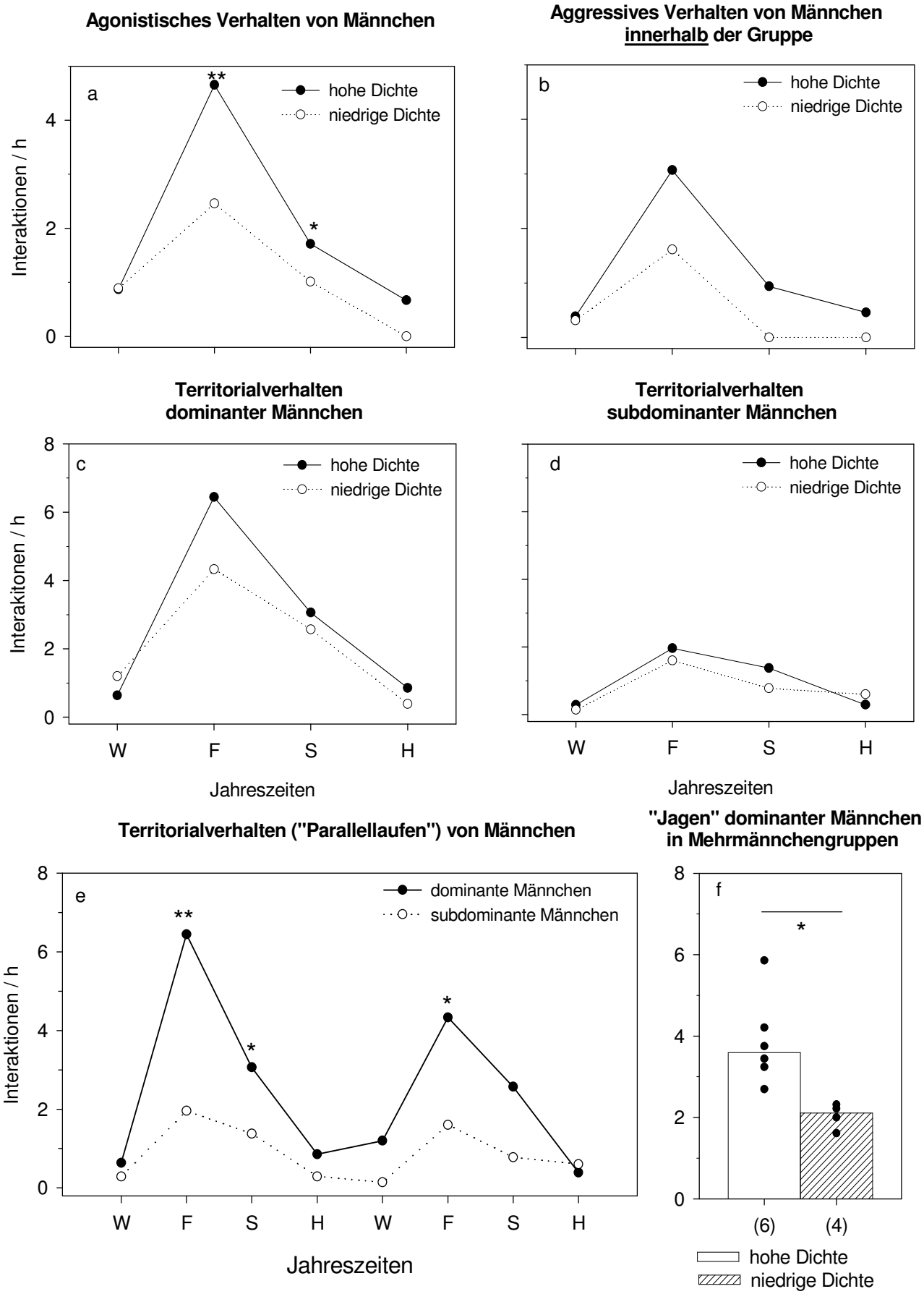


Abb. 39 a-f: Agonistisches Verhalten von Männchen: a-e) Punkte geben die Mediane an. a - b) n = 10-15; c-e) dominante Männchen: n = 7 -8; subdominante Männchen: n = 2 -7; f) Balken geben die Mediane und die Punkte die Einzelwerte im Frühjahr an. a-f) Mann - Whitney U-Test.

3.1.3.2. Einfluß von Jahreszeit und Dichte auf das agonistische Verhalten der Weibchen

Auch das agonistische Verhalten der Weibchen unterlag, wie schon mehrfach gezeigt (Schönheiter 1992), einem Jahresgang mit einem deutlichen Maximum im Frühjahr: zudem machte sich auch bei ihnen der Einfluß der Dichte auf das agonistische Verhalten bemerkbar: Bei hoher Dichte waren die Weibchen generell in mehr agonistischen Interaktionen (Abb. 40 a) verwickelt als bei niedriger Dichte. Erstaunlicherweise war bei Weibchen das agonistische Verhalten (Abb. 40 a) im Winter bei niedriger Dichte sogar häufiger als bei hoher Dichte. Dieses Verhalten ist im Zusammenhang mit den Verschiebungen im Geschlechterverhältnis und der damit einhergehenden Neuorganisation von Gruppen zu verstehen (siehe Kap. 3.2.). Unterscheidet man zwischen dem aggressiven Verhalten innerhalb der Gruppe und dem Territorialverhalten zwischen den Gruppen, so ist der Anstieg des agonistisches Verhalten im Winter bei niedriger Dichte eine Folge der höheren Territorialität der Weibchen (Abb. 40 b).
Dies kann als eine unmittelbare Reaktion auf die fehlende Verteidigung der Reviergrenzen durch die im Winter verstorbenen Männchen verstanden werden. Es waren vorwiegend Untergruppenweibchen (siehe Abb. 51), die territoriales Verhalten zeigten. Während der Reproduktionsperiode verhielten sich jedoch die Untergruppenweibchen bei hoher Dichte wieder signifikant territorialer als bei niedriger (Abb. 40 b & e).
Während der Reproduktionsperiode im Frühjahr und Sommer ging die Aggression innerhalb der Gruppen in erster Linie von den Weibchen des ersten Ranges aus. Die hohe Populationsdichte wirkte sich während der Reproduktionsperiode innerhalb der Gruppen auf die Häufigkeit des aggressiven Verhaltens der dominanten Weibchen aus (Abb. 40 c). Weibchen des zweiten Ranges hingegen jagten rangniedrigere Tiere (3.-5. Rang) in beiden Jahren gleich häufig (Abb. 40 d).

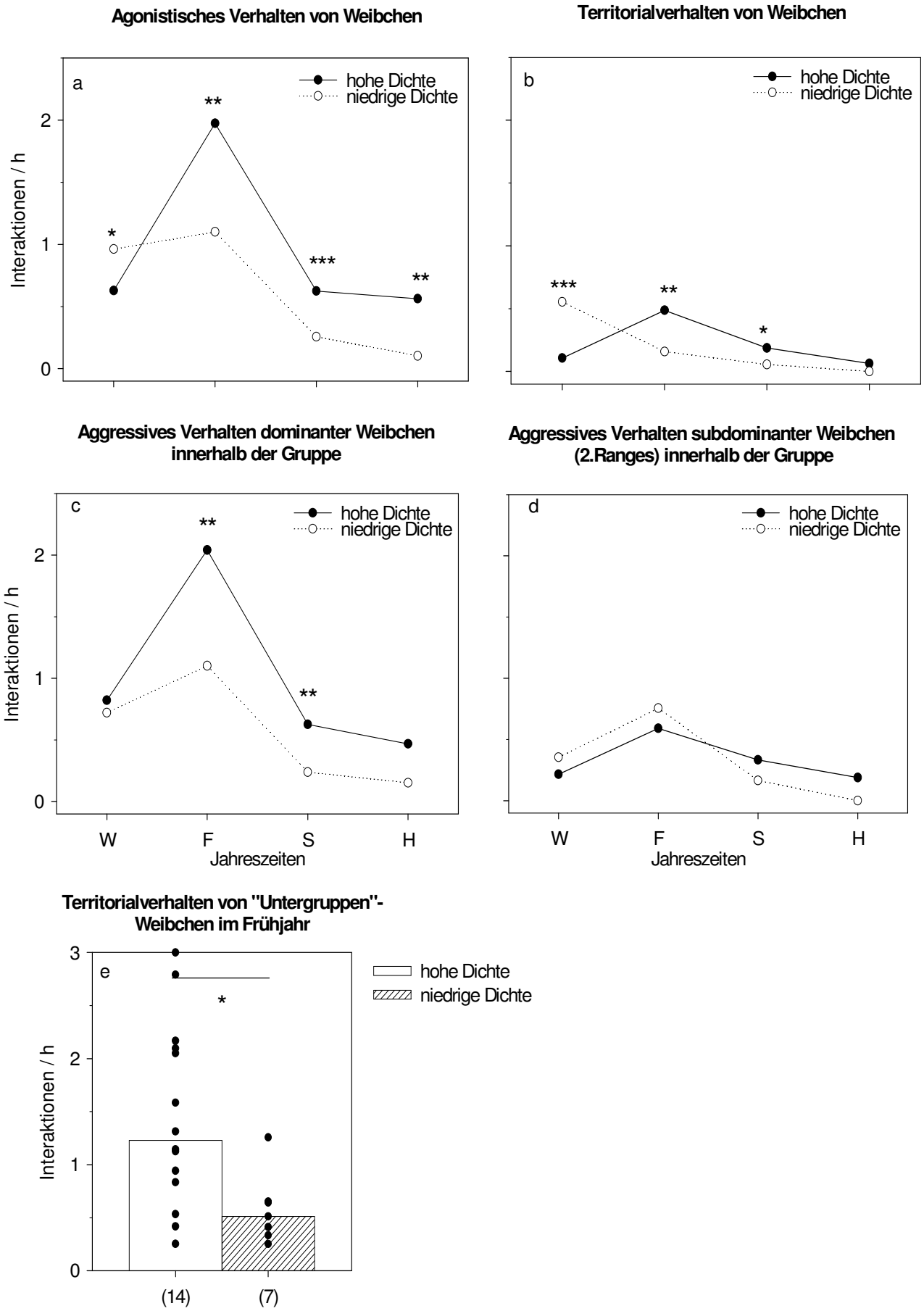


Abb. 40 a-e: Agonistisches Verhalten von Weibchen: a-d) Punkte geben die Mediane an; a -b) n = 24 -32; c) n = 7-12; d) n = 4-6; e) Balken geben die Mediane und die Punkte die Einzelwerte an. a)-e) Mann - Whitney U-Test.

3.1.3.3. Einfluß von Jahreszeit und Dichte auf das Hüte und Werbverhalten zwischen Männchen und Weibchen

Das soziale Verhalten zwischen Männchen und Weibchen setzt sich aus dem Hüteverhalten ("Verdrängen") und dem Werbeverhalten ("werbendes Treiben", "Anharnen" und "Umkreisen") zusammen. Beide Verhaltensweisen unterlagen einem Jahresgang. Als Hüteverhalten wird hierbei ein aktives Aufsuchen der Weibchen verstanden, das sich in einem "Hinhoppeln" der Männchen, einem Unterschreiten des Individualabstandes von einem Meter und einem Ausweichen der Weibchens ausdrückt. Neben dem täglichen Hüteverhalten seiner Weibchen konnte diese Handlungsfolge sehr oft von den Männchen bei aggressiven und territorialen Interaktionen innerhalb seiner Weibchen beobachtet werden. Es trat aber auch gehäuft auf, wenn ein Weibchen das Männchenrevier verlassen wollte. Werbeverhalten war nur während der Reproduktionsperiode zu beobachten und unterlag bei dominanten sowie subdominanten Männchen keinem dichteabhängigen Einfluß (Abb. 42 c-d).

Im Gegensatz dazu waren dominante Männchen im Frühjahr bei hoher Dichte häufiger in hütenden Verhaltensweisen mit Weibchen zu beobachten (Abb. 42 a). Aber auch im Winter bei niedriger Dichte zeigten dominante Männchen mehr Hüteverhalten als im Winter mit hoher Dichte (Abb. 42 a), was im Zusammenhang der oben erwähnten Neuorganisation von Gruppen zu verstehen ist. Die Umstrukturierung von Gruppen war begleitet von der Abwanderung von Weibchen und der vorübergehenden Bildung von neuen Untergruppen. Diese Prozesse wurden durch die schon im November auftretende erhöhte Mortalität und der damit einhergehenden Verschiebung im Geschlechterverhältnis ausgelöst. Ähnliche Prozesse fanden im Vorjahr bei hoher Dichte zu Beginn der Reproduktionsperiode im März statt, ausgelöst durch eine erst im Januar und Februar erhöhte Mortalität der Tiere. Somit ist die Erhöhung des Hüteverhaltens dominanter Männchen gegenüber Weibchen eine Konsequenz der Verschiebung des Verhältnisses von Dichte und Geschlechterverhältnis und der daraus resultierenden Prozessen.

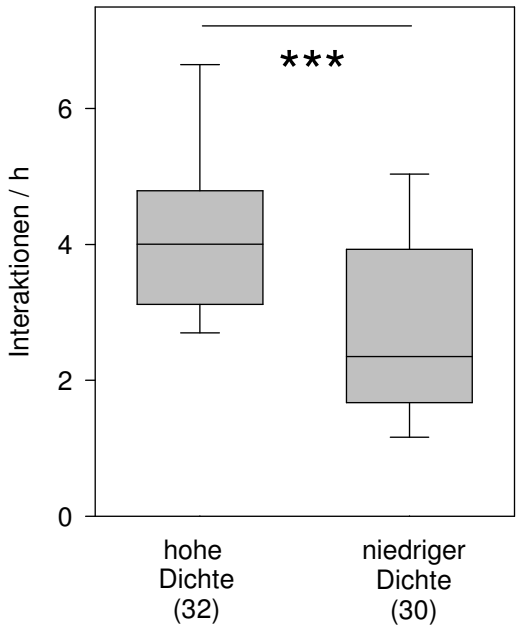


Abb. 41: Empfangene Hüte-- und Werbeverhalten der Weibchen von Männchen im Frühjahr: Boxplots mit Median, Quartilen und Percentilen. Zahlen in Klammern geben die Anzahl der Weibchen an. Mann – Whitney U-Test.

Betrachtet man die soziale Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen aus Sicht der Weibchen, so läßt sich ein hochsignifkanter dichteabhängiger Unterschied feststellen (Abb. 41): Weibchen empfingen im Frühjahr bei hoher Dichte deutlich mehr Hüte- und Werbeverhalten als bei niedriger Dichte.

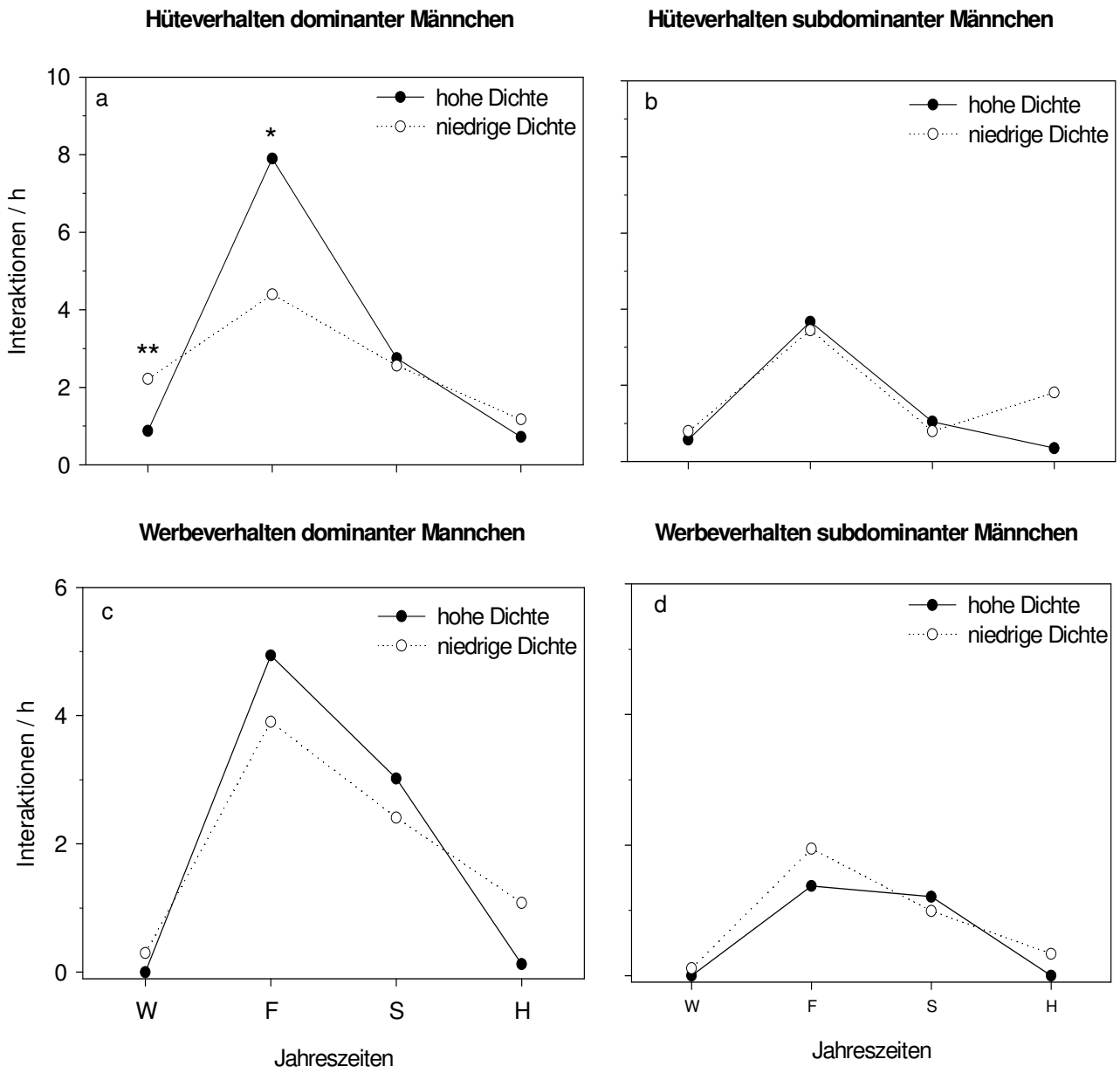


Abb. 42 a-d: Soziales Verhalten der Männchen gegenüber Weibchen: a-d) Punkte geben die Mediane an; dominante Männchen: n = 7 - 8; subdominante Männchen n = 2 - 7; Mann - Whitney U-Test.

Die Rangabhängigkeit des Hüte- und Werbeverhaltens der Männchen war dichteabhängig. So zeigten dominante Männchen im Jahr mit hoher Dichte in der Reproduktionsperiode signifikant mehr Hüte- und Werbeverhalten als subdominante Männchen, während die Unterschiede bei niedriger Dichte geringer waren (Abb. 43 a-b).

Weibchen zeigten außer dem „Folgen“ und „Vermeiden“ kaum aktives Verhalten gegenüber Männchen. In seltenen Fällen konnte außerdem beobachtet werden, wie Weibchen Männchen umwarben und sogar aufritten.

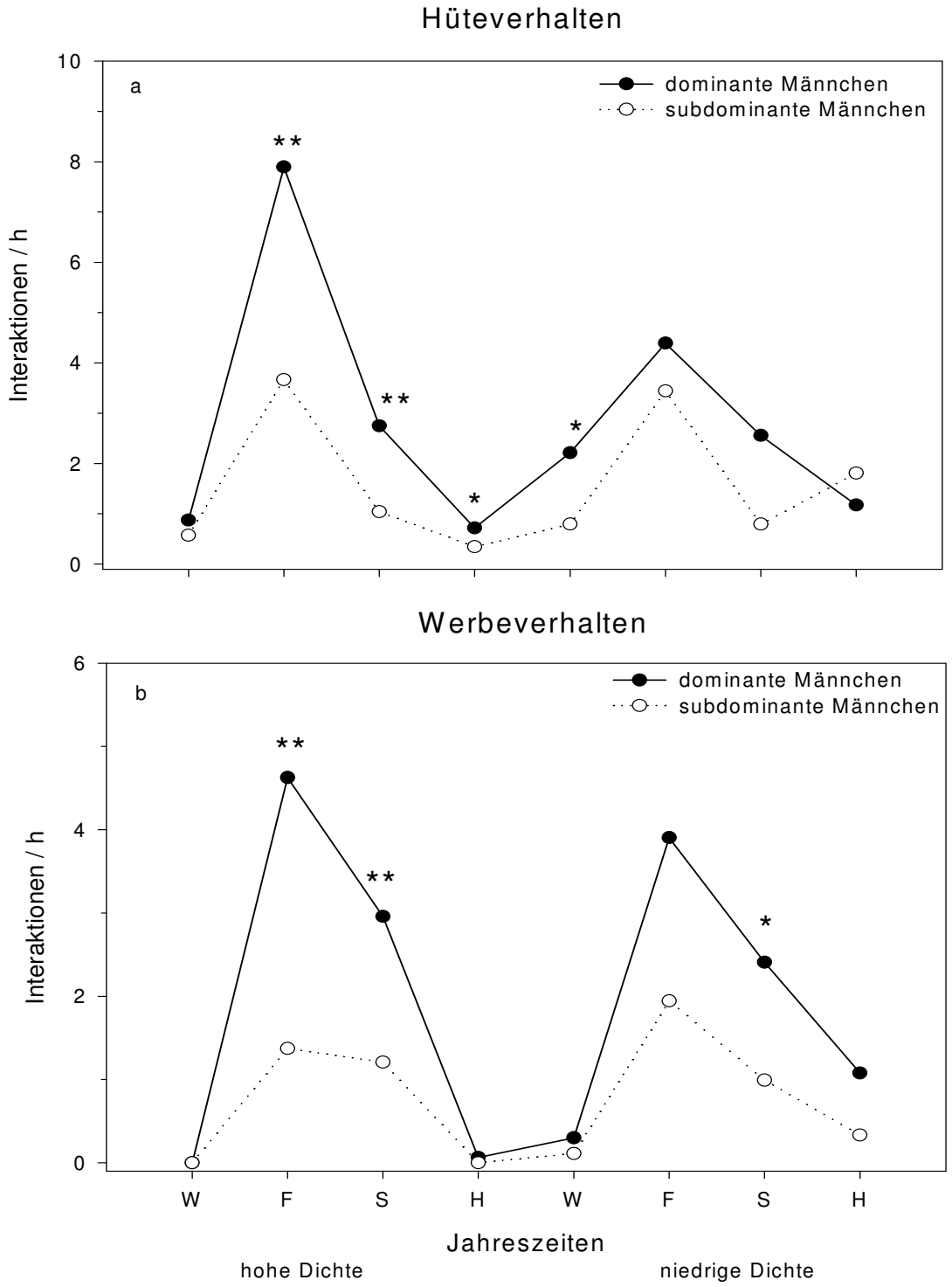


Abb. 43: a) Hüte und b) Werbeverhalten der Männchen bei hoher und niedriger Dichte: a-b): Punkte geben die Mediane an; dominante Männchen: n =7 - 8; subdominante Männchen n = 2 - 7; Mann - Whitney U-Test.

3.1.4 Zusammenfassung: In den Soziogrammen (Abb. 44 - 47) sind die Auswirkungen der Dichte auf die räumliche Verteilung, das Verhalten, die Distanzen und die sozialen Beziehungen schematisch zusammengefaßt.

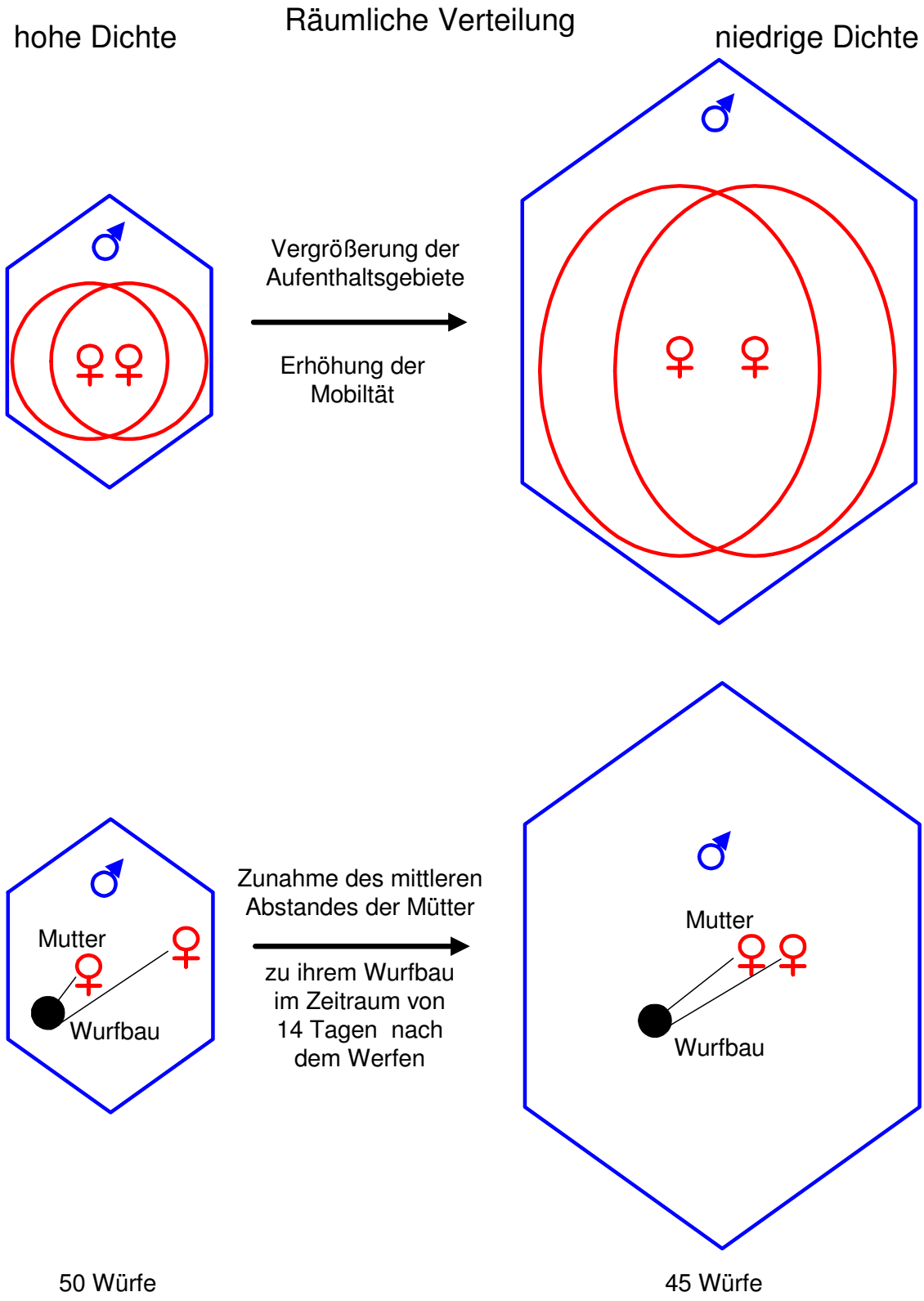


Abb. 44: Räumliche Verteilung: Rauten stellen die Reviere von Männchen und Kreise die Aufenthaltsgebiete von Weibchen dar. Mit abnehmender Dichte hielten sich Mütter weniger häufig in räumlicher Nähe bei ihrem Wurfbau auf.

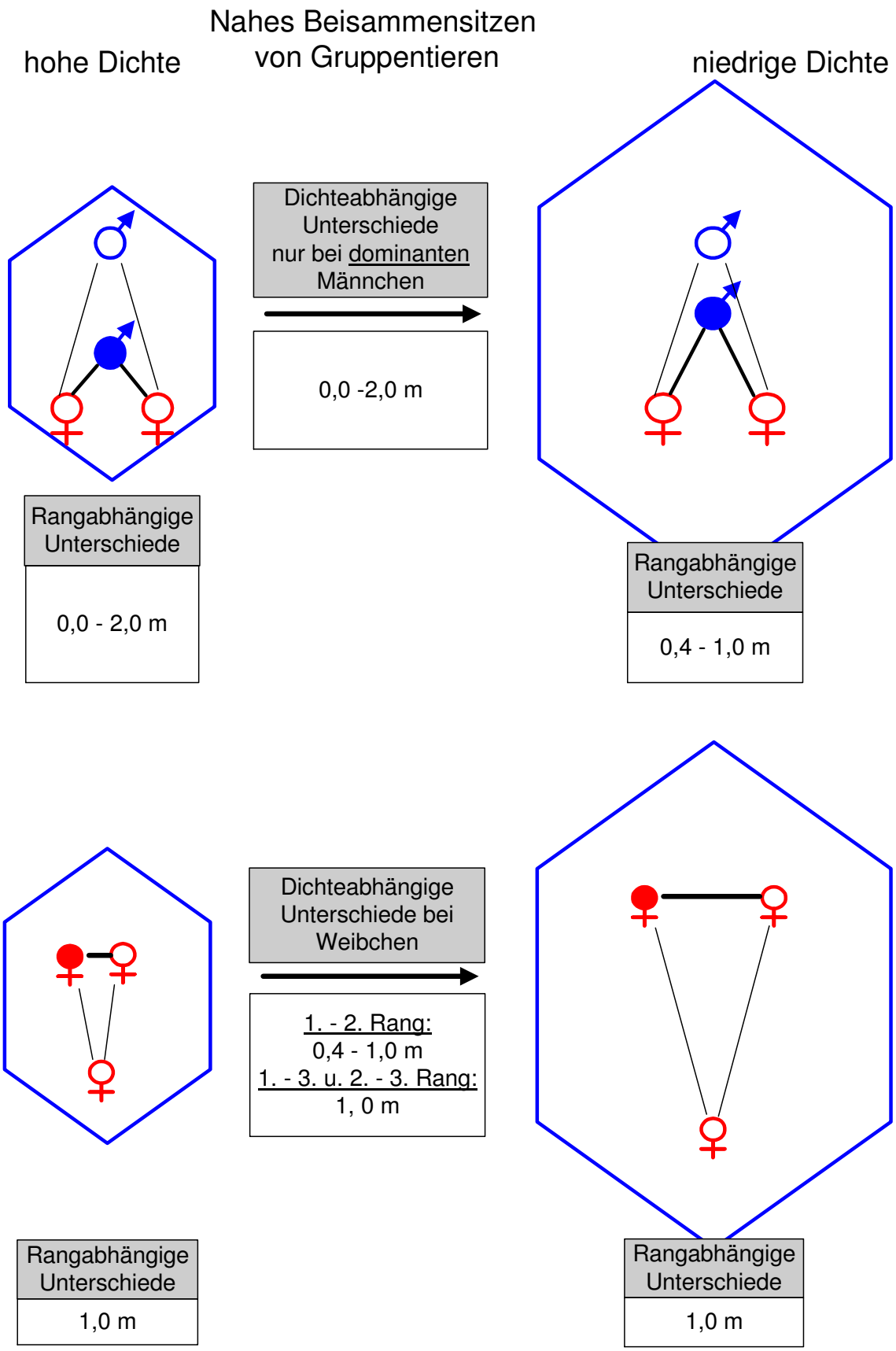


Abb. 45 Distanzen zwischen Gruppentieren: Rauten geben die Reviere von Männchen, gefüllte Männchen- und Weibchensymbole dominante Tiere und die Länge der Verbindungslinien zwischen Tieren die Häufigkeit von nahem Beisammensitzen an (je kürzer desto häufiger).

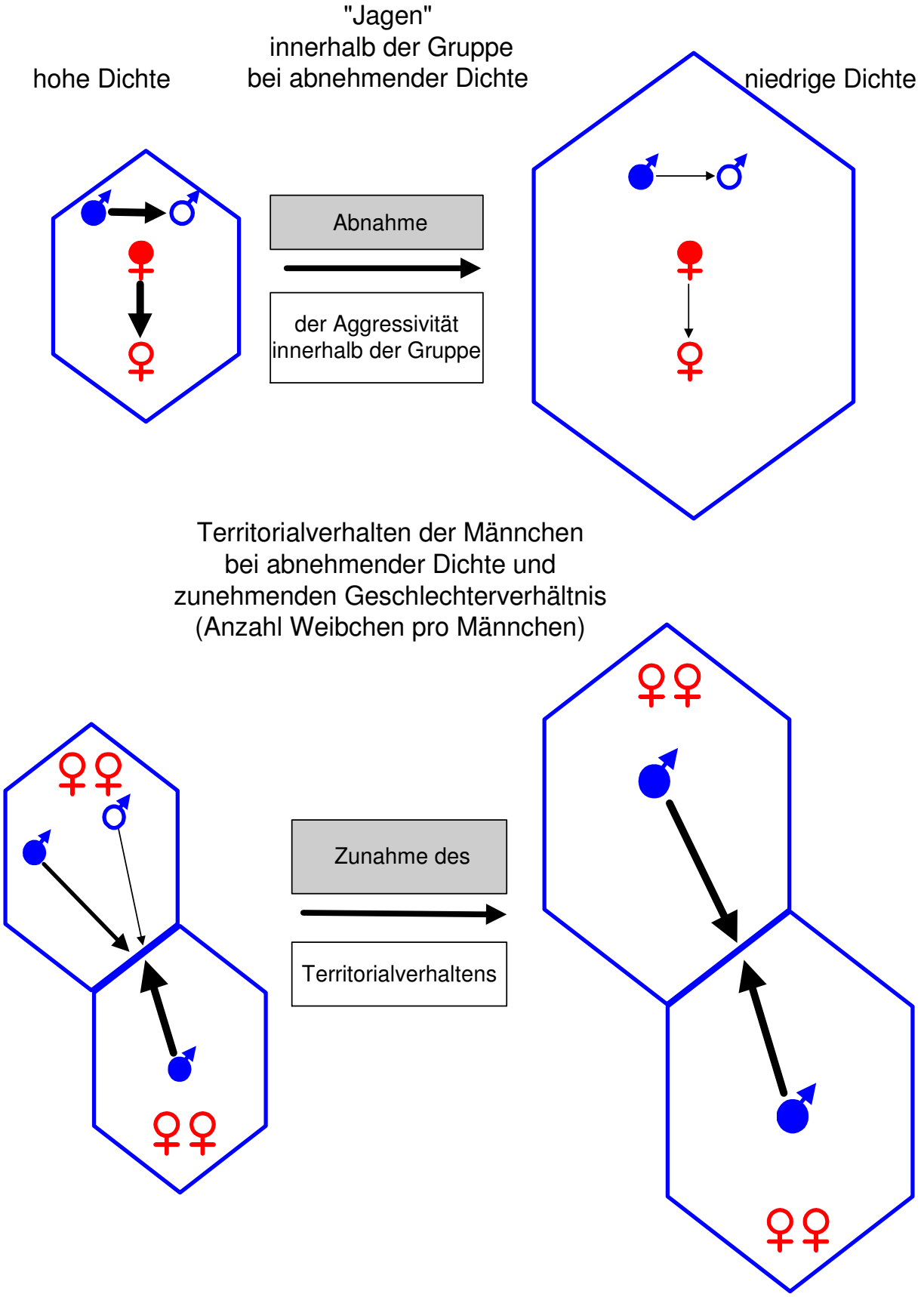


Abb.46 a: Geschlechtsspezifische Aggression innerhalb der Gruppe und Territorialverhalten der Männchen zwischen den Gruppen: Rauten geben die Männchenreviere und gefüllte Männchen- und Weibchensymbole dominante Tiere an. Pfeile sind auf gejagte Tiere bzw. verteidigte Reviergrenzen gerichtet. Die Dicke der Pfeile gibt die Häufigkeit der jeweiligen Verhaltensweisen wieder. Populationsveränderungen wirkten sich auf die Zusammensetzung von Gruppen aus (siehe Kapitel 3.2).

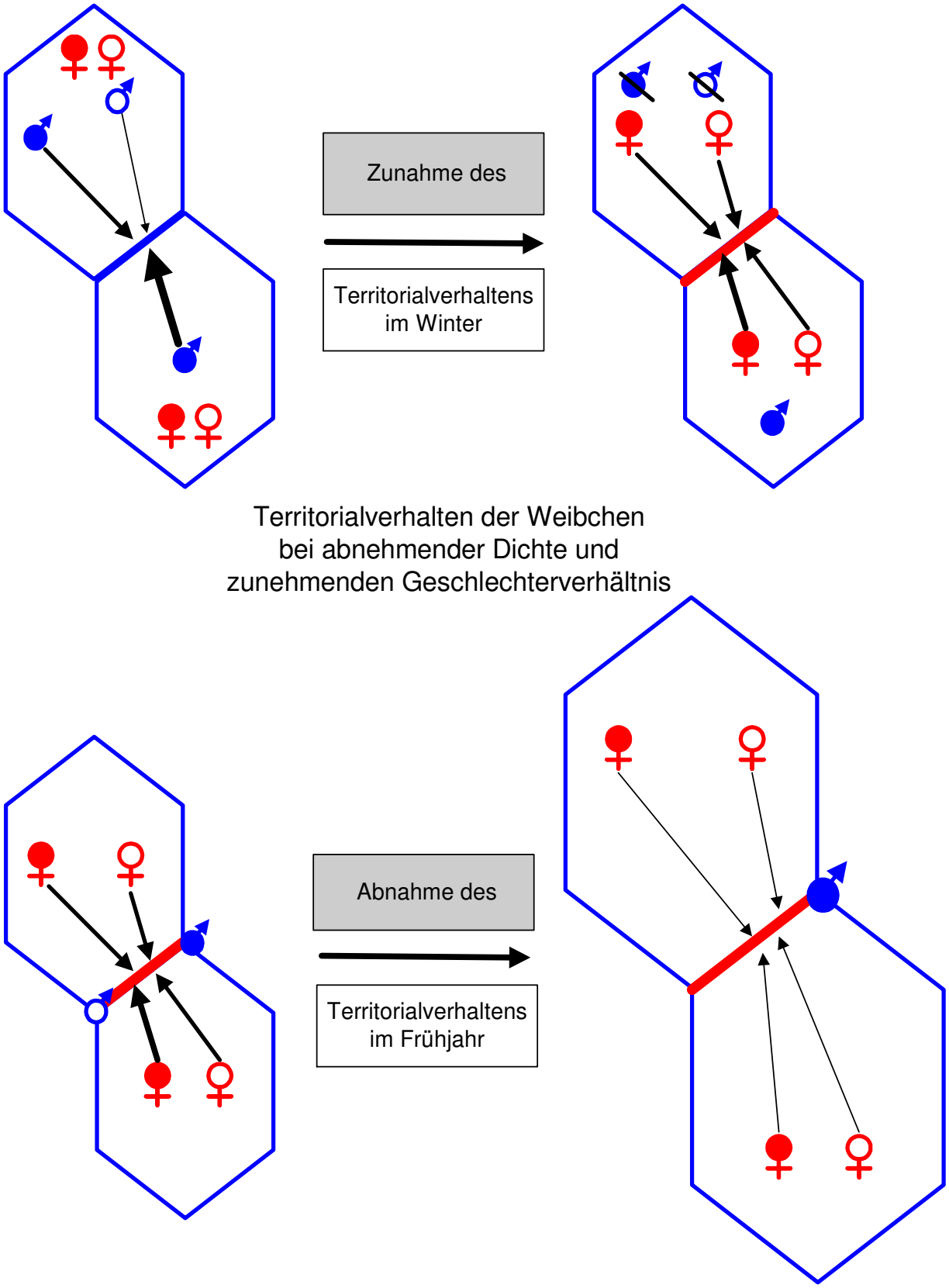


Abb.46 b: Geschlechtsspezifisches Territorialverhalten zwischen Weibchengruppen: Rauten geben die Männchenreviere (rote Linien Grenze zwischen 2 Weibchen-Untergruppen) und gefüllte Männchen- und Weibchensymbole dominante Tiere an. Pfeile sind auf verteidigte Reviergrenzen gerichtet. Die Dicke der Pfeile gibt die Häufigkeit der jeweiligen Verhaltensweisen wieder. Populationsveränderungen wirkten sich auf die Zusammensetzung und Struktur von Gruppen aus (siehe Kapitel 3.2).

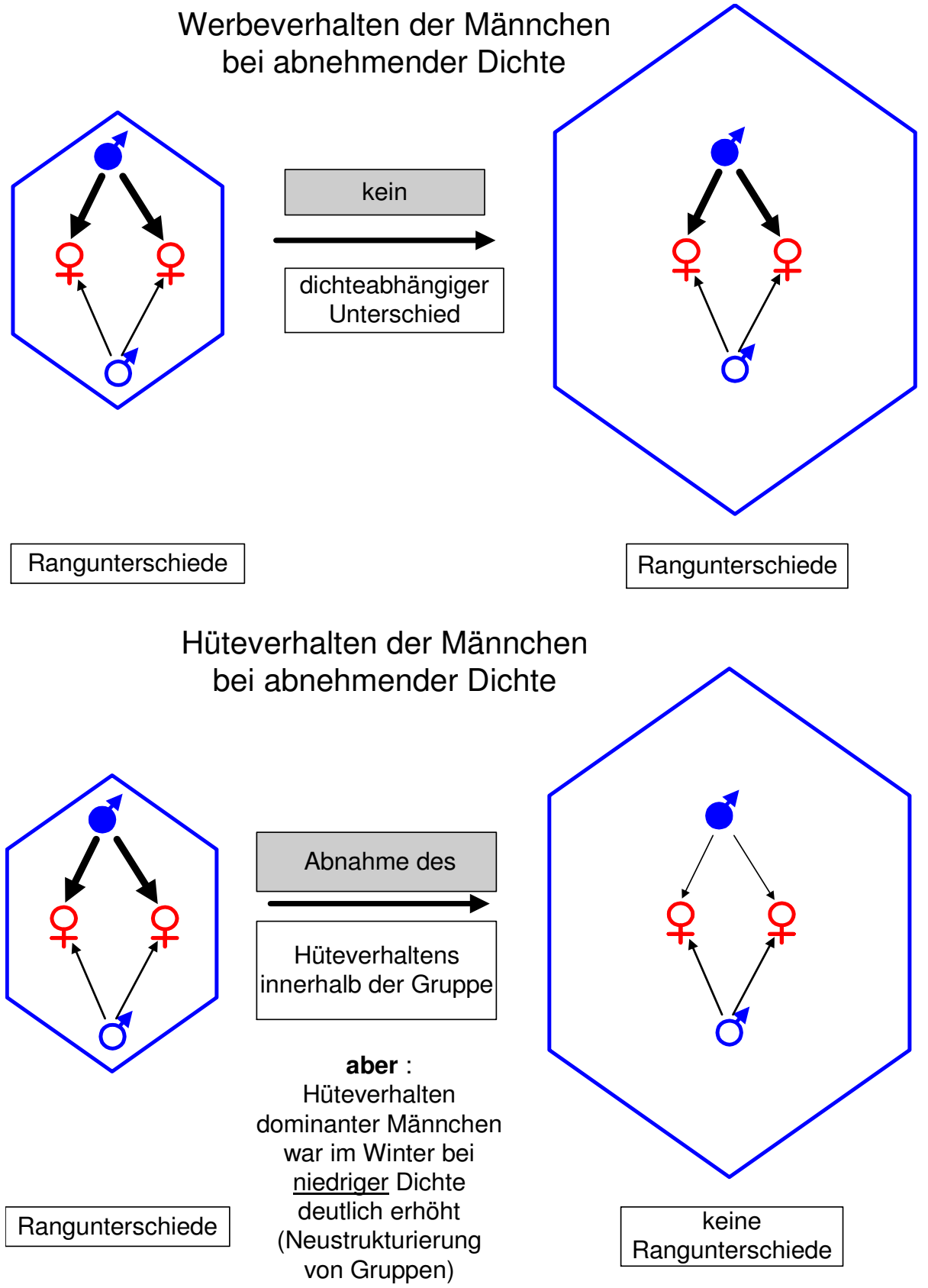


Abb. 47: Werbe- und Hüteverhalten der Männchen: Rauten geben Männchenreviere und gefüllte Männchensymbole dominante Tiere an. Pfeilspitzen sind auf umworbenen bzw. gehütete Tiere gerichtet. Die Dicke der Pfeile entspricht der Häufigkeit des jeweiligen Verhaltens.

3.2. Wechselwirkung von Dichte, Geschlechterverhältnis, Gruppenparameter und Verhalten der Tiere

3.2.1. Einfluß von Dichte und Geschlechterverhältnis auf die Gruppenstruktur

Während der 4-5 jährigen Periode eines Zyklus (siehe Kap. 1) durchlief die Population in ihrer Struktur unterschiedliche Phasen (Abb. 48):

1. Bei niedriger Dichte waren die 37 Tieren in 8 Gruppen organisiert. Die Population war zudem relativ alt. Das Geschlechterverhältnis betrug 1 Männchen zu 3,1 Weibchen.
2. Mit zunehmender Dichte auf 80 Tieren nahmen Anzahl und Größe der Gruppen zu. Hierbei verschob sich das Geschlechterverhältnis auf 1 : 1,15. Die Population setzte sich aus fast nur rekrutierten Jungtieren (einjährigen Adulttieren) zusammen. Während bei den Weibchen die Rangordnung sich in der Regel auf Geburtsmonate desselben Jahrgangs (je früher geboren desto ranghöher) bezog, waren fast alle männlichen Revierbesitzer ein Jahr älter als subdominante Männchen.
3. Nach diesem Maximum nahm die Dichte kontinuierlich ab und erreichte 1992 das Anfangsstadium mit nur wenigen mehrjährigen Adulten, fast keinen Jungtieren, einer geringen Anzahl kleiner Gruppen und einem verschobenen Geschlechterverhältnis von 1 : 2,6 (Männchen zu Weibchen). Hierbei nahm die Größe der Gruppenterritorien wieder zu.

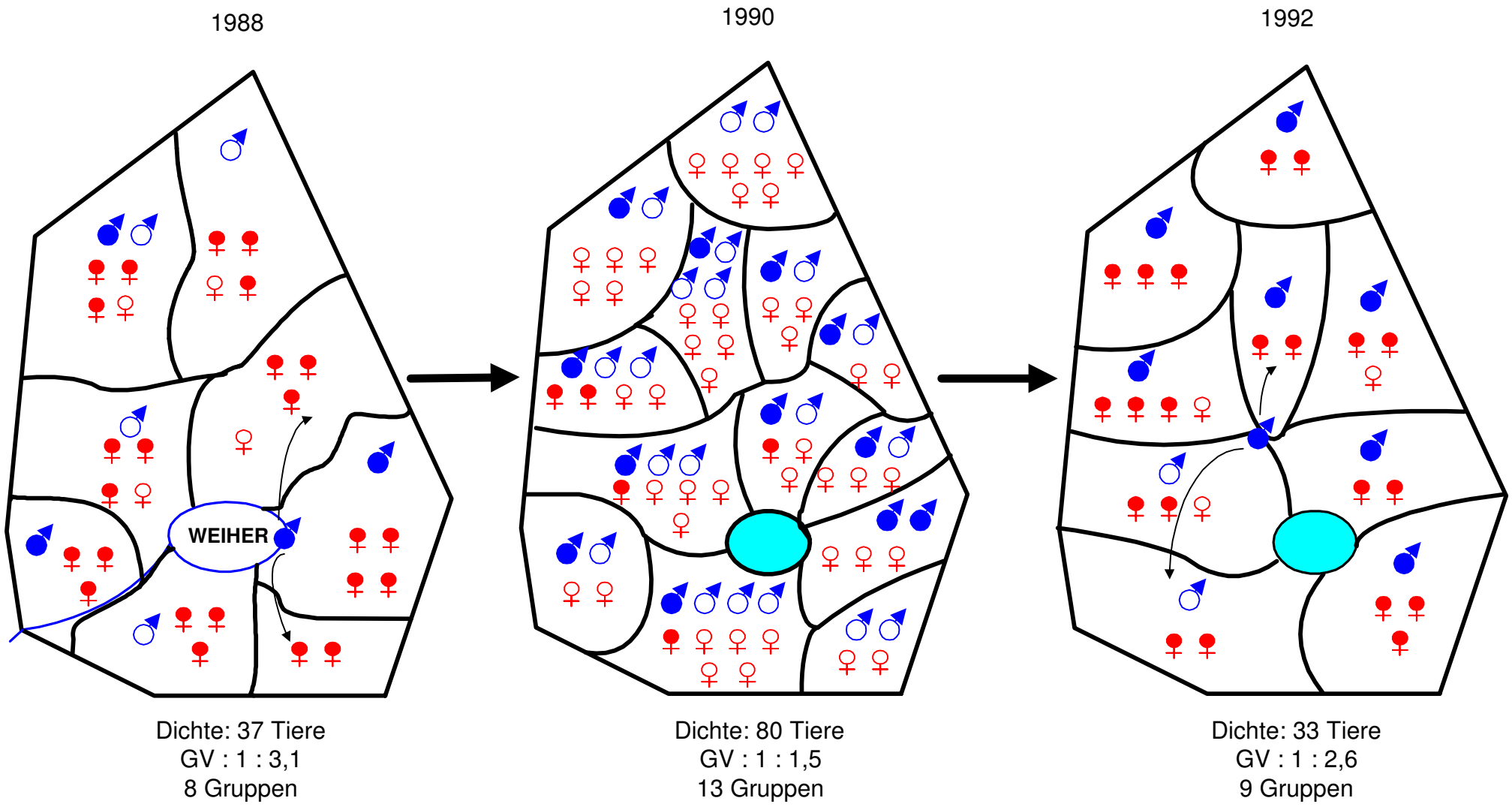


Abb. 48: Populationsstruktur bei hoher und niedriger Dichte: Tiere sind innerhalb der Gruppen nach ihre sozialen Rängen fortlaufend von links nach rechts. Offene Symbole sind einjährige Tiere, gefüllte Symbole ältere Tiere. Die dünnen Pfeile kennzeichnen die beiden räumlich getrennten Reviere jeweils eines einzelnen Männchens.

Zu Beginn des Beobachtungszeitraumes 1990 mit hoher Dichte gliederte sich die Population in zahlreiche Gruppen mit kleinen Revieren. Im Soziogramm (Abb. 49) sind stellvertretend dafür zwei benachbarte Gruppen dargestellt. Die Aufenthaltsgebiete der Weibchen lagen innerhalb des Reviers eines oder mehrerer Gruppenmännchen. Innerhalb der Gruppen organisierten sich Männchen und Weibchen in getrennten linearen Rangordnungen.
Eine Veränderung der Populationsparameter Dichte und Geschlechterverhältnis bewirkte eine Veränderung der Gruppenzusammensetzung und Gruppenorganisation, die mit dem Verhalten der Individuen in Wechselwirkung stand. Hierfür waren folgende gruppendynamische Prozesse verantwortlich:

Reviererweiterung und Untergruppenbildung (Abb. 49):
Im den Beobachtungsjahren 1990 – 1991 verschob sich das Geschlechterverhältnis von 1:1,5 zu 1:2 von Weibchen pro Männchen durch die höhere Mortalitätsrate der Männchen. Überlebende subdominante Männchen behielten entweder ihren Status oder wechselten die Gruppe, während dominante Männchen ihre Reviere erweiterten und verstorbene dominante Männchen ersetzten, so daß es die Aufenthaltsgebiete zweier Weibchengruppen umfaßte.
Überraschenderweise schlossen sich die ursprünglich getrennten Weibchengruppen nicht zu einheitlichen Gruppen mit durchgehenden linearen Rangordnungen und einem gemeinsamen Aufenthaltsgebieten zusammen. Vielmehr bildeten die Weibchen Untergruppen mit eigenen Rangordnungen und getrennten Aufenthaltsgebieten. Zudem grenzten die Weibchen ihre Aufenthaltsgebiete durch sonst nur für Männchen typisches Territorialverhalten „Parallellaufen“ und „Scharrgraben“ ab.
Auflösung von Weibchengruppen (Abb. 49):
Im zweiten Beobachtungsjahr 1992 verschob sich das Geschlechterverhältnis noch weiter von 1:2 zu 1:2,6. Die Männchensterblichkeit war in diesem Jahr bereits im Herbst so hoch, daß Reviererweiterung und Untergruppenbildung schon im Winter eingeleitet wurden. In der Folge entstanden einerseits durch den Männchenmangel vorübergehend Weibchengruppen ohne Männchen, andererseits verblieben durch den Exitus von Weibchen in einigen Gruppen nur einzelne Weibchen. Daraufhin lösten sich zu Beginn der Reproduktionsperiode Weibchenuntergruppen auf, indem sich Weibchen in benachbarten Untergruppen integrierten oder in benachbarte Gruppe abwanderten.

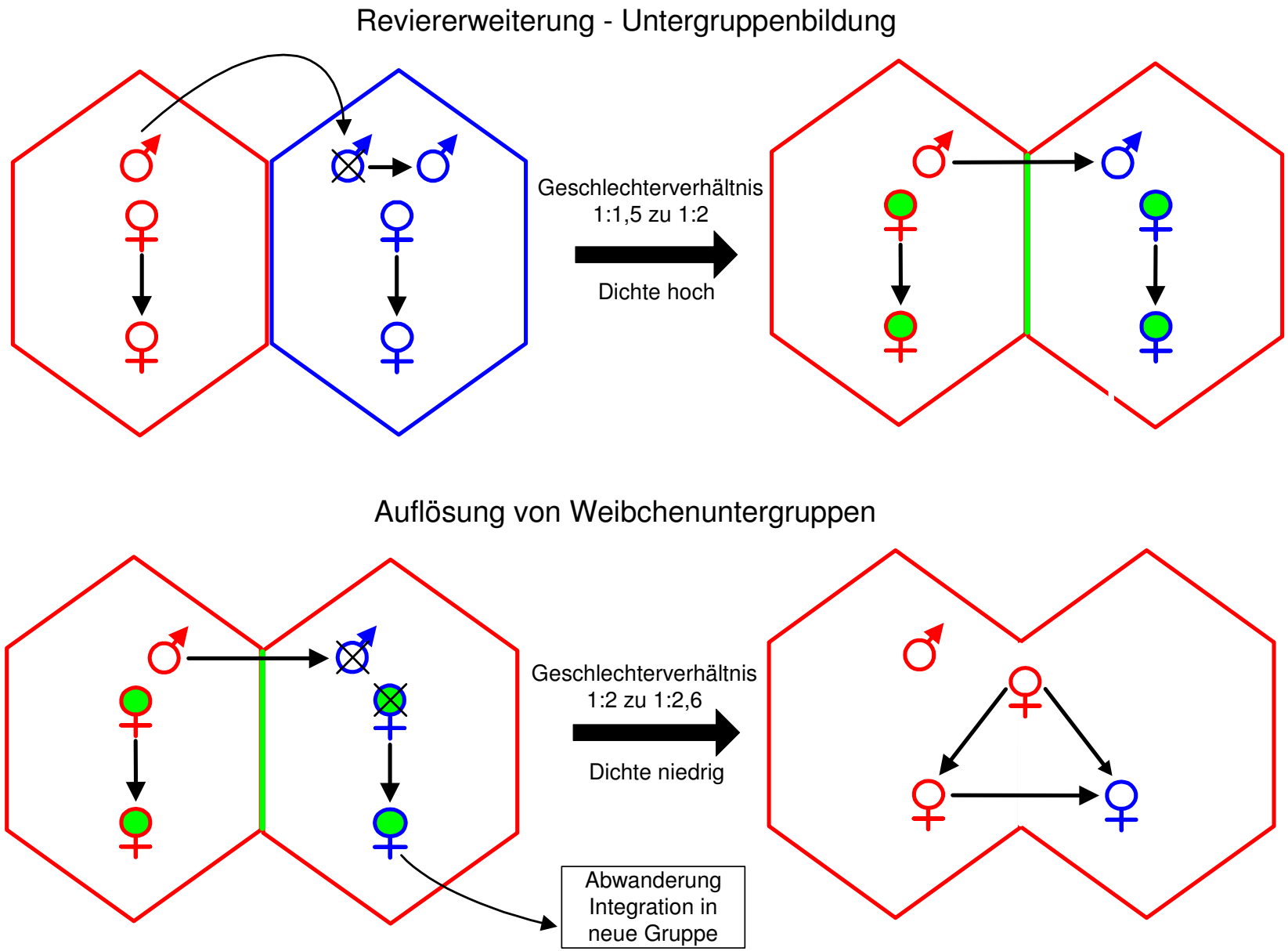


Abb. 49: Reviervergrößerung, Untergruppenbildung und Auflösung von Weibchenuntergruppen: Rauten stellen die Männchenreviere dar. Grüne Linien stellen die Reviergrenzen von Weibchenuntergruppen dar. Durchgestrichene Tiere stellen verstorbene Tiere dar. Gefüllte Weibchensymbole geben Untergruppenweibchen an. Innerhalb der Gruppen ist die Rangordnung durch die Richtung der Pfeile angedeutet. Pfeilspitzen deuten auf gejagte bzw. unterlegene Tiere.

Gruppenspaltung (Abb. 50):

Die Untergruppenbildung von Weibchen ist nicht nur an die Reviererweiterung der Männchen gebunden. Im Beobachtungsjahr 1988 mit niedriger Dichte (37 Tiere) und einem Geschlechterverhältnis von 1: 3,2 spaltete sich die Weibchen einer sehr großen Gruppe (1 Männchen und 7 Weibchen) während der Reproduktionsperiode in zwei Untergruppen mit 3 und 4 Weibchen auf. Im Laufe der folgenden drei Monaten trennte sich die eine Untergruppe von der ursprüngliche Gruppe völlig ab und schloß sich einer anderen Gruppe an, die sich nur aus einem Männchen und einem Weibchen zusammensetzte.

Somit kann man tatsächlich von einer Untergruppenbildung sprechen, die nicht allein auf Reviererweiterung und Übernahme von Weibchengruppen durch Männchen beruht, sondern auf einem aktiven Zusammenschluß der Weibchen zu einer Einheit.

3.2.2. Einfluss der Gruppenstruktur auf das Verhalten der Weibchen

Um diese Prozesse quantitativ darzustellen, wurde der Jahresverlauf der territorialen Interaktionshäufigkeiten von Weibchen einheitlicher Gruppen den in Untergruppen organisierten Weibchen gegenübergestellt (Abb. 51). Hieraus wird deutlich, daß territoriale Aktivitäten vor allem auf Untergruppenweibchen zurückzuführen sind. Außerdem beruhen Bildung und Auflösung von Weibchenuntergruppen nicht allein auf der Abnahme der Dichte, sondern vielmehr auf der damit einhergehenden Verschiebung im Geschlechterverhältnis.

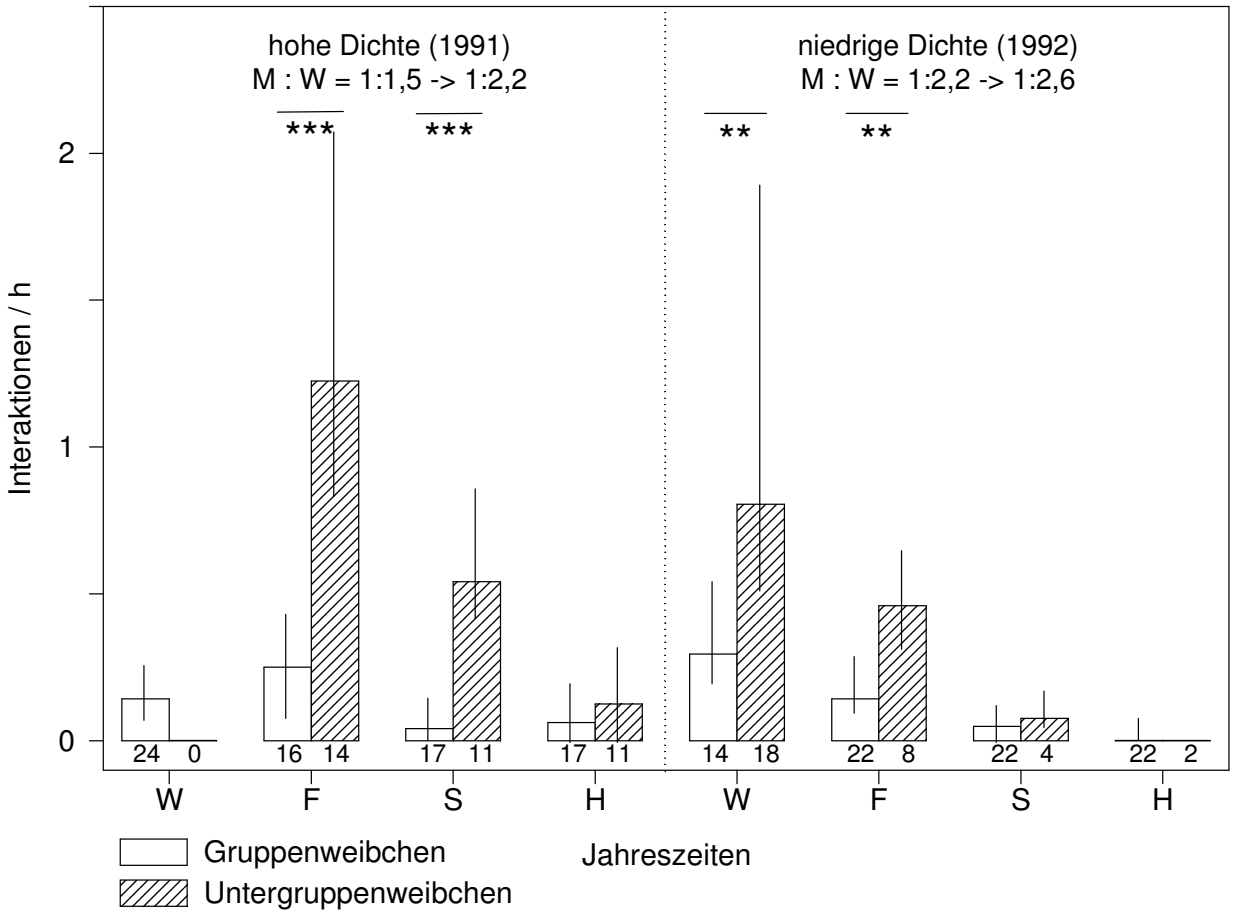


Abb. 51: Territorialverhalten von Weibchen: Balken geben die Mediane an und die Striche das 25 % und 75 % Quartil. Zahlen unter den Balken geben die Anzahl der beobachteten Gruppen- und Untergruppenweibchen an. Statistik: Mann - Whitney U-Test.

Im Jahr 1991 mit hoher Dichte starben im Winter Männchen, so daß sich im Frühjahr 1991 durch Reviererweiterungen mehrere Weibchenuntergruppen bildeten, was man am Anstieg der territorialen Aktivität im Frühjahr ablesen kann. Im Verlauf der Reproduktionsperiode blieb die Anzahl der Untergruppen konstant.

1991 / 1992 bildeten sich bei niedriger Dichte jedoch schon im Winter neue Untergruppen, was auf die erneute hohe Sterblichkeit der Männchen im Herbst 91 zurückzuführen ist. Dieser Prozeß der erneuten Untergruppenbildung spiegelt sich in der Zunahme der territorialen

Interaktionen bereits im Winter wieder. Im Gegensatz zum Vorjahr blieben diese Untergruppen jedoch nicht über die Reproduktionsperiode bestehen, da Weibchen abwanderten oder sich in bestehenden Gruppen integrierten. Die Anzahl der Untergruppen nahm entsprechend ab.

3.2.3 Einfluß von Dichte und Geschlechterverhältnis auf Gruppenzusammensetzung und -größe

Unterscheidet man zwischen Männchen-Weibchengruppen und der Weibcheneinheiten (unter Berücksichtigung der Untergruppen) so stellt man folgenden Verlauf der Anzahl von Gruppen fest (Abb.52 b): Bei hoher Dichte und niedrigem Geschlechterverhältnis (Abb. 52 a) entsprach die Anzahl der Weibcheneinheiten der Anzahl der Männchen-Weibchengruppen (Abb.52 b). Mit abnehmender Dichte und zunehmendem Geschlechterverhältnis (Abb.52 a) stieg die Anzahl der Weibcheneinheiten und die Anzahl der Männchen-Weibchengruppen nahm ab (Abb. 52 b). Weibchen großer Weibchengruppen teilten sich auf und bildeten eigene Gruppen, während Männchen Weibchengruppen übernahmen, indem sie auswanderten oder ihr Revier vergrößerten. Bei weiter abnehmender Dichte und zunehmendem Geschlechterverhältnis sank die Anzahl der Weibcheneinheiten, aber auch die Anzahl der Männchenterritorien nahm ab. Erst am Ende der Reproduktionsperiode 1992 entsprach die Anzahl der Männchen-Weibchengruppen (= Anzahl Männchenreviere) fast wieder der Anzahl der Weibcheneinheiten.

Das Geschlechterverhältnis innerhalb der Gruppen war keineswegs identisch mit dem der Population (Abb. 52 c). Vorübergehend existierten einzelne Männchen- bzw. Weibchengruppen ohne Geschlechtspartner. Die Abweichung des Geschlechterverhältnis der einzelnen Gruppen von dem Geschlechterverhältnis der Population erklärt sich durch die unterschiedlichen Habitateigenschaften, wie z.B. der Lage des Revieres, der Qualität und Quantität der Wurfbaue sowie den geschlechtsspezifischen und zwischengeschlechtlichen sozialen Beziehungen.

Dichte sowie Geschlechterverhältnis der Population haben einen starken Einfluß auf die Verteilung der Weibchen und Männchen auf die jeweiligen Reviere (Abb.53 a-c). Bei abnehmender Dichte verteilten sich Männchen und Weibchen in zunehmenden Maße auf Gruppen mit wenigen Tieren.

Beginnend mit der Reproduktionsperiode des ersten Beobachtungsjahres (März 1991) existierten keine Gruppe mit 6 Weibchen und im zweiten Jahr fehlten sogar Weibchengruppen mit 5 Weibchen (Abb.53 a). Im Verlauf der beiden Jahre behaupteten sogar

einzelne Weibchen ihre Gebiete gegenüber benachbarten Weibchengruppen mit mehr als einem Weibchen. Entsprechendes galt auch für die Männchen. Die Anzahl der Männchen fiel von maximal 4 Männchen bis auf maximal 1,5 Männchen pro Revier ab (Abb. 53 b). Bei niedriger Dichte kam es sogar vor, daß ein subdominantes Männchen zwischen zwei benachbarten Männchenrevieren pendelte (Satellitenmännchen) oder daß ein dominantes Männchen zwei räumlich getrennte Reviere okkupierte (daher 1,5 Männchen/Revier). Durch die Abnahme der Dichte und die Zunahme des Geschlechterverhältnisses nahm in vielen Gruppen die Anzahl der Weibchen pro Männchenrevier derartig ab (siehe Abb.53 c, Feb 91), daß die Männchen durch Abwanderung und Reviererweiterung zusätzlich Weibchen zu monopolisieren versuchten. Im Jahr 1992 bei niedriger Dichte versuchten einzelne Männchen ihre Reviere zu vergrößern, stießen aber an ihre Kapazitätsgrenze (siehe Kap. Sozialdynamik). Ab April 92 umschlossen Männchenreviere nur noch Gruppen mit höchstens 4 Weibchen. Vereinzelt versuchten einige Männchen, trotzdem mehr als 4 Weibchen zu monopolisieren, indem sie -wie schon erwähnt- zwischen zwei Revieren pendelten. Somit ist die Anzahl der Weibchen in einem Männchenrevier durch die Größe der Weibchengruppe, die Anzahl der Weibchengruppen und deren räumlicher Verteilung sowie die Kapazität der Männchen begrenzt.

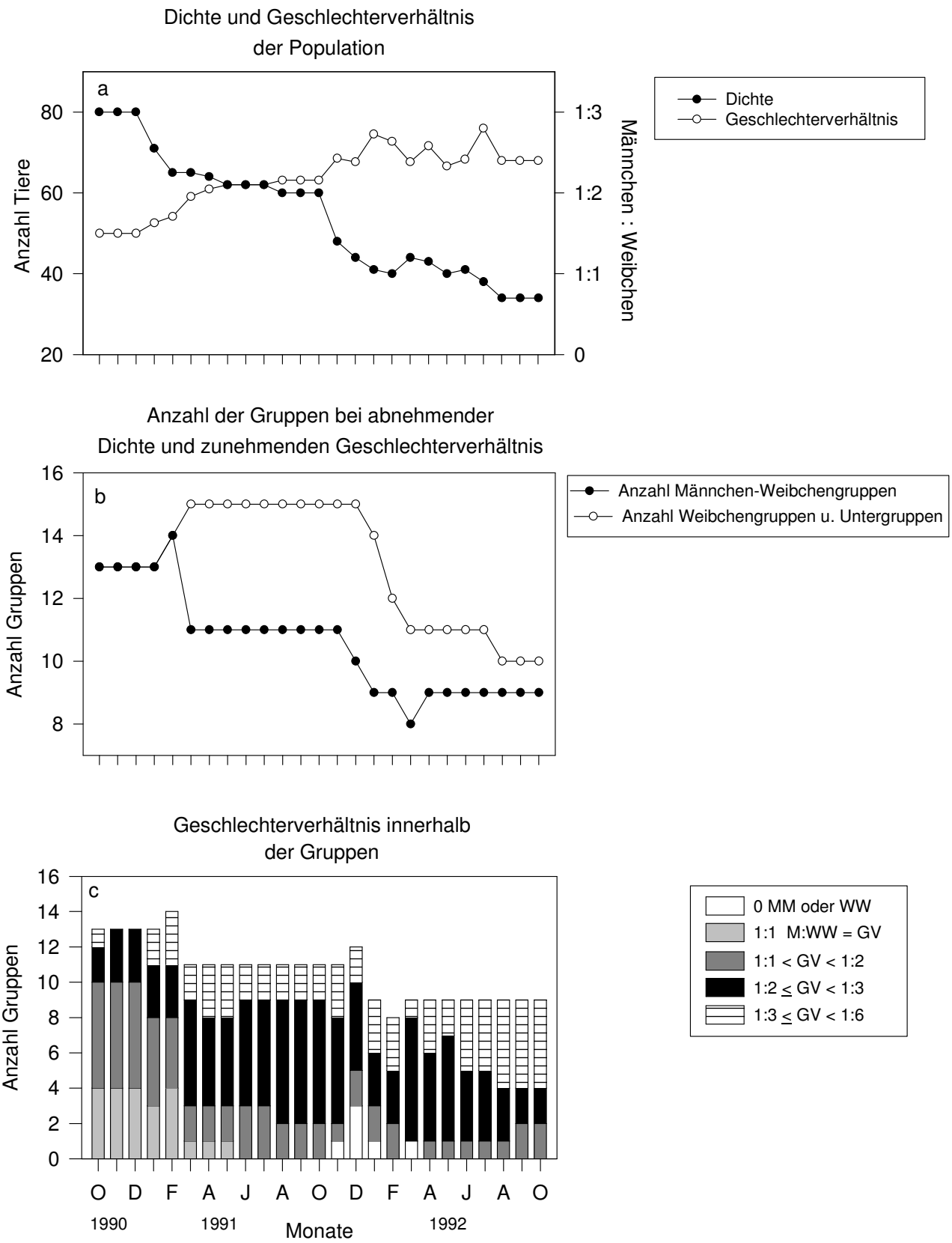


Abb. 52 a-c: a) abnehmender Dichte und zunehmendem Geschlechterverhältnis der Population b) Anzahl der Männchen-Weibchen- und Weibchengruppen c) Geschlechterverhältnis innerhalb der Gruppen: Die Anzahl der Gruppen (52 b) entspricht nur in etwa der Anzahl der Männchen-Weibchengruppen (52 c), da in Abb. 52 c auch eingeschlechtliche (ohne Männchen bzw. Weibchen) berücksichtigt wurden (Geschlechterverhältnis (GV) = 0)

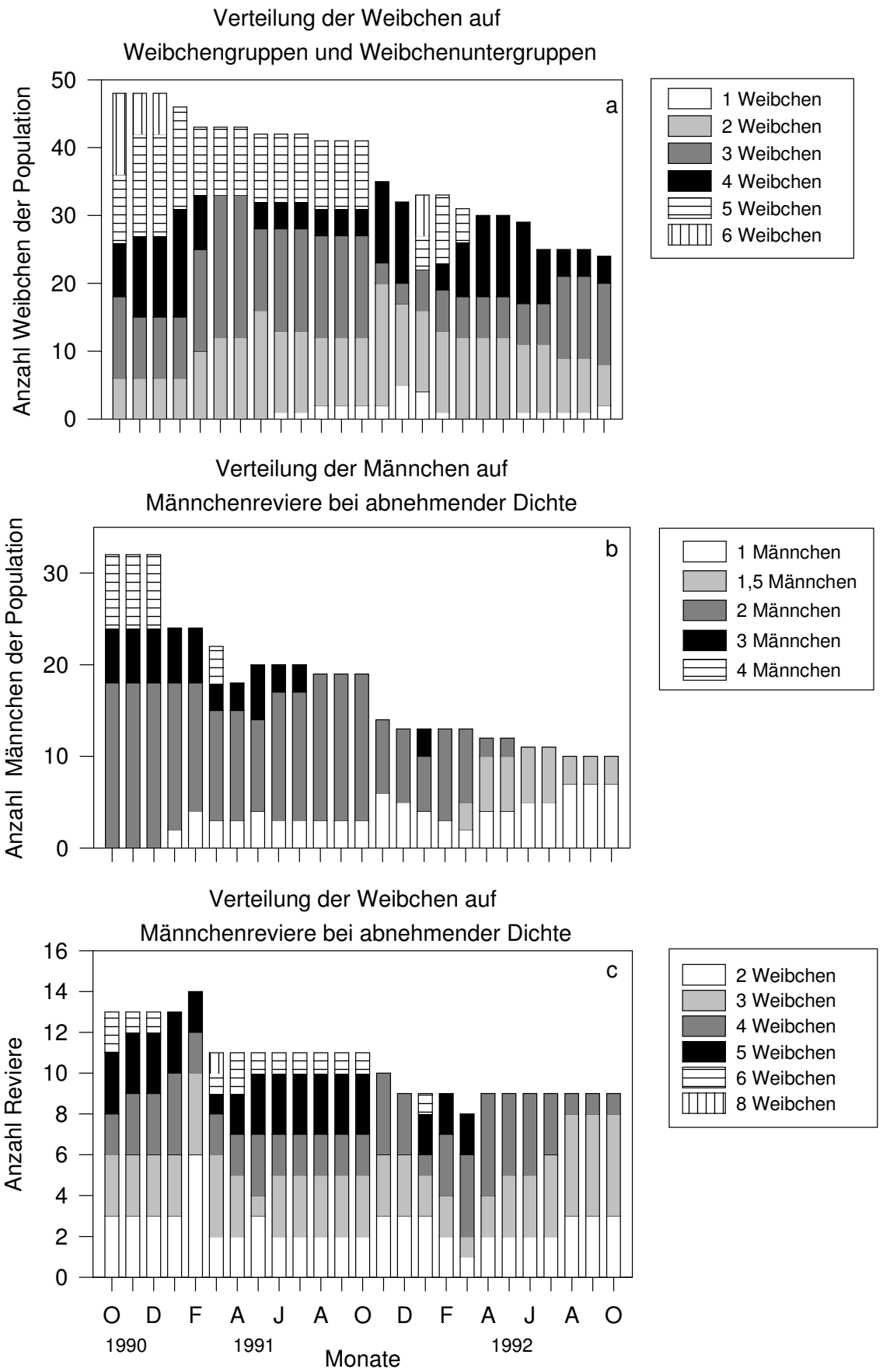


Abb. 53 a-c: Verteilung der Tiere auf Gruppen unterschiedlicher Größe und Reviere bei abnehmender Dichte und zunehmenden Geschlechterverhältnis.

3.2.4. Zusammenfassung: Das Verhältnis von Dichte und Geschlechterverhältnis bestimmt, welche Gruppenstrukturen und Gruppenzusammensetzungen sich über die Reproduktionsperiode konstituieren. Soziale Mechanismen wie Reviervergrößerung, Untergruppenbildung, Gruppenspaltung, sowie die Abwanderung einzelner Individuen regulieren hierbei die Anzahl, Zusammensetzung und Größe einer Gruppe. Ein Wandel in der Gruppenstruktur, wie die Bildung und Auflösung von Untergruppen geht einher mit Verhaltensveränderungen von Weibchen und Männchen (s. Hüteverhalten).

3.3. Einfluß von Dichte und Gruppenzusammensetzung auf das Verhalten der Tiere und die Distanzen zueinander im Frühjahr

Das Verhältnis von Dichte und Geschlechterverhältnis beeinflußt Gruppenstruktur und -zusammensetzung und damit das Verhalten der Tiere innerhalb der Population. Im Folgenden soll der Einfluß der Faktoren Dichte, Gruppenzusammensetzung und -größe auf das Verhalten der Tiere der einzelnen Gruppen dargestellt werden. Hierbei soll auch der Einfluß einzelner Faktoren gewichtet werden.

3.3.1. Einfluß von Dichte, Gruppengröße und Gruppenzusammensetzung auf das agonistische Verhalten und die Gebietsgröße von Weibchen

In beiden Jahren war die Mehrzahl der Weibchen auf kleine Gruppeneinheiten verteilt (Abb. 53 a) Die Integration von jungen Weibchen, sowie die Ab- und Einwanderung von adulten Weibchen bewirkte, daß sich einzelne größere Gruppen mit 4-5 Weibchen bildeten.

Die Gruppengröße beeinflußte das agonistische Verhalten der Weibchen wesentlich. Die Weibchen großer Gruppen (4-5 Weibchen) zeigten mehr agonistisches Verhalten als Weibchen aus kleinen Gruppen (2-3 Weibchen). (Abb. 55 a). Vergleicht man Gruppen mit gleicher Gruppengröße wie 2-3-Weibchen Gruppen, so waren Weibchen bei hoher Dichte in mehr agonistisches Verhalten involviert als bei niedriger (Abb. 55 b).

Unterscheidet man weiter zwischen aggressivem und defensivem Anteil des agonistischen Verhaltens, so war die Aggression innerhalb einer Gruppe abhängig vom Rang der Individuen, der Gruppengröße und von der Dichte (Abb. 56). Im defensiven Verhalten ist keine lineare rangabhängige Beziehung zu beobachten. In großen Gruppen (4-5 Weibchen) entfällt der Großteil des defensiven Verhaltens auf die jeweils Rangletzten. Allerdings können auch β-Weibchen in 2er Gruppen mit extrem kleinen Gebieten ähnlich oft gejagt werden wie Rangletzte großer Gruppen mit viel Raum (Abb. 56).

In der Regel nimmt die Größe des Gruppengebietes mit der Anzahl der Weibchen pro Gruppe bei hoher und niedriger Dichte zu (Abb. 54: hohe Dichte: R_{Sp} = 0,80; p = 0,003 n = 3; niedrige Dichte: R_{Sp} = 0,64; p = 0,032 n = 3).

Neben dem Raum kann die Gruppenzusammensetzung und die Geschichte der Gruppe eine weit wesentlichere Rolle für die Aggression spielen. Bei niedriger Dichte setzten sich einige Gruppen aus hinzugewanderten gruppenfremden Tieren zusammen. Anhand der Verteilung der Aggression innerhalb der Gruppen kann hierbei zwischen gewachsenen "harmonischen" und neu zusammengesetzten "disharmonischen" Gruppen unterschieden werden (Abb. 57)

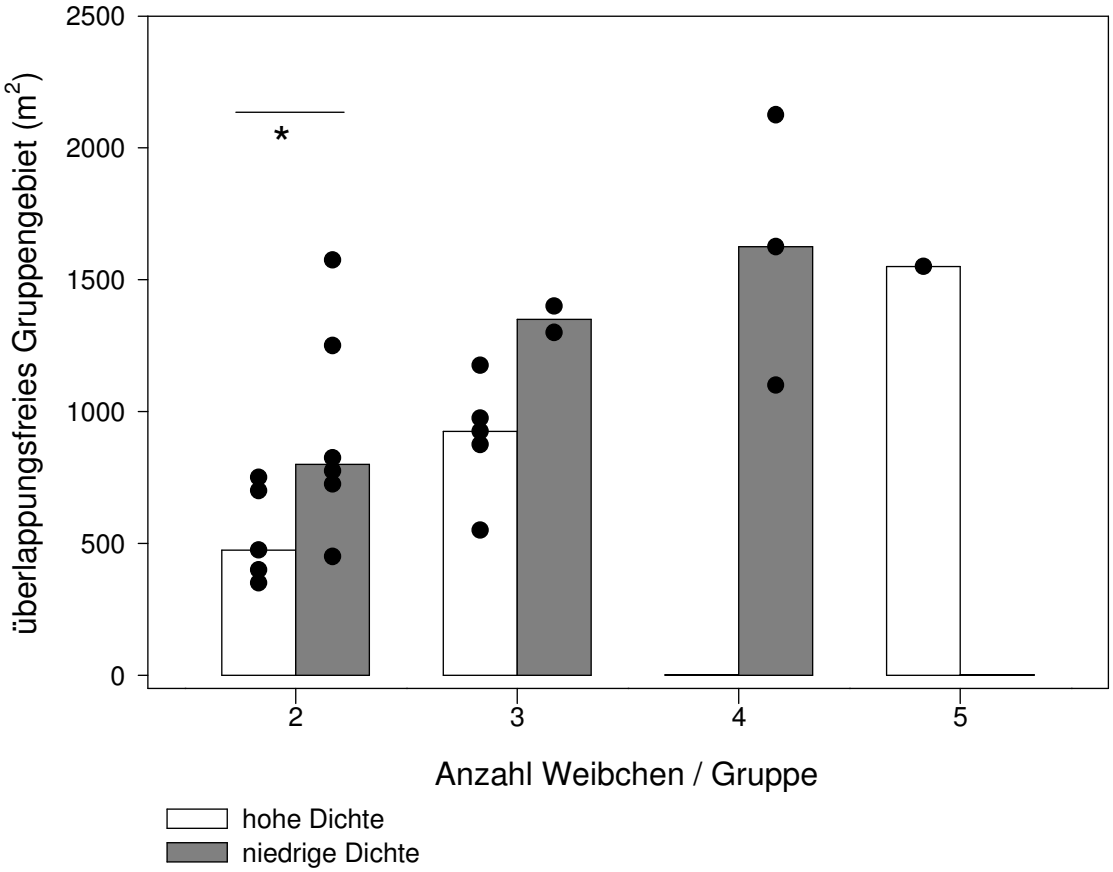


Abb. 54: Einfluß von Dichte und Gruppengröße auf die Größe von überlappungsfreien (mit gruppenfremden Weibchen) Gruppengebiete im Frühjahr: Balken geben die Mediane und Punkte die Einzelwerte an. Mann u.Whitney

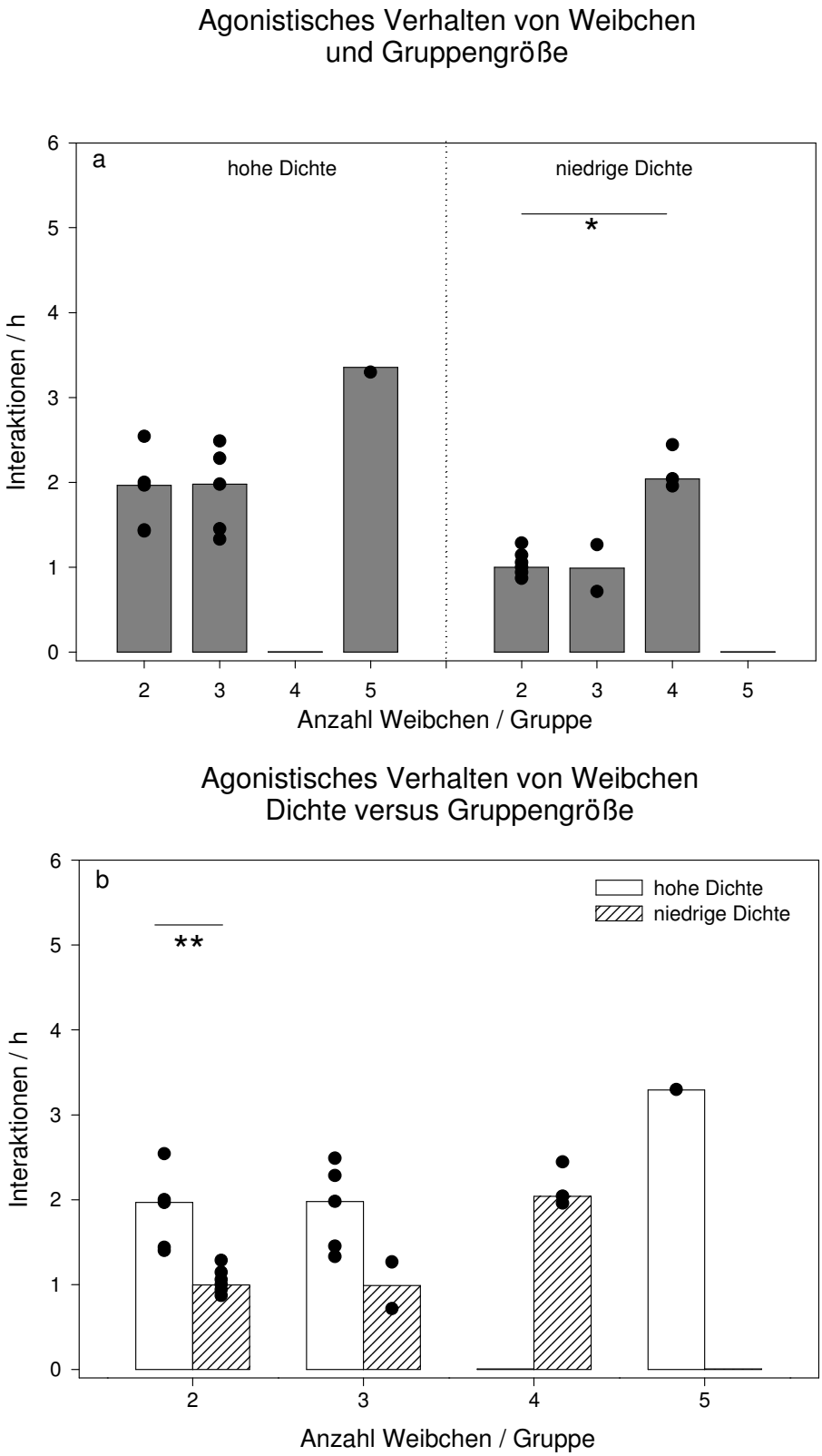


Abb. 55 a-b: Einfluß von Dichte und Gruppengröße auf das agonistische Verhalten der Weibchen im Frühjahr. Balken geben die Mediane und Punkte die gemittelten Einzelwerte der Gruppen an. a) Kruskal Wallis H-Test niedrige Dichte: $p < 0{,}05$ mit anschließendem Mann u. Whitney U-Test, b) Mann u. Whitney U-Test.

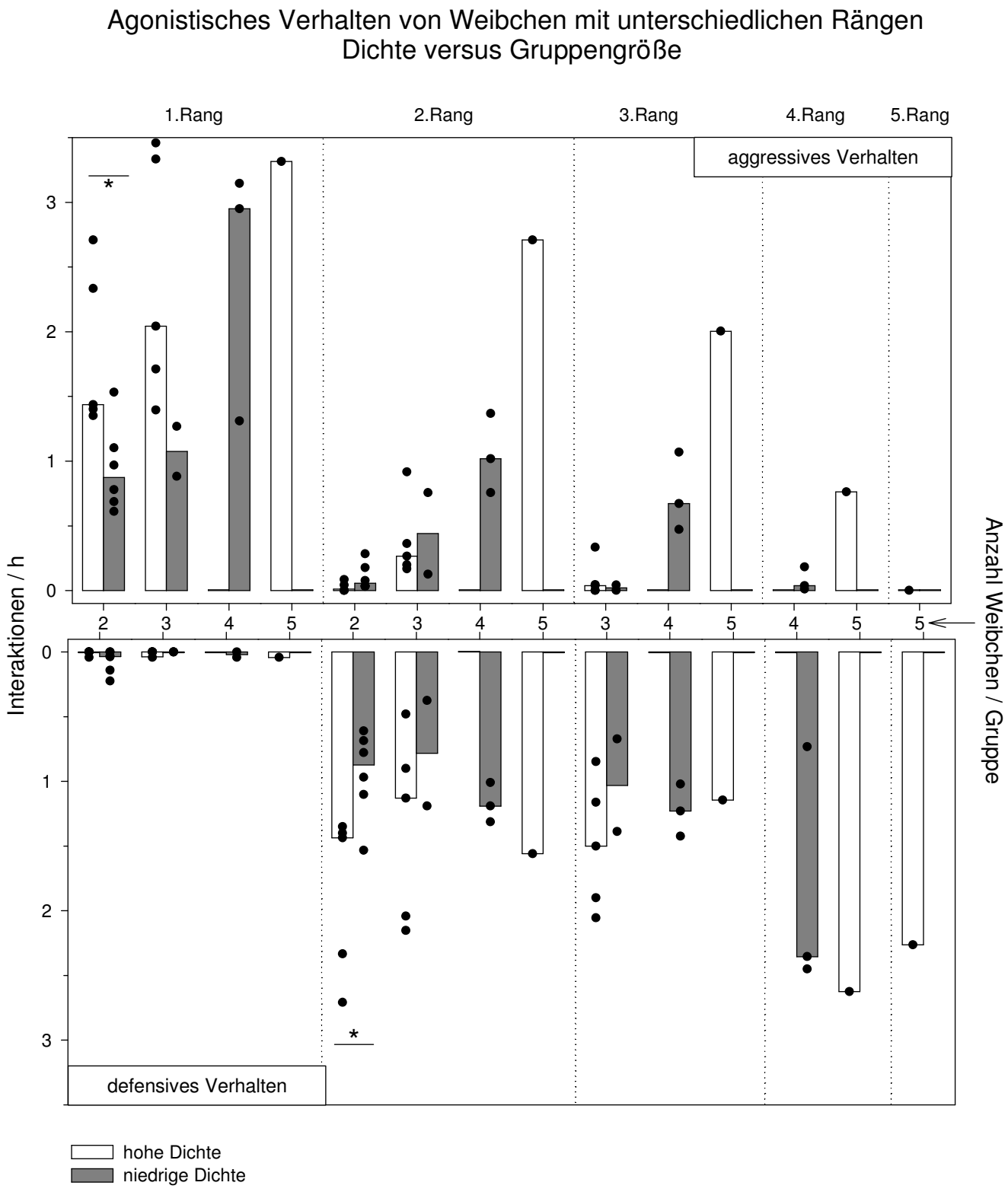


Abb. 56: Einfluß von Dichte und Gruppengröße auf das aggressive und defensive Verhalten in Abhängigkeit vom Rang der Weibchen im Frühjahr. Balken geben die Mediane und Punkte die Einzelwerte an. Mann - Whitney U-Test.

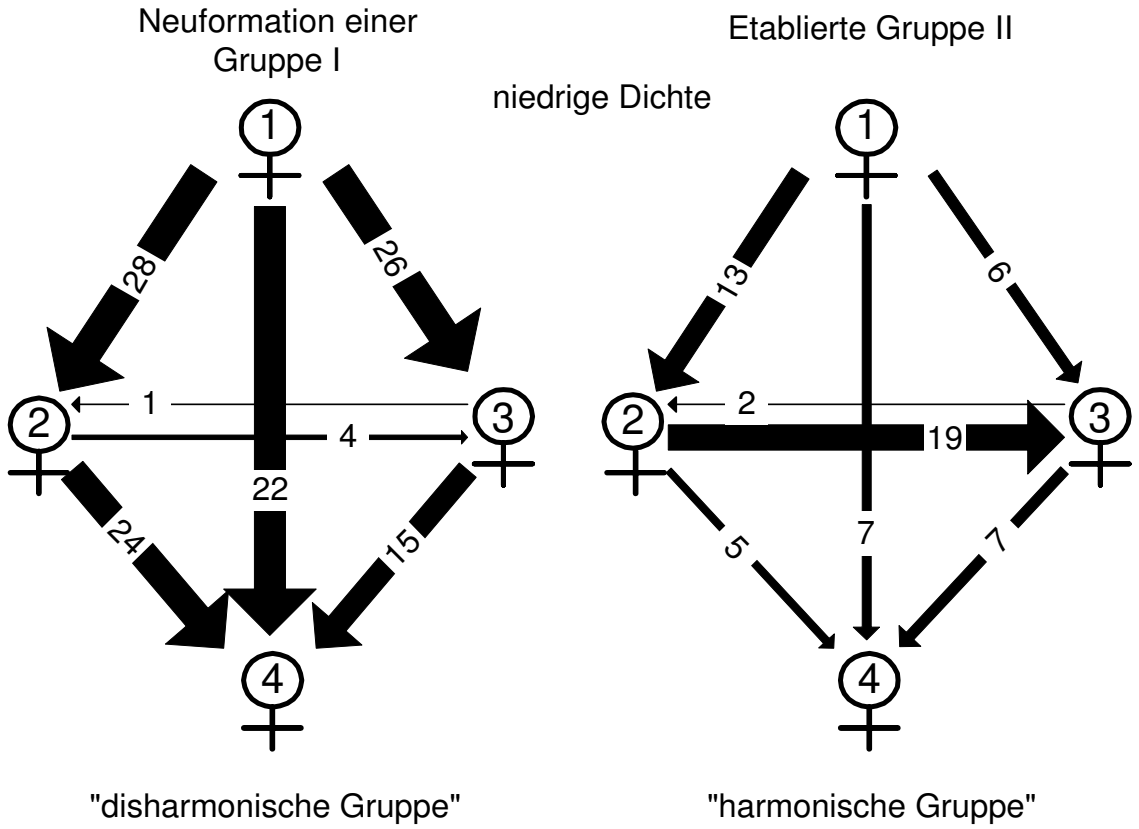


Abb. 57: Soziogramm einer kürzlich zusammengesetzten und einer gewachsenen Weibchengruppe bei niedriger Dichte Pfeilspitzen sind auf gejagte bzw. ausweichende Weibchen gerichtet, die Zahlenwerte geben die gezählten Verhaltensweisen im Frühjahr wieder. Zahlen innerhalb der Weibchensymbole entsprechen den Rängen. Weiteres im Text.

Ein Beispiel soll dies verdeutlichen (Abb. 57): Gruppe I setzte sich aus einem ortsansässigen Weibchen und drei eingewanderten Weibchen zusammen, die alle gleichaltrig waren (3Jahre) Zwei der eingewanderten Weibchen (Weibchen 2 u. 3) kannten sich schon aus dem Vorjahr und zeigten kaum aggressives Verhalten gegeneinander. Das ursprünglich dominante Weibchen der beiden eingewanderten Tiere ordnete sich dem ortsansässigen unter und nahm den zweiten Rang ein. Entsprechend nahm das ursprünglich zweitrangige Weibchen den dritten Rang ein. Die Weibchen des zweiten und dritten Ranges jagten sich kaum. Das dominante Weibchen musste sich mit viel mehr aggressivem Verhalten gegenüber den niederrangigeren Weibchen behaupten als das dominante Weibchen der gewachsenen Vergleichsgruppe II. Auf das hinzugewanderte rangletzte Weibchen (Weibchen 4) der Gruppe I war insgesamt die meiste Aggression gerichtet. Das rangletzte Weibchen war im Vorjahr noch ein dominantes Tier.

In der Vergleichsgruppe II war das rangletzte Weibchen (Weibchen 4) erst ein Jahr alt, als es sich in der Gruppe integrierte und ging den älteren Weibchen der Gruppe (von drei Jahren) aus dem Weg.

Selbst bei niedriger Dichte kann es also aufgrund der Gruppenzusammensetzung und der individuellen Lebensgeschichte zu einem hohen Aggressionsniveau kommen. So jagte das dominante Weibchen der "disharmonischen" Gruppe trotz eines sehr großen Gebietes (2125 m^2) die rangniedrigen Weibchen dreimal sooft wie das α-Weibchen der "harmonischen" Gruppe mit einem Gruppengebiet von nur 1600 m^2. Diese hohe Aggression kann gegebenenfalls sogar zum Tod des dominanten Weibchens führen. So verstarb das dominante Weibchen der Gruppe I im Juni kurz nach den heftigen Auseinandersetzungen während der ersten Hälfte der Reproduktionsperiode.

3.3.1. Zusammenfassung: Die Gruppengebietsgröße nimmt mit der Anzahl der Weibchen pro Gruppe und abnehmender Dichte zu. Agonistisches Verhalten innerhalb der Gruppe ist gruppengrößen- und dichteabhängig. Die Häufigkeit offensiven Verhaltens ist rang-, gruppengrößen- und dichteabhängig, während im defensiven Verhalten keine so deutliche rangabhängigen Beziehungen festzustellen sind. Die quantitative Verteilung der Aggression innerhalb der Gruppen kann von der Lebensgeschichte der Individuen (z.B. neu zusammengesetzt oder etabliert) überlagert sein.

3.3.2. Einfluß von Dichte und Gruppenzusammensetzung auf das Verhalten der Männchen

Männliche Wildkaninchen versuchen eine möglichst große Anzahl von Weibchen zu monopolisieren. Dies können sie über verschiedenen Wege erreichen, indem sie a) abwandern und eine Gruppe übernehmen, b) ihr Revier erweitern oder c) innerhalb einer Gruppe in der Hierarchie aufsteigen. Wichtigster Faktor ist hierbei der Rang und die Anzahl der Weibchen pro Gruppe. Dominante Männchen zeugen den Großteil des Nachwuchses. Subdominante Männchen können in eine große Weibchengruppe abwandern und / oder eine Präferenz für bestimmte Weibchen ausbilden. Da Weibchen postpartum gedeckt werden, wirkt sich die Synchronisation des Wurftermins zusätzlich erschwerend auf die Monopolisierung durch ein Männchen aus. Je nach Dichte und Geschlechterverhältnis der Population kommen daher verschiedene Taktiken zum tragen.

Zu Beginn der Reproduktionsperiode konstituiert sich die Gruppenzusammensetzung. Männchen versuchen die Weibchen zu monopolisieren. Dies erreichen sie primär über drei Verhaltensweisen, der Verteidigung eines Reviers gegenüber benachbarten Revierbesitzern, dem Verjagen von subdominanten Männchen innerhalb des Revieres und dem Hüteverhalten gegenüber ihren Gruppenweibchen. Ein vierter Verhaltenskomplex ist das Werbeverhalten,

das in diesem Vergleich nicht einbezogen wurde, da es sich aus vielen verschiedenen Verhaltensweisen (wie „Anharnen“, „Treiben“ und „Umkreisen“) zusammensetzt, zudem fast nur dann auftrat, wenn das Weibchen im Östrus war und daher vermutlich nicht der „Kontrolle“ über Weibchen dient.

3.3.2.1. Gruppenvergleich bei hoher Dichte

a) Verhalten dominanter Männchen (Abb. 58 a)

In Gruppen mit nur einem Männchen zeigten die Männchen ausschließlich Territorialverhalten (es mußten keine subdominante Männchen verjagt werden). Im Gegensatz dazu jagte das dominante Männchen der einzigen Drei-Männchengruppe am häufigsten von allen Gruppenkonstellationen, während es nur sehr wenig Territorialverhalten zeigte. Überlagert wurden „Jagen“ und Territorialverhalten vom Hüteverhalten, das bei großen Weibchengruppen (5-6 Weibchen) die meiste Zeit des dominanten Männchens in Anspruch nahm.

b) Verhalten subdominanter Männchen (Abb. 58 b)

Unterlegene Männchen zeigten keinerlei offensives Verhalten innerhalb der Gruppen. Aggression war nur gegen Männchen der Nachbargruppe (territorial) gerichtet. Subdominante Männchen zeigten in Gruppen mit 4 oder mehr Weibchen mindestens doppelt soviel Hüteverhalten als in Gruppen mit 3 oder weniger Weibchen. Subdominante Männchen wurden von dominanten Männchen durch "Jagen" von Gruppenweibchen ferngehalten. Das Jagen unterscheidet sich hierbei in der Intensität (Verfolgungen von 2 - 30m und von 5 – 120 sec). Insbesondere zu Beginn der Reproduktionsperiode kann es hierbei in Kämpfen eskalieren. Für eine Abschätzung des Verhältnisses von rangerstem zu rangzweitem Männchen ist das Ausweichen in fremde Territorien, bei denen das subdominante Männchen in der Regel von den benachbarten Revierbesitzern sofort verjagt wird, ein gutes Maß. So stand das zweitrangige Männchen in einer Gruppe mit nur zwei Weibchen in einem sehr kleinen Revier unter dem stärksten Druck. Es hatte kaum Zugang zu den Weibchen und wurde innerhalb und außerhalb des Revieres sehr häufig gejagt. Zusätzlich grenzte es das Revier durch ritualisiertes Territorialverhalten, wie „Parallellaufen“ an der Reviergrenze ab. In einem zweiten Fall, in einer Gruppe mit 5 Weibchen schien das subdominante mehrjährige Männchen sehr schwach. Es wich den unmittelbaren Konfrontationen innerhalb des gruppeneigenen Revieres aus, verteidigte das Revier kaum und floh weit in die Gebiete benachbarter Reviere. Dieses Männchen konnte zuletzt einem benachbarten Revierbesitzer nicht mehr ausweichen und starb nach ständigen Attacken (Beißen, Treten mit den

Hinterläufen), nachdem es sich aufgrund einer Lähmung nicht mehr fortbewegen konnte. Dies ist allerdings der einzige Fall, in dem beobachtet werden konnte, daß Männchen ein anderes physisch umbrachte. In der Regel zogen sich Tiere, die zu schwach (und zu alt) waren, ein Revier zu verteidigen, in ein nicht umkämpftes Gebiet zurück und setzten sich so keiner Konfrontation mehr aus.

In der Gruppe mit drei Männchen wurden das β- Männchen häufiger gejagt als das drittrangige Männchen und zeigte mehr Territorial- und Hüteverhalten als das drittrangige Männchen.

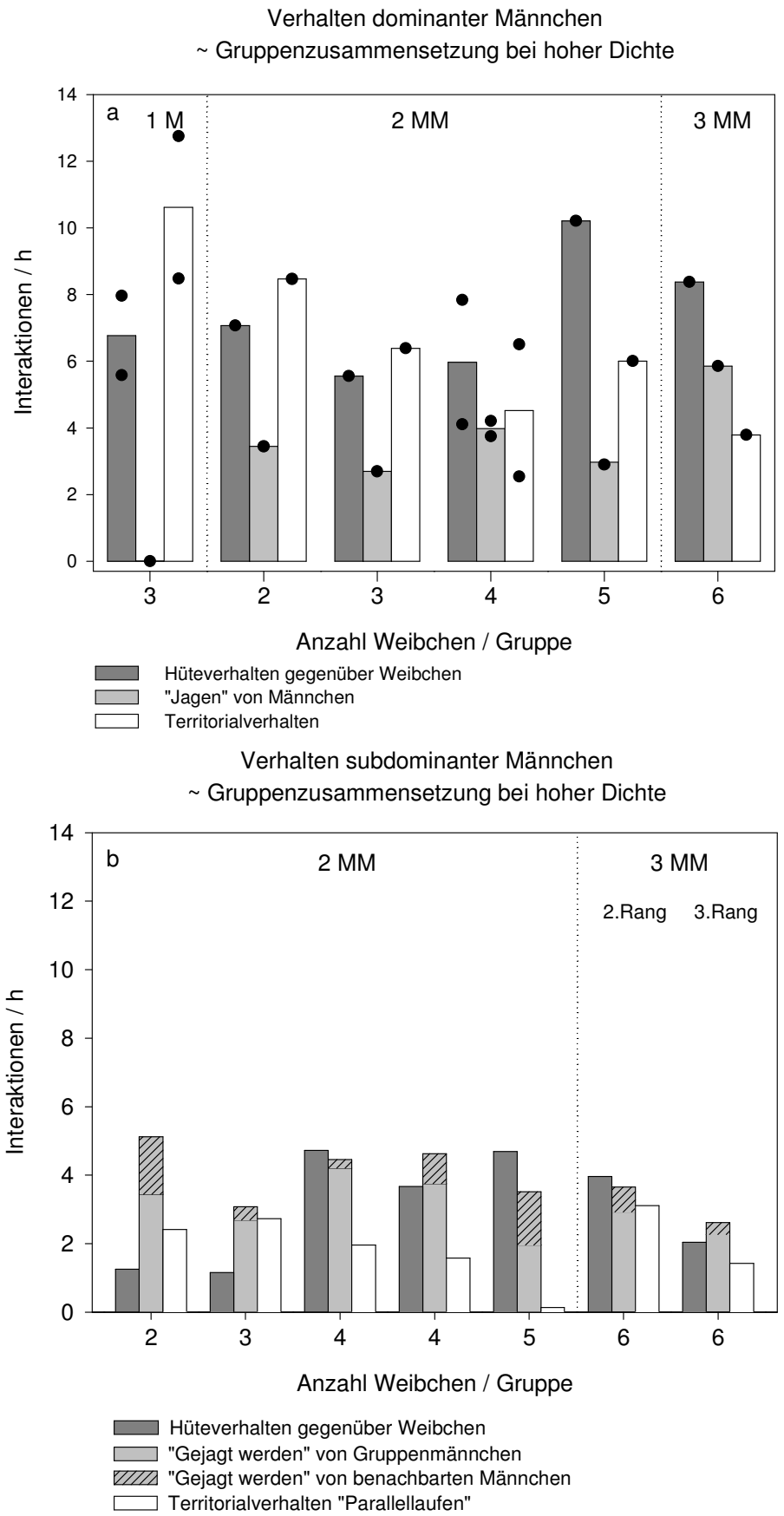


Abb. 58: Einfluß der Gruppenzusammensetzung auf das Verhalten a) dominanter und b) subdominanter Männchen bei hoher Dichte im Frühjahr: a) Balken geben die Mediane und die Punkte die Einzelwerte an. b) Balken geben die Einzelwerte an.

3.3.2.2. Gruppenvergleich bei niedriger Dichte

a) Verhalten dominanter Männchen (Abb. 60 a)

Auch bei niedriger Dichte war das Jagen in Gruppen mit mehr als einem Männchen häufiger als das Territorialverhalten. So zeigten dominante Männchen in Gruppen mit mehr als einem Männchen weniger Territorialverhalten als in Ein-Männchengruppen (Abb. 59), während Subdominante zusätzlich Territorialverhalten übernahmen.

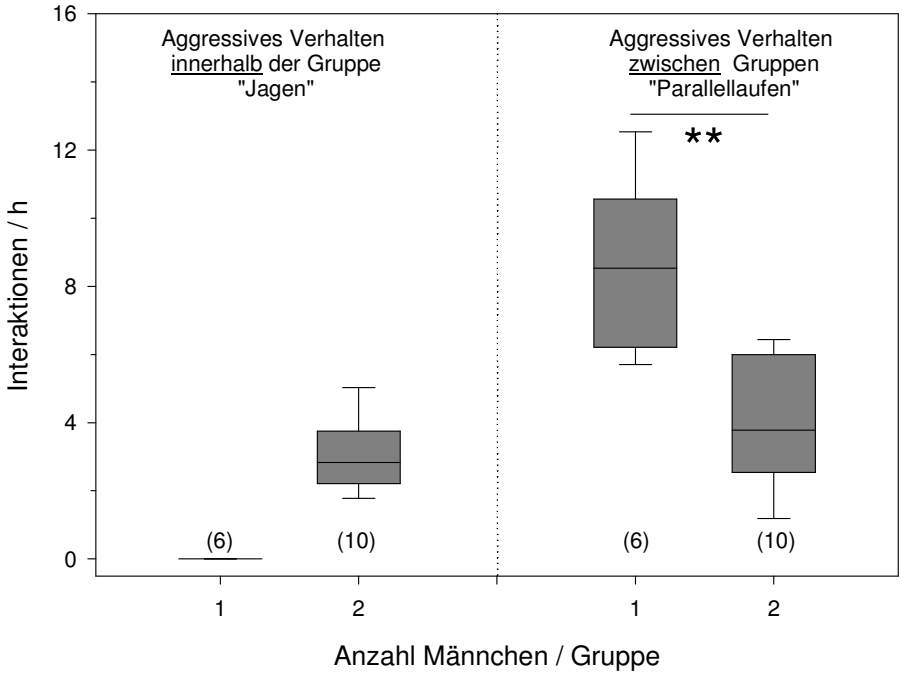


Abb. 59: Aggressives Verhalten dominanter Männchen innerhalb und zwischen den Gruppen in Abhängigkeit von der Anzahl der Männchen pro Gruppe. Boxplots mit Medianen, Quartilen und Percentilen. Mann - Whitney U-Test.

Die eine Drei-Männchengruppe ist hierbei aber nicht mit der Drei-Männchengruppe bei hoher Dichte zu vergleichen, da in diesem Fall das dominante Männchen zwei räumlich getrennte Reviere mit jeweils 2 und 4 ortsansässigen Weibchen beanspruchte. In beiden Revieren behauptete es sich durch Jagen gegenüber jeweils einem dort ansässigen Männchens. Im zweiten Revier mit 4 Weibchen jagte das dominante Männchen den Subdominanten deutlich häufiger als in seinem ursprünglichen Revier mit nur zwei Weibchen. Entsprechend der Anzahl der Weibchen zeigte es mehr Hüteverhalten.

In der Gruppe, in der nicht das dominante Männchen, sondern das Subdominante zwischen zwei Gruppen pendelte, waren in den jeweiligen Revieren unterschiedliche Häufigkeiten des Territorialverhaltens, Jagens der dominanten Männchen und des Hüteverhaltens gegenüber den Weibchen zu beobachten, was an der unterschiedliche Lage der Reviere und dem Verhalten der Weibchen gelegen haben könnte. D.h.: Bei der gleichen Gruppenkonstellation

kann es aufgrund unterschiedlicher Habitate oder den jeweiligen gruppenbedingten sozialen Beziehungen zu unterschiedlichen Verteilungen in der Häufigkeit bestimmter Verhaltensweisen kommen, die sich, obwohl qualitativ unterschiedlich, in der Summe untereinander in etwa entsprechen.

b) Verhalten subdominanter Männchen (Abb. 59 b)

In einer einheitlichen 2-Männchengruppe mit vier Weibchen verhielt sich das subdominante Männchen territorialer als das dominante Männchen. Dies könnte daran gelegen haben, daß das dominante Männchen offensichtlich entkräftet war und in der zweiten Hälfte der Reproduktionsperiode verstarb.

In der Gruppe in der das dominante Männchen 2 Weibchengebiete mit 2 und 4 Weibchen besaß und sich daher nur zur Hälfte seiner Zeit in einem seiner beiden Reviere befand, verhielten sich die subdominanten Männchen fast wie dominante. Das subdominante Männchen mit nur zwei Weibchen war hierbei territorialer als das subdominante Männchen mit vier Weibchen. Letzteres zeigte mehr Hüteverhalten und wurde entsprechend vom dominanten Männchen häufiger gejagt (2 x pro Stunde). Hierbei ist zu betonen, daß das dominante Männchen nur 50 % der Zeit da war, so dass bezogen auf die Anwesenheit der Wert doppelt so hoch liegt.

Das Satellitenmännchen, das zwischen zwei Revieren (Revier 3+4) pendelte, wurde insgesamt am häufigsten gejagt. Die Aggression verteilte sich auf zwei dominante Männchen gleichmäßig. Bedingt durch die Konfrontation mit zwei dominanten Männchen war kaum Hüteverhalten des subdominanten Männchens gegenüber den Weibchen zu registrieren.

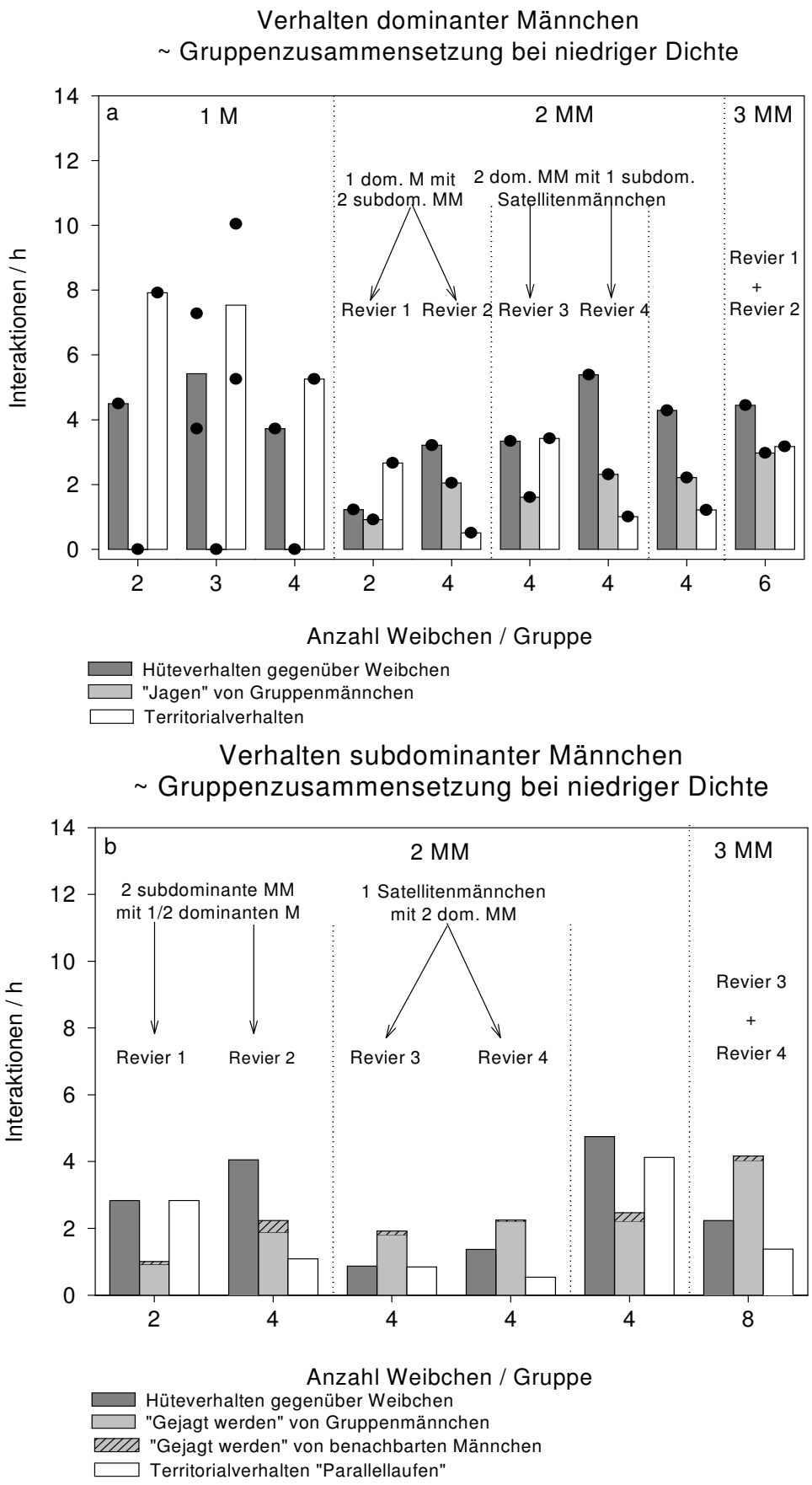


Abb. 60: Einfluß der Gruppenzusammensetzung auf das Verhalten a) dominanter und b) subdominanter Männchen bei niedriger Dichte im Frühjahr. a) Balken geben die Mediane und die Punkte die Einzelwerte an. b) Balken geben die Einzelwerte an.

3.3.2. Zusammenfassung: Die Kontrolle der Männchen über Weibchen kann nicht nur anhand einer Verhaltensweise wie z.B. dem Jagen zwischen Männchen abgeschätzt werden; vielmehr müssen die einzelnen Verhaltensweisen „Jagen“, Territorial- und Hüteverhalten untereinander in Beziehung zur bestehenden Dichte sowie der daraus resultierenden Gruppenzusammensetzung gesetzt werden.

Eine abnehmende Dichte bewirkte eine Reduktion der Anzahl der Männchen in den Gruppen, wodurch das Territorialverhalten für den einzelnen Revierbesitzer anstieg, während innerhalb der Gruppen die Aggression sank. Andererseits existierten bei hoher Dichte mehr Gruppen mit vielen Weibchen. Da das Hüteverhalten gegenüber Weibchen u.a. von der Anzahl der Weibchen abhängt, war es bei dominanten Männchen bei hoher Dichte deutlich erhöht. Aber auch in kleinen Gruppen mit 2-3 Weibchen war das Hüteverhalten der Männchen bei hoher Dichte häufiger als bei niedriger. Das Hüteverhalten ist somit nicht nur von der Anzahl der Weibchen abhängig, sondern auch ein Ergebnis der größeren Konkurrenz zwischen Männchen bei hoher Dichte.

Bei niedriger Dichte wurde die direkte Konkurrenz in einzelnen Gruppen vermieden, so pendelten ein dominantes sowie ein subdominantes Männchen zwischen zwei Revieren. In der Summe führte dies jedoch im Vergleich zu ortstreuen einzelnen Revierbesitzern bei vergleichbaren Hüteverhaltenhäufigkeiten - zu einer Reduktion des Territorialverhaltens sowie einer Zunahme des "Jagens" bzw "Gejagt-werdens".

3.3.3. Einfluß von Dichte und Gruppenzusammensetzung auf das Verhalten zwischen Männchen und Weibchen

Männliche Wildkaninchen maximieren die Anzahl ihrer Weibchen durch Reviererweiterung, Revierübernahme und Abwanderung in Gruppen mit vielen Weibchen. Die individuelle Beziehung zu bestimmten Weibchen innerhalb der Gruppe kann eine weitere wichtige Rolle zur Monopolisierung von Weibchen spielen. Es scheint keine unmittelbare Beziehung zwischen Hüte- und Werbeverhalten zu bestehen, vielmehr steht das Werbeverhalten in Beziehung zum Östrus der Weibchen. Zwar wurde Werbeverhalten auch außerhalb des Östrus beobachtet, aber niemals so häufig wie in der Zeit, wenn Weibchen gerade geworfen hatten. In einigen Gruppen wurde mehr Werbeverhalten gezeigt als in anderen Gruppen. Dabei scheint das Zusammenspiel und Verhältnis der vier Verhaltenskomplexe Werbeverhalten, Hüteverhalten, agonistisches Verhalten innerhalb der Gruppe und das Territorialverhalten gegenüber gruppenfremden Tieren eine wichtige Rolle spielen. Weitere wichtige Faktoren

sind die Anzahl der Weibchen innerhalb der Gruppe, die räumliche Verteilung ihrer Wurfbaue und das agonistische Verhalten der Weibchen untereinander. Daher ist es sehr schwierig, die Bedeutung von häufigem Werbeverhalten im Verhältnis zu anderen Verhaltensweisen abzuschätzen. Gruppenintern kann man aber Schlüsse auf den Zugang zu Weibchen und die Präferenzen von Männchen für bestimmte Weibchen ziehen. Da ranghohe Weibchen einen höheren Reproduktionserfolg haben (siehe Kap. 5.3.2), soll hier überprüft werden, ob die Präferenzen für bestimmten Weibchen den jeweiligen Rängen der Tiere entsprechen.

Gruppenvergleich (Abb. 61 - 62)

Weder bei hoher noch bei niedriger Dichte hatten Männchen eine rangspezifische Präferenz für Weibchen. In einigen Gruppen waren Hüte- und Werbeverhalten dominanter oder subdominanter Männchen fast gleichmäßig auf alle Weibchen verteilt. (Abb. 61: hohe Dichte: Gr.I,IV,V; Abb. 62: niedrige Dichte: Gr.I,IV,V). Subdominante Männchen wurden bei hoher Dichte in kleinen Gruppen mit 2-3 Weibchen fast ganz vom Zugang zu den Gruppenweibchen ausgeschlossen (Abb. 61: Gr. III, IV); in größeren Gruppen zeigten sie Präferenzen für bestimmte Weibchen. Sie interagierten hierbei mit einzelnen Weibchen genauso viel und z.T. sogar häufiger als die dominanten Männchen (Abb. 61: Gr.V-VIII). Andererseits konnten subdominante Männchen durch das dominante Männchen auch von bestimmten Weibchen fern gehalten werden (Abb. 61: Gr.VI; Abb. 62: Gr.V). Derartige Präferenzen der Männchen für bestimmte Weibchen waren oft ein Ergebnis einer Vorgeschichte und können als Bindungen interpretiert werden (siehe Kap. 4).

Bei niedriger Dichte (Abb. 62) pendelten ein subdominantes (Gr.V-VI) und ein dominantes Männchen (Gr.VIII a -b) zwischen zwei Revieren. Das subdominante Satellitenmännchen (Gr.V-VI) wurde von den beiden dominanten Männchen der jeweiligen Gruppen ganz verdrängt und hatte in beiden Gruppen kaum Zugang zu den Weibchen.

Im Fall des dominanten Männchens mit zwei räumlich getrennten Revieren (Abb. 62: Gr. VIII a-b) interagierte dieses jedoch mit den meisten Weibchen weniger als die jeweiligen ortstreuen subdominanten Männchen. In diesem Fall handelte es sich um eine zeitlich-räumliche Dominanz. Auch hier bildeten sowohl das dominante wie auch die beiden subdominanten Männchen deutliche Präferenzen zu bestimmten Weibchen aus (bzw. dem dominanten Männchen gelang es nur unvollständig die Weibchen zu monopolisieren.)

Nur in Gruppe VII (Abb. 62) konnte sich das subdominante Männchen gegenüber dem dominanten Männchen vollständig behaupten, was an dessen Alter oder der Kondition gelegen haben mag, wie aus dem im Mai erfolgten Exitus des dominanten Männchens geschlossen werden kann.

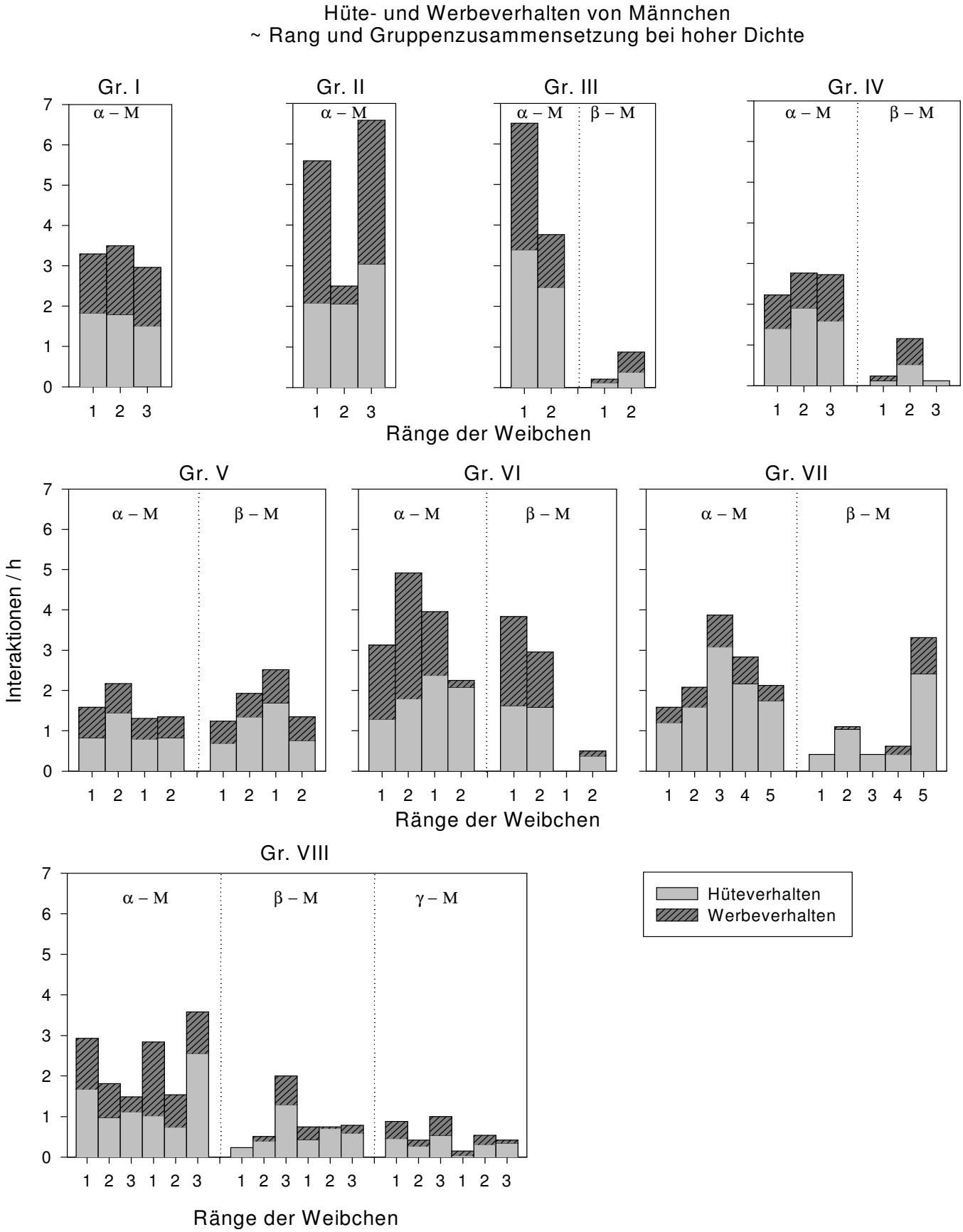


Abb. 61: Einfluß von Rang und Gruppenzusammensetzung auf das Hüte- und Werbeverhalten der Männchen bei hoher Dichte im Frühjahr. Innerhalb der Männchen-Weibchengruppen können, bedingt durch Weibchen-Untergruppen, Weibchen mit gleichen Rängen vorkommen. α,β, und γ geben die Ränge der Männchen an.

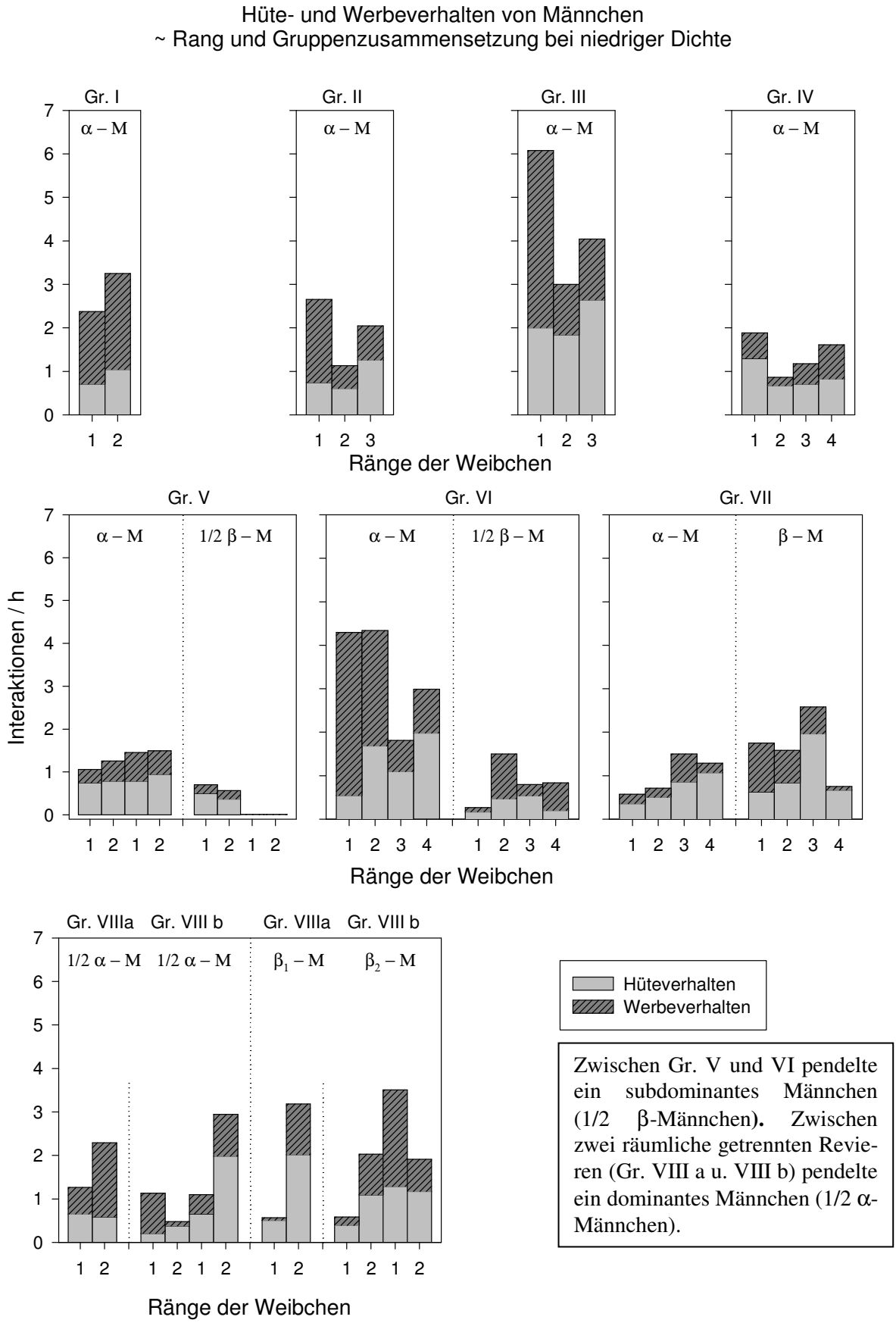


Abb. 62: Einfluß von Rang und Gruppenzusammensetzung auf das Hüte- und Werbeverhalten der Männchen bei niedriger Dichte im Frühjahr. Innerhalb der Männchen-Weibchengruppen können, bedingt durch Weibchen-Untergruppen, jeweils 2 Weibchen mit gleichen Rängen vorkommen. α,β, und γ geben die Ränge der Männchen an.

3.3.3. Zusammenfassung: Hüte und Werbeverhalten sind gute Indizien für Präferenzen von Männchen für bestimmte Weibchen. Insgesamt interagieren dominante Männchen mehr mit Weibchen als Unterlegene. In großen Gruppen können subdominante Männchen durchaus mit einzelnen Weibchen genauso oft und sogar mehr als dominante Männchen interagieren. Dies äußert sich nicht nur im über die gesamte Beobachtungszeit kontinuierlich gezeigten Hüteverhalten, sondern auch im Werbeverhalten zum Zeitpunkt des Östrus der Weibchen.

3.3.4. Einfluß der Dichte und Gruppenzusammensetzung auf die Distanzen zwischen Männchen und Weibchen (Abb. 63 a-b)

Dominante Männchen hielten sich bei hoher Dichte signifikant häufiger bei ihren Weibchen auf als bei niedriger Dichte (hohe Dichte: n = 37; und niedrige Dichte n =31 Männchen-Weibchenbeziehungen, $p <= 0{,}001$ Mann u. Whitney U-Test). Für subdominante Männchen bestand kein dichteabhängiger Zusammenhang.

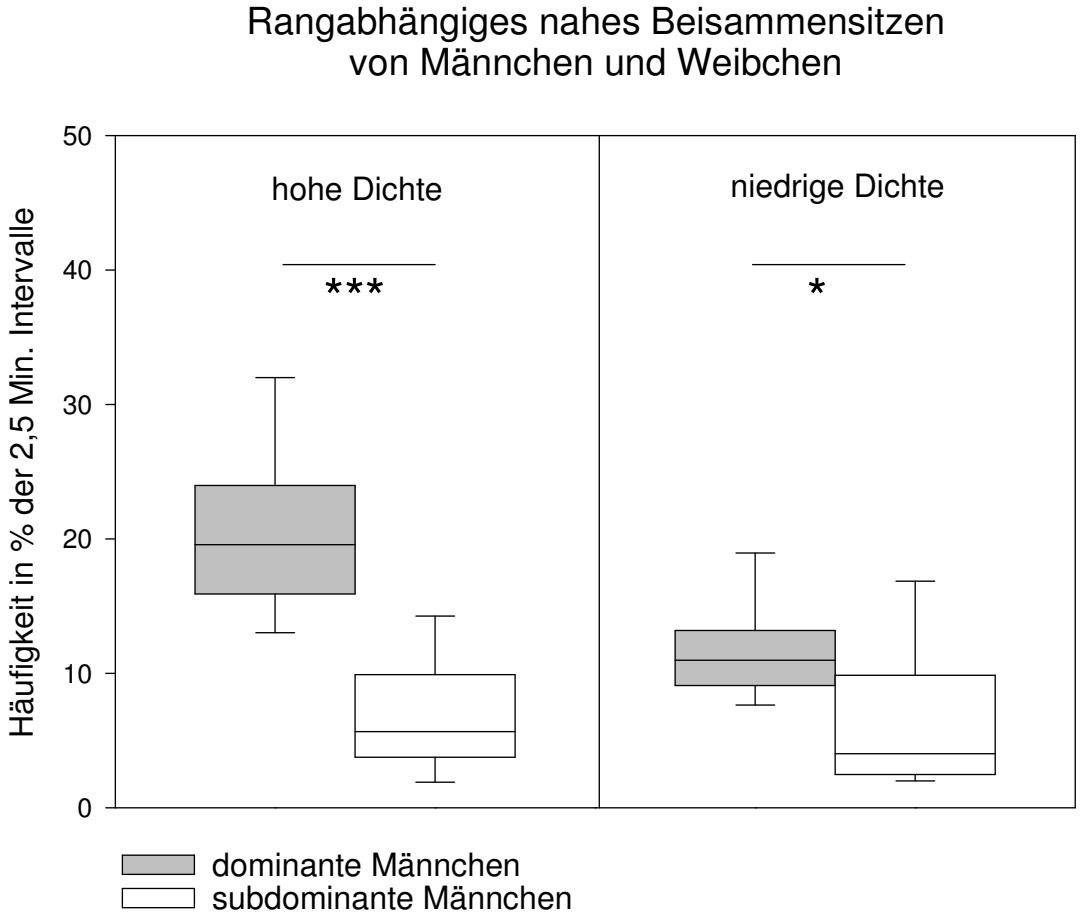


Abb. 63 a: Rangabhängiges nahes Beisammensitzen von Männchen und Weibchen im Frühjahr: Boxplots mit Median, Quartilen und Percentilen. Hohe Dichte: n = 31 Männchen-Weibchenbeziehungen; niedrige Dichte: n = 17 Männchen-Weibchenbeziehungen. Wilcoxon paired Test.

Generell hielten sich dominante Männchen häufiger bei ihren Weibchen auf als subdominante Männchen (Abb. 63 a) Diese Aussage kann für dominante Männchen beim Vergleich der verschiedenen Gruppen bei hoher Dichte auf alle Gruppengrößen ausgeweitet werden (Abb. 63 b). Innerhalb der Gruppen war die Häufigkeit des „nahen Beisammensitzens“ auf die Weibchen in einzelnen Gruppen unterschiedlich verteilt. In Gruppen mit mehr als drei Weibchen saßen auch subdominante Männchen mit einzelnen Weibchen genauso häufig nahe beieinander wie dominante Männchen. In kleinen Gruppen mit nur zwei oder drei Weibchen hatten sie jedoch so gut wie gar keinen Zugang zu Weibchen. Selbst in einer Vierweibchengruppe wurde das subdominante Männchen vom Zugang zu zwei Weibchen völlig ausgeschlossen. Es saß dafür genauso oft mit den beiden anderen Weibchen in räumlicher Nähe wie das dominante Männchen (Abb. 63 b, siehe auch Abb. 69). Es kann nicht unterschieden werden, ob subdominante Männchen eine Präferenz für bestimmte Weibchen hatten oder nur von den anderen ausgeschlossen wurden.

Im Gegensatz zu hoher Dichte hielten sich subdominante Männchen bei niedriger Dichte in allen Gruppenzusammensetzungen fast genauso häufig bei ihren Weibchen auf wie das Dominante (Abb. 63 c). Im Fall des dominanten Männchens mit zwei räumlich getrennten Revieren war nur in der Gruppe mit zwei Weibchen das subdominante Männchen seltener in räumlicher Nähe zu den Gruppenweibchen zu beobachten als das dominante Männchen. In der zweite Gruppe mit 4 Weibchen konnte das dominante Männchen das subdominante nicht von den Weibchen fernhalten (Abb.63 c).

Das Satellitenmännchen konnte sich hingegen in keinem der beiden Reviere gegenüber den dominanten Männchen behaupten (Abb. 63 c)

Im Gegensatz hierzu hielt sich das subdominante Männchen in der einheitliche Gruppen mit vier Weibchen genauso oft bei den Gruppenweibchen wie das dominante Männchen auf. Es konnte nach dem Exitus des dominanten Männchens im Mai die Weibchen für sich ganz monopolisieren (Abb. 63 c)

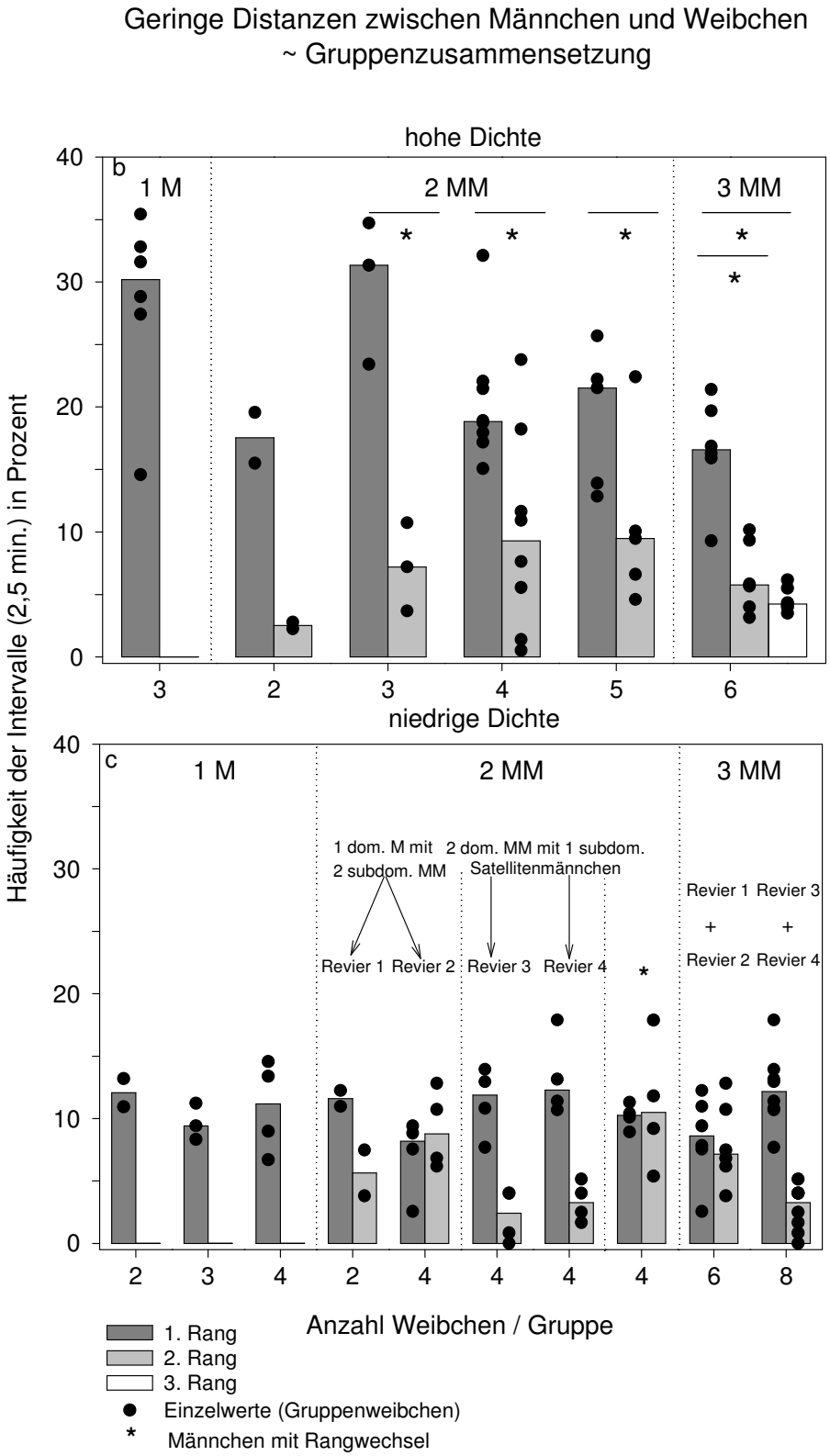


Abb. 63 b -c: Einfluß von Gruppenzusammensetzung, Rang und Dichte auf die Distanzen (Körperkontakt - 2 m) zwischen Männchen und Weibchen im Frühjahr. Balken geben die Mediane und Punkte die Einzelwerte an. In 63 c sind Gruppenmännchen mit räumlich separaten Revieren getrennt dargestellt und in der letzte Spalte als 3 Männchengruppen zusammengefaßt. Wilcoxon paired Test.

3.3.5. Einfluß der Dichte und Gruppenzusammensetzung auf die Distanzen zwischen Gruppenweibchen

Bei hoher Dichte hielten sich Weibchen des 1. und 2. Ranges kleiner Gruppen von 2-3 Weibchen häufiger in räumlicher Nähe zueinander auf, als in der 5-Weibchengruppe (Abb. 64 a). In den 3-Weibchengruppen verhielten sich die Weibchen rangabhängig. In der 5-Weibchengruppe mieden sich die Weibchen des ersten und zweiten Ranges.
Bei niedriger Dichte saßen nur die Weibchen von Zweiergruppen nahe beieinander (Abb. 64 b). In allen anderen Gruppen unterschieden sich die Distanzen zwischen den Weibchen nur geringfügig. Hier konnte weder ein Einfluß des Ranges noch der Gruppengröße verzeichnet werden. Unterscheidet man aber die einzelnen Distanzen von Körperkontakt bis zu 2 m konnten rangabhängige Unterschiede bei einer Distanz von 1 m festgestellt werden (siehe Abb. 34).

3.3.6. Zusammenfassung: Bei hoher Dichte hielten sich dominante Männchen häufiger bei ihren Weibchen auf als subdominante. Dies gilt für alle Gruppenzusammensetzungen. Subdominante Männchen hatten jedoch zu einzelnen Weibchen vielfach genauso oft Zugang wie das dominante Männchen.
Bei niedriger Dichte konnten auch in einigen Gruppen subdominante Männchen genauso oft bei Weibchen sitzen wie dominante Männchen. Dies stand im Zusammenhang einer Revier-erweiterung über zwei räumlich getrennte Gebiete und einem Rangwechsel. Ein Satellitenmännchen hatte jedoch fast kaum Kontakt zu Weibchen.
Zwischen den Weibchen können in den Distanzen nur bei hoher Dichte und in kleinen Gruppen deutliche rangabhängige Unterschiede festgestellt werden. Bei niedriger Dichte entfallen diese Unterschiede fast gänzlich. (Diese sind erst wieder bei einer Feinanalyse der einzelnen Distanzen feststellbar (siehe Abb.34)

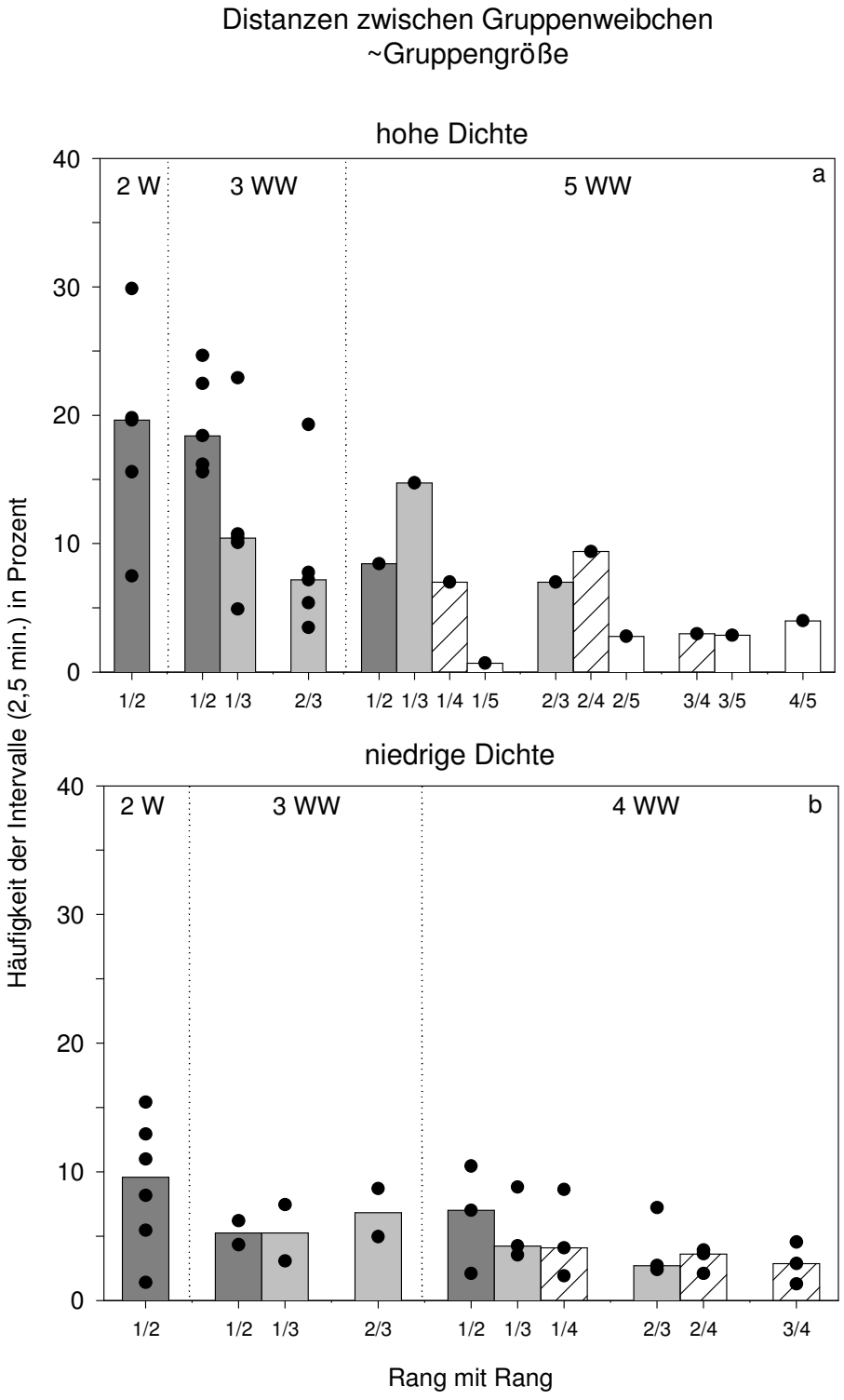


Abb. 64 a-b: Einfluß von Gruppengröße, Rang und Dichte auf die Distanzen (Körperkontakt - 2 m) zwischen Gruppenweibchen im Frühjahr. Balken geben die Mediane und Punkte die Einzelwerte an

3.4 Zusammenfassung: Einfluss populationsdynamischer Faktoren auf strukturbildende Verhaltensweisen

Faktor Alter: Tiere entstammen annähernd derselben Generation und haben somit aus demographischer Sicht vor der Beobachtungsphase ähnliche soziale Erfahrungen gemacht.

Faktor Jahreszeit: In der Nichtreproduktionszeit bleiben strukturbildenden Verhaltensweisen erhalten. Bestehende soziale Gruppen können anhand der räumlichen Verteilung (Aufenthaltsgebieten und Distanzen der Tiere zueinander) sogar besser charakterisiert werden als in der Reproduktionsperiode. Agonistisches sowie Werbe- und Hüteverhalten sind jedoch in der Nichtreproduktionsperiode deutlich reduziert. Aufenthalte in gruppenfremden Gebieten werden in der Nichtreproduktionsperiode stärker toleriert als in der Reproduktionsperiode.

Faktor Dichte: Strukturbildende Verhaltensweisen sind dichteabhängig. Bei niedriger Dichte nützen die Tiere den Raum und vergrößern ihre Aufenthaltsgebiete. Damit einhergehend steigt die Mobilität der Tiere an. Strukturbildende rangabhängige (qualitative) Unterschiede wie nahes Beisammensitzen, aggressives Verhalten, Hüteverhalten, Werbeverhalten bleiben bei abnehmender Dichte erhalten, sind aber mit Ausnahme des Werbeverhaltens quantitativ dichteabhängig. Entsprechend bleiben auch geschlechtspezifische Unterschiede der räumlichen Verteilung und der Mobilität der Tiere sowie ihrer Distanzen zueinander qualitativ gleich, sind aber quantitativ dichteabhängig. Mütter sind bei hoher Dichte räumlich stärker an ihre Wurfbaue gebunden, als die anderen Weibchen derselben Gruppe.

Faktor Geschlechterverhältnis und Dichte: Verschiebungen im Geschlechterverhältnis bei abnehmender Dichte verändern die Struktur, Zusammensetzung und Größe von Gruppen: Anzahl und Größe der Gruppen nimmt ab und die Geschlechterzusammensetzung nimmt zugunsten der Weibchen zu (ein entgegen gesetzter Prozess findet bei Dichtezunahme statt). Dies führt in Gruppen mit abnehmender Männchenanzahl selbst bei niedriger Dichte zu erhöhtem Territorialverhalten der Männchen. Reviervergrößerungen von Männchen als auch komplementär hierzu die Bildung von Weibchenuntergruppen (Bewahrung der ursprünglichen Dominanzbeziehungen zwischen den Weibchen) führt zur Territorialbildung von Weibchen der ursprünglich durch Männchenreviere getrennten Weibchenhierarchien. Bei sehr niedriger Dichte nimmt das Territorialverhalten der Weibchen in seiner Häufigkeit wieder ab. Ursprünglich räumlich getrennte Weibchen fusionieren und bilden neue einheitliche Gruppen aus. Bei niedriger Dichte und einem Geschlechterverhältnis (von 1: 3) zerfallen sehr große Gruppen mit einheitlichen Dominanzhierarchien in Untergruppen, die

letztendlich zur Gruppenspaltung bzw. Abwanderung einer gesamten Weibchenuntergruppe führen kann.

Faktor Gruppengröße und Zusammensetzung: Gruppen mit hoher Weibchenanzahl nehmen größere Aufenthaltsgebiete ein. Dichte- und rangabhängiges aggressives Verhalten von Weibchen steigt linear mit der Gruppengröße. Die individuelle Lebensgeschichte der Weibchen einer Gruppe (etabliert, eingewandert, ortstreu) sowie die Dauer und Art ihrer Beziehungen (Statusunterschiede, Sozialbindung) wirken sich gegenläufig oder aber auch verstärkend zum Faktor Gruppengröße auf die (quantitative) Verteilung der rangabhängigen Aggression aus. Das Verhältnis von Hüteverhalten und aggressivem Verhalten innerhalb der Gruppe sowie vom Territorialverhalten der Männchen ist abhängig von der Anzahl Männchen und Weibchen innerhalb der Gruppe. Mit steigender Anzahl von Weibchen steigt das Hüteverhalten der Männchen an, wird aber gegenläufig hierzu von der Männchenzahl der Gruppe beeinflusst. Das Territorialverhalten dominanter Männchen in Mehrmännchen-gruppen ist dichteunabhängig reduziert.

Gegenläufig zur Rangabhängigkeit von Hüte-, Werbeverhalten, sowie der Distanzen zwischen Männchen und Weibchen können in großen Gruppen mit 4-6 Weibchen Präferenzen von subdominanten Männchen zu einzelnen Weibchen bestehen.

Gruppenzusammensetzung und -größe werden durch eine Vielzahl von strukturbildenden Verhaltensweisen konstituiert und stehen in starker Wechselbeziehung über die Nichtreproduktionsperiode hinweg mit der Dichte und dem Geschlechterverhältnis der Population. Die Gruppe wirkt hierbei als Mediator zwischen der in der Population herrschenden Konkurrenz, die über eine Vielzahl von Prozessen reguliert wird und sich auf Art und Geschichte der Beziehungen von Individuen (Territorialität, Dominanz, Präferenzen und Bindung) bezieht.

4. Sozialdynamik unter Einfluß der Systemvariablen Dichte und Geschlechterverhältnis

Die Struktur eines dynamischen Systems drückt sich in der räumlich-zeitlichen Ordnung der strukturbildenden Prozesse aus. Reiht man die sich über einen längeren Zeitablauf bildenden Raum-Zeit-Strukturen aneinander, so erhält man die makroskopische Dynamik des Gesamtsystems. Die Struktur aus räumlich-zeitlicher Sicht faßt die Gesamtheit der Kopplungen (Beziehungen und Wechselwirkungen) zwischen den Elementen bzw. den Untersystemen (a: Männchen und Männchen b: Weibchen und Weibchen c: Männchen und Weibchen) zusammen. Sie ist komplementär zur Funktion der sozialen Organisation.
Innerhalb der Population unterlagen Gruppen aufgrund unterschiedlicher Mortalitäts- und Natalitätsraten in ihrer Struktur und Zusammensetzung beträchtlichen Veränderungen. Fluktuationen in der Dichte, im Geschlechterverhältnis und in der Altersstruktur wirkten sich daher nicht nur auf das Verhalten einzelner Individuen innerhalb und zwischen den Gruppen aus, sondern führten zu gruppenübergreifenden Prozessen. Gruppenprozesse wie Abwanderung, Integration, Revierübernahme, Reviererweiterung und Gruppenspaltung regulieren und stabilisieren hierbei die Größe und Zusammensetzung der Gruppen.
Die Gruppenzusammensetzung, die sich zu Beginn der Reproduktionsperiode konstituiert, ist zum großen Teil ein Ergebnis der Konkurrenz der Männchen um Weibchen und der Weibchen um Wurfbaue, die je nach Dichte und Geschlechterverhältnis variieren können.
Auf der individuellen Ebene lassen sich an diesen Prozessen intra- und intersexuelle Konflikte, sowie Coping- und Fortpflanzungsstrategien ablesen. Am Vergleich der Struktur und Dynamik vieler einzelner Gruppen in einer Population mit fluktuierender Dichte und fluktuierendem Geschlechterverhältnis soll aber auch gezeigt werden, daß über die geschlechtsspezifische Konkurrenz hinaus individuelle Bindungen das Zusammenleben der Kaninchen in Gruppen gestalten.

4.1. Soziale Männchenprozesse

Innerhalb einer Population verändert sich für die Männchen ständig das soziale Umfeld: Die Anzahl der Weibchen innerhalb einer Gruppe kann sich aufgrund von Einwanderung und Mortalität erhöhen aber auch vermindern. Auch kann eine Verschiebung des Geschlechterverhältnisses die Konkurrenzsituation zwischen den Männchen verschärfen oder vermindern. Aufgrund der räumlichen Verteilung von Weibchen und Weibchengruppen kann die Monopolisierung durch territoriales Verhalten auch bei geringer Dichte erschwert sein.

Anhand der in den einzelnen Gruppen vorkommenden Prozesse soll demonstriert werden, wie Männchen auf sich ändernde Populationsbedingungen reagierten.

Bei abnehmender Dichte und zunehmendem Geschlechterverhältnis ließen sich aufgrund der räumlichen Verteilungsmuster Männchen nach vier Kriterien einteilen (Abb. 64):

-Männchen, die ortstreu blieben und ihr Revier nicht erweiterten

-Männchen, die ortstreu blieben und ihr Gebiet und Revier erweiterten

-Männchen, die abwanderten

-junge (einjährige) Männchen, die sich integrierten

Bei zunehmender Dichte und abnehmendem Geschlechterverhältnis wurden folgende räumliche Verteilungsmuster festgestellt (Abb.65):

-Männchen, die ortstreu blieben

-Männchen, die abwanderten

-Männchen, die ihr Gebiet und Revier verkleinerten

-junge Männchen, die sich integrierten

-junge Männchen, die sich nicht integrierten

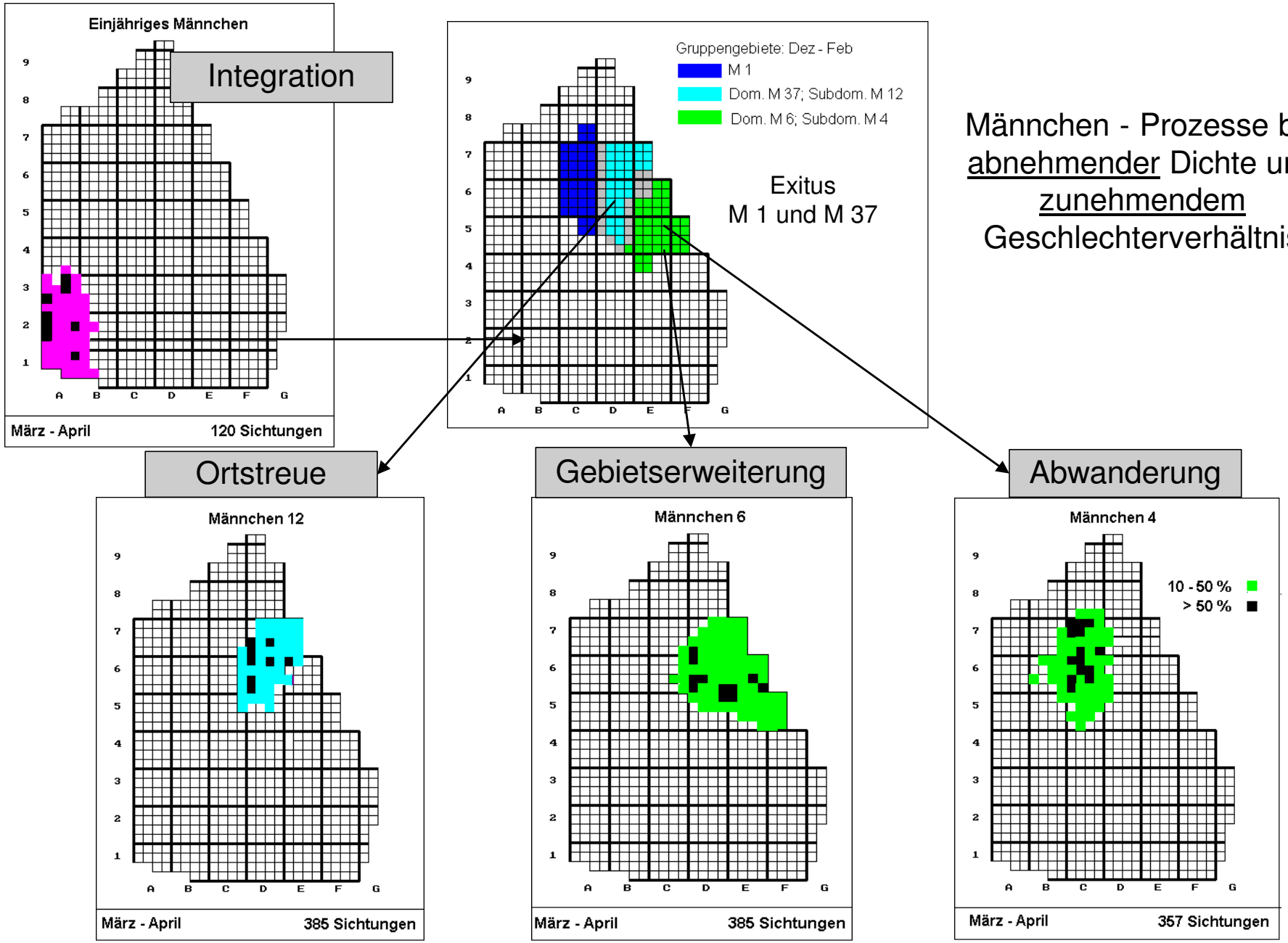
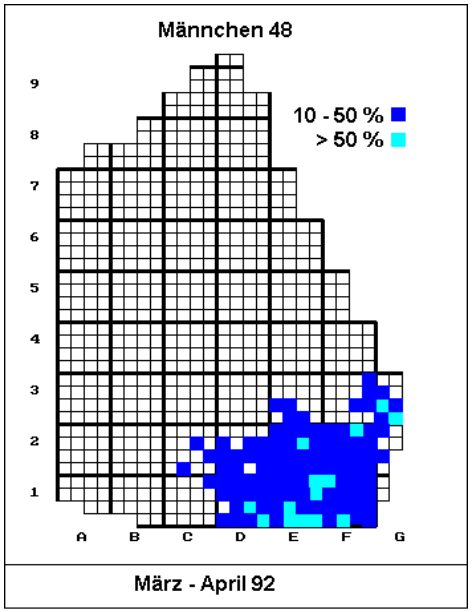


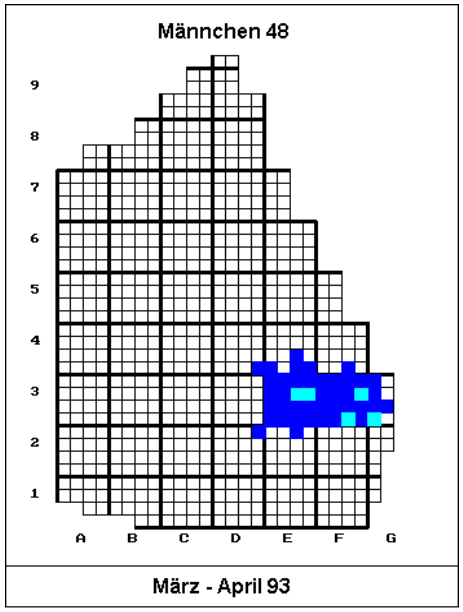
Abb.64: Verstorbene dominante Männchen werden a) durch Integration einjähriger Männchen (rosa), b) durch Gebietserweiterung benachbarter dominanter Männchen (grün) sowie c) durch Revierübernahme durch ortstreue (blau) oder d) Abwanderung subdominanter Männchen (grün) ersetzt.

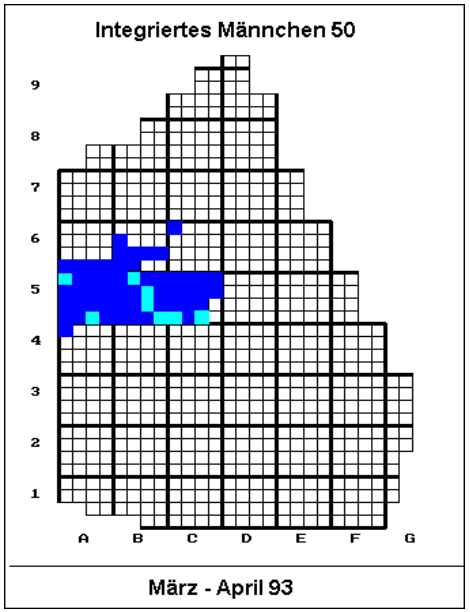
Männchen - Prozesse bei zunehmender Dichte und abnehmendem Geschlechterverhältnis



Revierverkleinerung

Abwanderung





Nicht - Integration

Integration

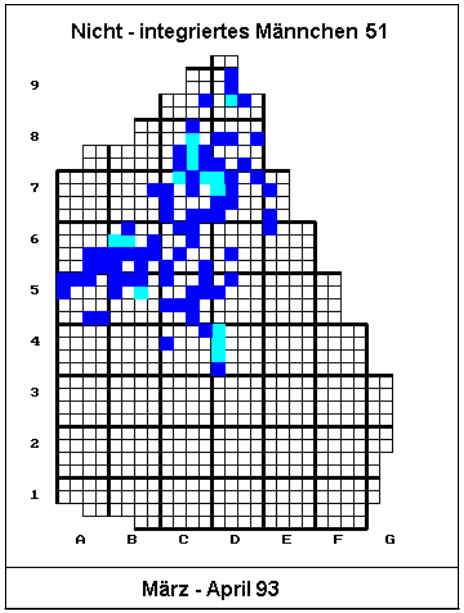


Abb.65

4.1.1. Gruppenwechsel von Männchen:

a) Abwanderung von subdominanten Männchen mit Revierübernahme: Wie in Abb. 64 dargestellt, wanderten bei abnehmender Dichte und zunehmendem Geschlechterverhältnis subdominante Männchen aus und ersetzten in benachbarten Gruppen verstorbene dominante Männchen. Dabei übernahmen sie das Revier und die Weibchen des vormaligen Revierbesitzers (5 Fälle). In 3 Fällen übernahmen sie ein leeres Revier (ohne subdominantes Männchen). In 2 Fällen wurden sie hierbei dominant über ein ortsansässiges subdominantes Männchen.

b) Abwanderung von subdominanten Männchen mit Beibehaltung des Status: Subdominante Männchen wanderten in Reviere, die von einem oder mehreren Männchen besetzt waren. Dort ordneten sie sich unter. In all diesen Fällen (5) wechselten die subdominanten Männchen in Gruppen mit einer größeren Weibchenanzahl als in ihrer ursprünglichen. In Abb. 66 a-b ist exemplarisch die Reaktion des ortsansässigen Revierbesitzers auf die Einwanderung eines Männchens mitten in der Reproduktionsperiode dargestellt.

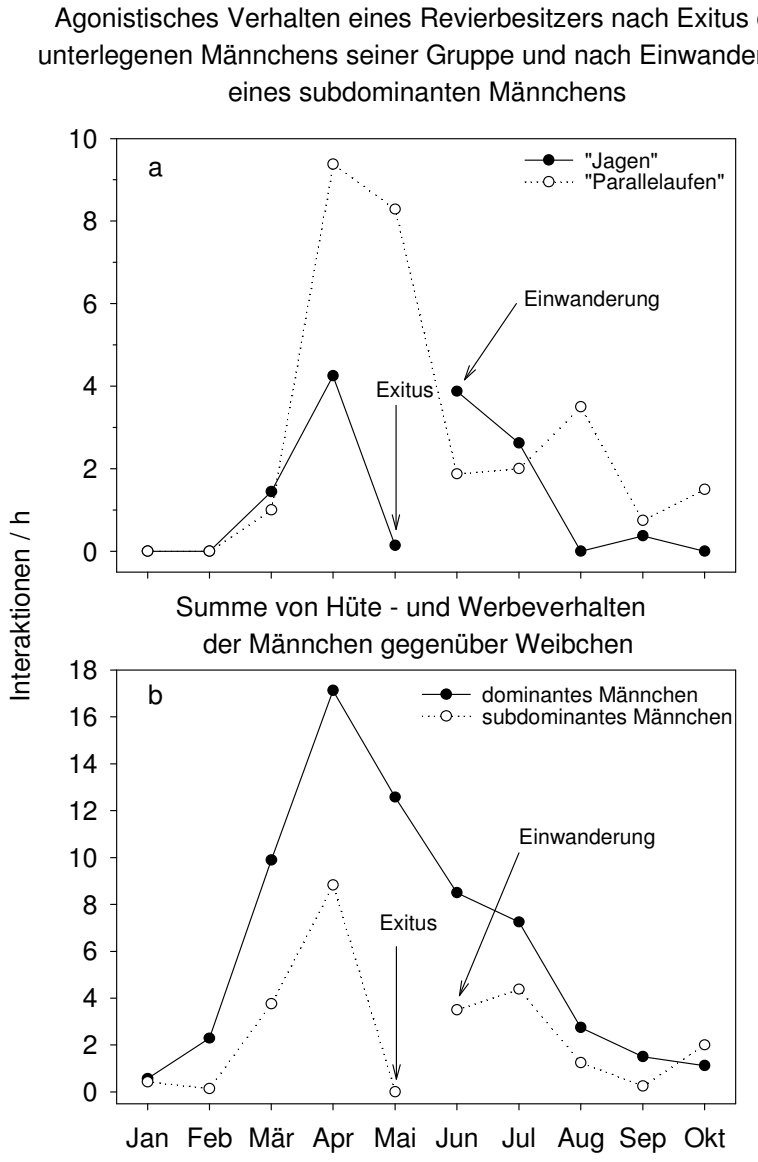


Abb. 66 a-b: Verhaltensveränderungen eines dominanten Männchens bei Exitus des unterlegenen Männchens seiner Gruppe und Einwanderung eines subdominanten Männchens

Nach dem Tod des einzigen subdominanten Männchens seiner Gruppe jagte das dominante Männchen nicht mehr. Das Männchen zeigte nur noch Territorialverhalten (Parallellaufen) Einen Monat später wanderte vom entgegengesetzten Ende

des Geheges ein Männchen ein, das sofort vom Revierbesitzer intensiv gejagt wurde (Abb. 66 a). Damit verdrängte es das Männchen von seinen Weibchen, was sich in der unterschiedlichen Häufigkeit von Hüte- und Werbeverhalten beider Männchen widerspiegelt (Abb. 66 b). Gleichzeitig verhielt sich das dominante Männchen dabei weniger territorial. Obwohl die Mitte der Reproduktionsperiode erreicht wurde, jagte der Revierbesitzer den Eindringling genauso häufig wie das verstorbene subdominante Männchen zu Beginn der Reproduktionsperiode (Abb. 66 a).

c) Gruppenwechsel eines dominanten Männchens: Nur in einem Fall in diesen 2 Jahren wanderte ein dominantes Männchen in ein Revier mit einer größeren Anzahl von Weibchen ab. Es wurde hierbei dominant über ein dort ortsansässiges (dominantes) Männchen. Das ursprünglich erstrangige Männchen, das sich ein ganzes Jahr lang unterordnete, überlebte das eingedrungene Männchen. Ein vorübergehender Statusverlust bedeutet, wie dieses Beispiel zeigt, nicht notwendigerweise eine verkürzte Lebenszeit. Das Tier mit vorübergehenden Statusverlust zählte mit einer Lebenszeit von 6 Jahren sogar zu einem der ältesten Männchen der Population.

4.1.2. Reviererweiterung der Männchen und Untergruppenbildung von Weibchen

Dominante Männchen erweiterten bei abnehmender Dichte ihre Reviere und übernahmen weitere Weibchengruppen. Dadurch erhöhten sie die Anzahl der Weibchen, die sie gegenüber anderen Männchen zu monopolisieren versuchten. Hierbei kann zwischen a) der Revierübernahme eines verstorbenen einzelnen Revierbesitzers, b) der Revierübernahme eines verstorbenen dominanten Männchens mit einem verbliebenen subdominanten Männchen und c) der Reviervergrößerung zweier benachbarter dominanter Männchen unterschieden werden. In der Regel behielten die ursprünglich durch Männchenreviere getrennten Weibchengruppen ihre Gebiete und grenzten sie durch Territorialverhalten gegeneinander ab.

4.1.2.1. Zeitlicher Verlauf der Reviererweiterung eines dominanten und subdominanten Männchens (Abb. 67 a):

Im **Dezember-Februar 1990** des Beobachtungsjahres mit hoher Dichte, existierten viele kleine Gruppen (in Abb. 67 a exemplarisch als Gruppe 1 und Gruppe 2 mit jeweils zwei Männchen und zwei Weibchen dargestellt). Die gemeinsamen Aufenthaltsgebiete der jeweiligen Gruppentiere waren sehr klein. Zu Beginn der Reproduktionsperiode 1991 starben das dominante Männchen der Gruppe 2 und das subdominante Männchen der Gruppe 1, woraufhin das dominante Männchen der Gruppe 1 sein Revier vergrößerte und die Weibchen der Gruppe 2 übernahm. Damit einhergehend vergrößerte das subdominante Männchen der

übernahm. Damit einhergehend vergrößerte das subdominante Männchen der Gruppe 2 sein Gebiet in das Gebiet der Gruppe 1. Beide Männchen der ursprünglich getrennten Gruppen bildeten in dem neuen zusammengeschlossenen Territorium ein Rangverhältnis aus, wobei die Ränge als solche erhalten blieben.

Im Gegensatz dazu behielten die Weibchen der beiden ehemaligen Männchen-Weibchen-Einheiten ihre ursprünglichen Aufenthaltsgebiete bei. In der Abbildung 67 a ist links das gemeinsame Aufenthaltsgebiet der Weibchen Gruppe 1 und rechts das der Weibchen der Gruppe 2 dargestellt. Innerhalb der getrennten Aufenthaltsgebiete existierten eigenen Rangordnungen mit jeweils einem dominanten und einem subdominanten Weibchen. Erstaunlicherweise verhielten sich aber jetzt die Weibchen der beiden Gruppen 1 und 2 gegeneinander territorial und zeigten das sonst nur für Männchen typische Territorialverhalten, wie Parallellaufen und Scharrgraben.

Gebietserweiterung und Untergruppenauflösung von Weibchen (Abb. 67 b)

Im nächsten Jahr (**März 92)** nahm die Dichte in der Population noch weiter ab und es verstarben in der obigen Gruppe zwei Weibchen: in der Weibchengruppe 1 das subdominante und in der Weibchengruppe 2 das dominante Weibchen. In der Folge vergrößerten die Weibchen entsprechend der Männchen ihre Aufenthaltsgebiete und nahmen ein gemeinsames Gebiet ein.

Die Weibchen zeigten gegeneinander kein Territorialverhalten mehr. Die beiden übrig gebliebenen Weibchen bildeten eine neue Rangordnung aus. Das ursprünglich subdominante Weibchen der Weibchengruppe 2 wurde dominant über das vormalig dominante Weibchen der Weibchengruppe 1.

Zeitgleich vergrößerten das dominante und subdominante Männchen ihre Reviere. Der Prozeß der Untergruppenbildung wiederholte sich. Die ursprüngliche Weibchengruppe grenzte sich wieder gegen eine durch die Reviererweiterung der Männchen neu hinzugekommene Weibchengruppe durch Territorialverhalten ab.

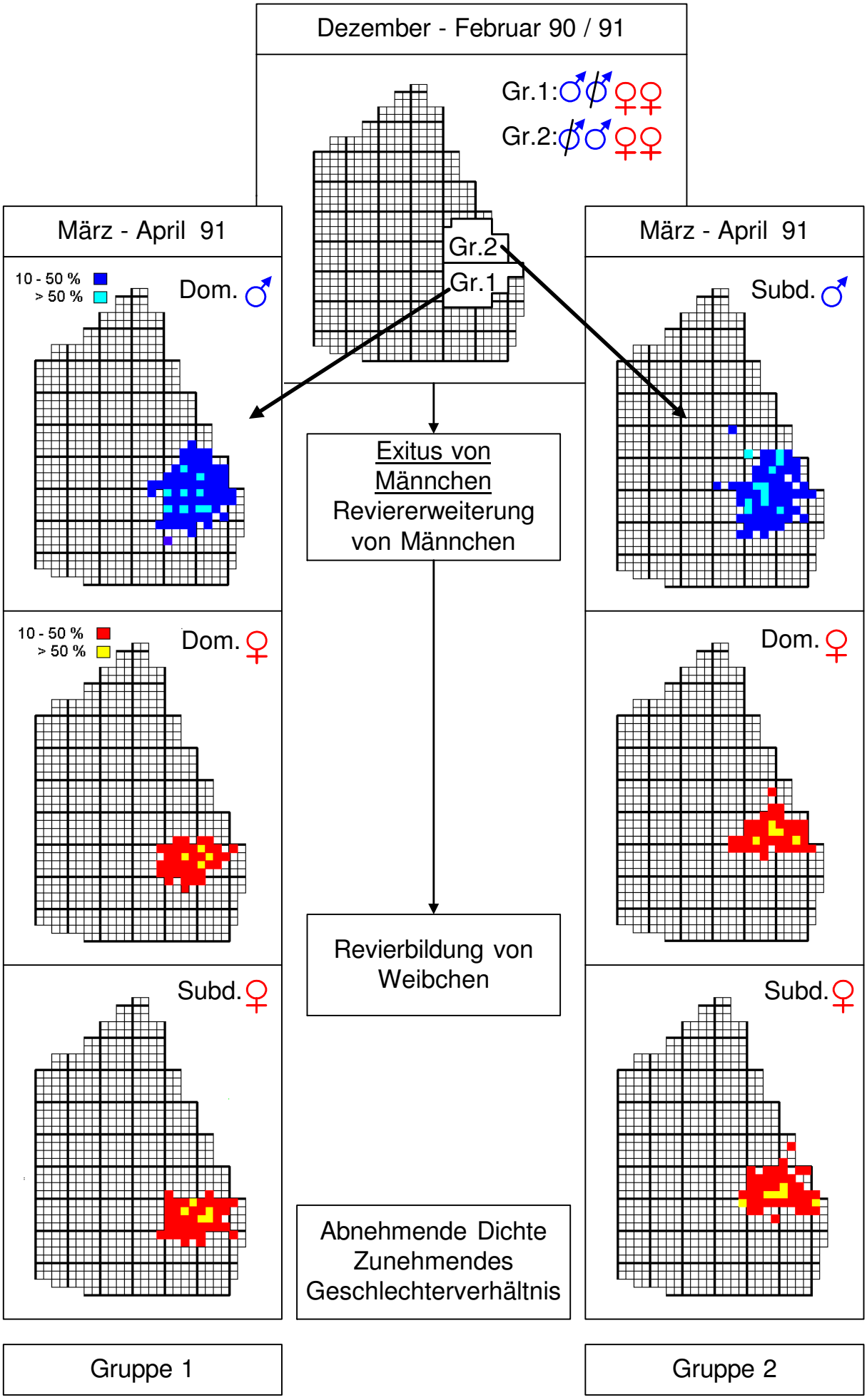


Abb. 67 a: Reviervergrößerung von dominanten und subdominanten Männchen und Untergruppenbildung von Weibchen; Erläuterung siehe Text

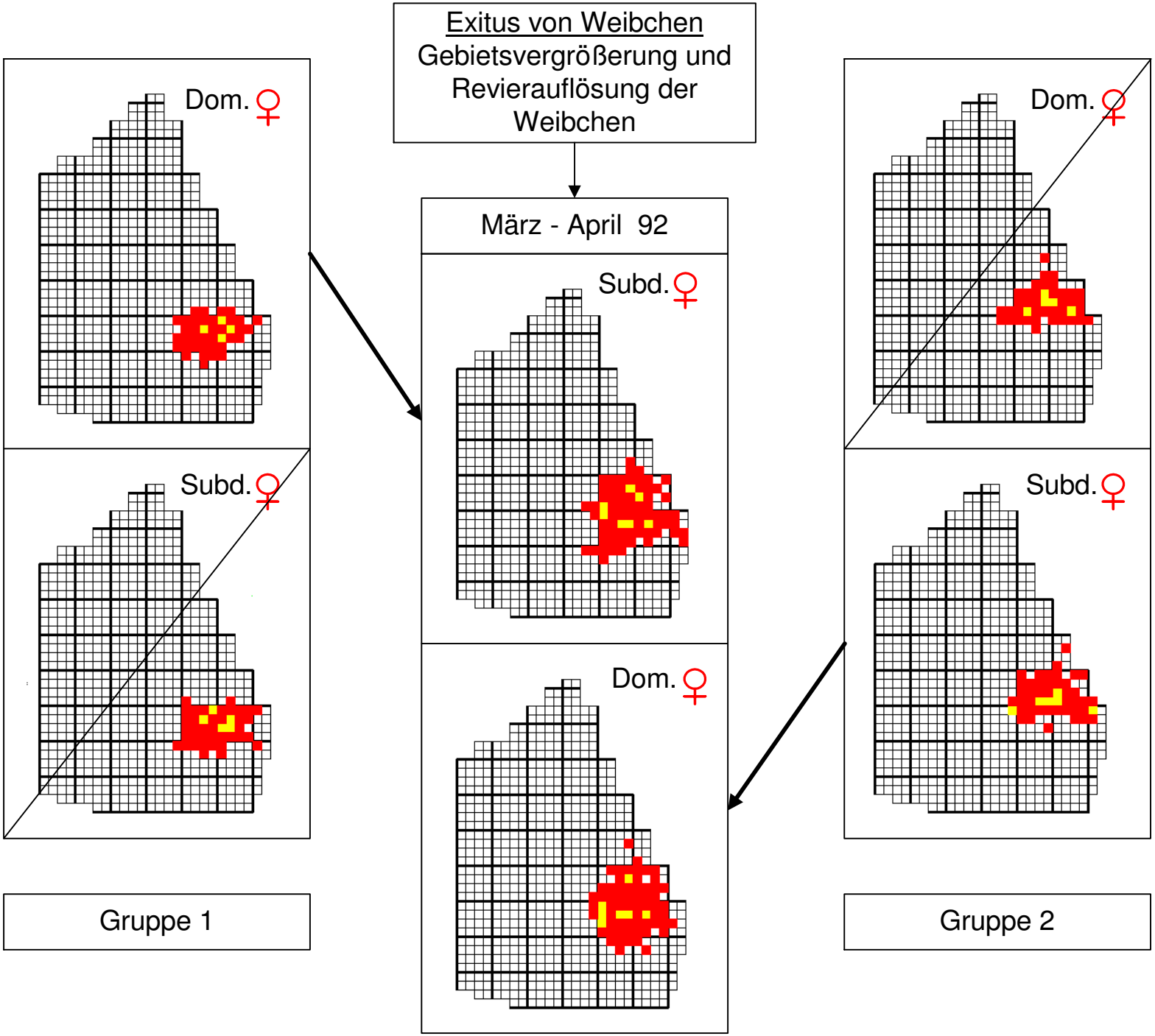


Abb. 67 b: Gebietserweiterung und Untergruppenauflösung von Weibchen; Erläuterung siehe Text

4.1.2.2. Reviervergrößerung eines dominanten Männchens mit einem ortstreuen subdominanten Männchen (Abb. 68)

In Abb. 68 ist derselbe Prozeß wie in Abb. 67 a dargestellt, mit dem Unterschied, daß das subdominante Männchen der Gruppe 3 sein Revier nicht erweiterte.

Außerdem schlossen sich das in der vormalige Gruppe 4 verbliebene subdominante Weibchen und ein hinzugewandertes Weibchen zur Weibchen-Untergruppe B zusammen. Beide bildeten ein neues Rangverhältnis aus. Das ortstreue, vormalig subdominante Weibchen wurde dominant über das eingewanderte Weibchen. Beide verteidigten ein gemeinsames Gebiet gegenüber den Weibchen der Untergruppe A (bzw. Gruppe 3).

Vergleich der Ausbildung von Präferenzen von Männchen und Weibchen der Gruppen von 4.1.2.1. und 4.1.2.2. (Abb. 69)

In der Gruppe 1 u. 2, in der das dominante und das subdominante Männchen ihr Revier erweiterten (siehe Kap. 4.2.1.1) und der Gruppe 3 u.4 in der nur das dominante Männchen sein Revier vergrößerte, verhielten sich die Männchen gegenüber ihren Gruppenweibchen unterschiedlich (Abb. 69). In Gruppe 1 u. 2 bildete keine der beiden Männchen ausgeprägte Präferenzen gegenüber bestimmte Weibchen aus. In Gruppe 3 u. 4 bildeten das dominante und subdominante Männchen Präferenzen gegenüber den vormalig durch Männchenterritorien getrennten Weibchen aus. Das subdominante Männchen der Gruppe 3 u. 4 hatte weder räumlichen noch sozialen Kontakt zu dem Weibchen, das im Vorjahr durch das Revier des dominanten Männchens abgegrenzt wurde. Dies kann in mehrfacher Weise interpretiert werden: a) das dominante Männchen schloß das subdominante Männchen räumlich von seinen Weibchen aus, b) das subdominante Männchen spezialisierte sich in einer Gegenstrategie auf zwei Weibchen und c) Männchen und Weibchen der ursprünglich getrennten Gruppen hatten durch das Zusammenleben im Vorjahr eine Bindung ausgebildet. Die Bindung findet bei Zusammenschluß der Gruppen in der Ausbildung von Präferenzen seinen Ausdruck.

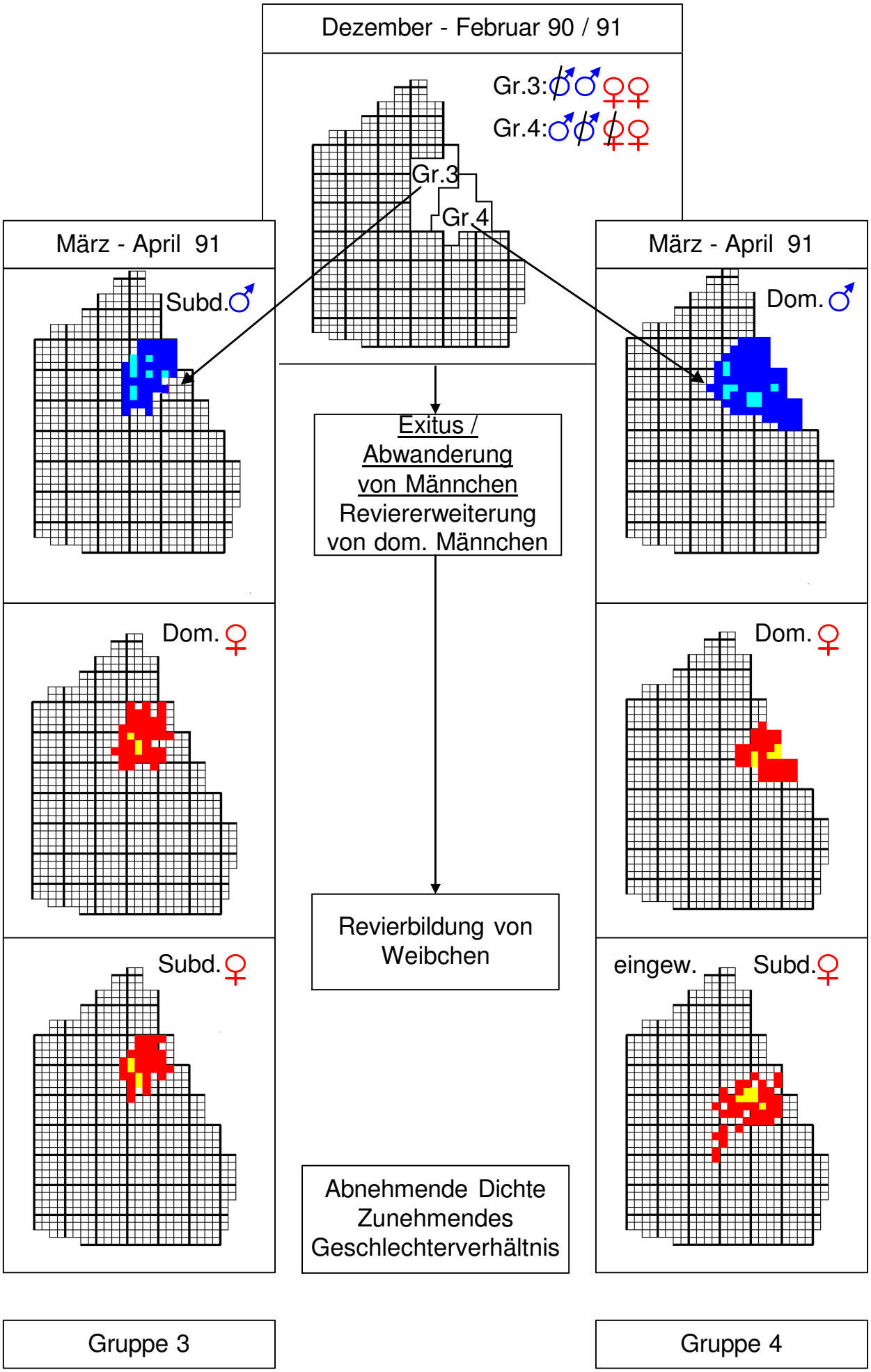


Abb. 68: Reviererweiterung eines dominanten Männchens mit ortstreuen subdominanten Männchen
eingew: = eingewandertes Weibchen

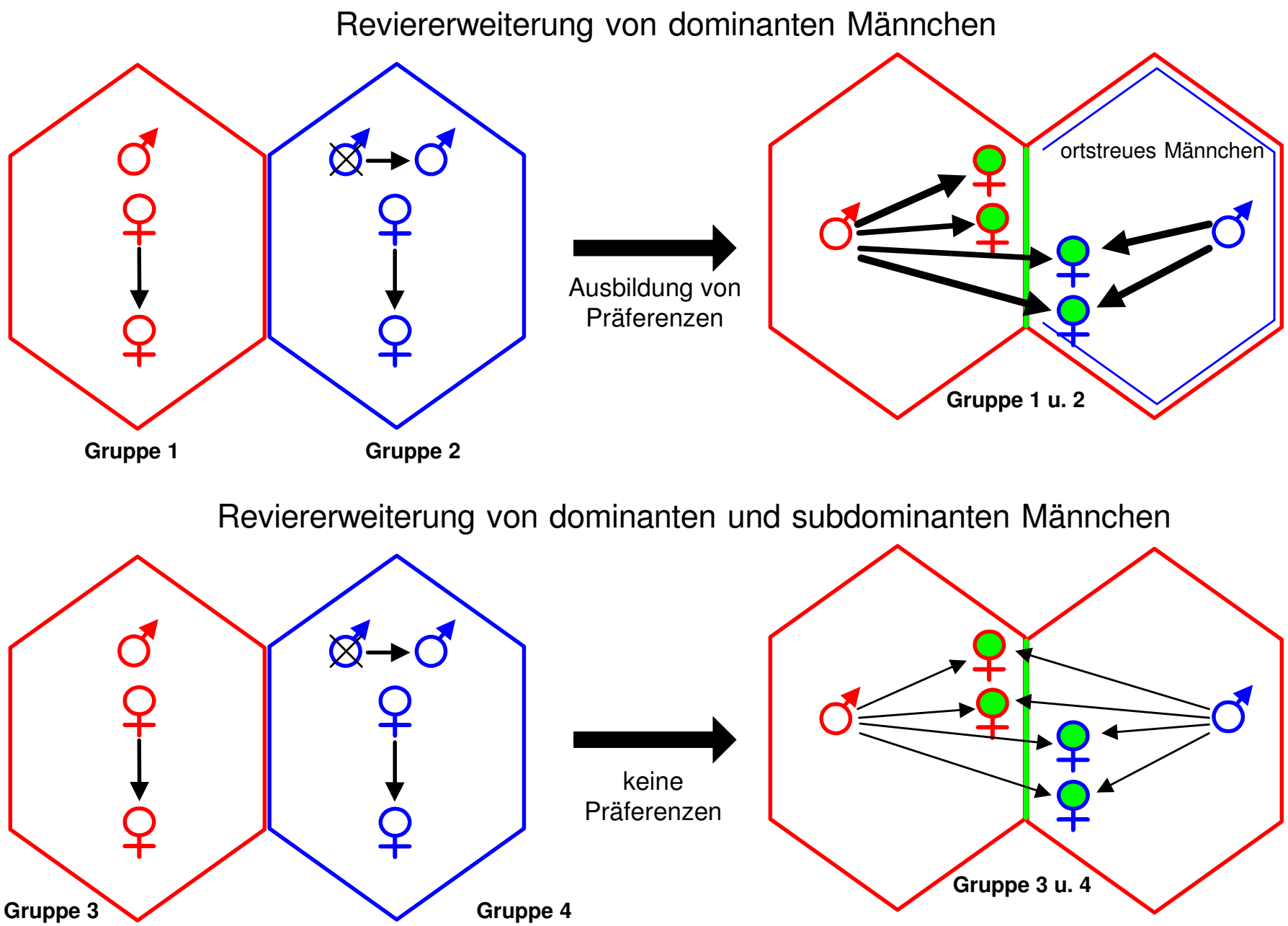


Abb. 69: Reviervergrößerung mit und ohne Ausbildung von Präferenzen: Rauten stellen die Männchenreviere dar. Grüne Linien stellen die Reviergrenzen von Weibchenuntergruppen dar. Durchgestrichene Tiere geben verstorbene Tiere an. Innerhalb der Gruppen ist zwischen dem eigenen Geschlecht die Rangordnung durch die Richtung der Pfeile angedeutet. Pfeilspitzen deuten hierbei auf gejagte bzw. ausweichende Tiere. Zwischen den Geschlechtern bezeichnen die Pfeile die Summe von Hüte- und Werbeverhalten und spiegeln Präferenzen zwischen Männchen und Weibchen wieder.

4.1.2.3. Synchrone Reviervergrößerung und -verkleinerung von zwei dominanten Männchen (Abb. 70):

Dominante Männchen versuchten ständig, ihre Revier zu vergrößern. Selbst bei extrem niedriger Dichte war hierbei einigen Männchen auch Grenzen gesetzt, wie die beiden Beispiele verdeutlichen sollen (Kap. 4.1.2.3 u. 4.1.2.4).

Im Winter 91 besaßen zwei benachbarte Männchen getrennte Reviere mit 5 und 3 Weibchen (Abb. 70). Nachdem im Winter in dem einen dieser Reviere zwei Weibchen (Abb. 70) und im anderen Revier ein Weibchen (Abb. 70 rechts) verstarben, vergrößerten zu Beginn der Reproduktionsperiode im März beide Männchen ihre Reviere zu einem einzigen großen Revier. Doch schon im darauffolgenden Monat (April) zogen sich beide Männchen wieder in ihre ursprüngliche Reviere zurück und behielten diese über die gesamte Reproduktionsperiode bei.

An diesem Beispiel soll exemplarisch verdeutlicht werden, wie sich mit einer Veränderung des räumlichen Verteilungsmusters auch die sozialen Beziehungen wandelten. Das Männchen mit zwei Weibchen (Gruppe 6) jagte schon im Februar das Männchen mit drei Weibchen Gruppe 5 (Abb. 71 b), es kann also als Eindringling verstanden werden, der versuchte die Anzahl seiner Weibchen zu maximieren. Im März (in Abb. 71 a grau unterlegt), als beide Männchen ihre Reviere zu einem gemeinsamen vergrößerten, jagten sich beide gegenseitig. Nachdem von April an beide Männchen ihre Reviere wieder verkleinerten, jagte nur noch das rote Männchen (Gr.5) das blaue (Gr.6;. ab Juni hörte dann das "Jagen" fast gänzlich auf.

Vergleicht man dazu das Territorialverhalten (Abb. 71 b), das sich durch "Parallellaufen" der Männchen an der Reviergrenze ausdrückte, grenzten beide Männchen schon in der Nichtreproduktionsperiode im Februar Territorien gegeneinander ab. Im März**,** als beide ihre Reviere vergrößerten, zeigten sie fast kein Territorialverhalten gegeneinander. Erst von April an**,** zeigten beide Männchen sehr häufig Parallellaufen, mit dem sie nun ihre ursprünglichen Reviere gegeneinander abgrenzten.

Mit der Verschiebung der Reviergrenzen veränderten sich auch die sozialen Beziehungen zwischen den Männchen und Weibchen. Im Januar und Februar interagierten beide Revierbesitzer nur mit Weibchen ihrer Gruppen (Abb. 72 a-b). Bei der Reviervergrößerung im März bekam das blaue Männchen auch Zugang zu den Weibchen des benachbarten Revierbesitzers, mit denen es intensiv interagierte. Entsprechend interagierte das rote Männchen kaum noch mit Weibchen. Die Interaktionshäufigkeiten des roten Männchens mit seinen Weibchen stiegen erst wieder an, nachdem sich beide Männchen in ihre Gebiete zurückzogen hatten. Überraschenderweise reproduzierte sich das blaue Männchen noch mit mindestens einem der be-

nachbarten Weibchen (DNA- Vaterschaftsnachweis durch Dr. ZÖBELEIN 1992), zwei Monate nachdem sich die Männchen wieder in ihre getrennten Revieren zurückgezogen hatten. Dieser Befund weist auf eine individuelle Bindung zwischen Weibchen (rot) und Männchen (blau) hin, da sich beide im Grenzgebiet getroffen und miteinander kopuliert haben müssen. Konkurrenz von zwei dominanten Männchen benachbarter Gruppen wurde in vielen Fällen beobachtet.

Dieses Beispiel zeigt aber auch, daß Männchen offensichtlich ihre körperliche Kondition über Jagen und Parallellaufen gegeneinander abschätzen und sich gegebenfalls wieder zurückziehen können, was sich positiv auf ihre Gesundheit und die Lebenserwartung auswirken dürfte. So wurden diese beiden Männchen erstaunlich alt; Männchen (rot) wurde 5 und Männchen (blau) sogar 6 Jahre, während adulte Männchen durchschnittlich 2,5 Jahre alt wurden.

Synchrone Reviervergrößerung und Revierverkleinerung von zwei dominanten Männchen

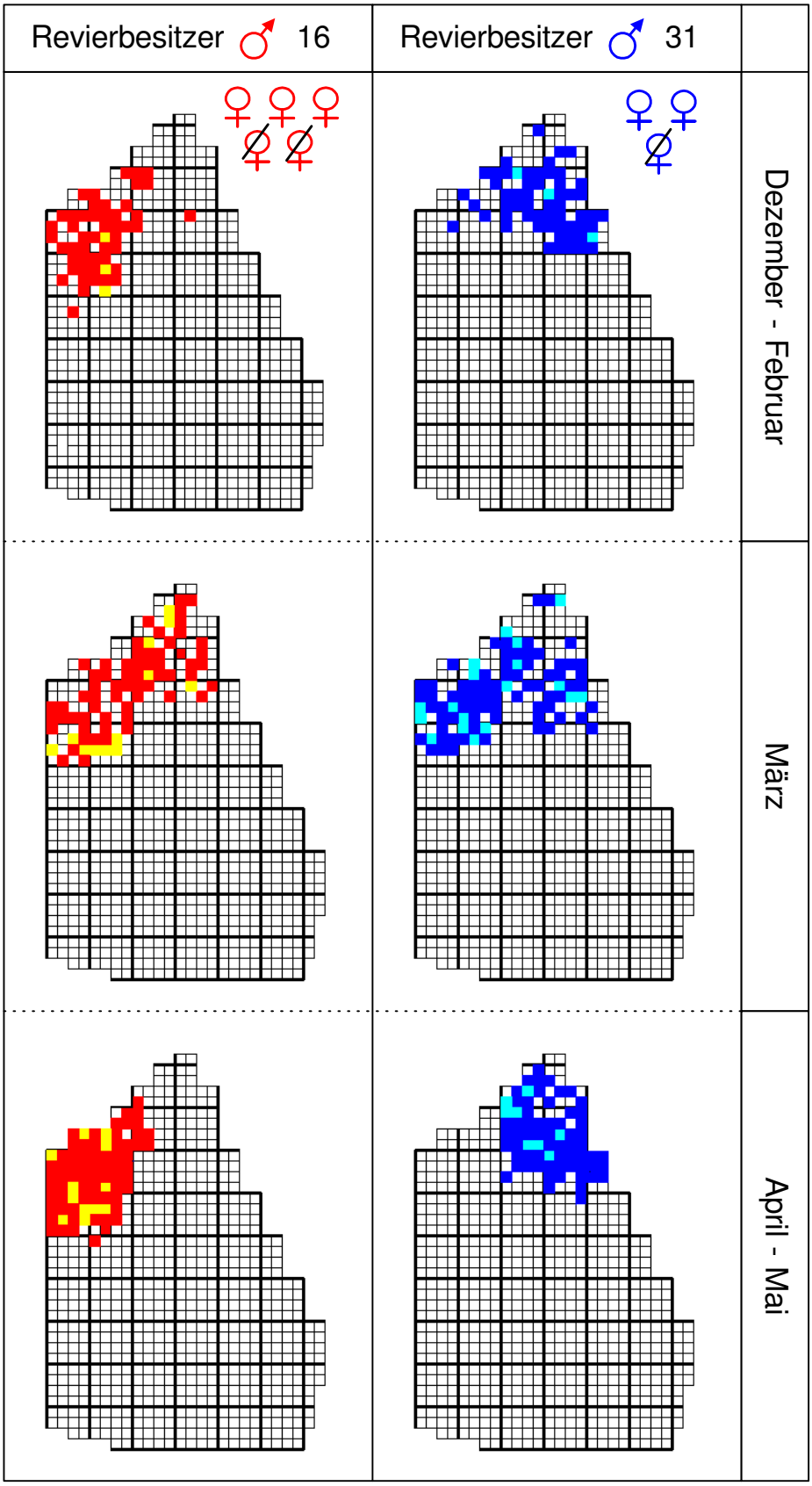


Abb. 70: Limitation der Reviervergößerung zweier dominanter Männchen
Erläuterung siehe Text

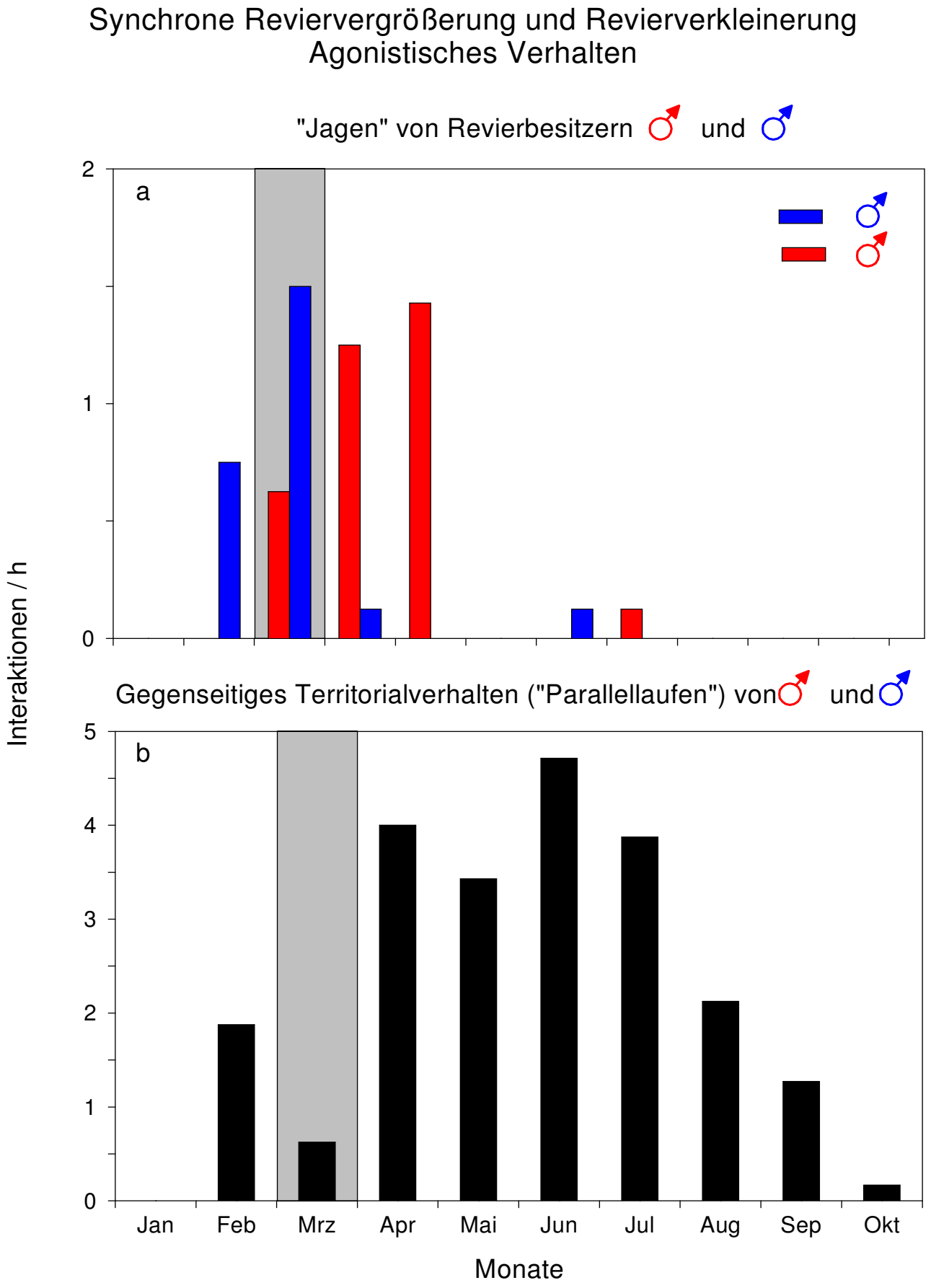


Abb. 71 a-b: Agonistisches Verhalten von dominanten Männchen bei Reviervergrößerung und – verkleinerung: grauer Balken gibt den Zeitpunkt der gemeinsamen Reviervergrößerung an. (weiteres siehe Text und Abb. 70)

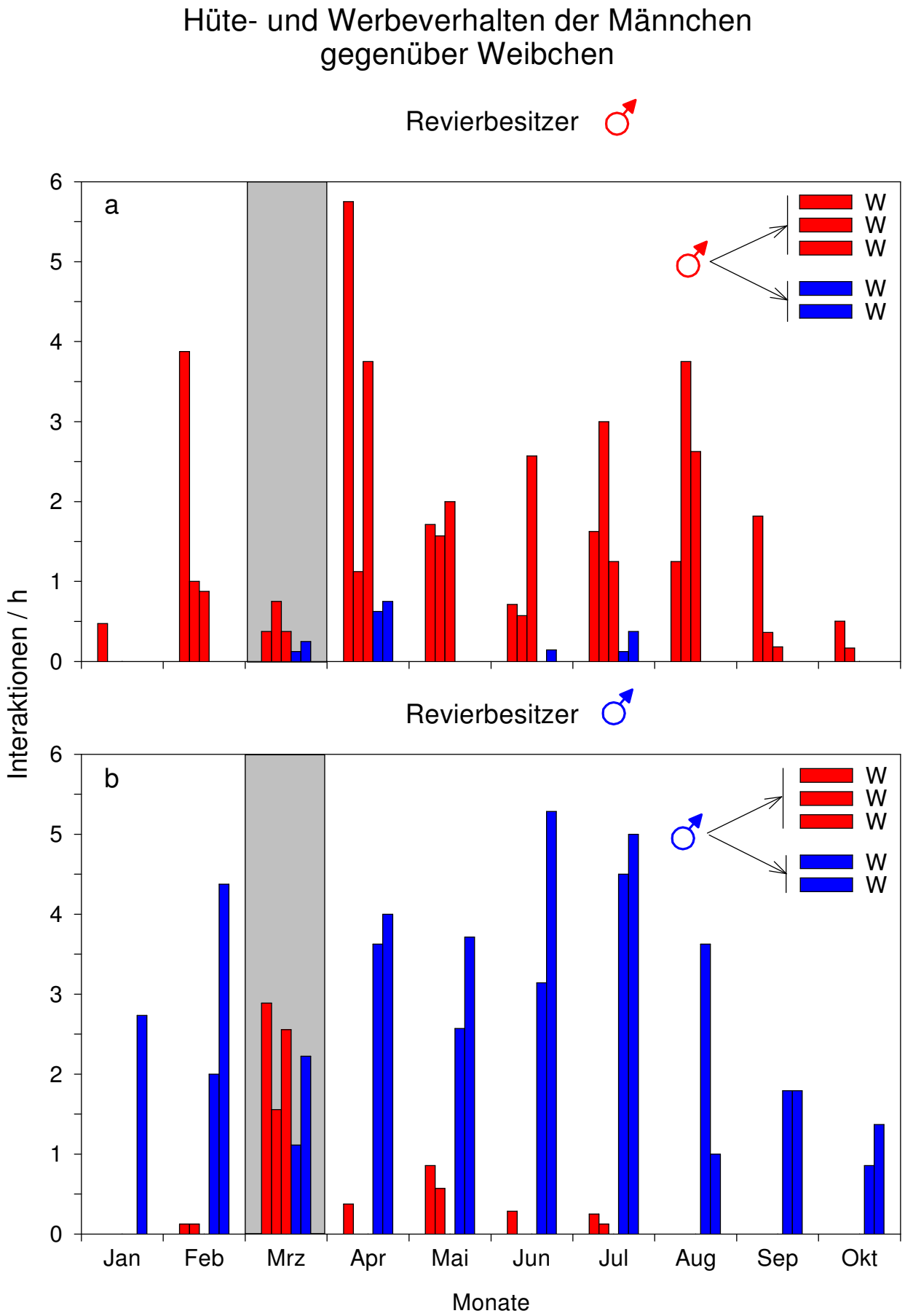


Abb. 72 a-b: Hüte- und Werbeverhalten von dominanten Männchen bei Reviervergrößerung und verkleinerung: grauer Balken gibt den Zeitpunkt der gemeinsamen Reviervergrößerung an. (weiteres siehe Text und Abb. 70)

4.1.2.4. Zeitversetzte Reviervergrößerung und -verkleinerung (Abb. 74)

Verstorbene dominante Männchen wurden in der Regel unmittelbar ersetzt. Prozesse der Abwanderung und Reviererweiterung wurden daher auch außerhalb der Reproduktionsperiode beobachtet, in der Regel 1-3 Tage nach dem Exitus eines Männchens. So lebten in den Revieren zweier benachbarter Männchen bis zum Ende der Reproduktionsperiode 1991 jeweils 3 bzw. 4 Weibchen (Abb.74: August-Oktober). Durch den Tod des dominanten Männchens rückte das vormalige subdominante Männchen zum Revierbesitzer auf (Abb.74. Dezember M 5). Für das Männchen verbesserte sich damit der Zugang zu den Gruppenweibchen. Zugleich vergrößerte es sein Revier, übernahm das Nachbarreviers zweier verstorbener Männchen und erhöhte die Anzahl seiner Weibchen um drei weitere (Abb.74. Dezember-Februar M 5). In einem weiteren Nachbarrevier (Abb. 74: Dezember-Februar: Männchen 1) verstarben 2 von 4 Weibchen. In der Folge erweitertete das Männchen 1 zu Beginn der Reproduktionsperiode 1992 (im März) sein Revier um das Nachbarrevier von M 5. Dies hatte für das Männchen 5 nicht nur Gebietsverlust zur Folge, sondern auch den Verlust von 2 Weibchen, die von Männchen 1 übernommen wurden.

Die Lebensdauer dieser beiden Männchen war mit 5,5 und 6 Jahre ebenfalls erstaunlich hoch. An diesem Beispiel sollte gezeigt werden, daß Prozesse auch außerhalb der Reproduktionsperiode stattfanden, sich die endgültigen Gruppenzusammensetzungen aber erst zu Beginn der Reproduktionsperiode konsolidierten. Im Fall der Konkurrenz von zwei Revierbesitzern kann der Prozeß der Reviererweiterung für eines der beiden Männchen zum Verlust von Weibchen führen.

Zeitversetzte Reviervergrößerung und Revierverkleinerung

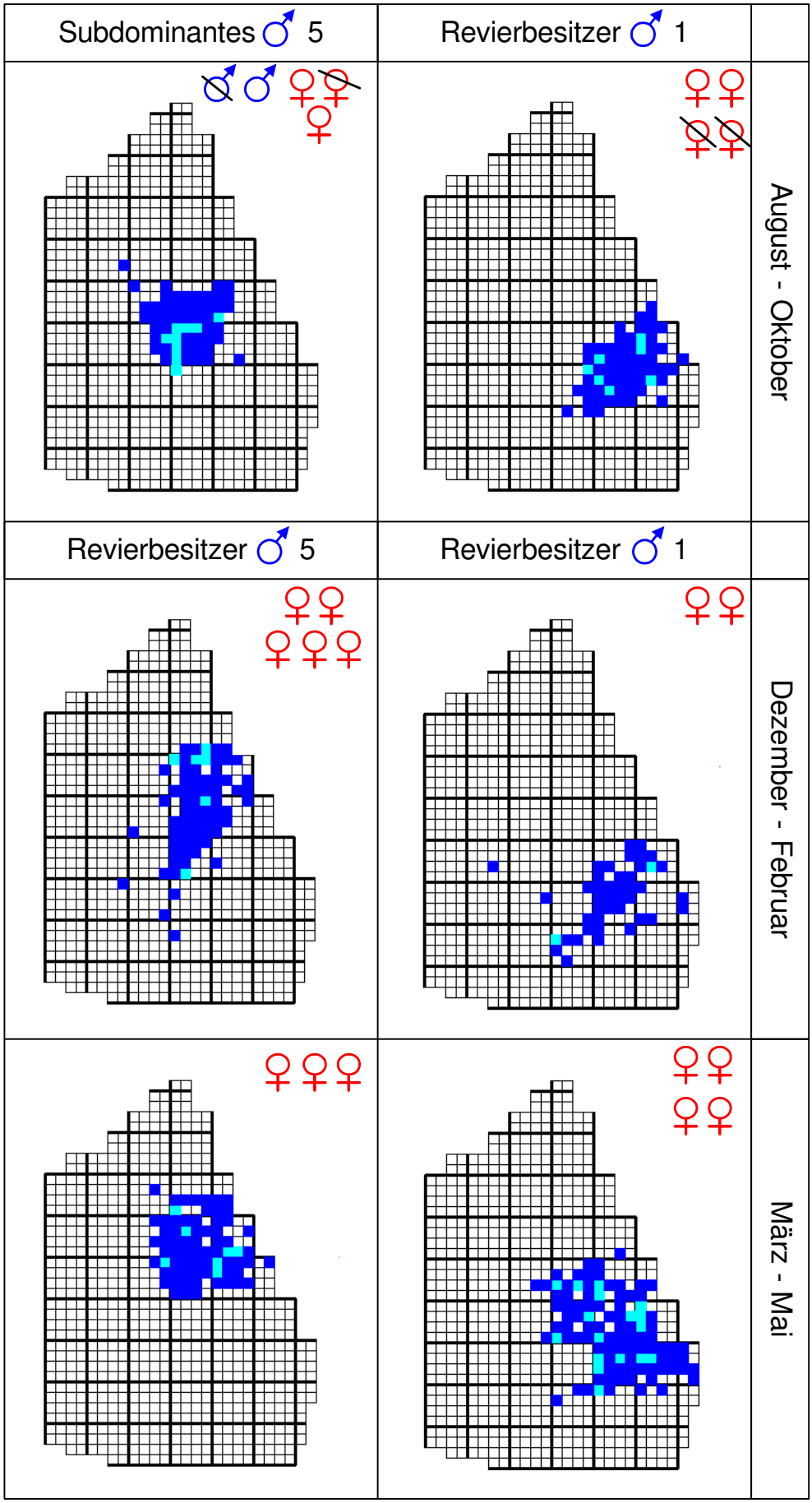


Abb.74 : Kompromiß zweier dominanter Männchen

4.1.2.5. Reviervergrößerung über zwei räumlich getrennten Gebiete / Bindung von Weibchen zu Männchen (Abb. 75 a-c)

Im Gegensatz zu den beiden vorherigen Beispielen führte eine sehr niedrige Dichte und ein sehr hohes Geschlechterverhältnis im Extremfall zur Reviererweiterung über zwei räumlich getrennte Gebiete:

April - Oktober (Abb. 75 a): Im Beobachtungsjahr mit hoher Dichte blieben die Gebiete zweier benachbarter Männchen, eines subdominanten Männchens (M 34) und eines alleinigen Revierbesitzers (M 4) über die gesamte Reproduktionsperiode stabil. Innerhalb des Revieres des Männchens 4 lagen die Aufenthaltsgebiete eines dominanten und eines subdominanten Weibchens.

Dezember - Februar (Abb. 75 a): Schon im November verstarb ein Großteil der adulten Männchen, so daß die Dichte sank und das Geschlechterzusammensetzung sich zugunsten der Weibchen verschob. Wie generell üblich breitete die Tiere im Winter ihre Gebiete aufgrund verstärkter Nahrungssuche weiter aus, wobei ihre Hauptaufenthaltsgebiete aber in ihren originären Gebieten erhalten blieben, was man z.B. bei dem subdominanten Männchen 34 sehen kann.

Entsprechend weitete Revierbesitzer M 4 in ein Gebiet mit 4 Weibchen aus, dessen Besitzer verstorben war; seine beiden eigenen Weibchen (24 und 38) folgten ihm hierbei.

März - Mai (Abb. 75 b): Im März, zu Beginn der Reproduktionsperiode, sowie in den Monaten April-Mai etablierte das Männchen 4 die zwei räumlich getrennten Gebiete als Reviere. Es wechselte hierbei mehrmals am Tag das Revier und mußte dabei das Revier zweier benachbarter Männchen durchqueren, während die Weibchen sich in ihre ursprünglichen Gebiete blieben. Das subdominante Männchen 34 drang nun in das benachbarte und etwa die Hälfte der Zeit unbesetzte Revier des Männchens Nr. 4 ein. Ab **April** (Abb. 75 b) ist das Männchen 34 endgültig in das Revier des Revierbesitzers 4 hinübergewechselt und nimmt beim Erscheinen des Revierbesitzers eine subdominante Stellung ein.

Juni- Oktober (Abb. 75 c) Im Juni folgten die Weibchen unerwarteterweise dem Männchen 4 bei seinem täglichen Revierwechsel und mußten dabei genau wie das Männchen das Revier mit drei gruppenfremden Weibchen durchqueren. Das subdominante Männchen 34 suchte inzwischen seine Weibchen und war dabei in mehreren Revieren zu beobachten, bis es den Weibchen folgte und mit dem Revierbesitzer wie die Weibchen hin und her pendelte. Dieser ständige Wechsel von Aufenthaltsgebieten aller Tiere hielt bis Ende Oktober an, wobei die

Weibchen sich bis zum Ende der Reproduktionszeit (August) in ihrem ursprünglichen Gebiet reproduzierten.

April (Abb. 75 c) Im April des dritten Beobachtungsjahres wechselte der Revierbesitzer nach wie vor zwischen den beiden Aufenthaltsgebieten, obwohl die Dichte wieder angestiegen war, das Geschlechterverhältnis sich umkehrte und damit die Konkurrenzsituation für die Männchen verschärft war. Im Unterschied zum Vorjahr verblieb das dominante Weibchen in der oberen Hälfte, während das subdominante in die untere Hälfte des Gebietes abwanderte, dort dominant wurde und sich auch dort reproduzierte.

Dies Beispiel zeigt, wie eine extrem niedrige Dichte sogar die Reviererweiterung über zwei räumlich getrennte Reviere erlaubte und daß eine Bindung zwischen Weibchen und Männchen bestehen kann, bei der die Weibchen sogar dem Männchen in die jeweiligen Aufenthaltsgebiete folgten. Das dominante Männchen 4 wurde nur vier Jahre alt, nicht so alt wie die dominanten Männchen, die ihr Revier vergrößerten und anschließend wieder verkleinerten (siehe Kap. 4.12.3). Die Reviererweiterung über zwei räumlich getrennte Gebiete ist kein Sonderfall. So konnte sie in einem anderen Jahr, bei fast identischen Populationsbedingungen - einer extrem niedrigen Dichte und einem zu den Weibchen verschobenen Geschlechterverhältnis - wiederholt beobachtet werden. Das Leben innerhalb einer Gruppe ist nicht losgelöst vom Gesamtgeschehen innerhalb der Population. Selbst in der Nichtreproduktionsperiode waren soziale Prozesse zu verfolgen, die weit über die einzelne Gruppe und deren unmittelbare Nachbarschaft hinausreichten.

Reviere in der 2. Reproduktionsperiode - Gebietsausweitung im Winter

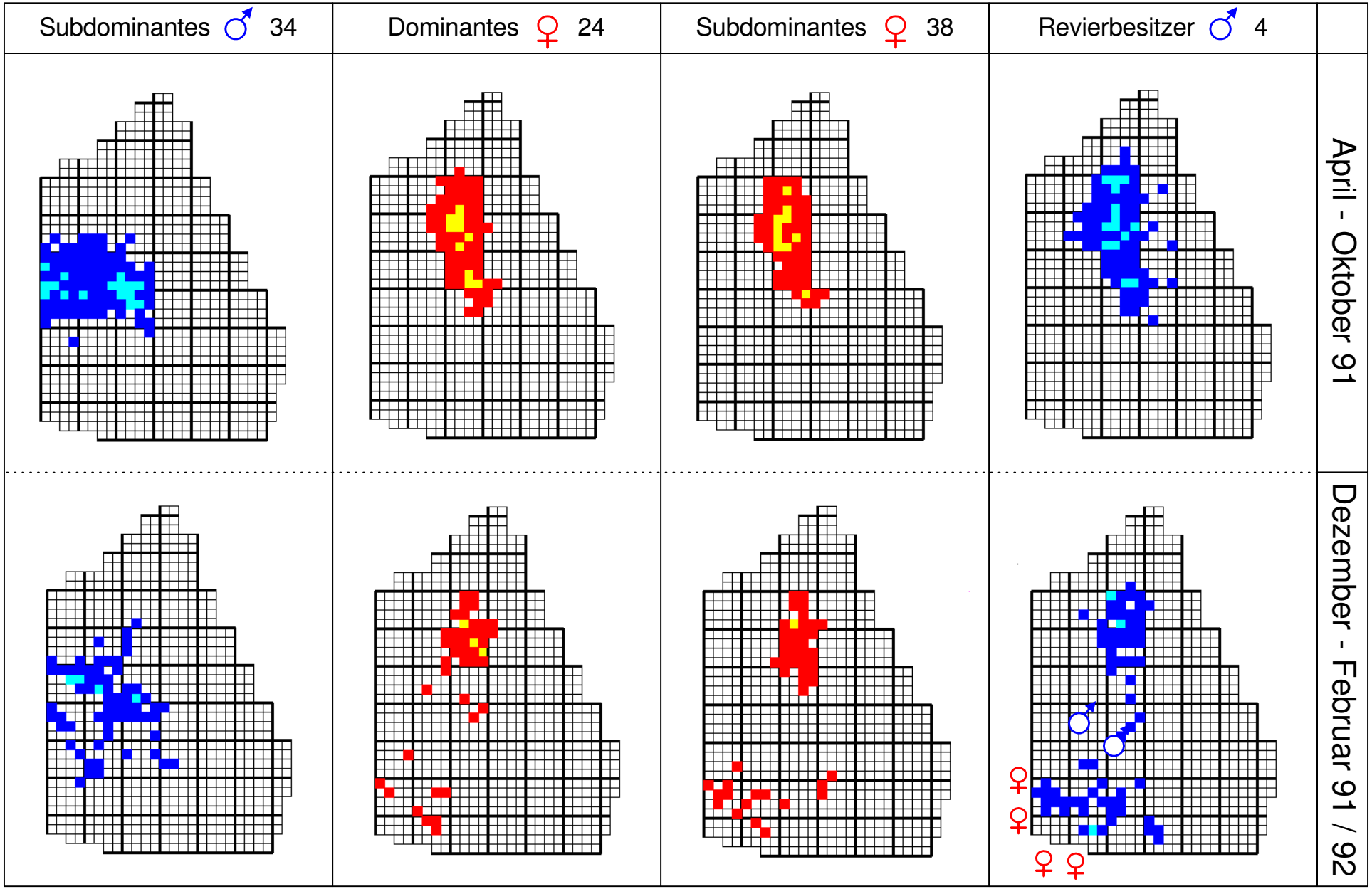


Abb.75 a: Reviererweiterung über zwei räumlich getrennte Reviere und Bindung von Weibchen zu Männchen

Abwanderung und Reviervergrößerung der Männchen in ihrer 3. Reproduktionsperiode

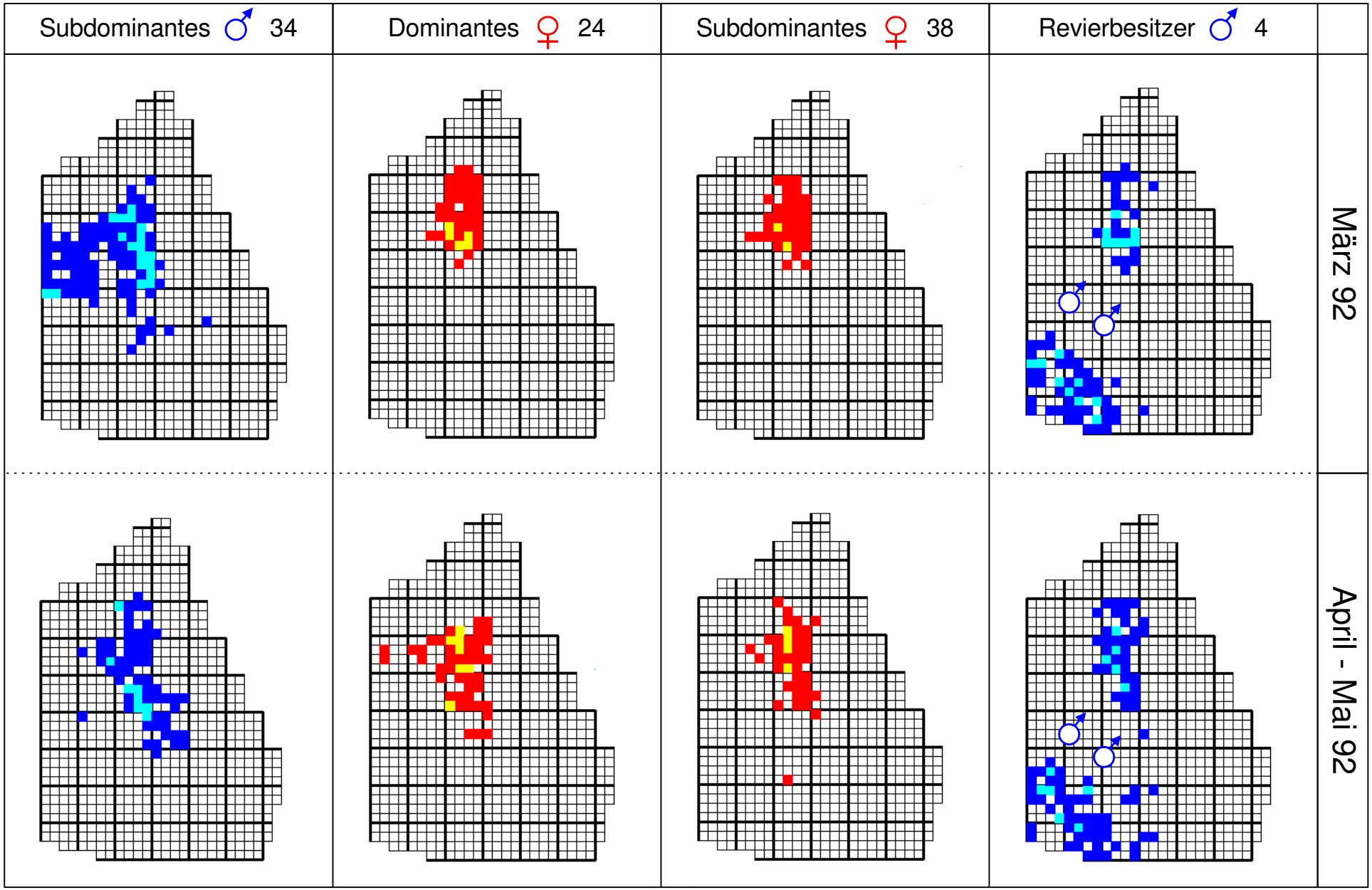


Abb.75 b: Reviererweiterung über zwei räumlich getrennte Reviere und Bindung zu Weibchen; Erläuterung siehe Text

Gebietsvergrößerung der Weibchen - Abwanderung von einem Weibchen

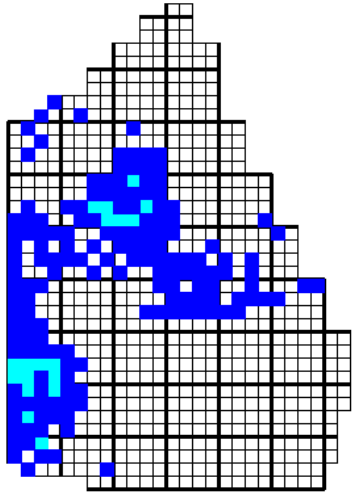
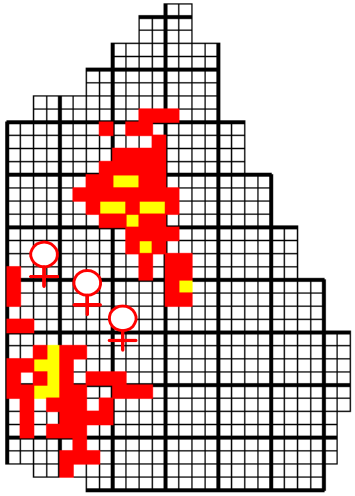
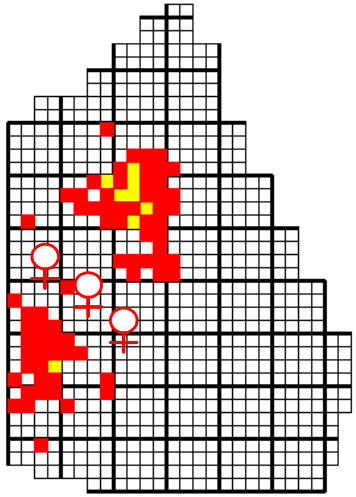
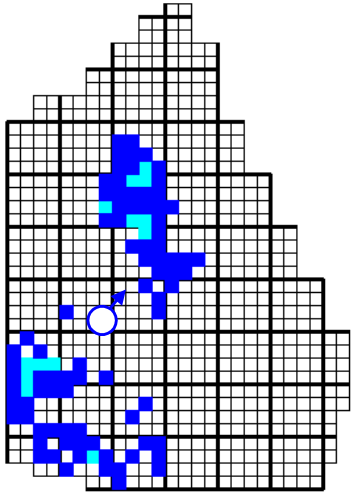
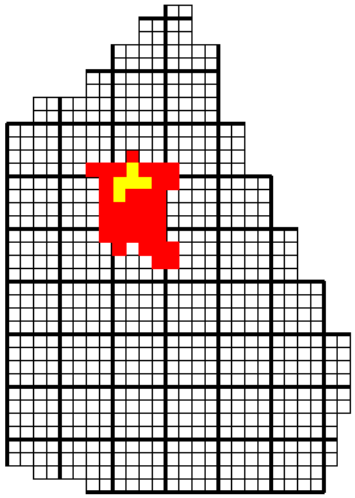
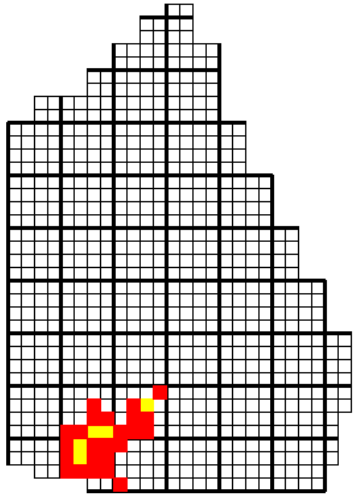
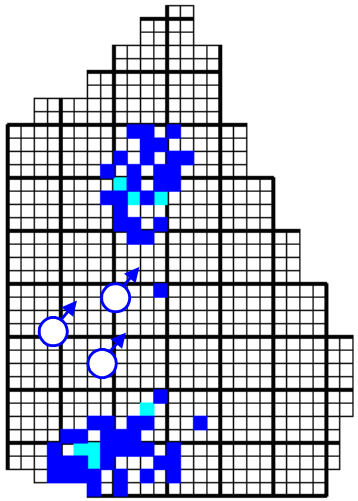
Subdominantes ♂ 34	Dominantes ♀ 24	Subdominantes ♀ 38	Revierbesitzer ♂ 4	
				Juni - Oktober 92
Exitus				April 93

Abb.75 c: Reviererweiterung über zwei räumlich getrennte Reviere und Bindung von Weibchen zu Männchen; Erläuterung siehe Text

4.1.3. Integration einjähriger Männchen (Abb. 76)

Zeitgleich mit der oben geschilderten Reviervergrößerung über zwei räumlich getrennte Gebieten integrierten sich im Zeitraum von Dezember bis Februar zwei Jungtiere (Abb. 76). Ein Jungtier wechselte zu Beginn im Winter mit dem reviervergrößerenden Männchen Nr. 4 zwischen beiden Gebieten. Zu Beginn der Reproduktionsperiode im März etablierte es sich dann in der unteren Hälfte der beiden Gebiete und ordnete sich dem Männchen mit zwei Revieren bei Erscheinen unter.

Das zweite Jungtier versuchte sich im Winter in einem bestehenden Revier zu integrieren, verließ aber zu Beginn der Reproduktionsperiode nach heftigen Kämpfen die Gruppe und integrierte sich als Subdominantes in der benachbarten Gruppe.

4.1.4. Gebietsvergrößerung eines subdominanten Männchens und eines Weibchens über zwei benachbarte Reviere (Satellitentiere Abb.77)

In einem Fall erweiterte ein subdominantes Männchen sein Gebiet über zwei benachbarte Reviere (Abb. 77 ursprüngliches Gebiet in Abb. 67 a: März-April 91). Sein Kerngebiet lag zwischen den beiden Revieren in der geschützten Schilfzone des Weihers. An den Reviergrenzen zeigte es mit den jeweiligen Revierbesitzern Territorialverhalten. Innerhalb der Reviere kam es jedoch nur selten zu Territorialverhalten.

Auch Weibchen legten in seltenen Fällen ihr Gebiet zwischen die Gebiete zweier Weibchengruppen bzw. Männchenreviere. Dies war aber im Gegensatz zu dem Satellitenmännchen an eine hohe Dichte gebunden. Außerdem zeigten sie hierbei temporäre Präferenzen für bestimmte Männchen.

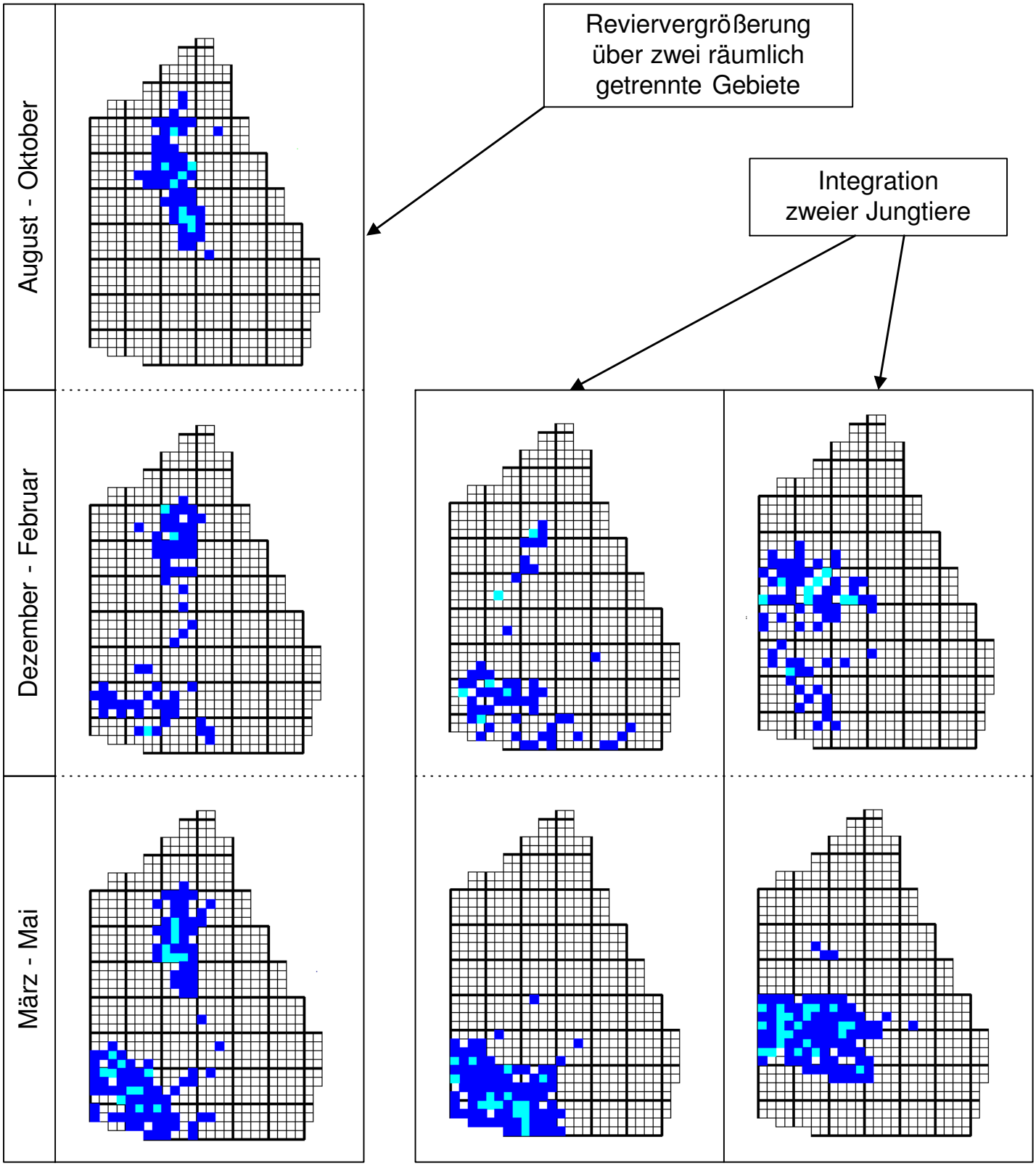


Abb.76: Reviererweiterung und Integration von Jungtieren; Erläuterung siehe Text

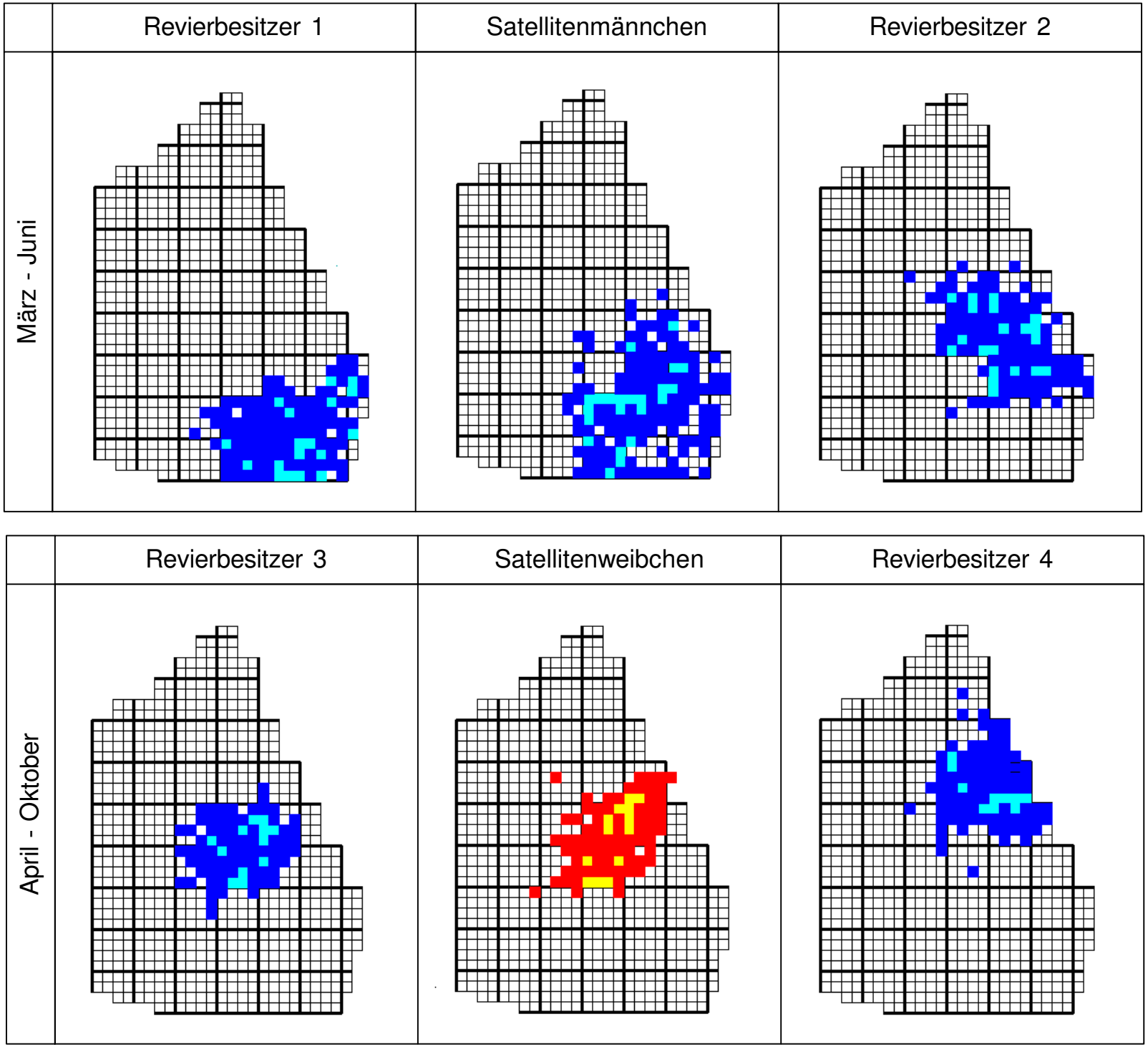

Revierbesitzer 1
Satellitenmännchen
Revierbesitzer 2
März - Juni
Revierbesitzer 3
Satellitenweibchen
Revierbesitzer 4
April - Oktober

Abb.77:

4.2 Soziale Weibchenprozesse unter Berücksichtigung der Wechselwirkungen auf das Verhalten zwischen Männchen und Weibchen

Gruppendynamische Prozesse der Weibchen stellen einen Kompromiß zwischen dem der Gruppe zur Verfügung stehenden Raum und dem Zugang der einzelnen Weibchen zu demselben dar. Dieser Kompromiß ist abhängig von der Anzahl der Weibchen und der Verteilung der Aggression innerhalb der Gruppe, sowie der Größe des Gruppengebietes. Weibchenprozesse unterliegen, wie bei den Männchen, dem Einfluß von Dichte und Geschlechterverhältnis. In vielen Fällen stehen Weibchenprozesse in enger Beziehung mit dem Verhalten von Männchen. Weiterhin muß zwischen einer Männchendichte und einer Weibchendichte unterschieden werden. Im ersten Beobachtungsjahr herrschte eine relativ hohe Weibchendichte, die im zweiten Jahr dramatisch abfiel und zu ganz anderen Prozessen führte als im Vorjahr. Weibchenprozesse lassen sich nach den Populationsparametern folgendermaßen ordnen:

Hohe Weibchendichte und abnehmendes Geschlechterverhältnis:
-ortstreue Weibchen - Untergruppenbildung
-Rangwechsel
-Abwanderung von Weibchen
-Ausgrenzung von Weibchen
-Integration von wenigen Jungtieren

Niedrige Dichte und abnehmendes Geschlechterverhältnis:
-ortstreue Weibchen
-Untergruppenauflösung - Gruppenspaltung
-Rangwechsel
-Abwanderung von Weibchen - Neuformation von Gruppen
-Integration von wenigen Jungtieren

Zunehmende Dichte und zunehmendes Geschlechterverhältnis
-ortstreue Weibchen
-Gebietsverkleinerung
-Integration von Jungtieren - Bildung von neuen Gruppen

4.2.1. Untergruppenbildung

Faßt man alle Jahre zusammen und vergleicht den prozentualen Anteil an Abwanderungen, so verhielten sich adulte Weibchen ortstreuer als adulte Männchen. Vergleicht man aber die absolute Anzahl der abwandernden Weibchen der einzelnen Jahre, so wanderten bei niedriger Dichte und Männchenmangel mehr Weibchen ab als Männchen. Der Reviererweiterung durch Männchen stand die Untergruppenbildung durch Weibchen gegenüber. Sie unterstreicht die Ortsbindung der Weibchen. Hierbei verteidigten Weibchen von Untergruppen ihre ursprünglich durch Männchenreviere getrennten Gebiete. Die Untergruppenbildung war in der Regel an eine Verschiebung des Geschlechterverhältnisses und der damit einhergehenden Reviererweiterung von Männchen gebunden (siehe Kap. 3.2. Abb.49).

Weiterhin bestimmt die Anzahl der Weibchen innerhalb einer Weibchengruppe, ob sich eine Gruppe in Untergruppen aufspaltet (Abb. 50) oder ob einzelne oder sogar mehrere Weibchen abwandern (siehe Kap. 4.3.2)

In drei Fällen verteidigte ein einzelnes Weibchen 1991 und 1992 sein Aufenthaltsgebiet gegen eine benachbarte Weibchenuntergruppe von 2 Weibchen. Hierbei kann die Präsenz von Männchen eine wichtige Rolle spielen, wie folgendes Beispiel veranschaulichen soll (bei Wegfall des Männchen durch Exitus siehe Abb. 88). In diesem Fall war das reviervergrößende dominante Männchen das Bezugsmännchen (vom Vorjahr) des einzelnen Weibchens. Innerhalb der Männchen-Weibchengruppe hielt sich das dominante Männchen am häufigsten bei dem einzelnen Weibchen auf (Abb. 78 a), während das subdominante Männchen fast ausschließlich mit den zwei Weibchen der Untergruppe B in Beziehung stand. Neben dem häufigen nahen Beisammensitzen drückte sich die Präferenz der beiden Männchen auf unterschiedliche Weibchen in der Verteilung von Hüte- und Werbeverhalten aus (Abb. 78 b). Die Weibchen der verschiedenen Untergruppen hatten kaum Kontakt miteinander (Abb. 78 c) Sie brauchten daher ihre getrennten Aufenthaltsgebiete im Vergleich zu Untergruppenweibchen ohne eine Männchen- Weibchenpräferenz kaum zu verteidigen (Abb. 78 d).

Im Winter verstarben beide Männchen. Zugleich integrierte sich in der benachbarten Untergruppe ein junges Weibchen. Daraufhin wanderte das einzelne Weibchen aus und die Weibchen der benachbarten Untergruppe erweiterten ihre Gebiete (Abb. 88).

Aus der Abwanderung des Weibchens kann geschlossen werden, daß die Anwesenheit eines männlichen Bezugpartners unterstützende Wirkung haben kann, ein Gebiet gegenüber benachbarten Untergruppenweibchen erfolgreich zu bewahren.

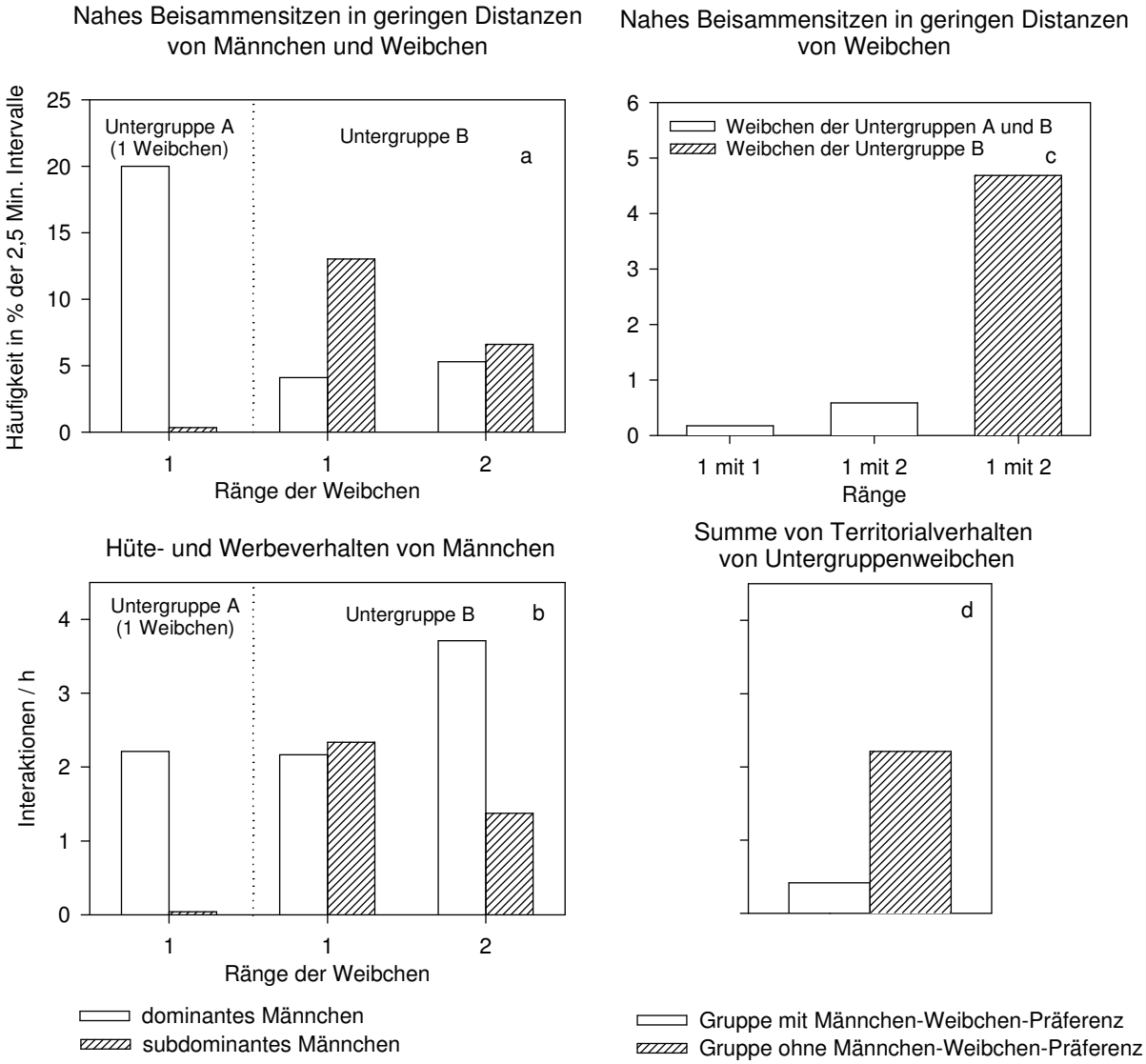


Abb. 78 a-d: Präferenzen zwischen Männchen und Weibchen drücken sich a) in den Distanzen als auch b) in der Summe von Hüte- und Werbeverhalten aus. c) Präferenzen von Männchen zu Weibchen verhindern das nahe Beisammensitzen zwischen Untergruppenweibchen. Innerhalb der Untergruppe saßen die Weibchen jedoch häufig zusammen. d) Vergleich der Summe von Territorialverhalten von Weibchenuntergruppen mit und ohne Männchen-Weibchen Präferenz (siehe auch Abb. 69). a-d) Verhaltensdaten sind für den Sommer (Juni-August) zusammengefaßt. Weiteres siehe Text.

4.2.2. Rangwechsel (Abb. 79 a-b u. Abb. 80)

Innerhalb einer Gruppe kann für Weibchen der Zugang zu Wohn- und Wurfbauen durch einen Ranganstieg verbessert werden. Ein Rangwechsel kann, wie an folgendem Beispiel exemplarisch gezeigt werden soll, in enger Wechselbeziehung mit dem Verhalten des Gruppenmännchens stehen.

Mai-Juni: In der ersten Hälfte der Reproduktionsperiode bildeten drei Weibchen und ein Männchen eine Gruppe. Die Aufenthaltsgebiete der drei Weibchen überlappten zu einem hohen Prozentsatz (>50 %) und lagen innerhalb des Territoriums des Männchens. Die Verteilung der Hauptaufenthaltsgebiete zeigt jedoch, daß sich innerhalb des Männchenrevieres die Weibchen mieden (Abb. 79 a).

Zwischen den Weibchen bestand eine eindeutige lineare Rangbeziehung. Das Hüteverhalten des Revierbesitzers war am häufigsten auf die zwei rangniedrigen Weibchen (Rang 2 und 3) verteilt (Abb. 80).

In beiden Monaten reproduzierten sich die beiden ranghohen Weibchen erfolgreich. Bei dem rangdritten Weibchen wurde im Mai keine Geburt und im Juni ein Abort festgestellt.

Juli: Das rangletzte Weibchen wich der Aggression innerhalb der Weibchengruppe aus (Abb. 80), indem es sein Aufenthaltsgebiet außerhalb des Gruppengebietes der höherrangigen Weibchen verlegte (Abb. 79 a). Das Männchen folgte dem Weibchen und vergrößerte hierbei sein Revier.

Das Männchen versuchte das rangletzte Weibchen durch häufiges "Verdrängen" und "Aufsuchen" in das Gruppengebiet zurückzutreiben (Abb. 80). Mit der Reviervergrößerung verteidigte das Männchen die verschobene Reviergrenze häufiger als alle übrigen (Abb. 81).

In diesem Monat reproduzierte sich das rangletzte Weibchen an der Grenze des Gruppengebietes erfolgreich. Rangerstes und rangzweites Weibchen reproduzierten sich im Gruppengebiet.

August – September: Im August wird das rangletzte Weibchen dominant über das ursprünglich Rangzweite (Abb. 80). Mit dem Rangwechsel nahmen die Weibchen wieder ein einheitliches Gruppengebiet ein (Abb. 79 b). Gleichzeitig verkleinerte das Männchen sein Revier und verteidigte es weniger häufig als im Juli (Abb. 79 b, Abb. 80).

Im August reproduzierten sich rangerstes und rangzweites (vormalig rangletztes) Weibchen in einer gemeinsamen Wurfkammer, während das gestürzte rangzweite Weibchen keine Junge bekam.

Synchrone Gebietsverlagerung von Männchen und Weibchen: Drittrangiges Weibchen weicht Rangstreitigkeiten aus

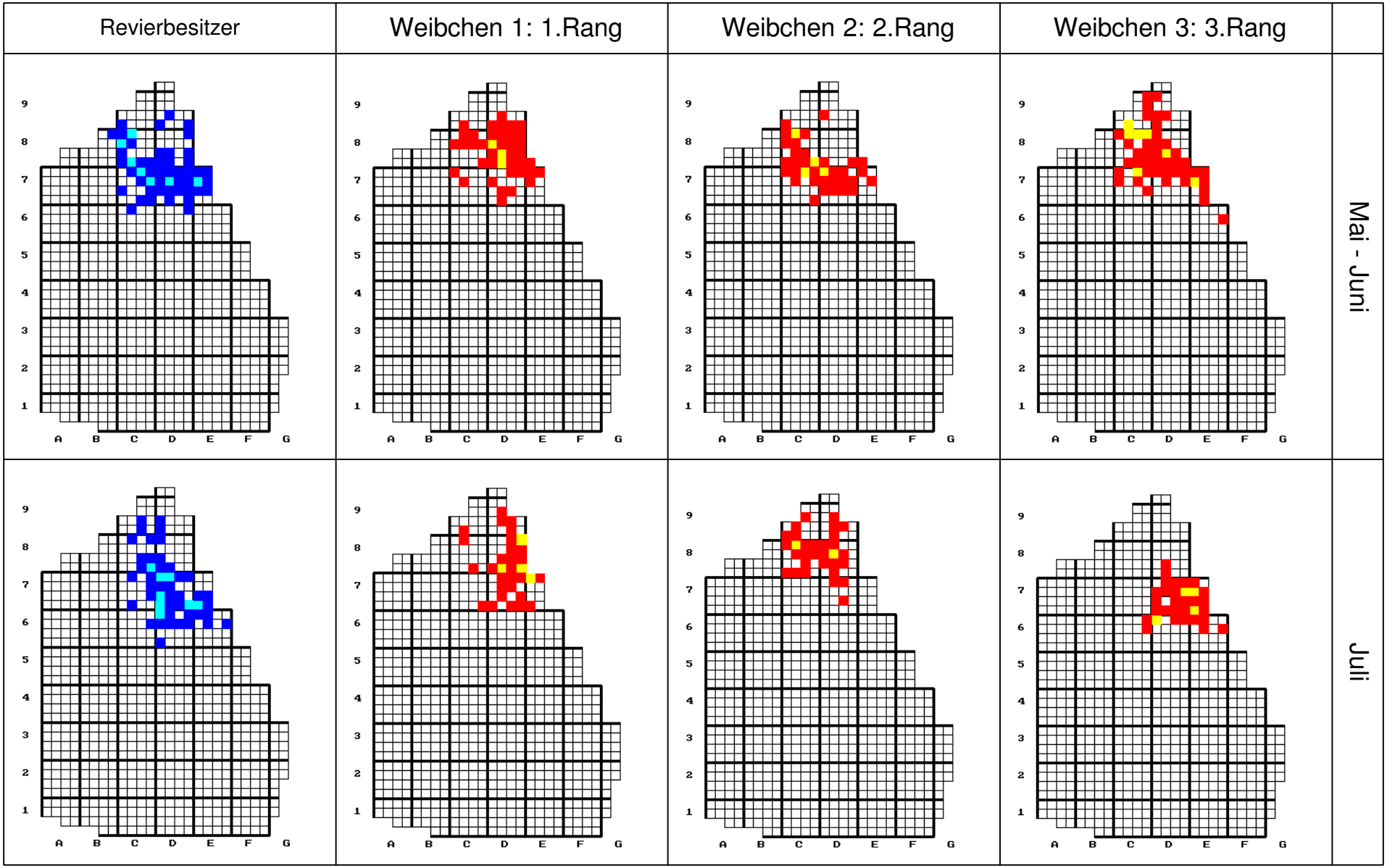


Abb.79 a: Wechselwirkung von Männchen und Weibchen bei Rangwechsel; Erläuterung siehe Text

Synchrone Gebietsverlagerung von Männchen und Weibchen: Rangwechsel der Weibchen

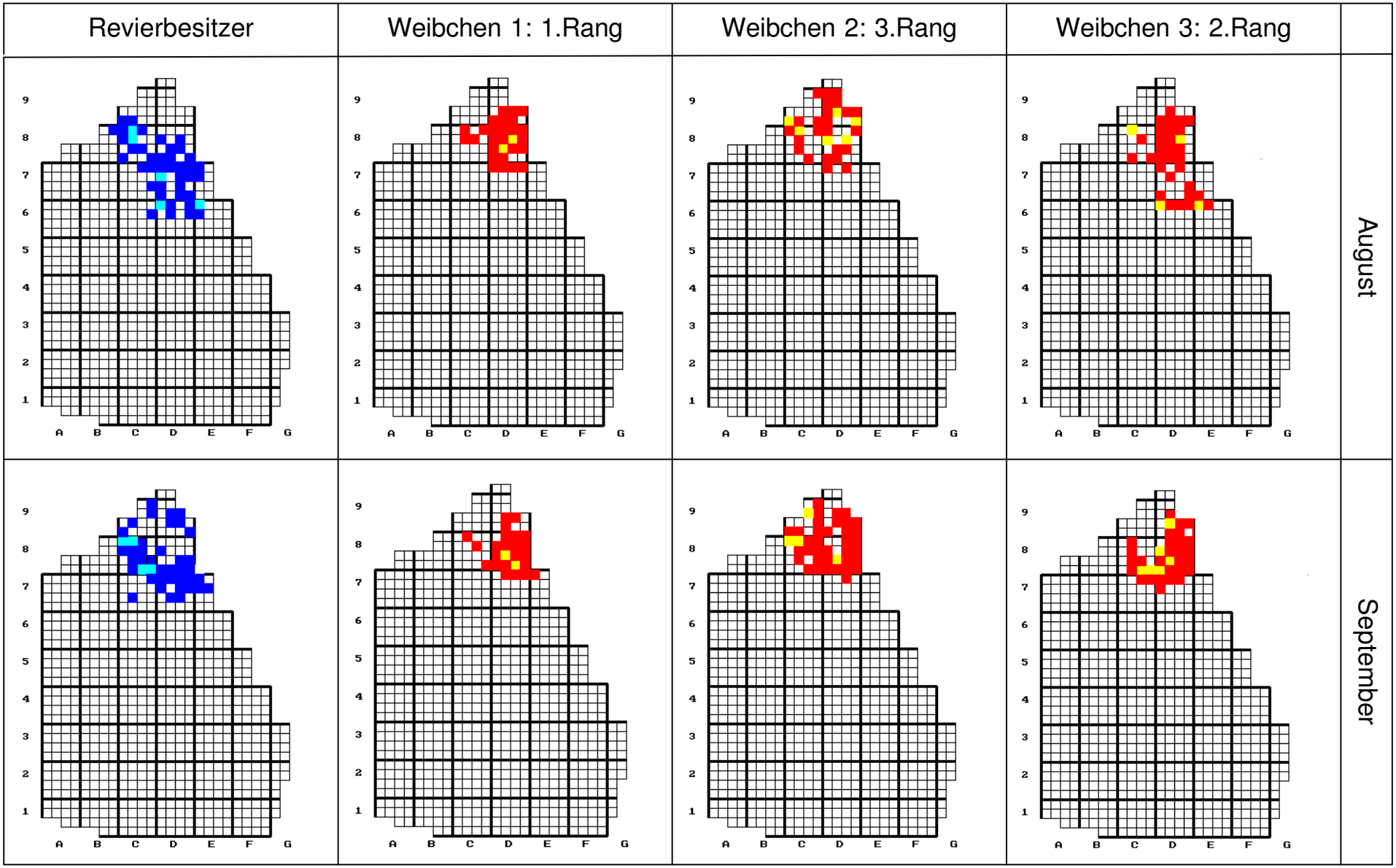
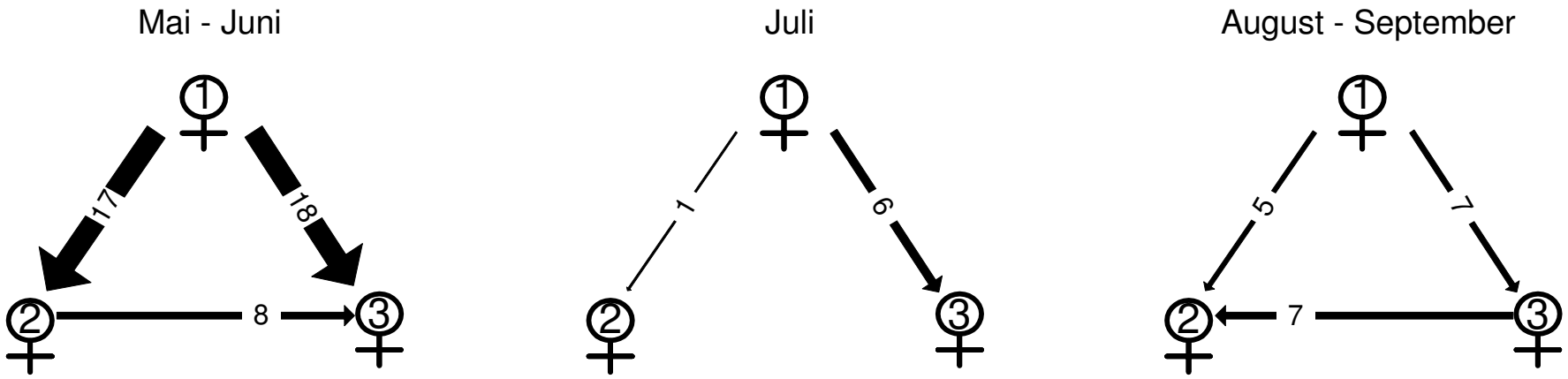


Abb.79 b: Wechselwirkung von Männchen und Weibchen bei Rangwechsel; Erläuterung siehe Text

Rangwechsel in einer Weibchengruppe

Verteilung der Aggression zwischen Gruppenweibchen



Verteilung des Hüteverhaltens des Revierbesitzers auf die Gruppenweibchen

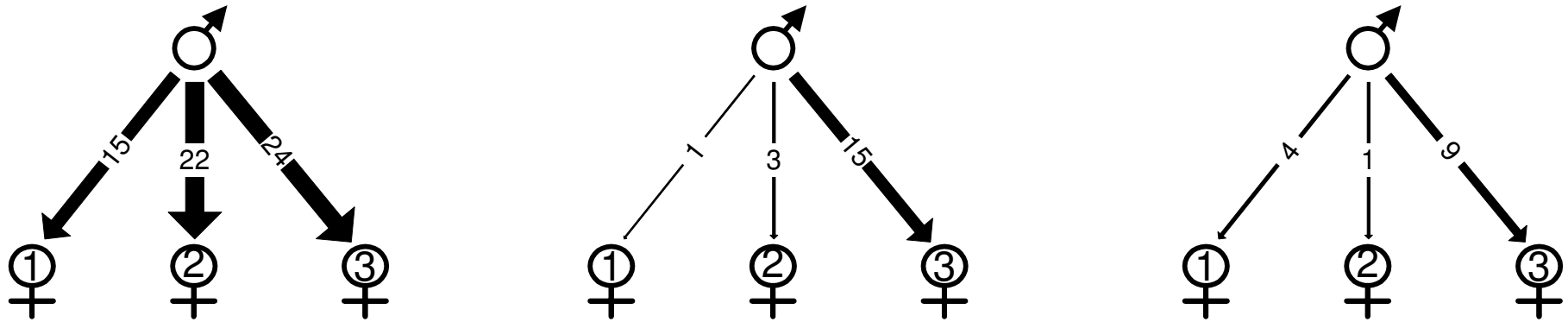


Abb. 80: Rangwechsel in einer Weibchengruppe: Aggression zwischen Gruppenweibchen: Die Dicke der Pfeile zwischen Weibchen entspricht den Häufigkeiten von Jagen. Pfeilspitzen sind auf gejagte Weibchen gerichtet. Zahlen innerhalb der Weibchensymbole stimmen mit Individuen überein. Aus der Pfeilrichtung kann der Rang geschlossen werden.
Verteilung von Hüteverhalten: Die Dicke der Pfeile entspricht der Häufigkeit von Hüteverhalten.

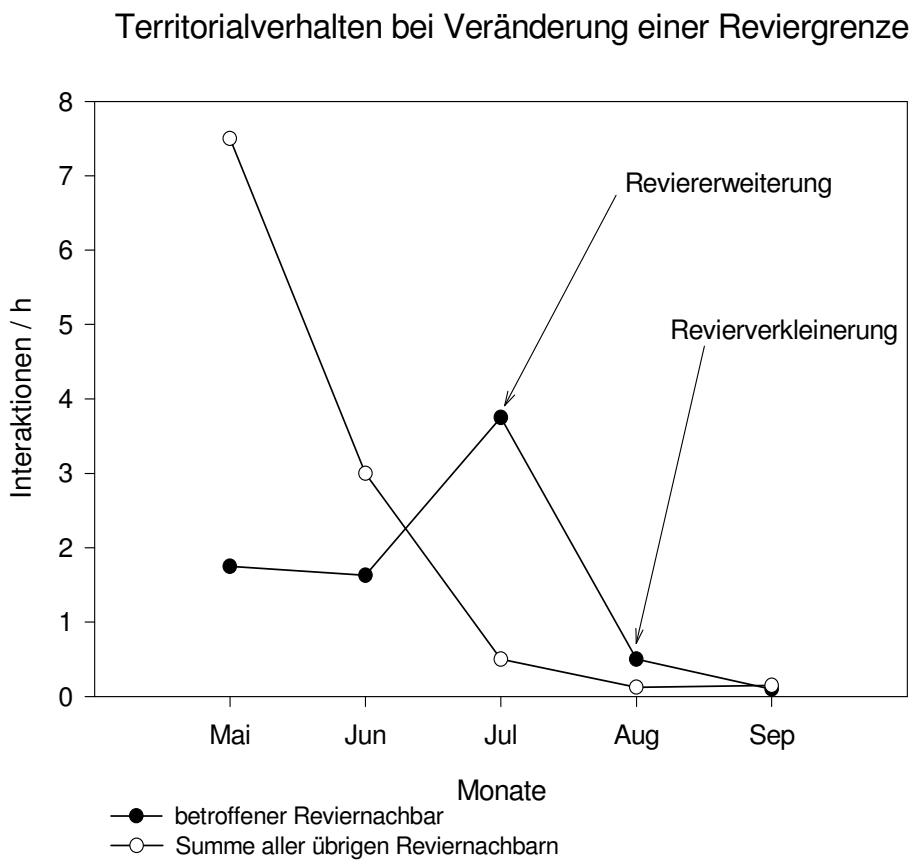


Abb. 81: Veränderung der Reviergrenze des Männchens aufgrund der Dispersion eines Weibchens

4.2.3. Abwanderung von Weibchen - Zeitpunkt der Abwanderung

In der Nichtreproduktionsperiode ist die Struktur der streng umrissenen Aufenthaltsgebiete von Männchen und Weibchen aufgelockert. Viele Tiere waren aufgrund von Nahrungssuche in gruppenfremden Gebieten zu beobachten. Aber auch in der Nichtreproduktionsperiode lassen sich anhand der Verbreitungsmuster Weibchen unterscheiden, die abwanderten und Weibchen, die im gesamten Gebieten herumstreiften (Abb. 82). Die meisten Weibchen fanden sich zu Beginn der Reproduktionsperiode, zum Zeitpunkt, wenn sich die Gruppen konstituieren, wieder in ihren ursprünglichen Aufenthaltsgebieten ein.

Abwanderungen von Weibchen sind hochkomplexe soziale Prozesse. Unmittelbare einzelne Auslöser lassen sich nur schwer festmachen. Folgende Faktoren lassen sich aber aus dem Vergleich vieler einzelner Prozesse schließen:

- Größe des Aufenthaltsgebietes
- Gruppengröße - Konkurrenz von Gruppenmitgliedern um Wurfbaue
- Exitus oder Abwanderung des Revierbesitzers / Bindung zum Geschlechtspartner
- Anzahl und Struktur der Baue

- Konkurrenz mit Weibchen benachbarter Weibchengruppen bzw. -untergruppen

Funktionale Zusammenhänge werden exemplarisch anhand der Schilderung von Prozessen dargestellt und sind im Kapitel 5 quantitativ zusammengefaßt.

4.2.3.1. Abwanderung von Weibchen einer großen Gruppe in eine kleine Gruppe mit Statuserhöhung:

In Abb. 82 sind exemplarisch unterschiedliche räumliche Verbreitungsmuster von zwei Weibchen einer Gruppe im Winter gegenübergestellt. Das drittrangige Weibchen der Gruppe hielt sich, wie viele Weibchen, im Winter (Dezember –Februar) in den unterschiedlichsten Gebieten auf. Zu Beginn der Reproduktionsperiode verstarb in der Gruppe das rangerste Weibchen und das drittrangige rückte in der Hierarchie auf den zweiten Rang. Ihr Aufenthaltsgebiet beschrieb im Frühjahr ein einheitliches diskretes Gebiet (März –April) und war identisch mit dem im Vorjahr (August-Oktober).

Im Gegensatz hierzu wanderte das viertrangige Weibchen derselben Gruppe im Winter ab und schloß sich mit einem einzelnen Weibchen zu einer Gruppe zusammen. Im Frühjahr verblieb es in der Gruppe und stieg im Vergleich zum Vorjahr in der Hierarchie vom vierten Rang zum zweiten Rang auf.

Verbreitungsmuster und Abwanderung von Weibchen im Winter

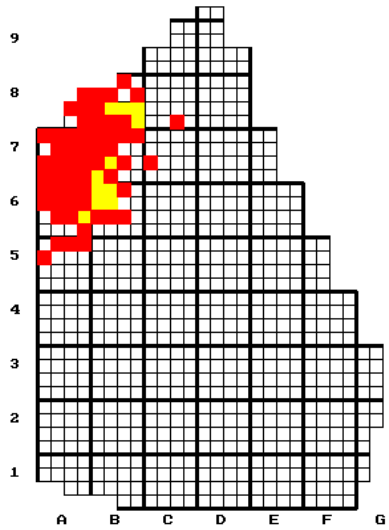
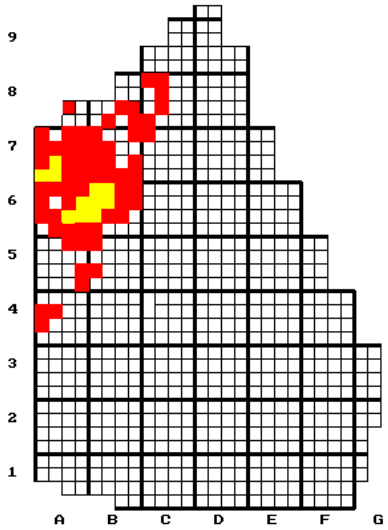
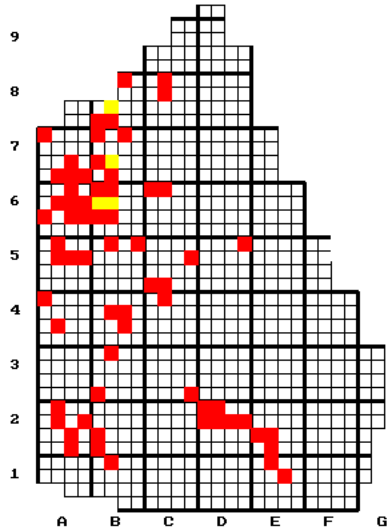
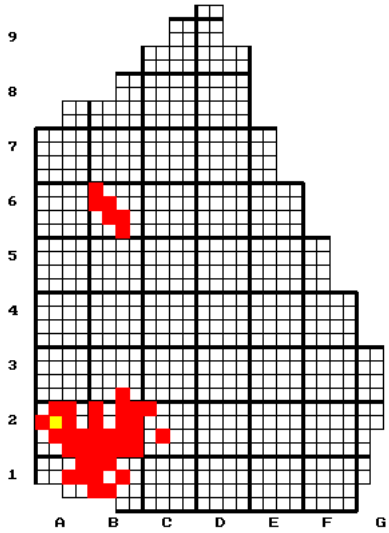
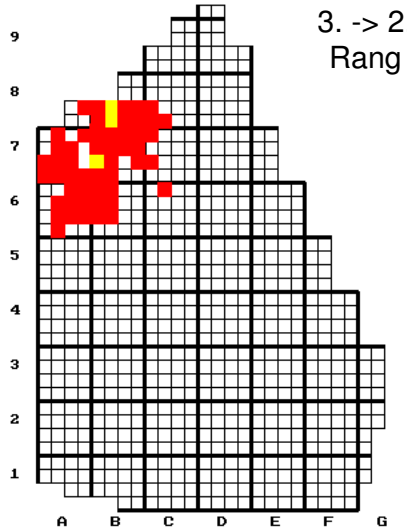
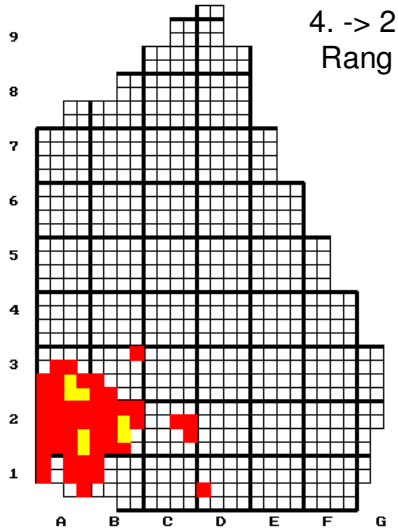
Drittrangiges Weibchen	Viertrangiges Weibchen	
		August - Oktober
		Dezember- Februar
 3. -> 2. Rang	 4. -> 2. Rang	März - April

Abb.82:

4.2.3.2. Abwanderung von Weibchen bei gleichzeitiger Abwanderung eines Männchens im Winter - Konkurrenz von ortstreuen Weibchen im Winter (Abb. 83 u. 84)

Januar: Im Januar besaßen ein subdominantes Männchen und ein niederrangiges Weibchen fast identische Aufenthaltsgebiete und Kerngebiete (Abb. 83). Zudem saßen beide Tiere zu mehr als 50 % der Beobachtungszeit in räumlicher Nähe zueinander.

Februar: Ende Januar verstarb in der Nachbargruppe der Revierbesitzer. Daraufhin wechselte das subdominante Männchen in die Nachbargruppe mit vier Weibchen und verteidigte schon im Februar sein neues Revier. Das niederrangige Weibchen verweilte erst in unmittelbarer Nachbarschaft dieser Gruppe und suchte den Kontakt zu seinem Männchen.

Nachdem es aber aufgrund der starken Weibchenkonkurrenz keinen Anschluß an diese Weibchengruppe fand, wanderte es noch im Februar in eine andere Gruppe mit zwei Weibchen ab und integrierte sich dort als Rangletzte (Abb. 83).

Ausgrenzung eines Weibchens in einer Gruppe mit ortstreuen Weibchen im Winter

Der Integration des Weibchens stand die Aggression der benachbarten Gruppe mit vier ortstreuen Weibchen im Wege. In dieser Weibchengruppe herrschte aber auch ohne diesen „Eindringling“ eine für den Winter ungewöhnlich hohe Aggression, die sich – wie generell im Winter bei den Weibchen - nicht in der Verhaltensweise "Jagen", sondern in dem unscheinbaren "Verdrängen" äußerte. Dieses war hauptsächlich auf das rangletzte Weibchen gerichtet (Abb. 84). Während die Tiere der Gruppe im Februar regelmäßig auf Körperkontakt (Weibchen sitzen fast nur im Winter auf Körperkontakt) zusammensaßen, wurde das rangletzte Weibchen durch "Verdrängen" davon ausgegrenzt (Abb. 85). Dieses Weibchen verstarb Ende Februar.

Abwanderung eines Weibchens während der Reproduktionsperiode

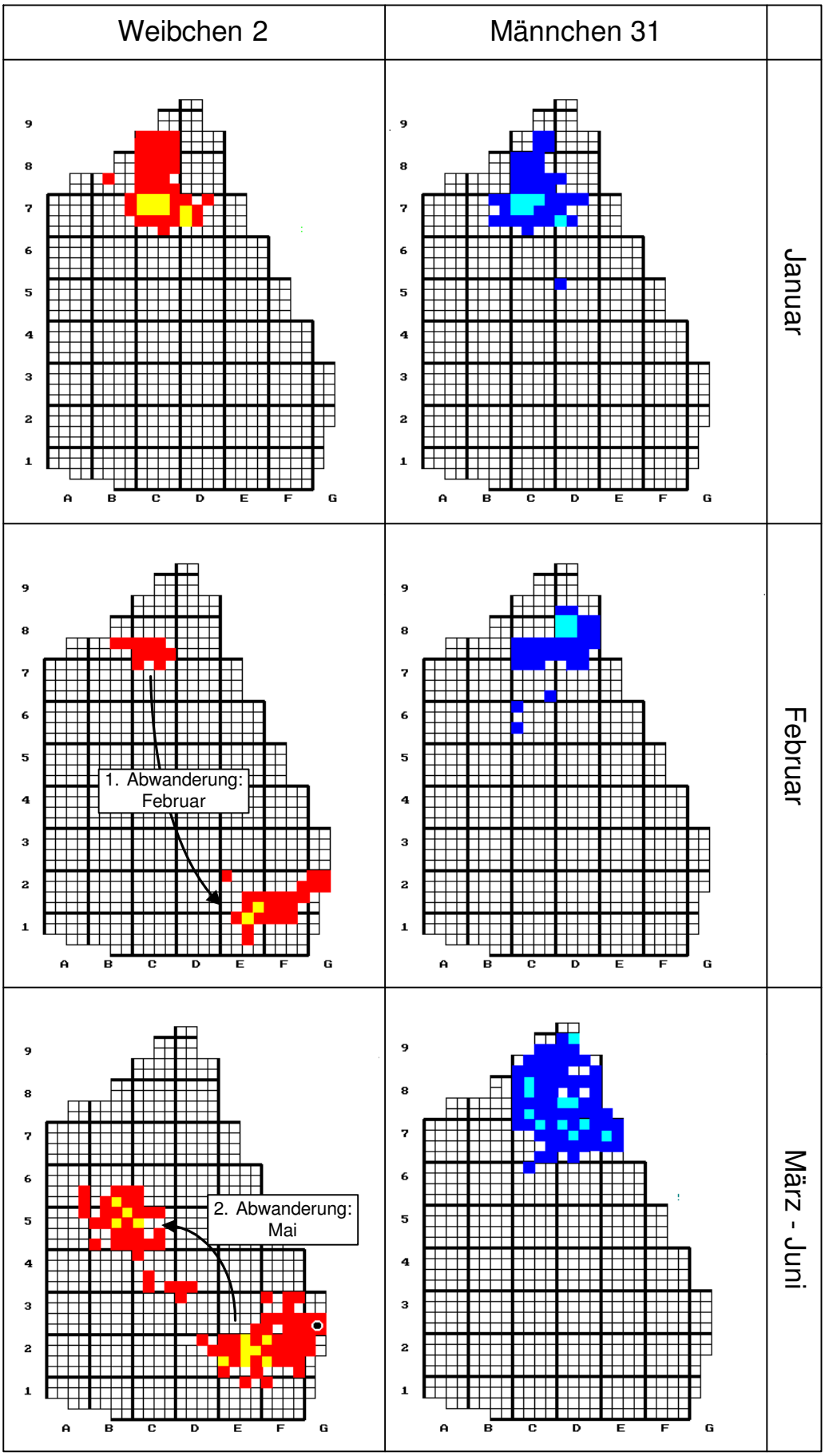


Abb.83:

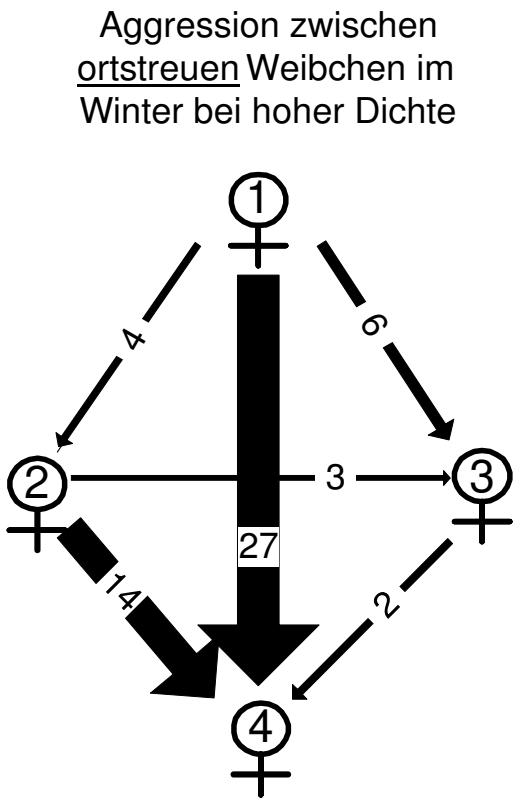


Abb.84: Ausgrenzung eines Weibchens: Pfeilspitzen sind auf verdrängte bzw. ausweichende Tiere gerichtet. Die Dicke der Pfeile entspricht der Häufigkeit von Verdrängen und Ausweichen. Zahlen geben Absolutwerte im Zeitraum von Januar – Februar an. Zahlen innerhalb der Weibchensymbole bezeichnen Individuen und Ränge.

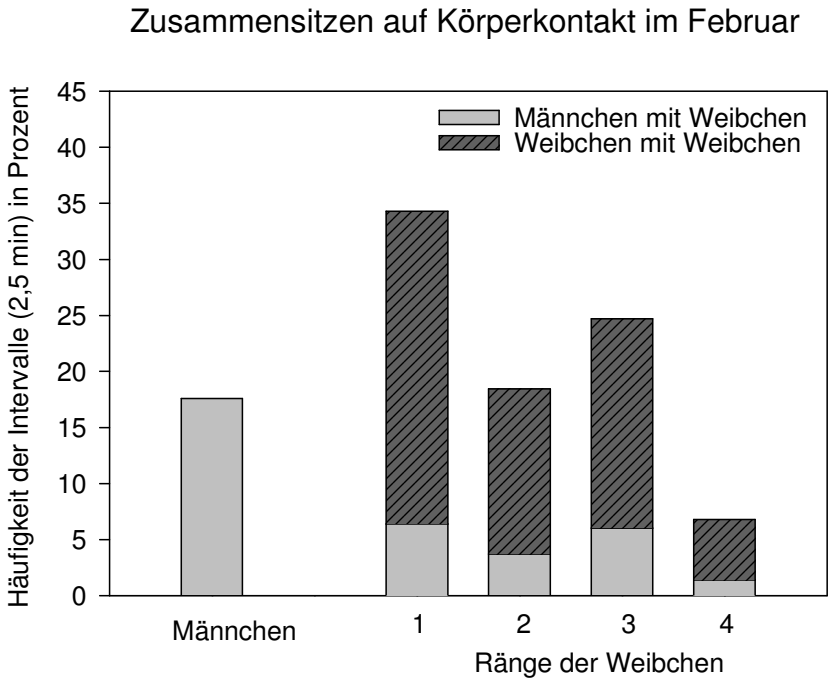


Abb. 85: Ausgrenzung eines Weibchens: Balken geben die Summe des Körperkontakts der Tiere mit Weibchen und Männchen an.

4.2.3.3. Abwanderung in eine Gruppe mit viel Raum während der Reproduktionsperiode (Abb. 83, 86-87)

Es sind nicht allein Gruppengröße und sozialer Rang, die entscheiden, ob ein Tier abwandert oder nicht. Das unter Kapitel 4.2.3.2 geschilderte Weibchen wanderte im **Mai** ein zweites Mal ab (Abb. 83) und zwar von einer Gruppe mit wenig Raum (550 m^2 überlappungsfreies Gruppengebiet) in eine Gruppe mit viel Raum (1175 m^2 überlappungsfreies Gruppengebiet). Das Gebiet der Gruppe mit wenig Raum wurde zudem gegen eine Untergruppe mit drei Weibchen durch Revierverhalten verteidigt. Bis zur zweiten Abwanderung Mitte Mai reproduzierte sich das Weibchen nicht.

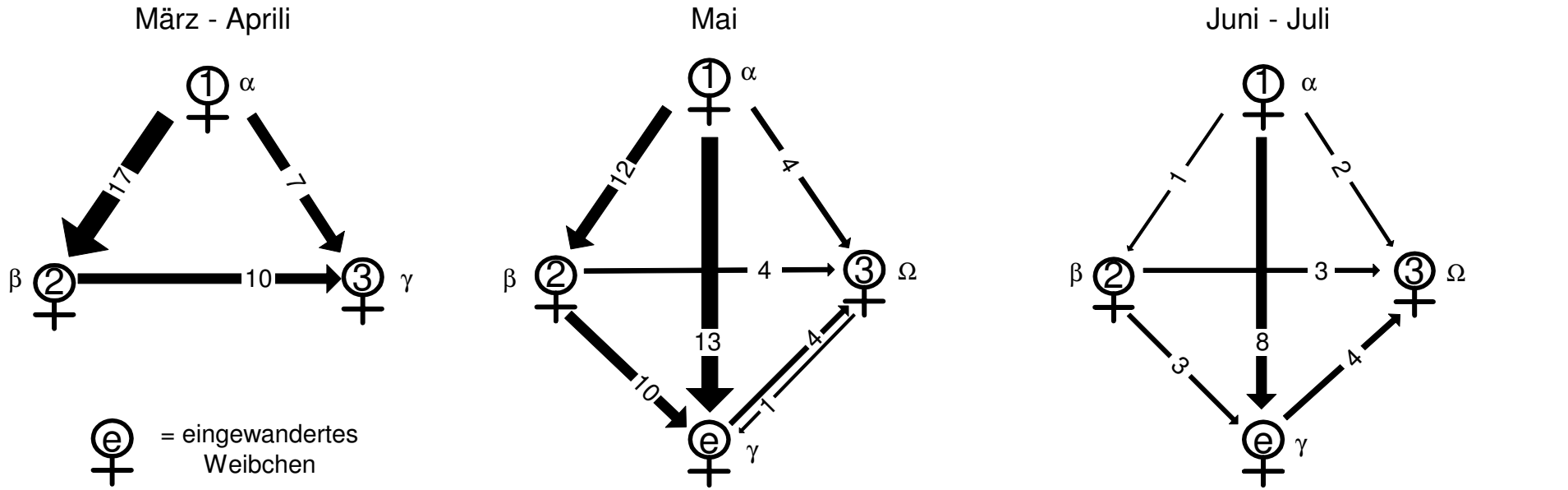
Integration (Abb. 86, 87):

In seiner neuen Gruppe wurde das eingewanderte Weibchen dominant über das rangdritte Weibchen (Abb. 86). Während es sich Ende Mai im Wurfbau des vormalig drittrangigen Weibchens erfolgreich reproduzierte, setzte das jetzt viertrangige Weibchen mit der Reproduktion für einen Monat aus. Innerhalb der Gruppe war das Hüteverhalten des dominanten Männchens im Mai am häufigsten auf das viertrangige Weibchen gerichtet (Abb. 86), doch hielt sich das neu eingewanderte Weibchen Juni häufig in räumlicher Nähe zum dominanten Männchen auf (Abb. 87 a-b). Erstaunlicherweise zeigte das Weibchen dabei typisch männliches Werbeverhalten wie "Umkreisen" und "Aufreiten" gegenüber dem dominanten Männchen (Abb. 86). (Aktives Werbeverhalten mit Aufreitversuche von Weibchen wurde nur in einem weiteren Beobachtungsjahr mit akutem Männchenmangel beobachtet. In einer Gruppe, in der kein Gruppenmännchen existierte, wurde ein von einem Nachbargehege eingesetztes Männchen in entsprechenden Maße von einem ortstreuen Weibchen umworben.) Das Hüteverhalten des dominanten Männchens war jetzt am häufigsten auf das eingewanderten Weibchen gerichtet.

In der Folgezeit reproduzierte das neu integrierte Weibchen zusammen mit dem dominanten Weibchen der Gruppe in einem gemeinsamen Wurfbau. In der nächsten Reproduktionsperiode wurde das eingewanderte Weibchen sogar dominant über das rangerste Weibchen.

Einwanderung und Integration eines Weibchens in eine Gruppe während der Reproduktionszeit

Verteilung der Aggression zwischen Gruppenweibchen



Verteilung des Hüteverhaltens des Revierbesitzers auf die Gruppenweibchen

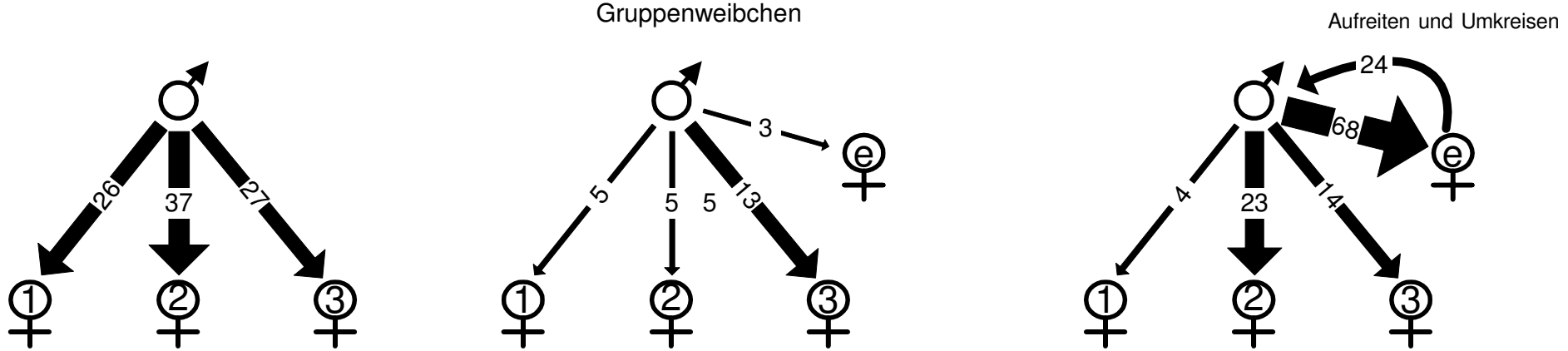


Abb. 86: Verteilung der Aggression zwischen Gruppenweibchen: Pfeilspitzen sind auf gejagte Weibchen gerichtet. Zahlen und Dicke der Pfeile entsprechen der absoluten Häufigkeiten von "Jagen". Zahlen innerhalb der Weibchensymbole geben Individuen an; griechische Buchstaben daneben die Ränge. **Verteilung des Hüteverhaltens des Revierbesitzes** (dominantes Männchen): Zahlen und Dicke der Pfeile entsprechen der absoluten Häufigkeiten von Hüteverhalten. Zahlen innerhalb der Weibchensymbole geben Individuen an.

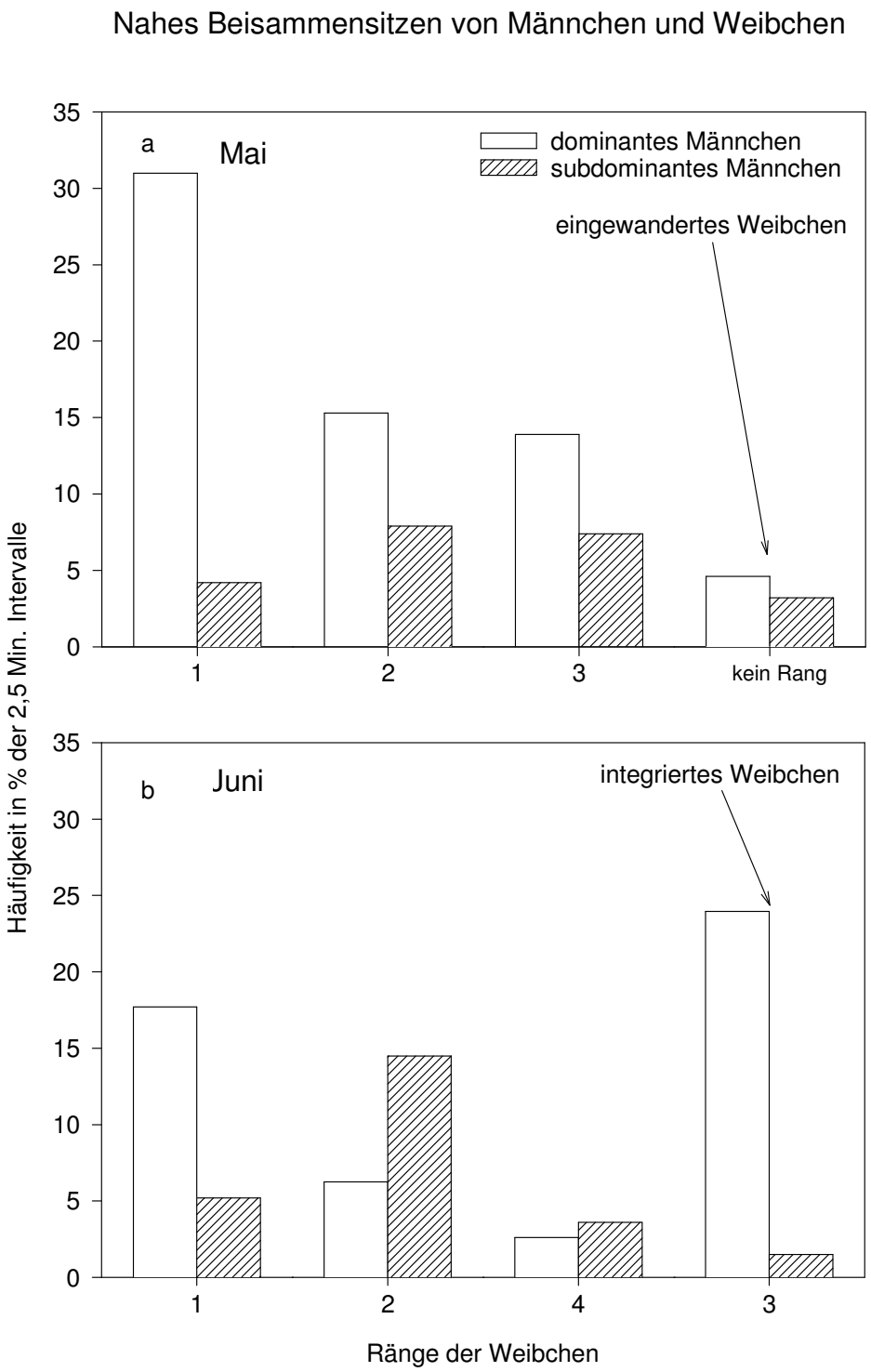


Abb. 87: a) Einwanderung und b) Integration eines Weibchens in einer Gruppe: Nahes Beisammensitzen (0 - 2 m).

4.2.3.4. Untergruppenauflösung, Abwanderung und Neuformation von Gruppen

Weibchenuntergruppen lösten sich bei geringer Weibchendichte und Männchenmangel auf. Dies geschah über verschiedene Wege:

a) Gebietserweiterung mit Rangwechsel (siehe Kap.4.1.2. Abb. 67 b):

Untergruppen lösten sich nach Exitus von Weibchen auf. Die verbliebenen Weibchen erweiterten ihre Aufenthaltsgebiete und bildeten eine neue einheitliche Weibchengruppe mit einer gemeinsamen Rangordnung und einem gemeinsamen Gruppengebiet.

b) Abwanderung von Weibchen nach Exitus des Revierbesitzers und Vergrößerung der benachbarten Weibchenuntergruppe sowie Integration eines Jungtieres (Abb. 88 a-b)

In dem Fall, in dem ein einzelnes Weibchen sein Aufenthaltsgebiet gegenüber einer benachbarten Weibchenuntergruppe verteidigen konnte, reproduzierte sich es sich regelmäßig im offensichtlich attraktiven gleichen Wurfbau (Abb. 88 a: **August-Oktober**). Ende Dezember verstarben die beiden Männchen dieser Gruppe und ein benachbartes Männchen übernahm die Weibchengruppe (siehe Abb. 74). Die benachbarten zwei Weibchen und ein integriertes junges Weibchen breiteten daraufhin ihre Aufenthaltsgebiete aus und übernahmen den Bau des einzelnen Weibchens (Abb. 88 a: **Dezember –Februar**). In diesem Bau reproduzierten so dann das rangerste und rangzweite Weibchen während der folgenden Reproduktionsperiode gemeinsam. Das einzelne Weibchen wanderte dann Anfang **Januar** zum ersten Mal in ein Gruppengebiet von vier Weibchen ab.

Neuformation einer Weibchengruppe: Im **Februar** (Abb. 88 a-b) wanderte es zum zweiten Mal ab und schloß sich mit zwei weiteren abgewanderten und einem ortstreuen Weibchen zu einer Gruppe zusammen. Die zwei abgewanderten Weibchen entstammten einer Gruppe, in der ebenfalls der Revierbesitzer Ende November verstorben war (Abb. 88 b: **Dezember – Februar**). In der Gruppe mit dem ortstreuen Weibchen starben Ende November drei Weibchen und das subdominante Männchen. Alle vier Weibchen reproduzierten sich im Gruppengebiet in weit voneinander entfernten Wurfbauten (Abb. 88 b: **März – Mai**). Die quantitative Verteilung der Aggression zwischen dem Weibchen entsprach außerdem nicht wie in gewachsenen Gruppen der Status der Weibchen (siehe Kap.3.3 Abb. 57).

Abwanderung und Gebietsverlagerung von Weibchen - Integration eines Jungtieres

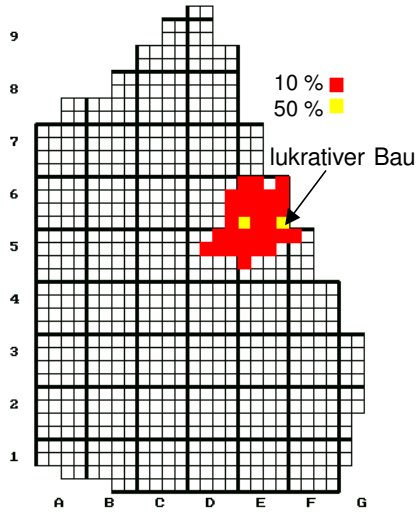
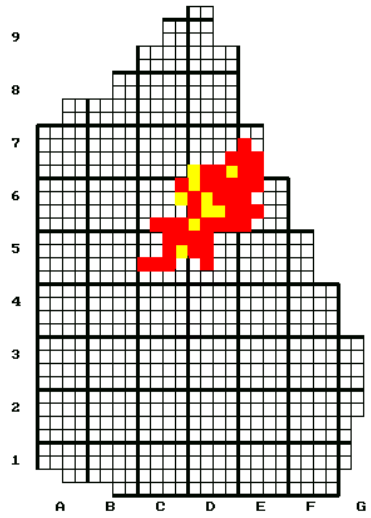
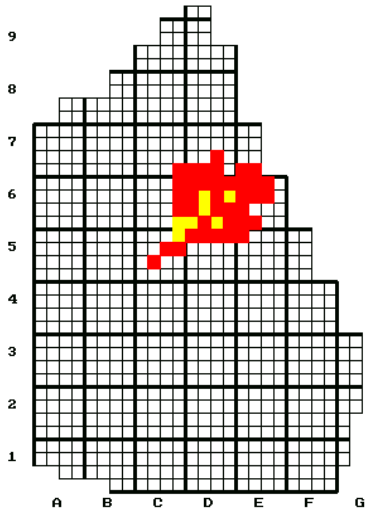
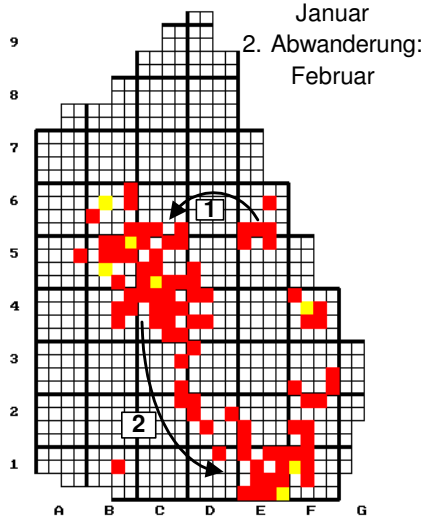
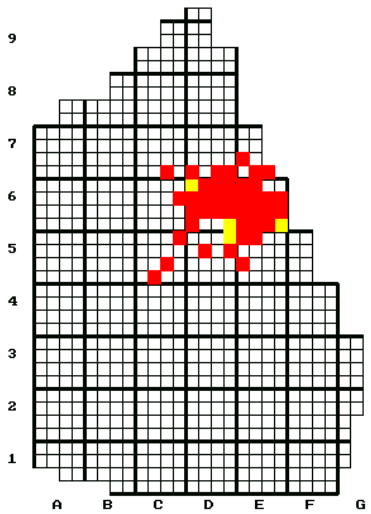
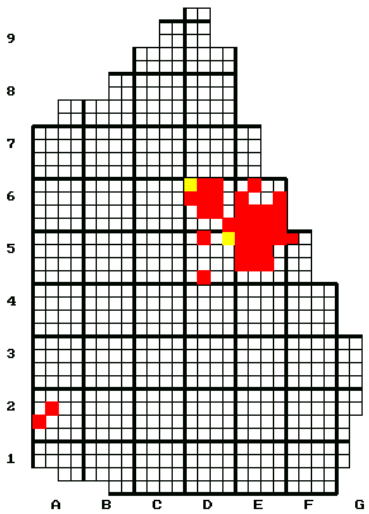
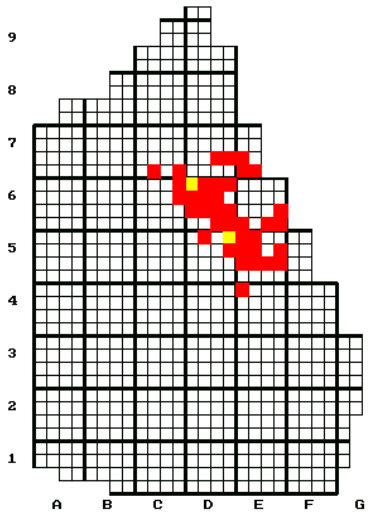
Dominantes W 8	Dominantes W 36	Subdominantes W 30	Männchenprozesse	
			Exitus des Revierbesitzers Ende Dezember ↓ Reviererweiterung des benachbarten Männchens im Januar Integration eines Jungtieres ↓	August - Oktober
			Drittrangiges W 73	Dezember - Februar
				

Abb.88 a: Abwanderung eines Weibchens und Rekrutierung eines Jungtieres

Neuformation einer Weibchengruppen bei niedriger Dichte und Männchenmangel

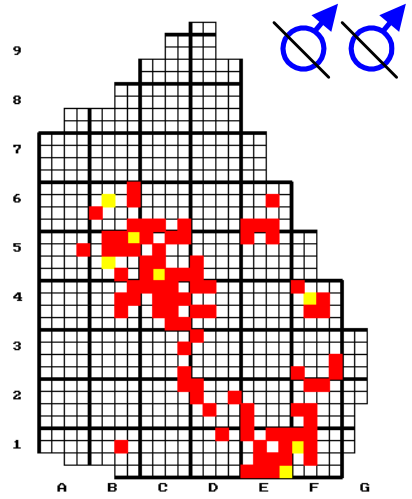
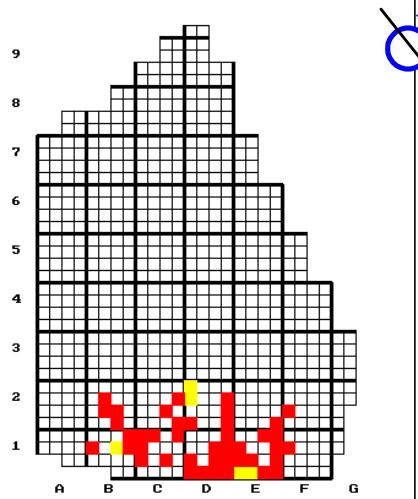
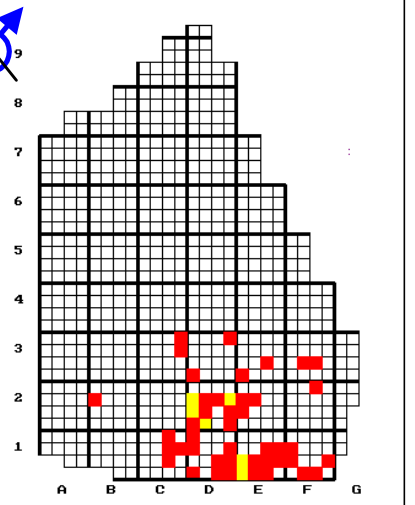
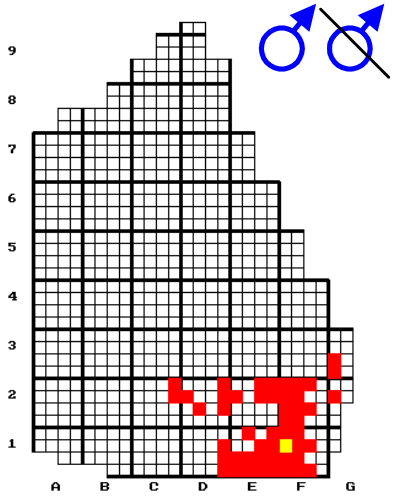
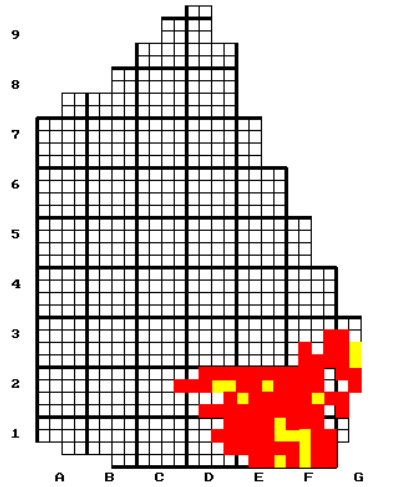
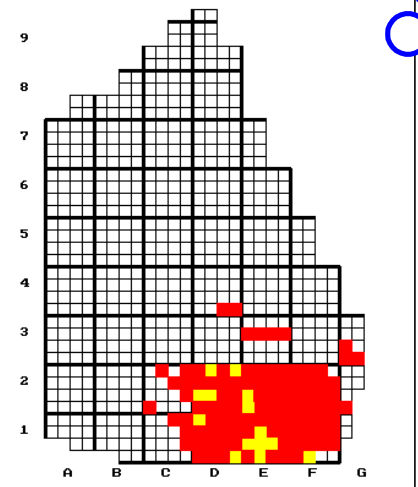
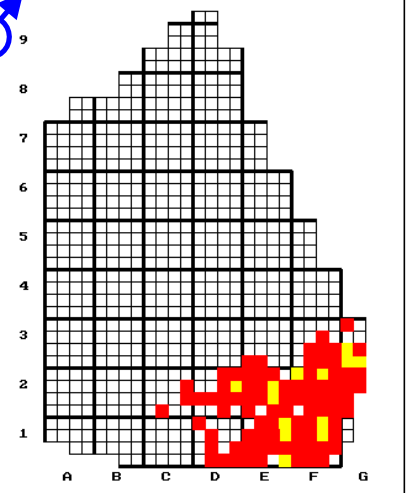
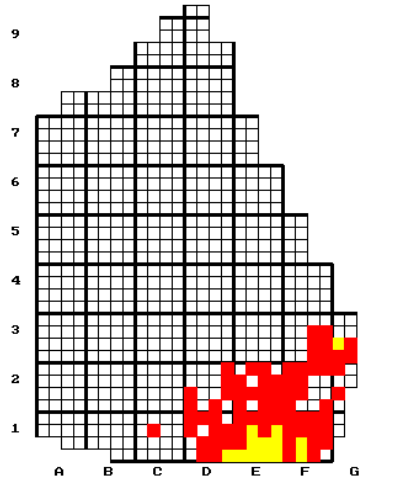
Weibchen 8: 1.Rang	Weibchen 60: 1.Rang	Weibchen 61: 2.Rang	Weibchen 45: 1.Rang	
				Dezember - Februar
Weibchen 8: 4.Rang	Weibchen 60: 2.Rang	Weibchen 61: 3.Rang	Weibchen 45: 1.Rang	
				März - Mai

Abb.88 b: Neuformation einer Gruppe

c) Gruppenspaltung / Abwanderung einer Weibchenuntergruppe

In einer großen Gruppe von sieben Weibchen bildeten sich 2 Weibchenuntergruppen aus drei (Ugr. A) und vier Weibchen (Ugr. B) aus (siehe Kap. 3.2). Im Laufe von drei Monaten spaltete sich eine der Weibchenuntergruppen ab und wanderte in eine benachbarte Gruppe (III) ein, die sich aus einem Männchen und einem Weibchen zusammensetzte. Mit der Abspaltung waren folgende Änderungen in der räumlichenVerteilung und im Verhalten in den Gruppen zu beobachten:

Räumliche Verteilung (Abb. 89)

Die Aufenthaltsgebiete der Weibchen der einheitlichen Gruppe I (Vergleichsgruppe) überlappten miteinander im Durchschnitt um ca. 70 % und mit gruppenfremden Weibchen zu etwa 10 %. Im Gegensatz dazu lagen die Überlappungswerte der Aufenthaltsgebiete der Weibchenuntergruppen A und B zwischen den Werten von gruppeneigenen und gruppenfremden Weibchen. Nach dem Zusammenschluß der Weibchen der Untergruppe B mit dem einzelnen Weibchen der benachbarten Gruppe III entsprachen die Überlappungswerte dieser Gruppe, der einheitlichen Vergleichsgruppe I.

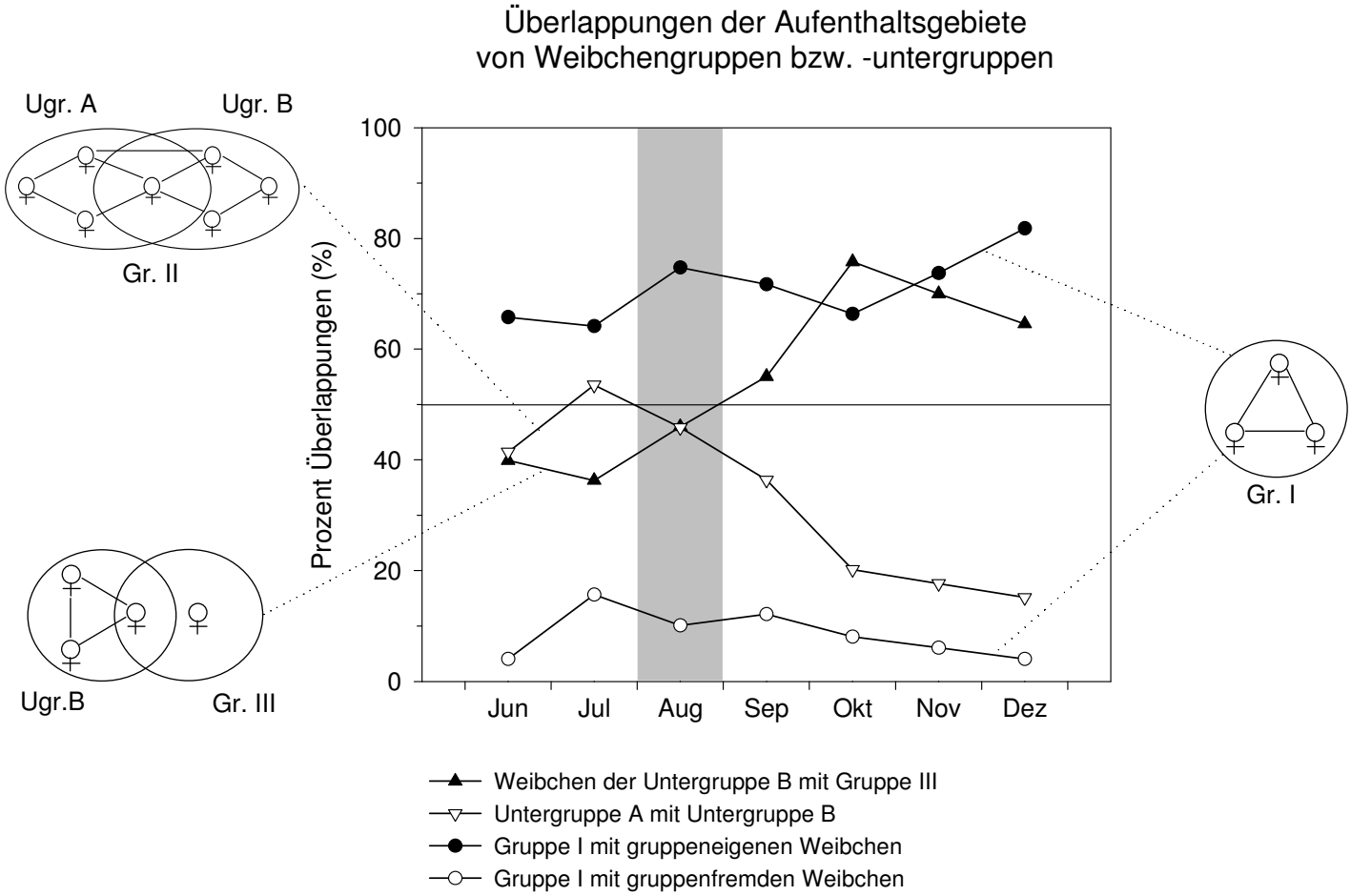


Abb. 89: Räumliche Verteilung im Verlauf einer Gruppenspaltung: Punkte geben Gruppenmittelwerte an. Der graue Balken entspricht dem Zeitraum der Spaltung. Gruppe I ist eine Vergleichsgruppe.

Verhalten der Weibchen (Abb. 90 a-d)

Die Weibchen der sich abspaltenden Weibchenuntergruppe verhielten sich bis zur Abwanderung zunehmender territorialer (Abb. 90 a). In der neu zusammengeschlossenen Gruppe stieg die Aggression zwischen den Weibchen an (Abb. 90 b). Obwohl die Aggression innerhalb und zwischen den Untergruppen auf individuellen Rivalitäten beruhte, wurden Mittelwerte den Weibchenuntergruppen A und B (3 und 4 Weibchen) mit dem Mittelwert einer kleinen Gruppe I (ohne Untergruppen, 3 Weibchen) verglichen. Das agonistische Verhalten der Weibchen der großen Gruppe (mit Weibchenuntergruppen) lag aber selbst auf individuellem

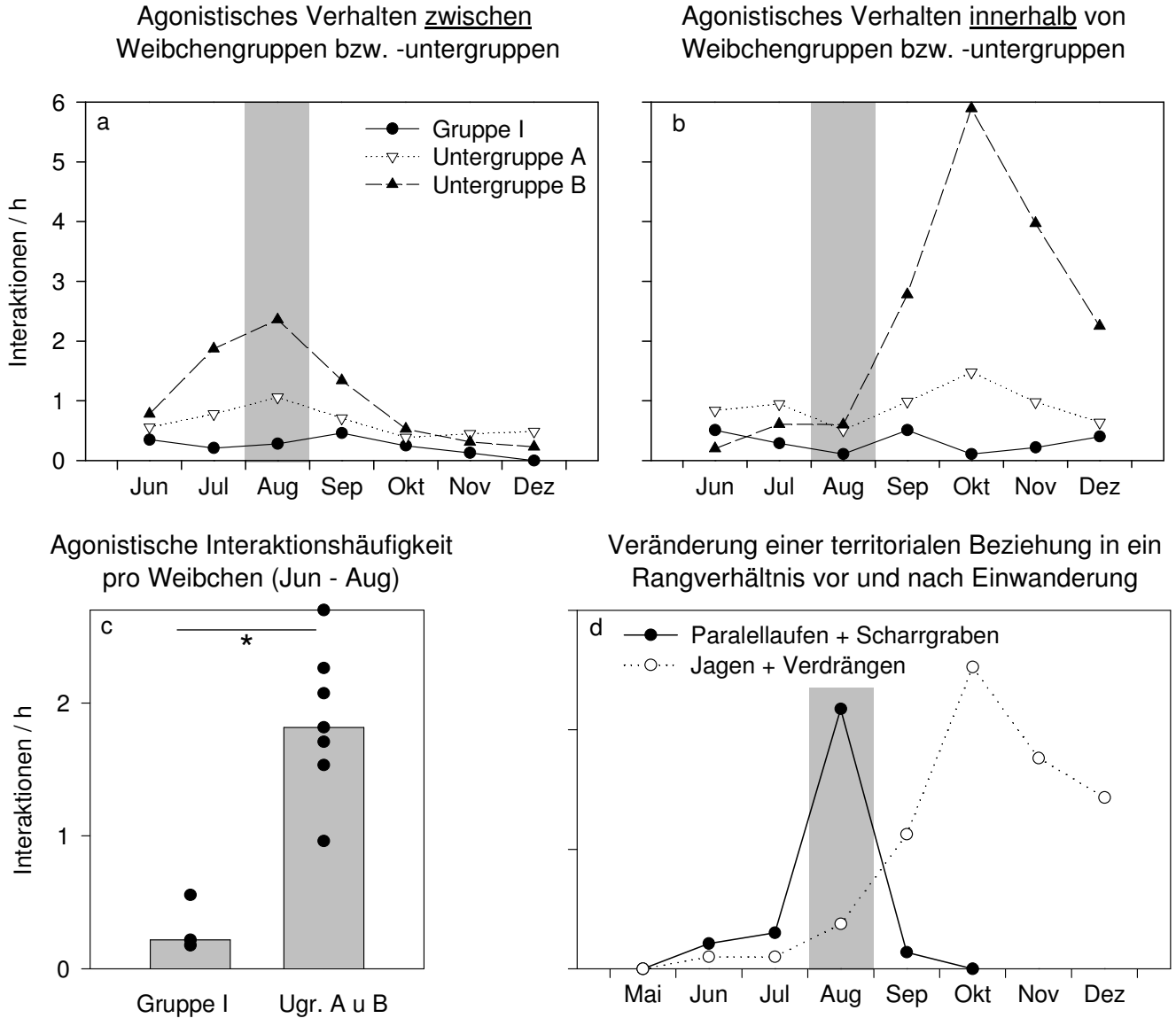


Abb. 90 a-d: Verhalten von Weibchen im Verlauf einer Gruppenspaltung: a-b) Punkte geben Gruppenmittelwerte an. c) Balken geben Mediane und Punkte Einzelwerte an. Mann u. Whitney U-Test. d) Interaktionshäufigkeiten der Dyade einzelnes Weibchen der Gruppe III und rangletztes Weibchen der Untergruppe B. a-b u. d) Grauer Balken gibt die Zeit der Spaltung an.

Niveau im Zeitraum bis zur endgültigen Spaltung weit höher als das der kleinen Vergleichsgruppe (ohne Weibchenuntergruppen, Abb. 90 c). In Abb. 90 d sind die Verhaltensveränderungen eines Weibchens gegenüber dem benachbarten einzelnen Gruppenweibchen beim Prozeß der Ab- und Einwanderung exemplarisch dargestellt. Hierbei wechselt die territoriale Beziehung nach der Einwanderung in ein Rangverhältnis.

Territorialität und Aggression der Weibchen bezogen sich im Einzelnen auf den Zugang zu Wurfbauen, was sogar dazu führte, daß die beiden rangniedrige Weibchen während der Gruppenspaltung zwei Wurfbaue in benachbarten Gruppengebieten benützten. Die dort geborenen Jungen wurden jedoch alle von den benachbarten Gruppenweibchen getötet (passiv durch Ausräumen des Wurfbaus).

Verhalten der Männchen (Abb. 91 a-c)

Das Verhalten der Männchen (Abb. 91 a) stand in enger Beziehung mit der von der Spaltung begleiteten erhöhten Aggression und Territorialität der jeweiligen Weibchen und hatte oft den

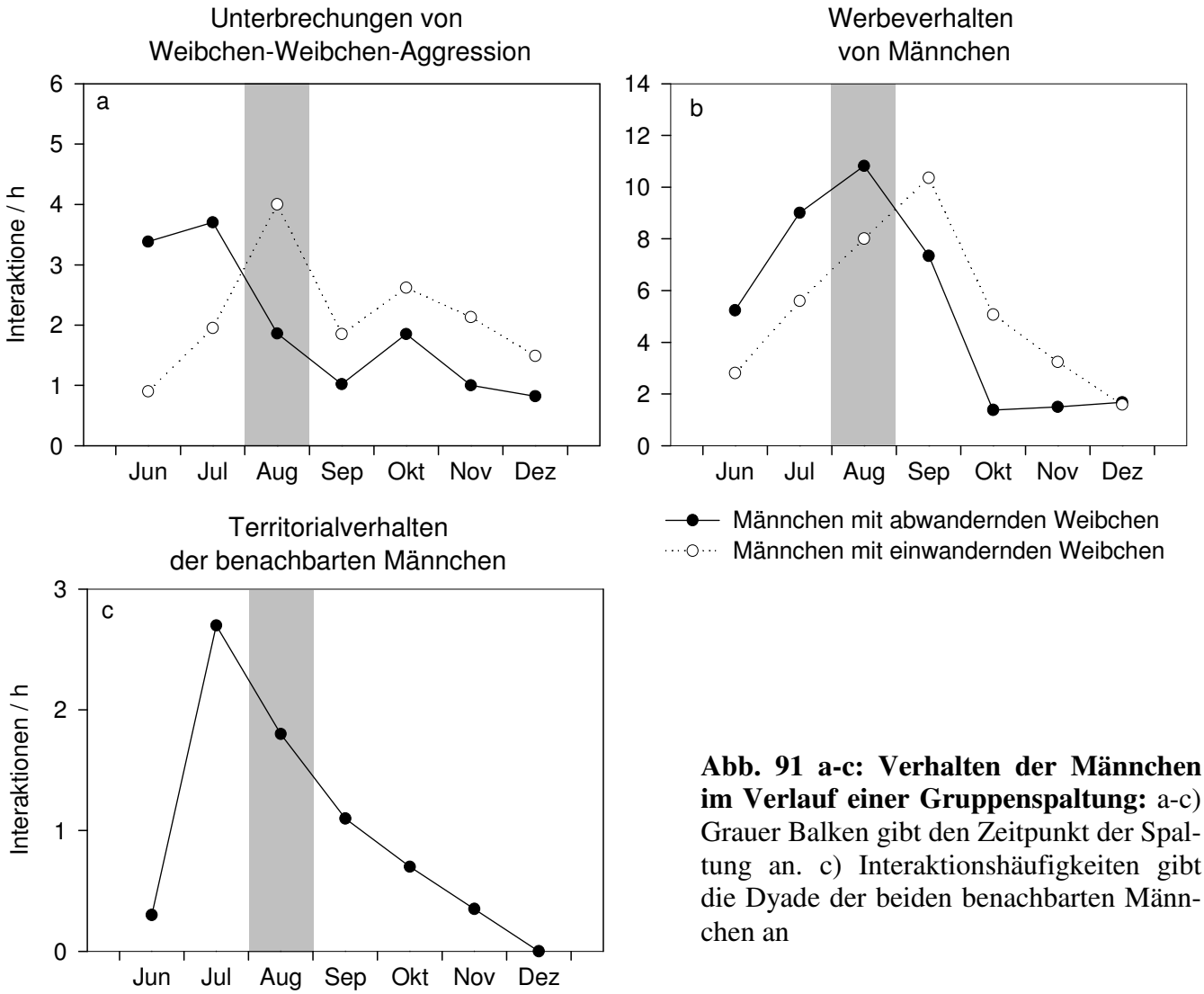


Abb. 91 a-c: Verhalten der Männchen im Verlauf einer Gruppenspaltung: a-c) Grauer Balken gibt den Zeitpunkt der Spaltung an. c) Interaktionshäufigkeiten gibt die Dyade der beiden benachbarten Männchen an

Effekt, daß es aggressive und territoriale Verhaltensabläufe zwischen Weibchen unterbrach. Mit der Ab– und Einwanderung von Weibchen stieg und fiel das Werbeverhalten der jeweiligen Gruppenmännchen (Abb. 91 b). Bis kurz vor der Abspaltung stieg das Territorialverhalten der beiden Gruppenmännchen an und fiel danach wieder ab (Abb. 91 c). Das Männchen mit den hinzugewanderten Weibchen vergrößerte sein Revier.

Der Prozeß der Spaltung fand wie die Neuformation einer Gruppe in einem Jahr mit extrem niedriger Dichte statt. Dies ist auch ein Hinweis, daß nicht nur der zur Verfügung stehende Raum für Prozesse und Aggression innerhalb und zwischen Gruppen eine Rolle spielt, sondern verdeutlicht, daß die Anzahl der Weibchen einer Gruppe, sowie deren individuelle sozialen Beziehungen maßgeblich beteiligt sind.

4.3. Verhaltensmechanismen im zeitlichen Verlauf

Einzelne Verhaltensweisen von Individuen sind beeinflußt von der Gruppenzusammensetzung, der Populationsgröße, den jeweiligen sozialen Prozessen und der Jahreszeit. Um den Einfluß von Jahresgang, Gruppengröße, und -zusammensetzung zu quantifizieren, wurden in den entsprechenden Kapiteln Verhaltenshäufigkeiten in Quartale (Winter, Frühjahr, Sommer, Herbst) zusammengefaßt und gegenübergestellt. Dieses Verfahren ermöglicht es, generellere Aussagen zu machen. Wertet man auf Monatsebene aus, wird der Einfluß von sozialen Prozessen zufällig über- oder unterbewertet. Die Reproduktion eines Weibchens kann z. B. aufgrund des Postpartumöstrus einen Anstieg des Werbeverhaltens der Männchen sowie einen Anstieg der Aggression innerhalb der Gruppe bewirken. Speziell zu Beginn der Reproduktionsperiode ist zudem noch nicht geklärt, wann die Weibchen werfen, so daß selbst bei regelmäßiger Beobachtung in einzelnen Gruppen und Monaten bestimmte Verhaltensweisen mehr oder weniger gehäuft registriert werden. Durch viele Beobachtungsstunden und durch die Zusammenfassung in größere Zeitabschnitte mitteln sich diese Einflüsse aus. Unberücksichtigt bleiben dabei Verhaltensveränderungen, die sich kontinuierlich bzw. monatsweise veränderten. Verhaltensmechanismen, die nicht durch die zeitliche Dokumentation sozialer Prozesse dargestellt werden konnten, sind im Folgenden exemplarisch monatsweise aufgetragen.

4.3.1. Hüte- und Werbeverhalten von Männchen (Abb. 92 a-b)

Das Hüteverhalten der Männchen dient in der Nichtreproduktionsperiode (September bis Februar) der Aufrechterhaltung von Bindungen zu Weibchen. Häufiger tritt es zu Beginn der Reproduktionsperiode auf bzw. im Zeitraum, wenn sich Gruppen neu konstituieren. Während im Jahr mit hoher Dichte die meisten Tiere im Februar verstarben, war das Jahr mit niedriger Dichte durch einen vermehrten Exitus im November und Dezember gekennzeichnet. Mit den damit einhergehenden sozialen Veränderungen innerhalb der Gruppen stieg das Hüteverhalten der Männchen zu den unterschiedlichen Zeitpunkten an, d.h. im Jahr mit hoher Dichte (späte erhöhte Sterberate) im März und im Jahr mit niedriger Dichte (frühe erhöhte Sterberate) schon im Februar (Abb. 92 a-b).

Mit Beginn der Reproduktionsperiode im März wurde das Werbeverhalten häufiger, erreichte in beiden Jahren seinen Maximalwert zwischen April und Mai und fiel bis zum Ende der Reproduktionsperiode im September kontinuierlich ab.

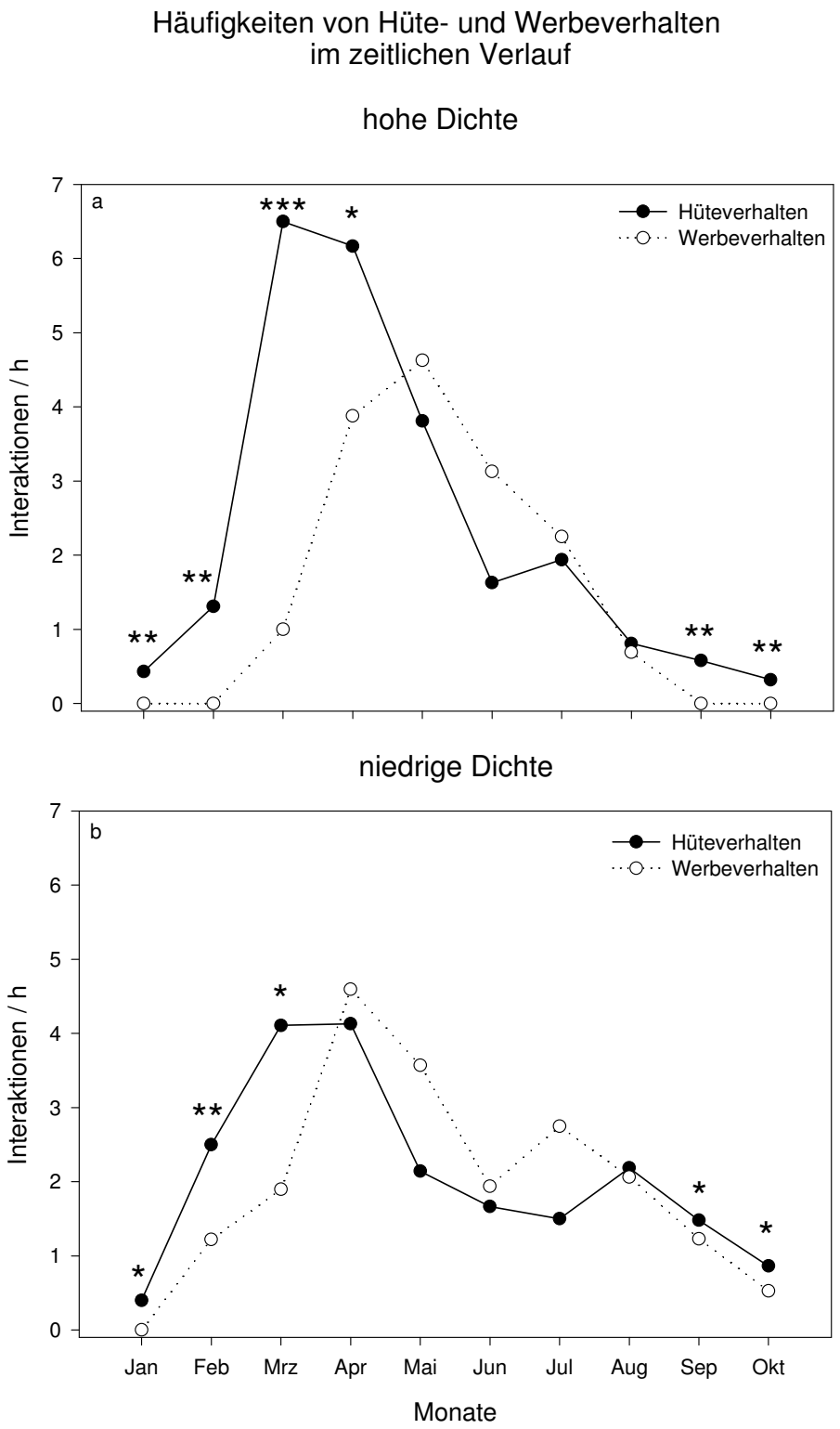


Abb. 92 a-b: Hüte und Werbeverhalten im zeitlichen Verlauf: a) hohe Dichte n = 12 –15; b) niedrige Dichte: n = 10 – 13; a-b) Punkte geben Mediane an. Wilcoxon –Test. Beginn der Reproduktionsperiode in beiden Jahren Anfang März.

Der Zeitpunkt der Konstitution von Gruppen bestimmte den zeitlichen Verlauf der Häufigkeiten des Hüteverhaltens, während die Höhe des Maximums im März und April von der Populationsdichte abhing. Die Festigung von Gruppenzusammensetzungen durch eine erhöhte Häufigkeit des Hüteverhaltens vor und zu Beginn der Reproduktionsperiode kann daher als gene-

reller Mechanismus gelten. Die Häufigkeit des Werbeverhaltens ist dagegen eine Funktion der Anzahl der sich reproduzierenden Weibchen, sowie des Zeitpunktes der Reproduktion und war weitestgehend dichteunabhängig (siehe auch Kap. 3.1 Abb. 42).

4.3.2. Verhaltensweisen von Männchen in Gruppen mit unterschiedlicher Anzahl von Männchen im Zeitverlauf (Abb. 93 a-e)

An dem Vergleich einer Gruppe mit zwei und drei Männchen soll im Detail verglichen werden, welche Verhaltensweisen dominanter Männchen im zeitlichen Verlauf häufiger vorkamen. Die Summe des Territorialverhaltens von dominanten und subdominanten Männchen stieg zu Beginn der Reproduktionszeit im März an und erreichte im April sein Maximum. Die Männchen der 2-Männchengruppe verteidigten ihr Revier fast über die gesamte Reproduktionsperiode häufiger als die 3-Männchengruppe (Abb. 93 a). Das dominante Männchen der 2-Männchengruppe verteidigte sein Gebiet während der gesamten Reproduktionsperiode deutlich häufiger als das subdominante Männchen (Abb. 93 b). Im Gegensatz hierzu lag das Territorialverhalten des dominanten Männchens der 3-Männchengruppe während der gesamten Reproduktionsperiode auf dem Niveau eines subdominanten Männchens und zeitweise sogar niedriger (Abb. 93 c). Durch die Summe des Territorialverhaltens aller drei Männchen wurde das Revier annähernd so gut verteidigt wie das der 2-Männchengruppe (Abb. 93 a). Erst nach dem Exitus des drittrangigen Männchens sank die Häufigkeit des "Jagens" des dominanten Männchens auf das Niveau des dominanten Männchens der 2-Männchengruppe.

Im Hüteverhalten und Werbeverhalten unterschied sich das dominante Männchen der 3-Männchengruppe nur im April von dem dominanten Männchen der 2-Männchengruppe (Abb. 93 e). Mit anderen Worten: Dominante Männchen in Gruppen mit einer höheren Männchenanzahl "sparen" an Territorialverhalten und Verjagen dafür häufiger rangniedrigere Männchen, um den Zugang zu Weibchen innerhalb der Gruppe zu monopolisieren. Nach außen wird die Weibchengruppe gegenüber benachbarten Männchen durch die Summe des Territorialverhaltens aller drei Männchen genügend verteidigt.

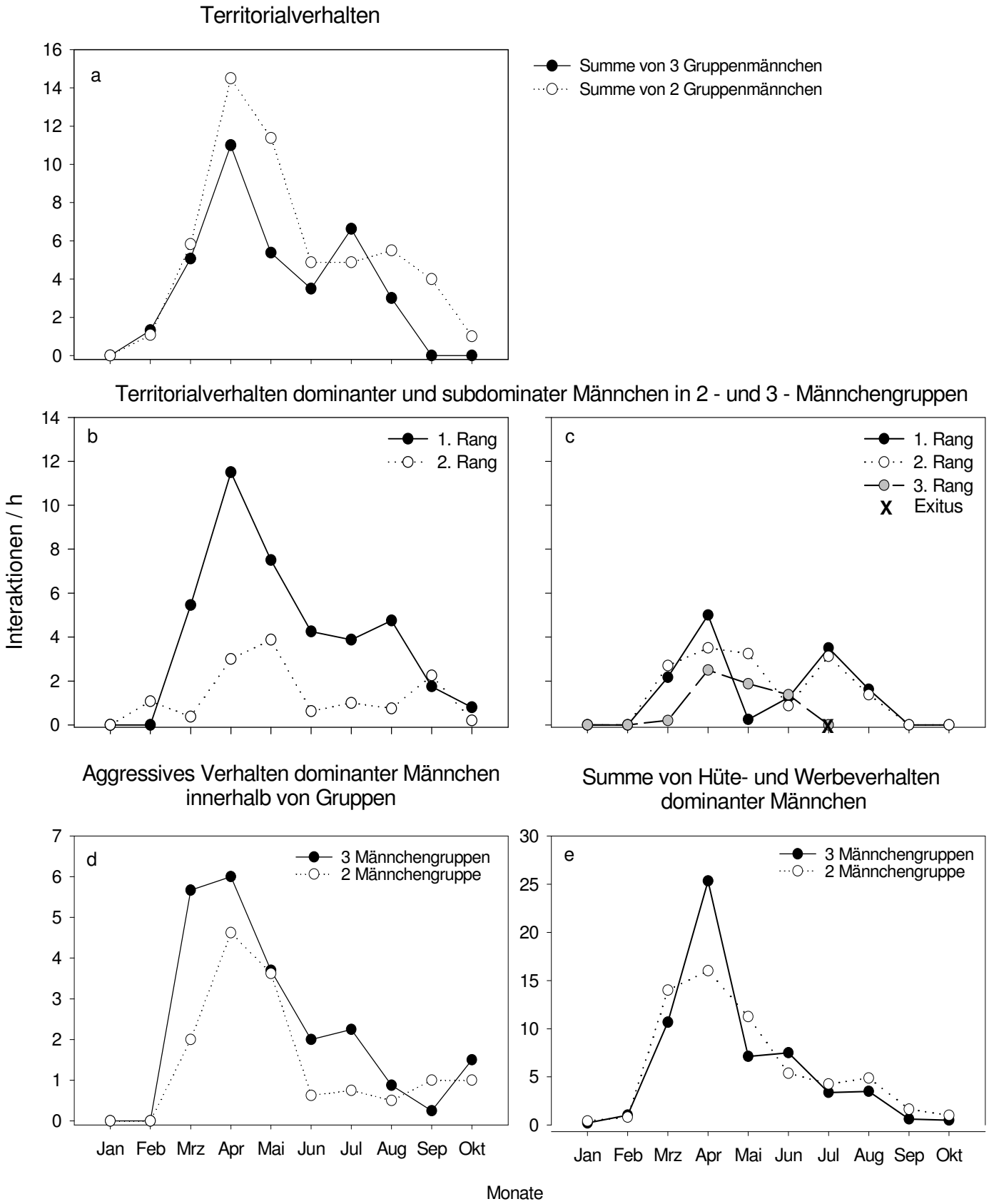


Abb. 93 a-e: Vergleich der Verhaltensweisen dominanter Männchen von 2- und 3-Männchengruppen im zeitlichen Verlauf

4.4. Zusammenfassung gruppendynamischer Prozesse

Prozesse für Männchen und Weibchen sind schematisch in den Schaubildern Abb. 94 u. 95 zusammengefaßt. Sie lassen sich für Männchen und Weibchen in gruppeninterne Prozesse (wie Rangwechsel durch Kämpfe oder Aufrücken) und gruppenübergreifende Prozesse unterscheiden. Das individuelle Verhalten ist nicht nur abhängig von der Gruppenzusammensetzung, sondern vom Gesamtgeschehen innerhalb der Population und dem jeweiligen Status, den ein Tier bis zu einem bestimmten Zeitpunkt in seinem Leben erreicht hat. Verhaltensmerkmale wie Territorialität, Ortstreue und unterschiedliche Mobilität sind daher nicht in jedem Fall geschlechtsspezifisch, sondern sind abhängig vom jeweiligen Zustand des Systems.

Gruppenübergreifende Prozesse erfolgen bei Männchen je nach sozialer Position unterschiedlich: a) Für dominante Männchen verändern ihre Reviergröße und b) subdominante Männchen wechseln die Gruppe. Für Weibchen lassen sich die gruppenübergreifende Prozesse in a) Untergruppenbildung, b) Untergruppenauflösung und c) Abwanderung unterteilen. Bei sehr niedriger Dichte verwischen Prozesse wie Reviererweiterung und Abwanderung.

Dominante und subdominante Männchen können zwei räumlich getrennte Revieren innehaben und zwischen diesen mehrfach täglich pendeln (Abb. 94 l u. h). Damit einhergehend ist die Ortstreue der Weibchen z.T. aufgehoben; Weibchen folgen ihrem Männchen (Abb. 95 j). Weibchen wandern bei Männchenmangel ab und finden sich zu neuen Gruppe zusammen (Abb. 95 h) oder in zu großen Gruppen spalten sich ein Teil einer Gruppe ab und bilden neue kleinere Gruppeneinheiten (Abb. 95 i). D.h. Prozesse der Abwanderung von Weibchen sind nicht nur allein an die Konkurrenz zwischen Weibchen gebunden, sondern sie spiegeln auch die Einheit von Männchen-Weibchengruppen wieder. Die Anwesenheit eines Männchens kann hierbei stabilisierende Wirkung auf Weibchen haben, z.B. bei der Integration von Weibchen oder bei der Aufrechterhaltung von Aufenthaltsgebieten einzelner Weibchen gegenüber benachbarten Weibchengruppen (Abb. 95 e).

Umgekehrt können zuviel Männchen auch eine destabilisierende Wirkung haben. Die Sterblichkeitsrate der Weibchen war bei extrem verschobenen Geschlechterverhältnis und hoher Dichte erhöht. Dies ist besonders bei Umstrukturierung der Gruppen der Fall, wenn die Territorien von jungen Männchen noch nicht ausgebildet sind oder die Widerstandskraft der Alttiere nachläßt. D.h. Weibchen sind dem Hüte- und Werbeverhalten von vielen verschiedenen Männchen ausgesetzt, die sie bedrängen. Bei stabiler Gruppenzusammensetzung und einem intermediären Geschlechterverhältnis wurden die Weibchen nur innerhalb der Männchenterritorien umworben.

I. Soziale Mechanismen:

In Abhängigkeit von Geschlechterverhältnis und Dichte variierte die Anzahl der Gruppen von 8 – 13 Männchen-Weibchen Gruppen und 9-15 Weibcheneinheiten (räumlich getrennter Dominanzhierarchien). Dies war begleitet von einer Anpassung der Gruppen- und Reviergröße.

Folgende Mechanismen regulieren und stabilisieren hierbei die Gruppengröße und –zusammensetzung während die Population abnimmt:

1. Männchen (Abb. 94 a-l): Dominante Männchen vergrößern ihre Reviere (a-h); subdominante Männchen wandern in Gruppen mit vielen Weibchen ab (i); subdominante Männchen wandern ab und ersetzen verstorbene dominante Männchen (j-k); subdominante Männchen pendeln zwischen zwei Revieren (l). Revierbesitzer hüten ihre Weibchen, um ihre Abwanderung zu verhindern. Reviere werden zusätzlich zu den dominanten Männchen von subdominanten Männchen verteidigt.
2. Weibchen (Abb. 95 a-i): Weibchen von Gruppen mit wenig Raum wandern in Gruppen mit mehr Raum ab (a-b). Weibchen großer Gruppen wandern in kleine Gruppen ab (c, i). Weibchen erhalten ihre kleine Gruppengröße durch Territorialverhalten (d-e). Weibchen vergrößern ihre Aufenthaltsgebiete (Auflösung von Untergruppen f-g)). Weibchen von großen Gruppen bilden Untergruppen und werden territorial (i).
3. Männchen und Weibchen (Abb. 94 h u. 95 j): Individuelle Bindungen können bei einem Mangel von Männchen beobachtet werden. Weibchen folgten ihrem dominanten Männchen in seine zwei räumlich getrennte Reviere.

Folgende Mechanismen destabilisieren das System, die zu einer Erhöhung der Populationsdichte führen können:

1. Eine begrenzte Kapazität der Männchen, Gebiete zu vergrößern und zu verteidigen (Abb. 94 e-g).
2. Ein Mangel an Männchen, der zur Neubildung von Weibchengruppen führt, die disharmonisch sind (Abb. 95 h).
3. Eine Abnahme der Weibchengruppengröße, die zu klein werden. um gegen die Immigration von Individuen aus größeren Gruppen verteidigt zuwerden (Abb. 95 g)

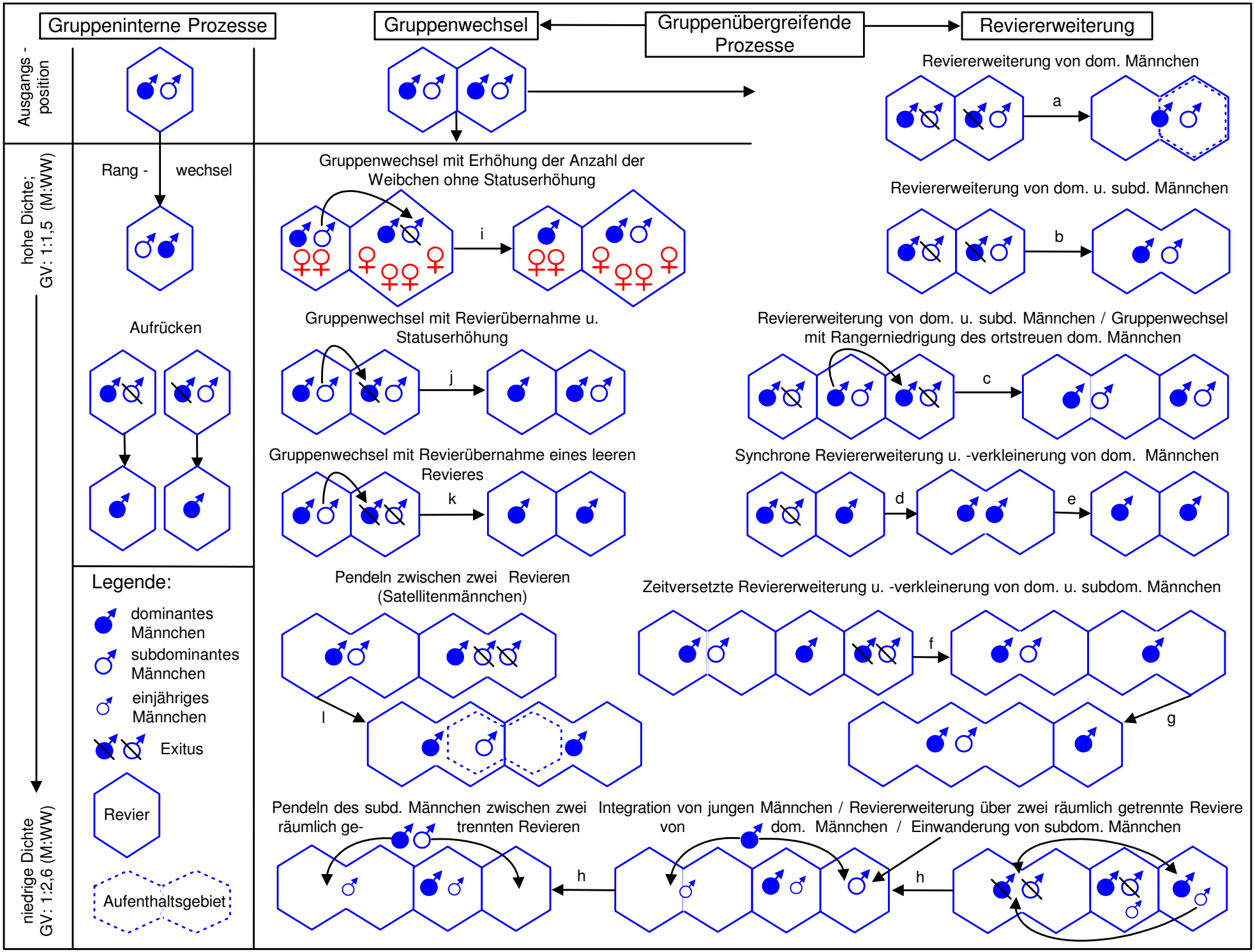

Gruppeninterne Prozesse
Gruppenwechsel
Gruppenübergreifende Prozesse
Reviererweiterung
Ausgangs - position
hohe Dichte; GV: 1:1,5 (M:WW)
niedrige Dichte GV: 1:2,6 (M:WW)
Rang - wechsel
Aufrücken
Gruppenwechsel mit Erhöhung der Anzahl der Weibchen ohne Statuserhöhung
i
Gruppenwechsel mit Revierübernahme u. Statuserhöhung
j
Gruppenwechsel mit Revierübernahme eines leeren Revieres
k
Pendeln zwischen zwei Revieren (Satellitenmännchen)
l
Pendeln des subd. Männchen zwischen zwei räumlich getrennten Revieren
h
Reviererweiterung von dom. Männchen
a
Reviererweiterung von dom. u. subd. Männchen
b
Reviererweiterung von dom. u. subd. Männchen / Gruppenwechsel mit Rangerniedrigung des ortstreuen dom. Männchen
c
Synchrone Reviererweiterung u. -verkleinerung von dom. Männchen
d
e
Zeitversetzte Reviererweiterung u. -verkleinerung von dom. u. subdom. Männchen
f
g
Integration von jungen Männchen / Reviererweiterung über zwei räumlich getrennte Reviere von dom. Männchen / Einwanderung von subdom. Männchen
h
Legende:
dominantes Männchen
subdominantes Männchen
einjähriges Männchen
Exitus
Revier
Aufenthaltsgebiet

Abb. 94

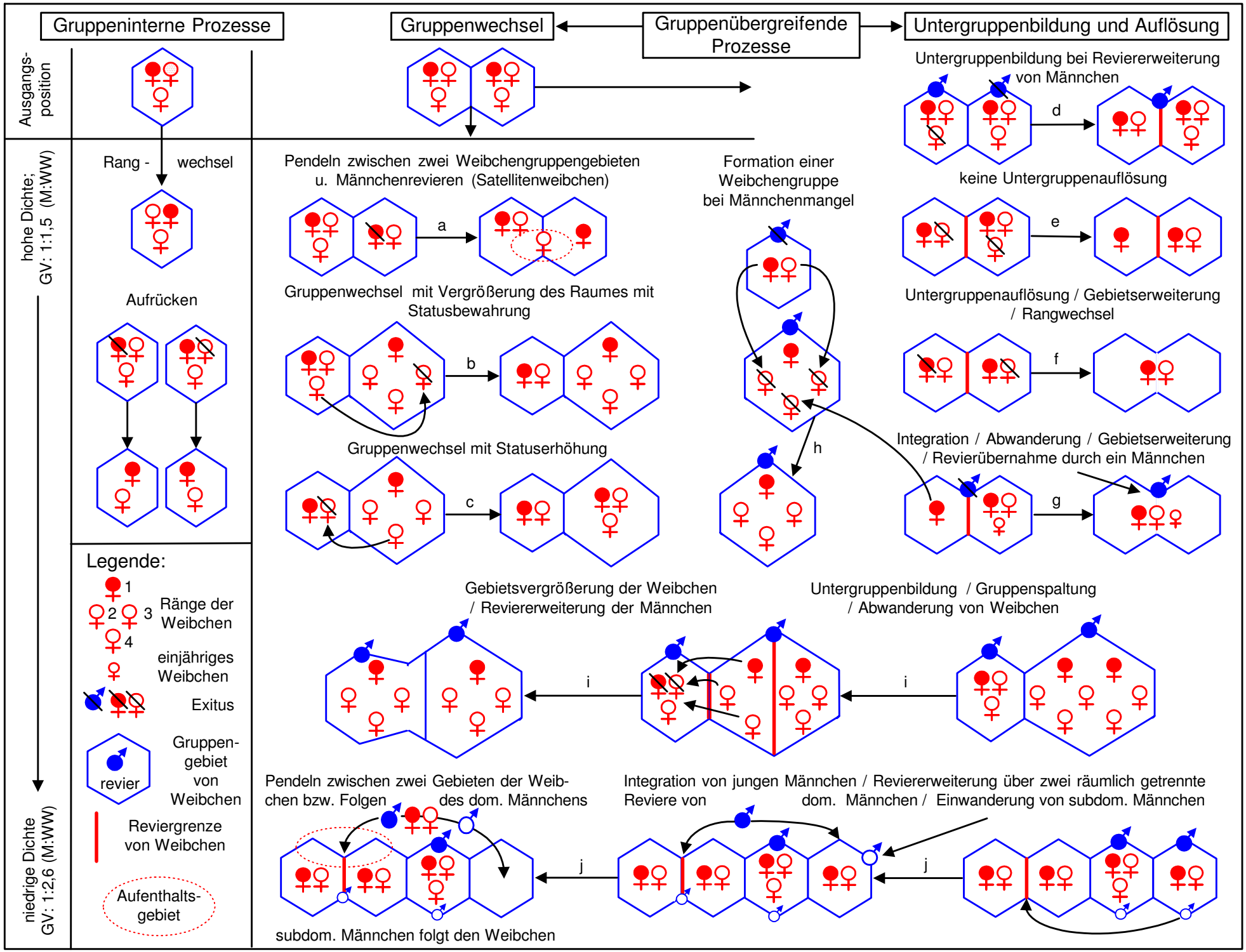

Gruppeninterne Prozesse
Gruppenwechsel
Gruppenübergreifende Prozesse
Untergruppenbildung und Auflösung
Ausgangs-position
hohe Dichte; GV: 1:1,5 (M:WW)
niedrige Dichte GV: 1:2,6 (M:WW)
Rang - wechsel
Aufrücken
Pendeln zwischen zwei Weibchengruppengebieten u. Männchenrevieren (Satellitenweibchen)
Gruppenwechsel mit Vergrößerung des Raumes mit Statusbewahrung
Gruppenwechsel mit Statuserhöhung
Formation einer Weibchengruppe bei Männchenmangel
Untergruppenbildung bei Reviererweiterung von Männchen
keine Untergruppenauflösung
Untergruppenauflösung / Gebietserweiterung / Rangwechsel
Integration / Abwanderung / Gebietserweiterung / Revierübernahme durch ein Männchen
Gebietsvergrößerung der Weibchen / Reviererweiterung der Männchen
Untergruppenbildung / Gruppenspaltung / Abwanderung von Weibchen
Pendeln zwischen zwei Gebieten der Weibchen bzw. Folgen des dom. Männchens
Integration von jungen Männchen / Reviererweiterung über zwei räumlich getrennte Reviere von dom. Männchen / Einwanderung von subdom. Männchen
subdom. Männchen folgt den Weibchen
a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
Legende:
1
2
3
4
Ränge der Weibchen
einjähriges Weibchen
Exitus
revier
Gruppen-gebiet von Weibchen
Reviergrenze von Weibchen
Aufenthalts-gebiet

Abb. 95

II. Strukturell – funktionale Aspekte der Populationsregulation:

1. Soziale Prozesse, wie Reviererweiterung, -übernahme, Emigration und Integration bestimmen die Zusammensetzung und Größe der Gruppe.
2. Dichte, Struktur und Zusammensetzung der Population werden über soziale Mechanismen der Gruppe reguliert. Sie gründen auf der Konkurrenz und Bindungen von Individuen.
3. Die Populationsregulation ist ein Ergebnis der sozialen Modulation der Reproduktion und Lebensdauer von Individuen im Verlauf ihrer Lebensgeschichte (quantitativ siehe Kap.5).
4. Männchen erhöhen bzw. erhalten ihren Zugang zu Weiben durch Zusammenschluß in Dominanzhierarchien (Koalitionen), Verbesserung des sozialen Status (Rangaufstieg) sowie durch die Vergrößerung ihrer Reviere.
5. Weibchen erhöhen bzw. erhalten ihren Zugang zu Wurfbauten durch Zusammenschluß in Dominanzhierarchien bzw. Untergruppen (Koalitionen), durch Verbesserung des sozialen Status und indem sie in Gruppen mit mehr Raum abwandern.

Die Gruppenzusammensetzung kann daher als Mediator der geschlechtsspezifischen Konkurrenz und der zwischengeschlechtlichen Bindungen verstanden werden, die auf die Population zurückwirkt.

Fazit

Raum-zeitliche Strukturen der sozialen Gruppen werden über eine Vielzahl von Prozessen reguliert. Die im Frühjahr festgestellten Verhaltensmechanismen sind nur ein schmales Fenster der gruppeninternen und –externen Mechanismen, die die Struktur des sozialen Systems der gemischgeschlechtlichen sozialen Gruppe bestimmen. Die Struktur eines dynamischen Sozialsystems drückt sich in der räumlich zeitlichen Ordnung der Prozesse aus. Stabilität (Konsistenz) eines Sozialsystems wird daher erst durch die Gesamtheit der Kopplungen (Beziehungen und Wechselwirkungen) zwischen den Elementen der Untersysteme (Männchen-Männchen, Weibchen-Weibchen und Männchen-Weibchen) sowie der Einheiten Individuum, Gruppe und Population transparent.

Ihr liegt die Plastizität der Spezies in bezug auf die mental-physiologischen, sozialen und ökologischen Bezugssysteme (Kapt. 5) zugrunde. Auf der Populationsebene wird der Austausch von Individuen exprimiert als Prozesse der durchschnittlichen Sterblichkeits-, Geburten-, Abwanderungs- und Integrationsrate (Kapt. 1 u. 5,6) in Wechselwirkung mit Koalitionsbildungen, sozialen Rängen und Bindungen.

5. Komplementarität von Struktur, Funktion und Dichtefluktuationen

Prozesse der Veränderung bzw. der Etablierung eines sozialen Status und stabiler Beziehungen bestimmen Gruppenstruktur und –zusammensetzung. Sie stehen im Hintergrund der Funktion von Reproduktionserfolg und Homoöstase bzw. der Lebenserwartung von Individuen.

Die Strukturierung einer Population in Gruppen ist Ausdruck eines evolvierten Sozialsystems, das sich ständig aufs Neue in Interaktion mit den jeweiligen externen und internen Umweltbedingungen herausbildet. Das Sozialsystem der gemischtgeschlechtlichen Gruppe läßt sich weiter in Untersysteme der sozialen Beziehungen zwischen und unter den Geschlechtern untergliedern. Die sozialen Prozesse können hierbei als Bindeglied zwischen Struktur, Funktion und Populationsfluktuationen begriffen werden. Ein weiterer wichtiger Aspekt der Systemorganisation betrifft die Anordnung der Prozesse in eine oder mehrere (Funktions-) Wirkungsebenen:

Die in Kapitel 4.4. qualitativ zusammengefaßten Prozesse sollen in nachstehendem Kapitel hinsichtlich ihrer Funktion quantitativ analysiert worden. Hierbei können folgende Funktionsebenen, die aufeinander aufbauen und in Wechselbeziehung mit den Fluktuationen der Population stehen, unterschieden werden:

Funktion der Prozesse in Hinblick auf

- Veränderungen der Gruppenstruktur und -zusammensetzung
- sozialen Status
- Reproduktion und Verwandtschaft
- Physiologie und Lebenserwartung der Tiere
- Fortpflanzungstaktiken und –strategien
- Ressourcennutzung- und Paarungssystem
- demographische Konsequenzen

5.1. Funktion der Prozesse in Hinblick auf Strukturveränderungen der Gruppen in Wechselbeziehung mit den Fluktuationen der Population

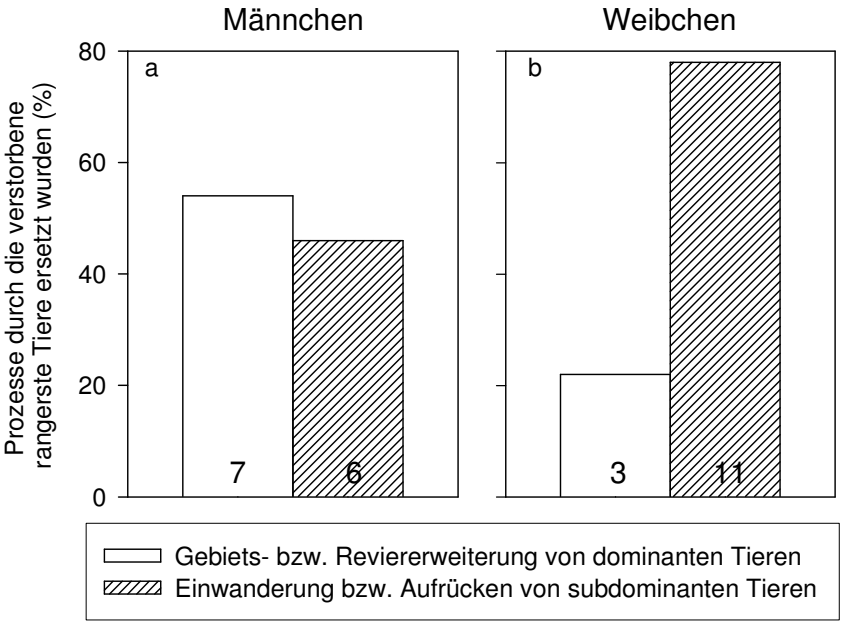


Abb. 96 a-b: Prozesse des Austausches von verstorbenen dominanten Tieren

Im Verlauf der zwei Jahre mit kontinuierlich abnehmender Dichte wurden jeweils 50 % der verstorbenen rangersten Männchen durch die Reviervergrößerung benachbarter dominanter Männchen und durch die Revierübernahme benachbarter subdominanter Männchen ersetzt (Abb. 96 a). Verstorbene dominante Weibchen wurden hingegen zu 80 % durch subdominante Weibchen der eigenen Gruppe ersetzt (Abb. 96 b). In jeweils nur einem Fall wurde ein dominantes Männchen sowie ein Weibchen durch Einwanderung dominant über ein benachbartes dominantes Tier des eigenen Geschlechts. Ein einmal erworbener hoher sozialer Status besaß somit eine außerordentliche Stabilität und blieb in der Regel bis zum Exitus der Tiere erhalten.

Die in Abb. 96 a-b zusammengefaßten Prozesse standen in engem Zusammenhang mit Strukturveränderungen innerhalb der Gruppen und waren während der zwei Jahre unterschiedlich gewichtet.

Hohe Dichte: Im Jahr mit hoher Dichte behielten nur wenige Männchen ihre ursprünglichen Reviere bei. Ein Großteil der dominanten Männchen vergrößerte seine Reviere und übernahmen zusätzlich zu ihrer eigenen eine benachbarte Weibchengruppe, während die meisten der subdominanten Männchen abwanderte, die Gruppe wechselten oder eine einzelne Weibchengruppe übernahmen (Abb. 97 a). Von den Weibchen wanderten bei hoher Dichte nur ein geringer Prozentsatz und ausschließlich subdominanter Weibchen ab. Alle dominanten Weibchen sowie nahezu alle subdominanten Weibchen blieben ortstreu und bildeten bei Übernahme durch Reviervergrößerung von Männchen Untergruppen (Abb. 97 b). Der geringe Anteil an subdominanten Weibchen in Untergruppen erklärt sich durch die geringere Gruppengröße von Untergruppen im Unterschied zu einheitlichen Gruppen (Abb. 98 a).

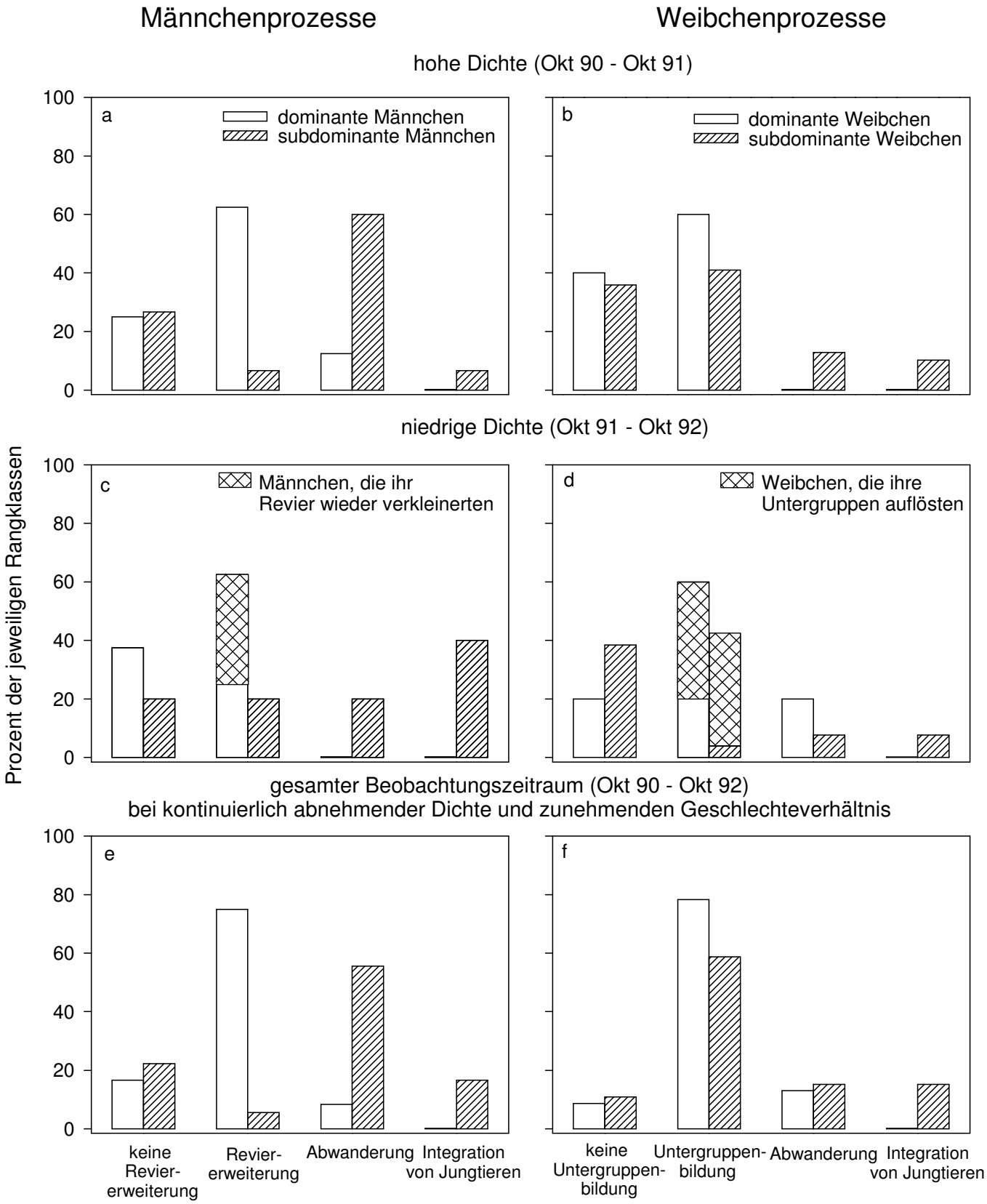


Abb. 97 a-f: Männchen- und Weibchenprozesse bei abnehmender Dichte und zunehmenden Geschlechterverhältnis unter besonderer Berücksichtigung von gruppenstrukturverändernden Prozesse. (Prozesse wurden pro Individuum des jeweiligen sozialen Status und gewählten Zeitraumes nur einmal gewertet. Die Prozesse wurden weiterhin hierarchisch gewichtet: Integration > Abwanderung > Reviererweiterung / Untergruppenbildung > keine Reviererweiterung bzw. Untergruppenbildung.) Einzelwerte siehe Appendix **Tab.1**

Niedrige Dichte: Im Jahr mit niedriger Dichte konnten ein Großteil der dominante Männchen ihre nochmals vergrößerten Revier nicht mehr verteidigen und verkleinerten ihre Reviere wieder (Abb. 97 c). Mit dieser Revierverkleinerung lösten sich gebildete Weibchenuntergruppen auf (Abb. 97 d). Einzelne Weibchen und Weibchengruppen blieben hierbei ohne Männchen, sie wanderten darauf hin ab und schlossen sich zu neuen Weibcheneinheiten zusammen oder folgten ihrem Männchen. Die Abwanderung dominanter Weibchen war daher mit ein Ausdruck des Männchenmangels aufgrund der geringen Gruppengröße einzelner Weibchengruppen.

Dichteabnahme: Während der gesamten Beobachtungsdauer von zwei Jahren mit kontinuierlich abnehmender Dichte vergrößerten nahezu alle dominanten Männchen ihr Reviere, was mit einer Untergruppenbildung von 80 % der Weibchen begleitet war. Während über 50 % der subdominanten Männchen abwanderten, wanderten weniger als 20 % der subdominanten Weibchen ab (Abb. 97 e-f). In beiden Jahren integrierte sich nur ein geringer Prozentsatz an Jungtieren in den Gruppen. Sie nahmen innerhalb der Gruppen ohne Ausnahme einen niedrigen sozialen Rang ein.

Durch Reviervergrößerung und Untergruppenbildung veränderten sich die Gruppenstrukturen. Damit einhergehend verminderte sich durch Revierübernahme, Abwanderung und Exitus innerhalb der Gruppen die Anzahl von subdominanten Männchen und Weibchen. Die Verkleinerung und vollständige Auflösung von Gruppen wurde durch strukturbewahrende Prozesse, wie Einwanderung subdominanter Weibchen, Fusionen dominanter Weibchen und Rekrutierung von Jungtieren abgeschwächt (Abb. 98 b-c).

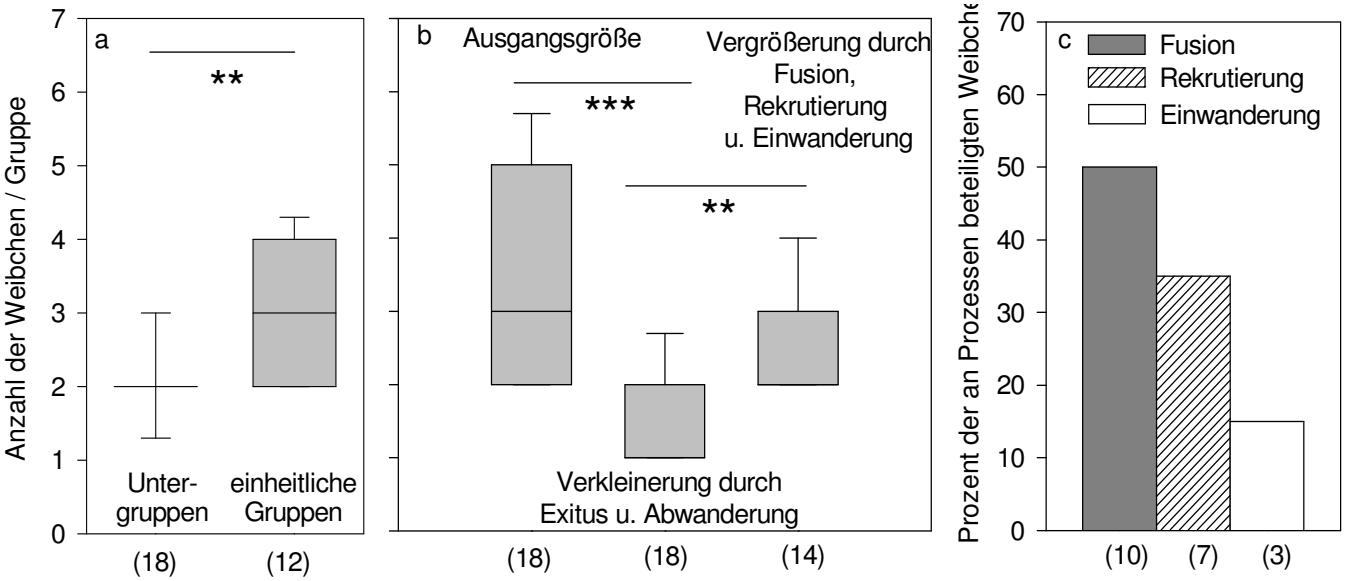


Abb. 98 a) Gruppengröße und Gruppenstruktur von Weibchen; b-c) Strukturbewahrende Prozesse von Weibchen: Boxplot mit Median, Quartilen und Percentile. Zahlen in Klammern: a-b) Anzahl Gruppen c) Anzahl Tiere; Statistik: a) Mann – Whitney U-Test b) Kruskal Wallis H-Test $p < 0{,}001$ mit anschließendem Mann - Whitney U –Test.

5.2. Funktion der Prozesse in Hinblick auf den sozialen Status in Wechselbeziehung mit den Fluktuationen der Population

Folgende Prozesse führten bei Weibchen und Männchen bei abnehmender Dichte und zunehmenden Geschlechterverhältnis zu einer Veränderung bzw. zur Bewahrung des sozialen Status innerhalb der Population

Prozesse bei hoher Dichte: 60 % der Männchen und Weibchen bewahrten ihren Rang, während 30 % ihren sozialen Status verbessern konnten und sich bei nur 10 % der Rang erniedrigte. Ortstreue, Gebietserweiterung und Abwanderung bewirkten bei den Männchen eine Rangbewahrung, während der Rang von Weibchen primär durch Ortstreue erhalten blieb. Eine Verbesserung ihres Ranges erreichten Weibchen durch "Aufrücken" innerhalb ihrer Gruppe (Ersetzen eines verstorbenen ranghöheren Weibchens). Männchen verbesserten ihren Rang neben "Aufrücken" innerhalb der Gruppe auch durch Abwanderung in eine benachbarte Gruppe.

Prozesse bei niedriger Dichte: Bei niedriger Dichte stiegen über 50 % der Weibchen durch "Aufrücken" innerhalb der Gruppen im Rang auf, während die Männchen zu 90 % ihren Rang durch Ortstreue und Gebietserweiterung bewahrten. Rangerniedrigung spielte über die gesamte Population und in beiden Jahren nur eine untergeordnete Rolle.

5.2.1 Prozesse und Rangveränderung in Abhängigkeit vom Rang und den Fluktuationen der Population.

(Abb. 100 a-f): Bei abnehmender Dichte bewahrten Männchen sowie Weibchen des ersten Ranges fast alle ihre soziale Position. Männchen des ersten Ranges vergrößerten ihre Gebiete weit mehr als Weibchen (Abb. 100 a-b).

Weibchen des zweiten Ranges rückten innerhalb der Gruppe auf, während entsprechende Männchen zum Großteil ihren Rang bewahrten oder durch Aufrücken und Abwanderung ihren Rang verbesserten (Abb. 100 c-d). Männchen und Weibchen niedrigerer Ränge stiegen fast alle innerhalb der Hierarchie einer Gruppe durch Aufrücken auf (Abb. 100 e-f).

Rangerniedrigungen traten nur selten auf (Abb. 100 a-f). Nur bei den Weibchen konnte Abwandern eine Rangerniedrigung bewirken (Abb. 100 a und c).

Vergleich der Prozesse, die Rangveränderungen bei hoher und niedriger Dichte in Abhängigkeit vom Rang der Männchen bewirkten (Abb. 101 a-f): Nahezu alle rangersten Männchen behielten bei hoher und niedriger Dichte ihren Rang bei. Abwanderung, Gebietsvergrößerung und Ortstreue bewirkten keine Rangveränderung (Abb. 101 a-b). Nur in einem Fall verlor ein dominantes Männchen bei hoher Dichte seinen ersten Rang durch Einwanderung eines benachbarten dominanten Männchens (Abb. 101 a). Rangzweite Männchen bewahrten ihren Rang zum

Großteil durch Abwanderung, Erweiterung und Abwanderung (Abb. 101 c-d). Eine Rangerhöhung rangzweiter Männchen wurde bei hoher Dichte durch Abwanderung (Abb. 101 c) und bei niedriger Dichte durch Aufrücken erreicht (Abb. 101 d). Drittrangige Männchen erlangten einen höheren Status in erster Linie durch Aufrücken innerhalb der Gruppe (Abb. 101 e). Bei niedriger Dichte existierten keine rangdritten Männchen mehr (Abb. 101 f).

Vergleich der Prozesse, die Rangveränderungen bei hoher und niedriger Dichte in Abhängigkeit vom Rang der Weibchen bewirkten (Abb. 102 a-f): Bei hoher Dichte verhielten sich alle rangersten Weibchen ortstreu (Abb. 102 a). Über 20 % der rangersten Weibchen verloren jedoch bei niedriger Dichte durch Ab- und Einwanderung ihren hohen sozialen Status (Abb. 102 b). Rangzweite und insbesondere rangdritte Weibchen rückten bei niedriger Dichte innerhalb der Hierarchie der Gruppen auf (Abb. 102 d, f), während sie bei hoher Dichte zu einem hohen Prozentsatz ihren Rang beibehielten (Abb. 102 c, e). Im Gegensatz zu rangzweiten Weibchen, die bei hoher Dichte nur durch Aufrücken einen höheren Rang erreichten (Abb. 102 c), erlangten rangdritte Weibchen auch durch Abwanderung und Kampf einen höheren sozialen Status (Abb. 102 e).

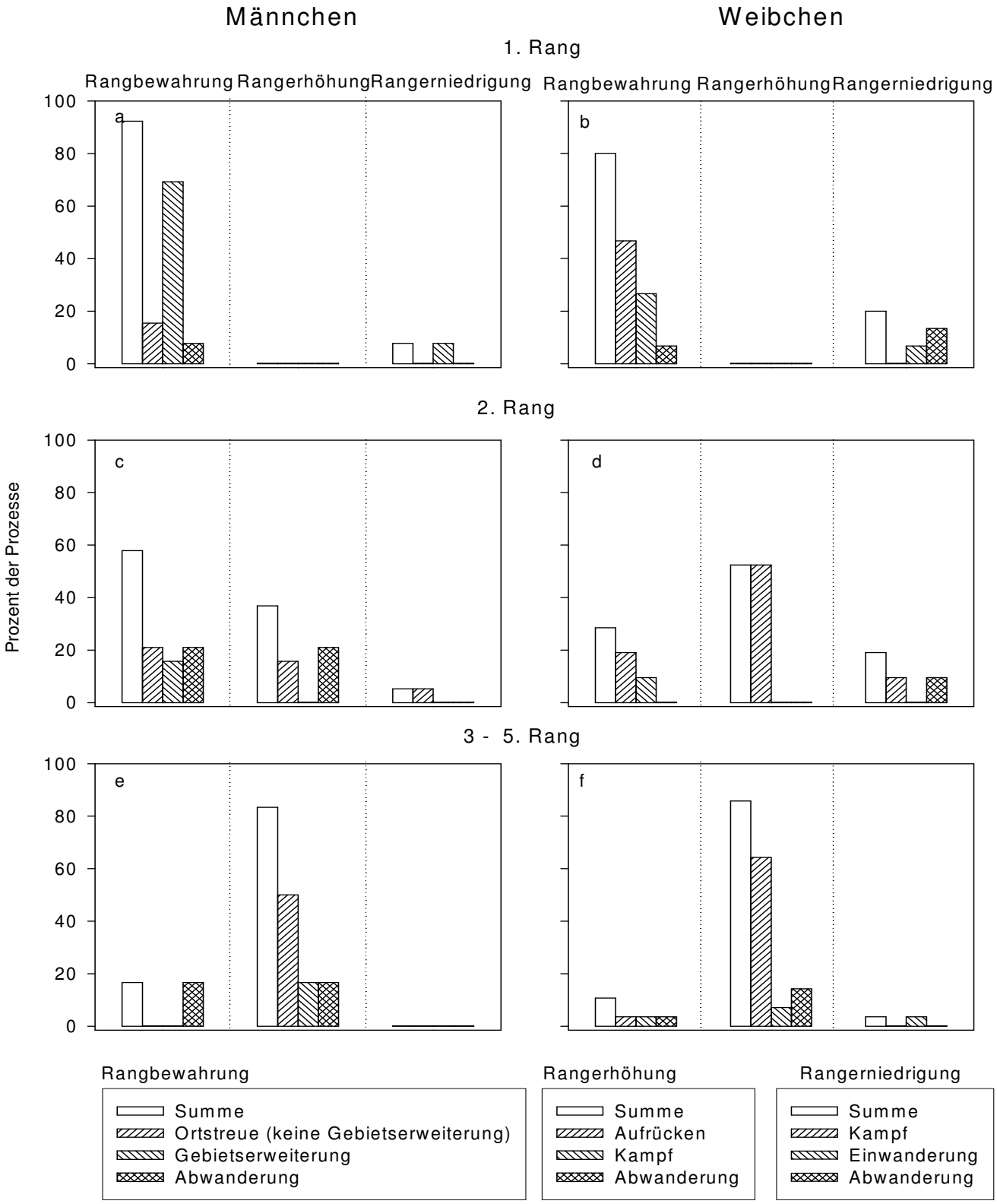


Abb. 100 a-f: Prozesse und Rangveränderung in Abhängigkeit vom Rang: Abwanderung: Verlassen eines Gruppenterritoriums; Kampf: Rangverhältnisse innerhalb einer Gruppe verändern sich durch agonistisches Verhalten; Aufrücken: Rang verändert sich durch Exitus bzw. Abwanderung eines höherrangigen Tieres der Gruppe; Einwanderung: Rang eines ortstreuen Tieres ändert sich durch Einwanderung eines gruppenfremden Tieres. Anzahl der Tiere siehe Appendix Abb. Tab. 2 - 3

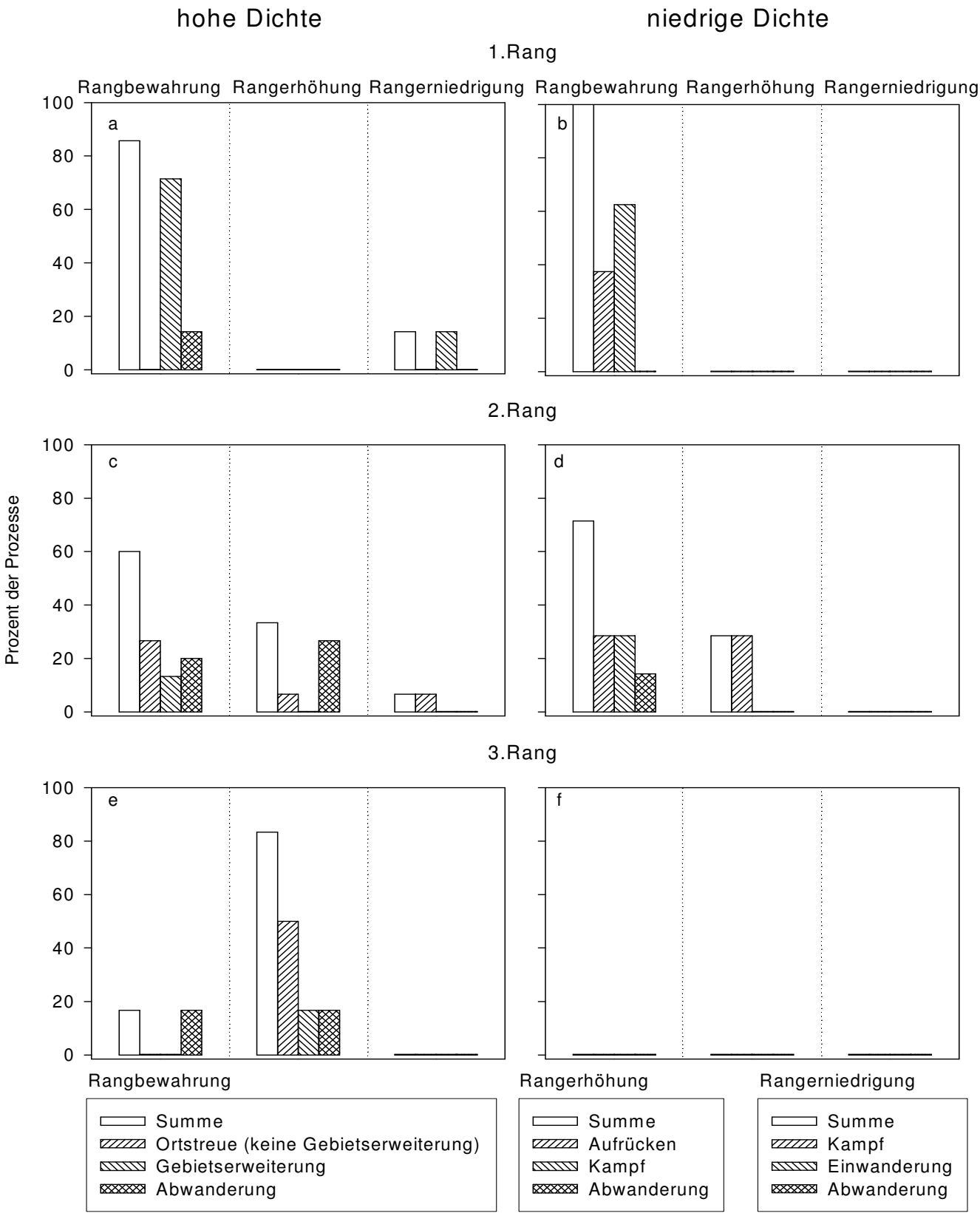


Abb. 101 a-f: Männchenprozesse und Rangveränderung in Abhängigkeit vom Rang und Dichte: Abwanderung: Verlassen eines Gruppenterritoriums; Kampf: Rangverhältnisse innerhalb einer Gruppe verändern sich durch agonistisches Verhalten; Aufrücken: Rang verändert sich durch Exitus bzw. Abwanderung eines höherrangigen Tieres der Gruppe; Einwanderung: Rang eines ortstreuen Tieres ändert sich durch Einwanderung eines gruppenfremden Tieres. Anzahl der Tiere siehe Appendix Tab. 2 - 3.

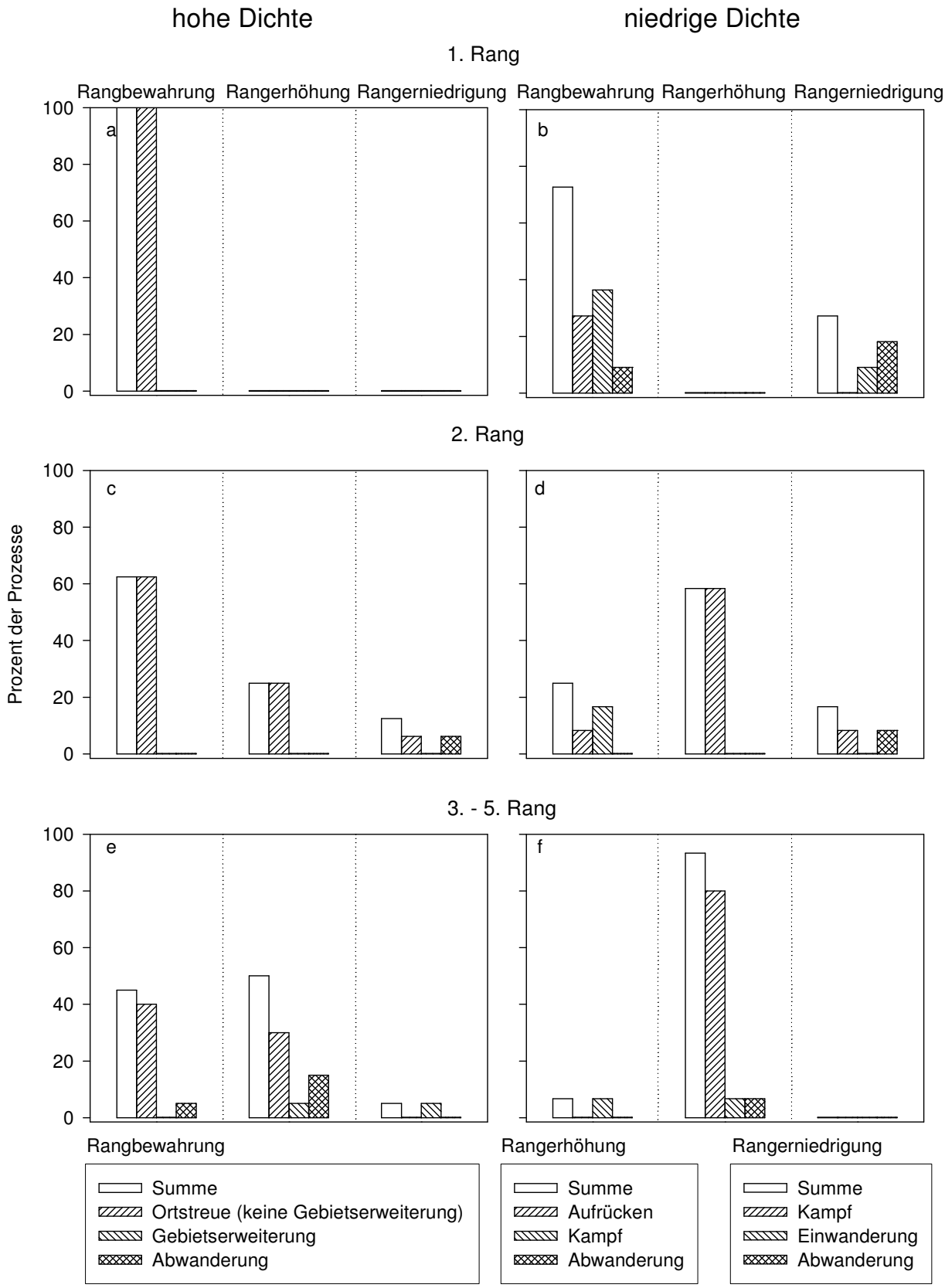


Abb. 102 a-f: Weibchenprozesse und Rangveränderung in Abhängigkeit vom Rang und Dichte: Abwanderung: Verlassen eines Gruppenterritoriums; Kampf: Rangverhältnisse innerhalb einer Gruppe verändern sich durch agonistisches Verhalten; Aufrücken: Rang verändert sich durch Exitus bzw. Abwanderung eines höherrangigen Tieres der Gruppe; Einwanderung: Rang eines ortstreuen Tieres ändert sich durch Einwanderung eines gruppenfremden Tieres. Anzahl der Tiere siehe Appendix Tab. 2 -3.

Zusammenfassung von 5.1 und 5.2:

Bei abnehmender Dichte nimmt die Anzahl der dominanten Positionen durch die Reviererweiterung dominanter Männchen ab, während sich bei hochrangigen Weibchen der Dominanzanspruch in zunehmender Territorialität und Untergruppenbildung ausdrückt.

Ranghohe Positionen verblieben außerordentlich stabil. Rangniedrige Männchen erreichen einen höheren sozialen Status durch Aufrücken oder Abwanderung mit Revierübernahme, rangniedrige Weibchen durch Aufrücken innerhalb der Gruppe.

Bei weiter abnehmender Dichte versterben rangniedrige Weibchen, so daß übrig gebliebene einzelne dominante Weibchen zu Gruppen mit einer neuen Rangordnung (Untergruppenauflösung) fusionieren. Entsprechend können dominante Männchen ihre nochmals vergrößerten Reviere nicht mehr verteidigen bzw. eine neue Dominanzstruktur aufbauen und verkleinern ihre Reviere wieder.

5.3. Funktion der Prozesse in Hinblick auf die Reproduktion

5.3.1. Reproduktion und Dichte

Neben den Mortalitäts- und Überlebensraten von Adult- und Jungtieren ist die Produktionsrate ein wichtiger Faktor für die Gesamtdynamik einer Population. Die hierfür wichtigsten Reproduktionsparameter sind in Tabelle 8 für das Jahr mit hoher und niedriger Dichte gegenübergestellt. Es wurden hierbei auch zusätzlich nur die ersten 3 Monate der Reproduktionsperiode betrachtet, da die Masse Jungtiere in den ersten 3 Monaten geboren werden und zudem nur diese eine Chance zum Überleben hatten.

Untersuchungsjahr	hohe Dichte	niedrige Dichte
Dauer der Reproduktionsperiode	6 Monate	7 Monate
	5.3 - 17.8.	2.3 - 16.9.
Gesamtzahl der Würfe	135	109
90 Tage (April - Juni)	92	82
Anzahl Weibchen	42,0 ± 0,63 (43-41)	27,8 ± 2,79 (31-24)
Anzahl Weibchen (90 Tage)	42,3 ± 0,47 (43-42)	30,0 ± 0,82 (31-29)
Gesamtzahl geb. Junge	684	541
90 Tage (April - Juni)	455	424
Mittlere Anzahl Würfe pro Weibchen	3,16 ± 0,97	3,48 ± 1,12
90 Tage (April - Juni)	2,16 ± 0,72	2,61 ± 0,68
Mittlere Wurfgröße	5,00 ± 1,84	4,87 ± 1,97
90 Tage (April - Juni)	4,84 ± 1,93	5,05 ± 2,09
Spezif. Wachstumsrate	3,16 x 5,00 = 15,8	3,48 x 4,87 = 16,9
Spezif. Wachstumsrate (90 Tage)	2,16 x 4,84 = 10,5	2,61 X 5,05 = 13,2

Tab. 8:

Die Wachstumsrate der gesamten Population war zu Beginn der Reproduktionsperiode bei niedriger Dichte größer als bei hoher (Abb. 103 a). Dies ist ein Ergebnis der geringeren spezifischen Wachstumsrate im Zeitraum April - Juni, d.h. die Anzahl der geborenen Jungtiere pro Weibchen war bei hoher Dichte um ca. 20 % geringer als bei niedriger Dichte (Abb. 103 b). Hierfür ist die Anzahl der Würfe pro Weibchen (Abb. 103 c) und nicht die Wurfgröße (Abb. 103 d) verantwortlich.

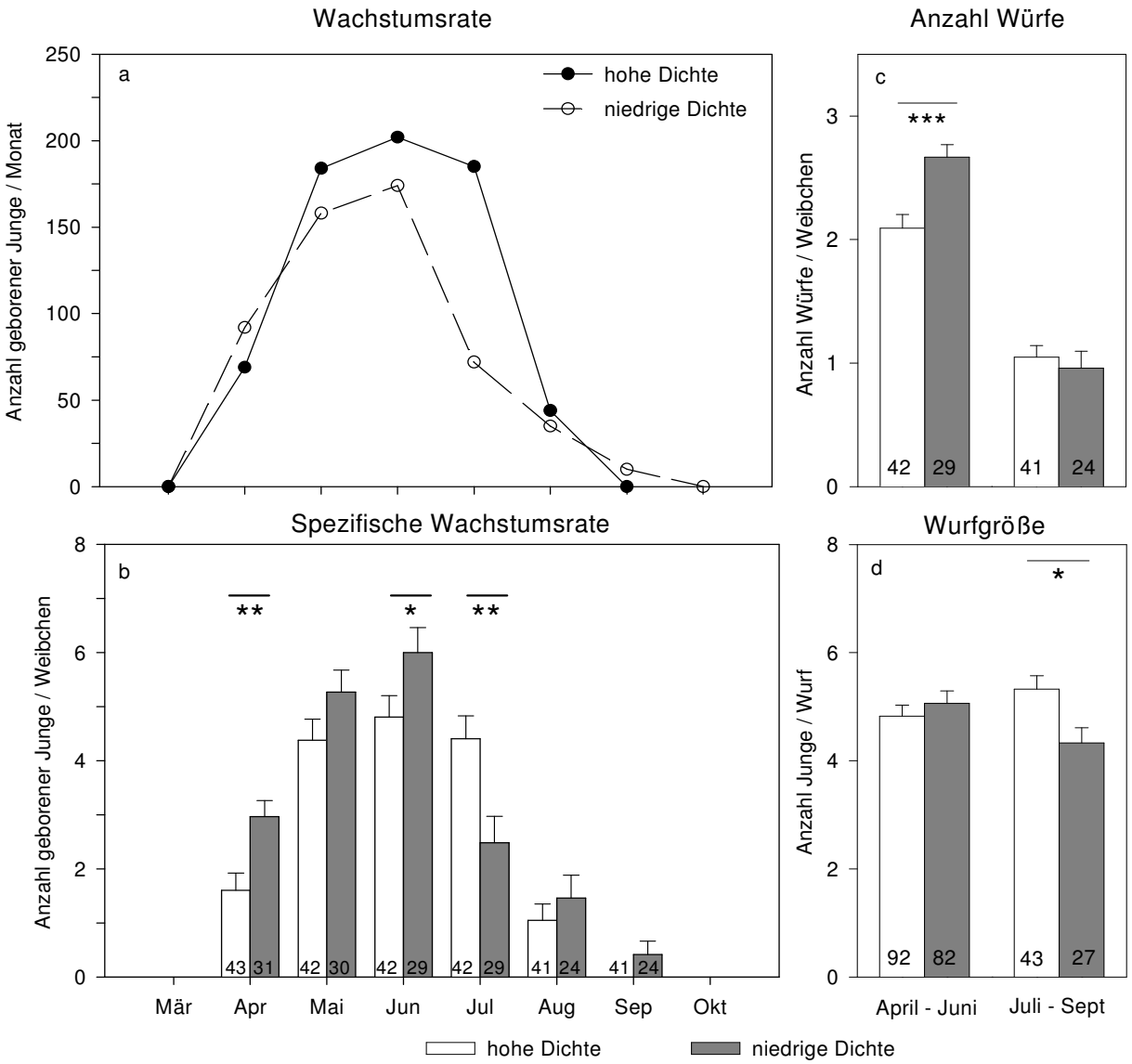
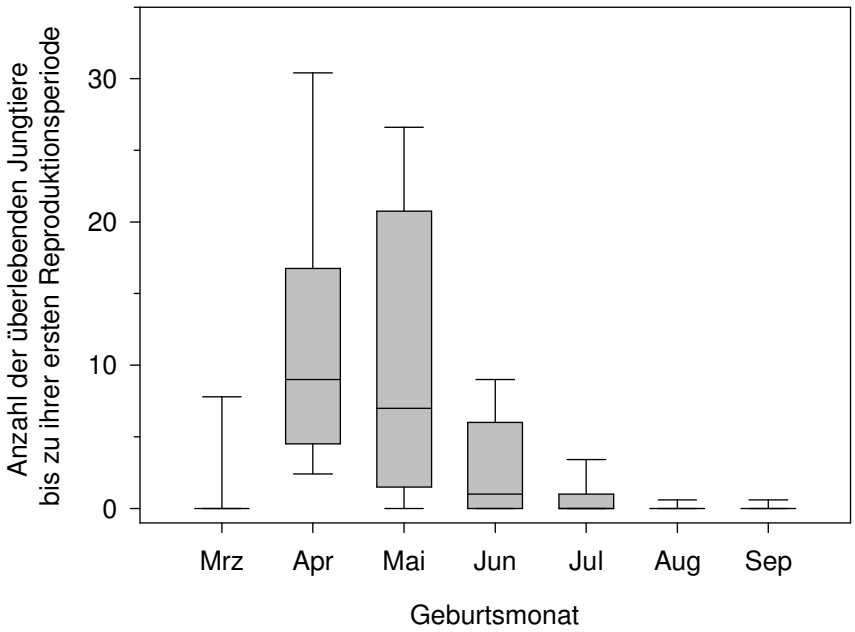


Abb. 103: Reproduktionsparameter im Verlauf der Reproduktionsperiode c - d) Produktion pro Weibchen: Säulen geben Mittelwerte und Fehlerbalken die Standardfehler an. Mann - Whitney U-Test. Zahlen innerhalb der Säulen geben für b) die Anzahl der Weibchen der Population c) die Anzahl der in der jeweiligen Zeitspanne lebenden Weibchen und d) die Anzahl der Würfe an.

Der Geburtstermin der Jungtiere ist für ihre Integration innerhalb von Gruppen (siehe Geburtstermin und sozialer Status Abb**.** 129 sowie Diplomarbeiten KHASCHEI 1992 und T. KAPPAUF 1993) und für ihre Überlebensrate ein wichtiger Faktor. Innerhalb von 10 Jahren überlebten weit mehr der jahreszeitlich frühgeborenen als spätgeborenen Jungtiere bis zu ihrer ersten Reproduktionsperiode (Abb. 104). Frühe Geburtstermine fallen in die Zeit der größten Konkurrenz zwischen Weibchen, die speziell für hohe Dichte stärker ausgeprägt war als bei niedriger Dichte (Abb. 40 a). Nach der Etablierung der Rangordnung zu Beginn der Reproduktionsperiode nahm

die Aggression innerhalb der Gruppe ab; sie war aber selbst zu Ende der Reproduktionsperiode bei hoher Dichte signifikant häufiger als bei niedriger Dichte.



	Mrz	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep
Mrz	x						
Apr	**	x					
Mai	*		x				
Jun		*		x			
Jul		***	*		x		
Aug		***	**	*		x	
Sep	*	***	**	*			x

Abb. 104: Anzahl der überlebenden Jungtiere in Abhängigkeit vom Geburtstermin: Boxplots mit Median, Quartilen und Percentilen. n = 9 Jahre. Kruskal Wallis H-Test $p < 0{,}0001$ mit anschließenden Mann - Whitney U- Test. Signifikanzniveaus siehe Tabelle neben der Grafik.

Neben der höheren spezifischen Wachstumsrate bei niedriger Dichte fällt die längere Reproduktionsdauer (Tab. 8 u. Abb. 103 a-b) mit dem festgestellten geringeren Aggressionsniveau der Weibchen der Population zusammen. Zudem synchronisierten ca. 80 % Weibchen der gesamten Population bei niedriger Dichte ihre Wurftermine in einem Zeitraum von 8 Tagen (Abb. 105).

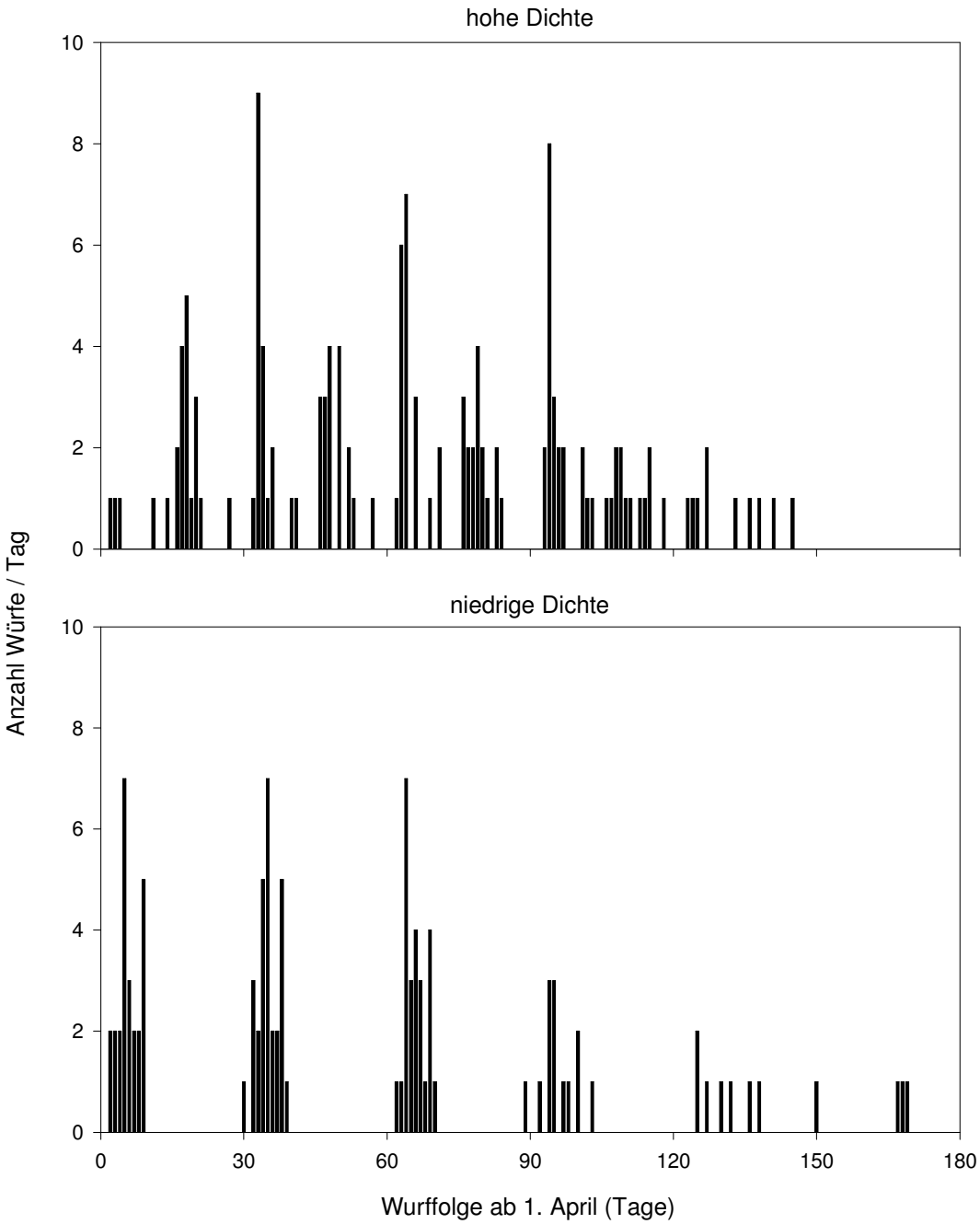


Abb. 105: Wurfsynchronisation

5.3.2. Reproduktion und soziale Prozesse

Die jährliche Reproduktion von Weibchen großer Gruppen war deutlich niedriger als die in kleineren Gruppen (Abb. 106 a), was auf die größere Anzahl von Weibchen mit niedrigen Rang innerhalb von großen Gruppen zurückzuführen ist (Abb. 106 b). Weibchen hoher Ränge reproduzierten sich in großen und kleinen Gruppen gleich gut ($p = 0{,}32$; $n = 10\text{-}15$; Mann - Whitney U-Test). Der Reproduktionserfolg war rangabhängig (Abb. 107). Rangerste Weibchen reproduzierten sich bei niedriger Dichte häufiger als bei hoher (Abb. 107: $p < 0{,}05$; $n = 6\text{-}8$; Mann - Whitney U-Test). Prozesse der Untergruppenbildung und Gruppenspaltung von Weibchen bewirken eine

Bewahrung einer kleinen Gruppengröße (Abb. 98 a) und eines relativen hohen Ranges, der sich in einem höheren Reproduktionserfolg widerspiegelt. Da einzelne Weibchen nur selten ein Gebiet alleine verteidigen können, werden jedoch durch Rekrutierung, Fusionierung und Einwanderung auch bei Populationsabnahme größere Gruppen gebildet, die den Reproduktionserfolg einzelner Weibchen reduzieren.

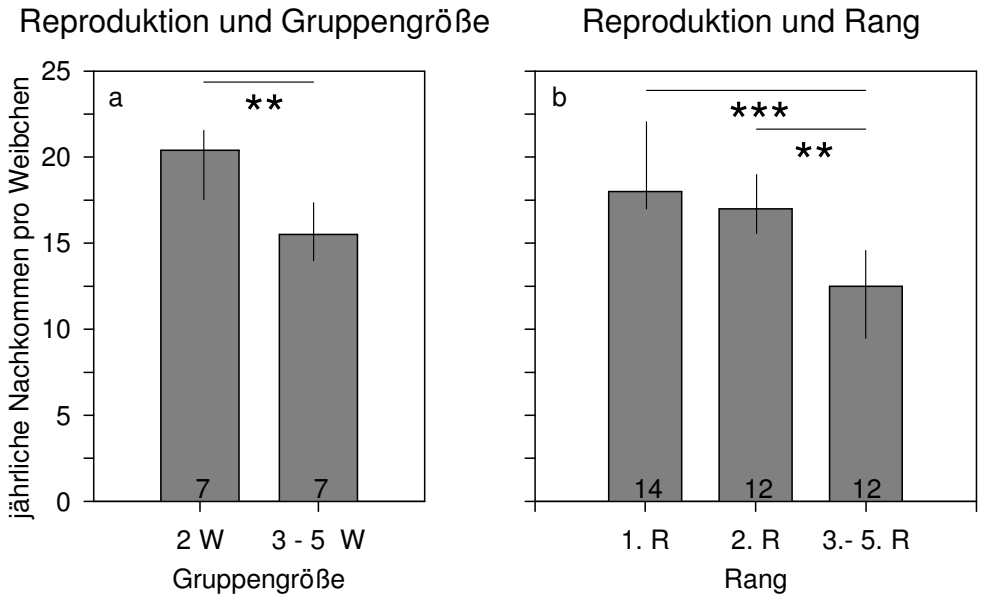


Abb. 106 a-b: Reproduktionserfolg in Abhängigkeit von Gruppengröße und Rang: Balken geben Mediane und Striche die 25 und 75 % Quartile an. Zahlen innerhalb der Säulen geben a) Anzahl der Gruppen und b) Anzahl der Weibchen an. a-b) Mann u. Whitney U-Test; b) Kruskal-Wallis H-Test: $p < 0{,}001$.

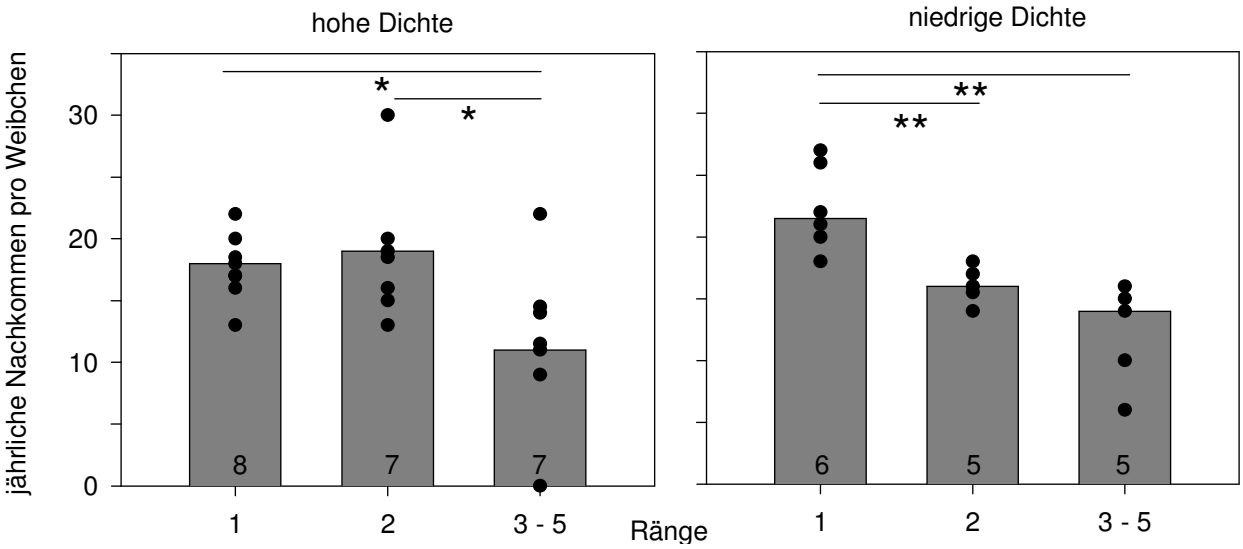


Abb. 107: Reproduktion in Abhängigkeit von Rang und Dichte: Säulen geben die Mediane und Punkte die Einzelwerte an. Zahlen innerhalb der Säulen geben die Anzahl Weibchen an. Kruskal Wallis H-Test: hohe Dichte: $p < 0{,}05$, niedrige Dichte: $p < 0{,}001$ mit anschließenden Mann - Whitney U-Test.

5.3.3. Wurfsynchronisation, Rang und Dichte:

Der Zugang zu Wurfbauen spielt für Weibchen innerhalb der Reproduktionszeit eine wichtige Rolle. Dies drückt sich bei hoher Dichte nicht nur im Verhältnis der räumlichen Verteilung von Müttern und der übrigen Gruppenmitglieder zu den Wurfbauen aus (siehe Kapt. 3.1. Abb. 28), sondern auch in der zeitlichen Synchronisation von Wurfterminen. Die Reproduktion ranghoher und rangniedriger Weibchen erfolgte bei hoher Dichte zeitlich versetzt, was sich in der unterschiedlichen Synchronisation der Wurftermine der Weibchen verschiedener Ränge unter- und miteinander ausdrückt (Abb.108 a, Tab. 9). Bei niedriger Dichte waren dagegen die Würfe aller Ränge in einem kürzeren Zeitfenster miteinander synchronisiert (Abb. 108 b). Die Wurftermine von Weibchen großer Gruppen (3-5 Weibchen) waren bei hoher Dichte deutlich weniger synchronisiert als bei niedriger Dichte (Abb.108 c).

a

Rang mit Rang	1 / 2	1 / 3	2 / 3	1 / 4	1 / 5	2 / 4	2 / 5	3 / 4	3 / 5	4 / 5
1 / 2	x									
1 / 3		x								
2 / 3	**		x							
1 / 4	***		*	x						
1 / 5	**				x					
2 / 4	**	*				x				
2 / 5				*			x			
3 / 4			*	**	*	*		x		
3 / 5			*	*	*	*			x	
4 / 5			*	**	*	**				x
n	39	19	20	7	3	7	3	5	2	4

hohe Dichte: Kruskal-Wallis H-Test p < 0,001

b

Rang mit Rang	1 / 2	1 / 3	2 / 3	1 / 4	2 / 4	3 / 4
1 / 2	x					
1 / 3		x				
2 / 3			x			
1 / 4				x		
2 / 4					x	
3 / 4						x
n	32	17	16	7	8	7

niedrige Dichte: Kruskal Wallis: p = 0,16

hohe / niedrige Dichte	1 / 2	1 / 3	2 / 3	1 / 4	2 / 4	3 / 4
			*	**	**	
	1 / 2	1 / 3	2 / 3	1 / 4	2 / 4	3 / 4

Mann u. Whitney U-Test

Tab. 9: Signifikanzniveaus der Abb. 108

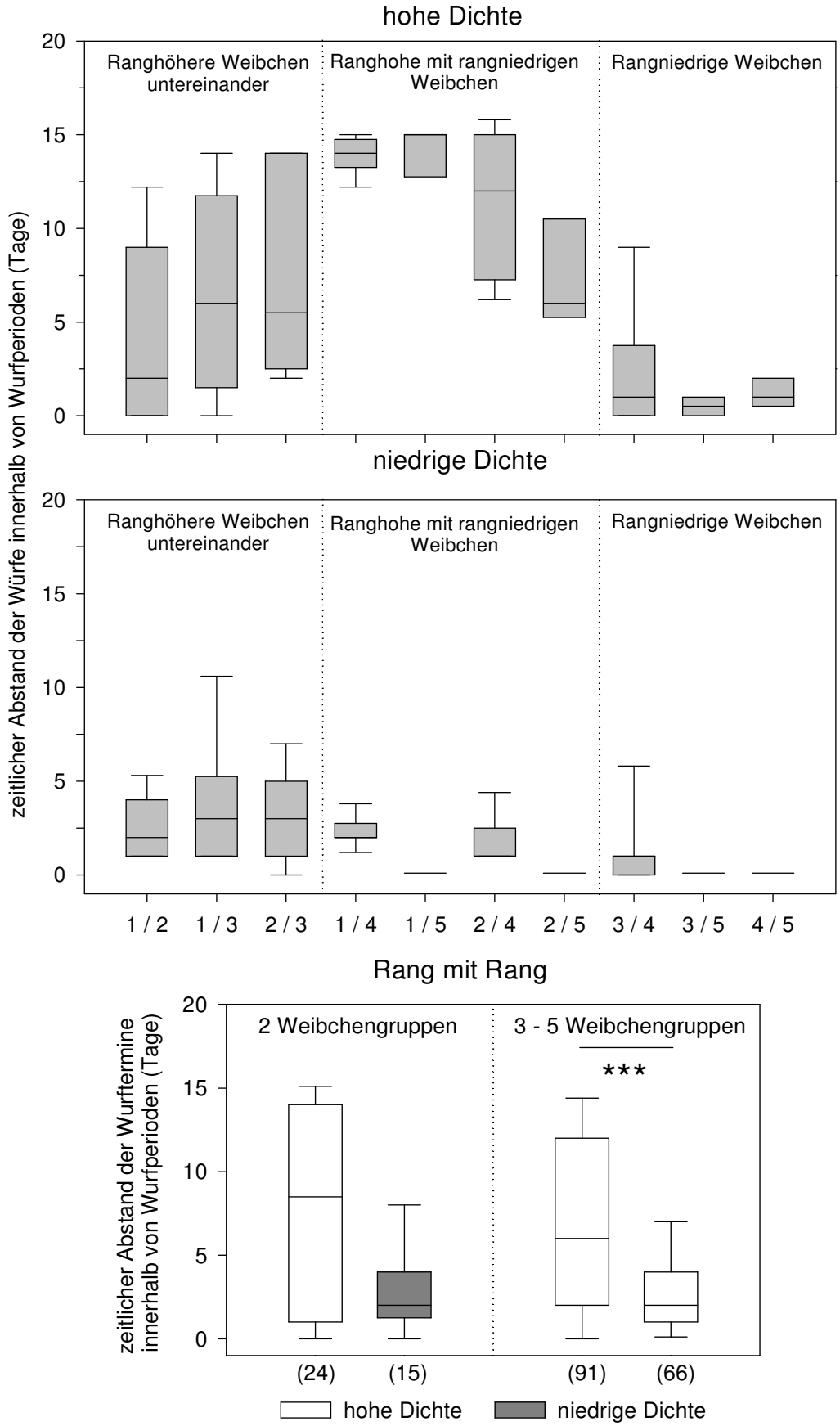


Abb. 108 Synchronisation der Wurftermine : a-c) Boxplots mit Median, Quartilen und Percentile. a-b) Signfikanzniveaus siehe Tab. 9 c) Mann - Whitney U-Test. Zahlen in Klammern: Anzahl verglichener Wurftermine.

5.3.4. Reproduktion und Baubenutzung: Weibchen können innerhalb von zwei-drei Tagen je nach Bodenbeschaffenheit einen Wurfbau von 1-2 m anlegen. Normalerweise wurden Baue, die eine Länge von 2 Meter überschritten, zerstört. In den Jahren 1991 und 1992 wurden die Weibchen in der Nordhälfte des Geheges in ihrer Bauaktivität jedoch nicht gestört. Innerhalb von zwei Jahren reduzierte sich dabei die Anzahl der genutzten Wurfbaue durch Zusammenschluß einzelner Baue zu komplexen Bausystemen (Abb. 109). Die kontinuierliche Grabaktivität der Weibchen führte außerdem zu einer Vergrößerung der genutzten Baue (Abb. 110 u. 111). Kleinere Baue wurden in zunehmenden Maße gemieden und verfielen.

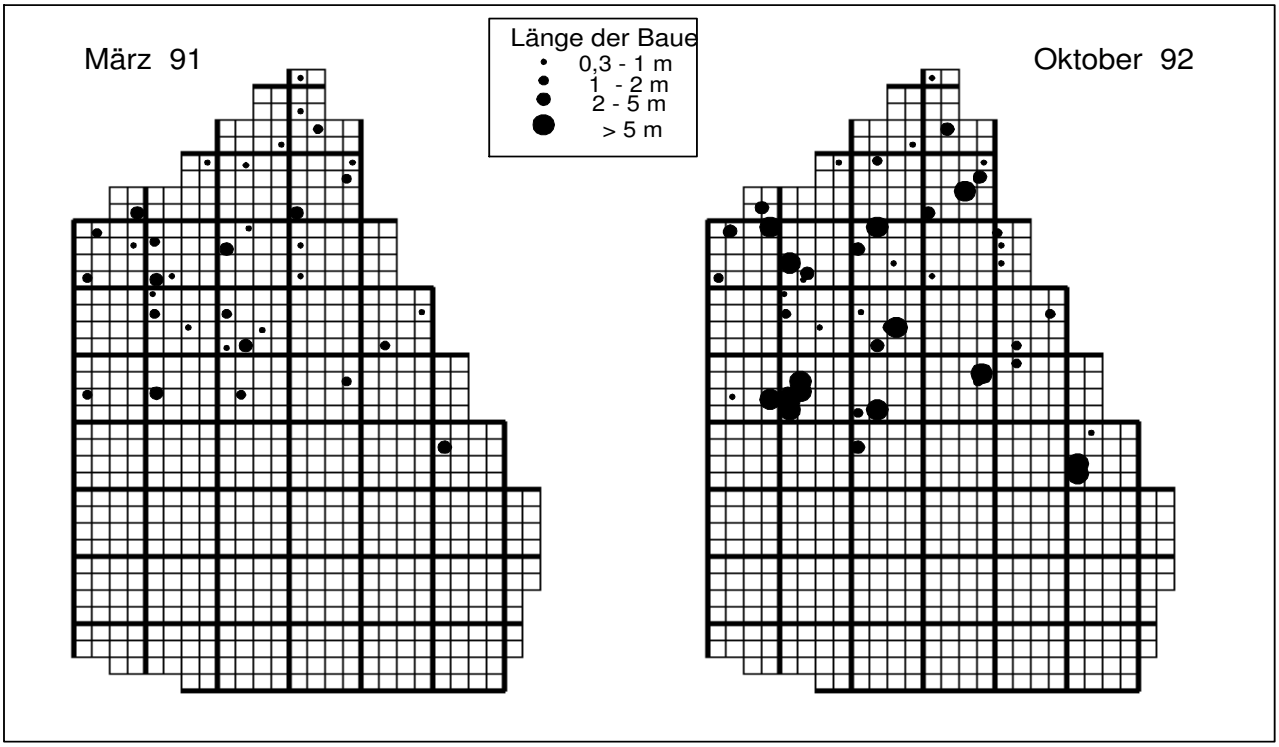


Abb. 109: Verteilung und Entwicklung der Baue

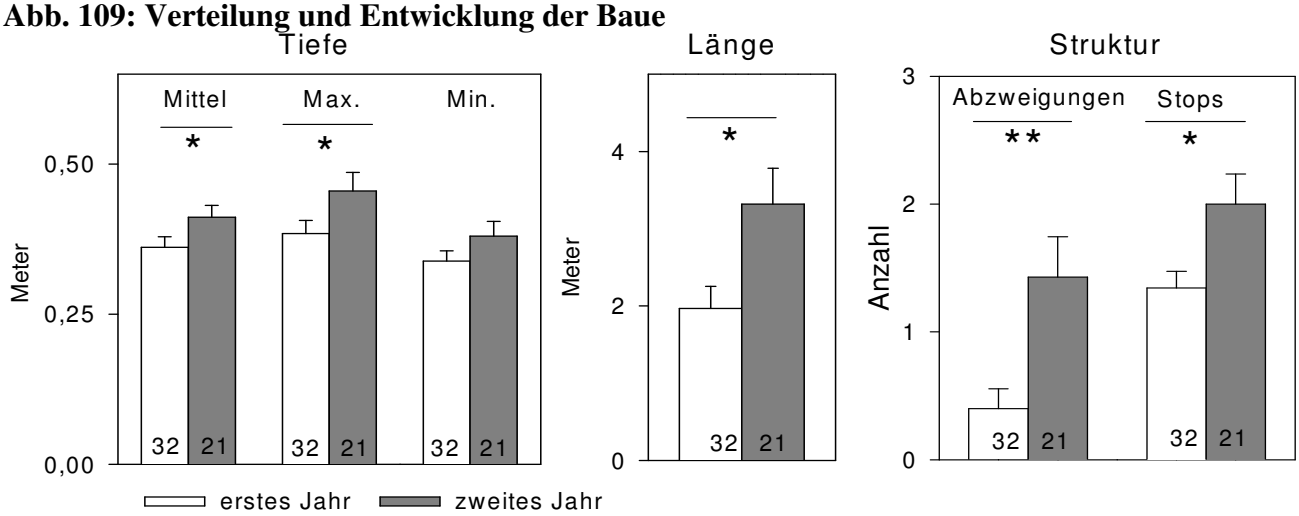


Abb.110: Bauparameter: Balken geben Mittelwerte und Fehlerbalken Standardfehler an. Zahlen innerhalb der Säulen = Anzahl der Baue. Tiefe: mittlere, maximale und minimale Tiefe. Struktur: Anzahl der Abzweigungen und Sackgassen (Stops) im Bau; t-Test.

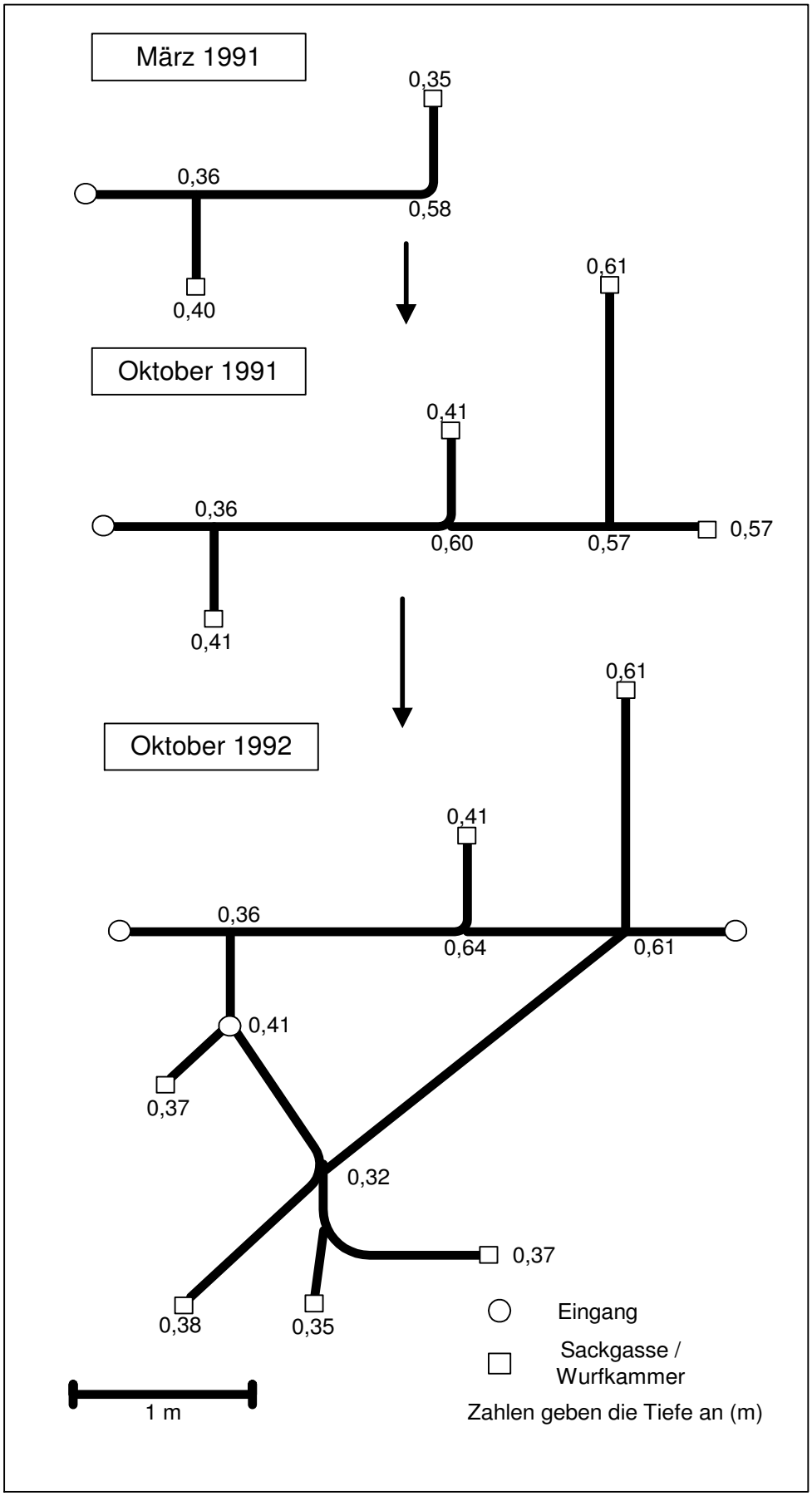


Abb. 111: Entwicklung eines Bausystems

Neben den selbst gegrabenen Erdbauen standen jeder Kaninchengruppe zusätzlich ein aus Betonfertigbauteilen zusammengestellter Kunstbau zur Verfügung. Kunstbaue wurden insbesondere bei hoher Dichte von dominanten Weibchen monopolisiert (Abb. 112 a). Bei niedriger Dichte nahm die Anzahl der Würfe von dominanten Weibchen in Kunstbauen ab. Größere und strukturiertere Erdbaue mögen mit ein Grund sein, daß dominante Weibchen bei niedriger Dichte häufiger Erdbaue benutzten als bei hoher. Im Gegensatz zur Südhälfte des Geheges, in dem Weibchen

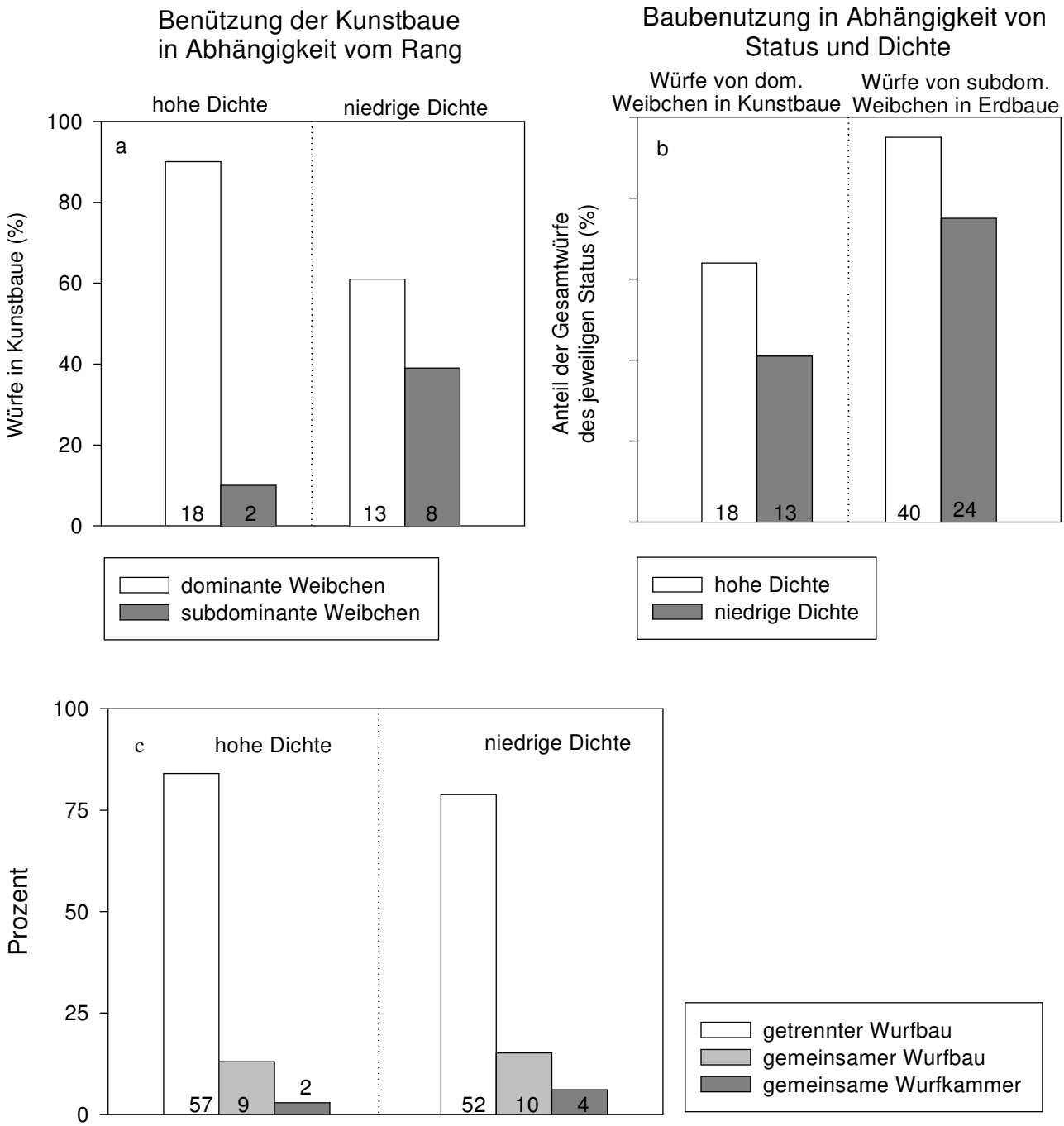


Abb. 112 Baubenutzung a u. b) in Abhängigkeit von Rang und Dichte c) innerhalb von Bausystemen: a-c) Zahlen geben die Anzahl Würfe an.

in ihrer Bauaktivität behindert wurden, trat in der Nordhälfte des Geheges selbst bei hoher Dichte kein Infantizidfall auf (siehe Infantizidindizen KÜNKELE 1990; LOHMANN 1992). Vielmehr konnten Fälle der Kooperation von Weibchen wie gemeinsame Bau- und Wurfkammerbenutzung registriert werden (Abb. 112 c). Die Präferenz von Kunstbauen durch dominante Weibchen deutet daraufhin, daß Weibchen in ihrer Bauaktivität limitiert sind und durch Nutzung bereits vorhandener Bausysteme an Energie sparen.

5.3.5. Soziale Prozesse der Männchen und potentieller Reproduktionserfolg

Der potentielle Reproduktionserfolg der Männchen, abgeschätzt anhand der Interaktionshäufigkeiten, dem nahem Beisammensitzen und der räumlichen Verteilung in Beziehung zu den Weibchen, ist abhängig vom sozialen Status, der Gruppengröße und den Bindungen von Männchen und Weibchen. Prozesse der Reviererweiterung und Abwanderung der Männchen kompensieren die Verkleinerung der Gruppen durch Exitus und Abwanderung von Weibchen bei abnehmender Dichte (Abb. 113 a-b). Sie dienen der Erhöhung bzw. Bewahrung des potentiellen Reproduktionserfolges.

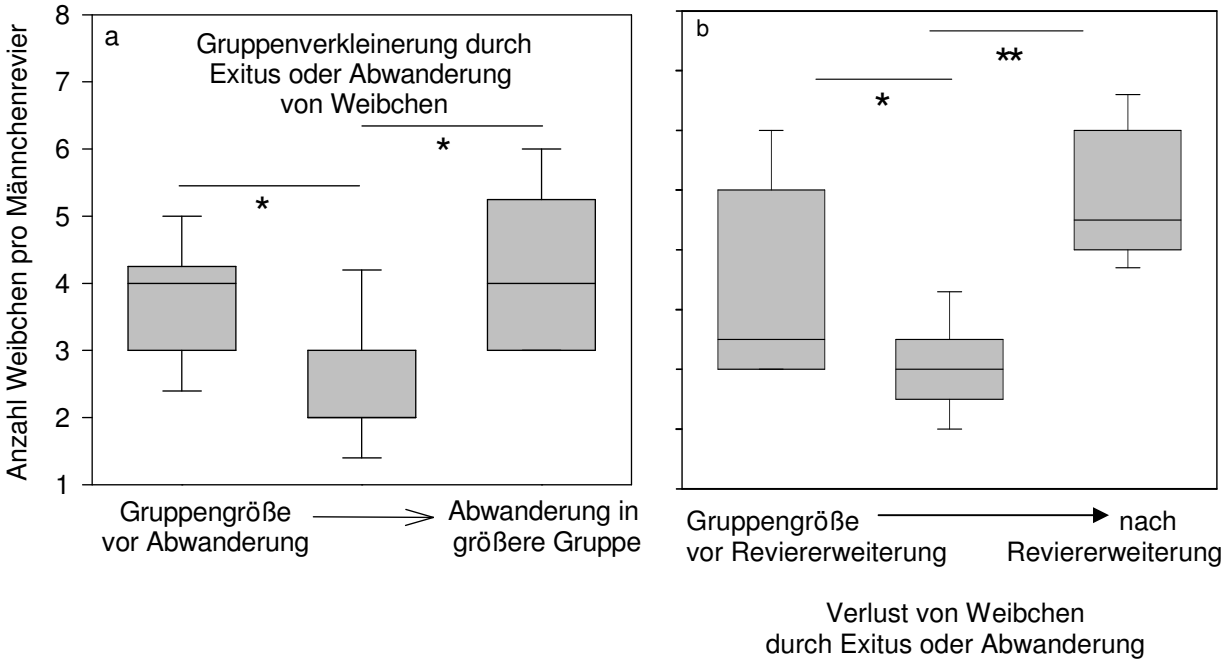


Abb. 113: Prozesse der Erhöhung der Weibchenanzahl von Männchen: a – b) Balken geben die Mediane an, die Boxen die 25 und 75 % Quartile und die Fehlerbalken die 10 und 90 % Percentile. a) Abwanderung (n = 9) und b) Reviererweiterung (n = 12); a – b) Statistik: Friedman mit anschließendem Wilcoxon.

Entsprechend der Weibchen sind aber auch dominante Männchen in ihrer Reproduktionskapazität limitiert. Mit abnehmender Dichte sinkt die Anzahl der Männchen innerhalb der Gruppen und die Anzahl der Reviernachbarn (Abb. 114 a-b). Die Anzahl der Weibchen pro Gruppe wird über Reviervergrößerungen und darüber der potentielle Reproduktionserfolg konstant gehalten (Abb.114 c), obwohl sich die zu verteidigende (absolute) Länge der Reviergrenze vergrößerte (Abb. 114 d, g). (Eine Ausnahme sind nur die durch Zaun und Schilfzone von Nachbarn geschützte Reviergrenze (Abb. 114 f)). Demnach blieb die Länge der aktiv durch "Parallellaufen", "Scharrgraben" und „Jagen“ verteidigten Reviergrenzen auf ca. 100 Meter begrenzt (Abb.114 h). Die Erhaltung des potentiellen Reproduktionserfolges geht also mit einer Limitation der Revierverteidigung einher. Prozesse der synchronen Reviervergrößerung und -verkleinerung, sowie der Wechsel zwischen räumlich getrennten Revieren bei niedriger Dichte bestätigen dieses Ergebnis (siehe Kap. 4).

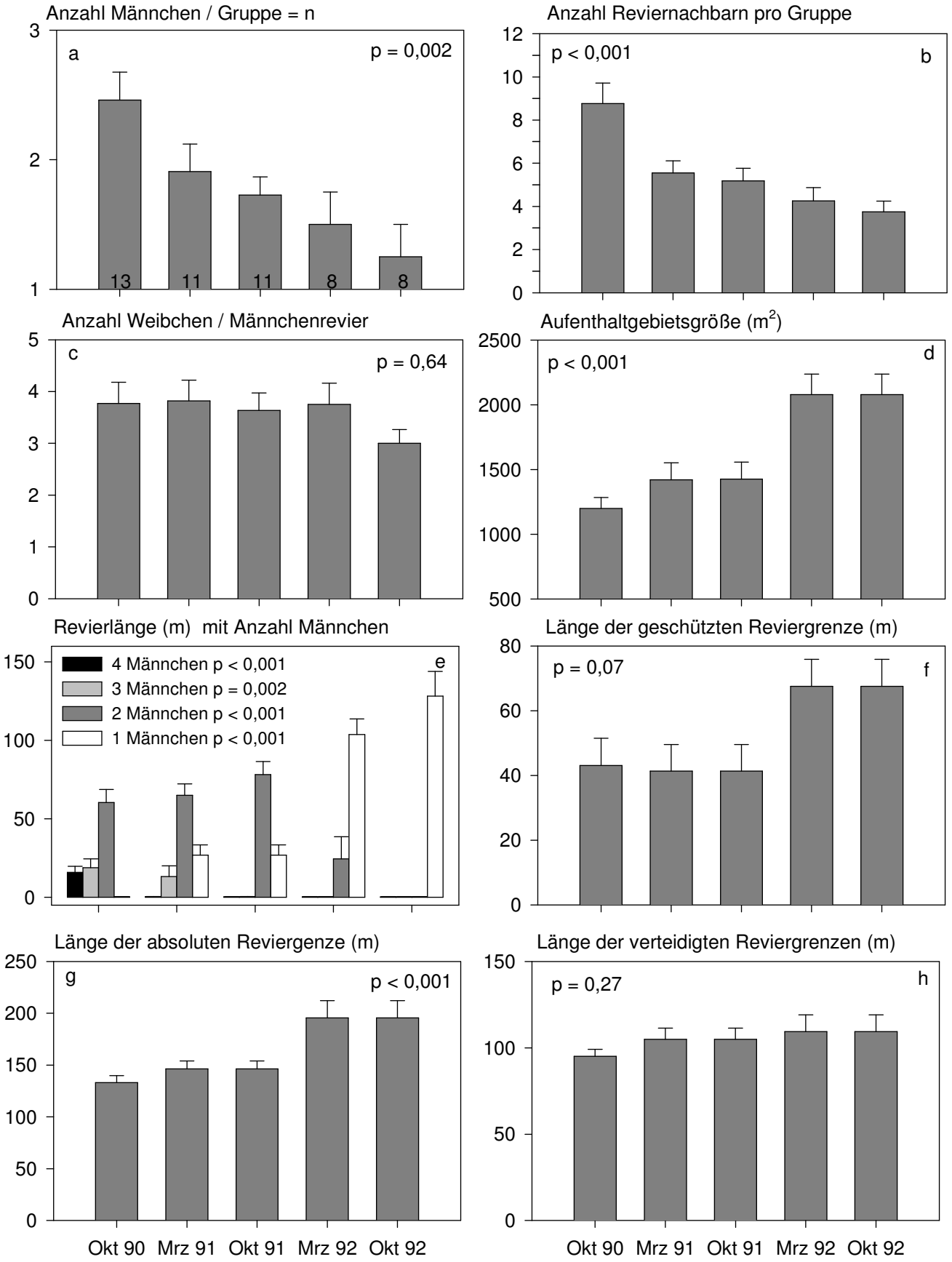


Abb. 114 a – h: Beziehung von Anzahl Männchen und Weibchen pro Gruppe, Territoriumsgröße und verteidigter Reviergrenze: Mittelwerte +/- S.E.M. Kruskal Wallis H-Test.

5.3.6. Zusammenfassung:

1. Die Reproduktionsperiode dauert bei hoher Dichte von März bis August und ist bei niedriger Dichte um einen Monat verlängert.
2. Es überleben nur Jungtiere mit einem frühen Geburtstermin.
3. Bei hoher Dichte ist die Anzahl Würfe pro Weibchen in der ersten Hälfte der Reproduktionsperiode höher als bei niedriger Dichte.
4. Weibchen unterliegen einer rangabhängigen aber dichteunabhängigen Reproduktionssupression. Dies wird durch folgende Mechanismen erreicht:

a) Die Weibchen bilden bei hoher Dichte eine größere Anzahl von Gruppen bzw. Untergruppen aus. Hierdurch wird die Anzahl ranghoher Weibchen erhöht.
b) Zeitliche Desynchronisation der Wurftermine von ranghohen und rangniedrigen Weibchen bei hoher Dichte.
c) Ranghohe und rangniedrige Weibchen gehen sich bei der Wahl ihres Wurfbau räumlich aus dem Weg: Dominante Weibchen monopolisieren die Kunstbaue (aber: bei ungestörter Bauaktivität kann sogar zur Kooperation von Weibchen kommen, wie gemeinsame Bau- und Wurfkammerbenutzung).

5. Der potentielle Reproduktionserfolg von Männchen wird durch Abwanderung in Gruppen mit höheren Weibchenanzahl oder Reviererweiterungen mit Gruppenübernahme bewahrt oder sogar erhöht (Kompensation der Anzahl verstorbener bzw. abgewanderter Weibchen). Die Länge der aktiv verteidigten Reviergrenzen bleibt auch bei Vergrößerung der Reviere weitgehend konstant.

5.4. Funktion der sozialen Prozesse in Hinblick auf den Verwandtschaftsgrad:

Innerhalb einer Population wird für den Gruppenzusammenhalt von Säugetieren die Verwandtschaftselektion diskutiert. Inzuchtvermeidung soll hierbei primär durch die Abwanderung von Männchen bewahrt werden. Die Gruppen sollten sich daher aus einem hohen Prozentsatz von nahen verwandten Weibchen zusammensetzen.

In Abbildung 115 b sind für ein gesamtes Jahr alle Prozessse der Veränderung der Gruppenzusammensetzung (Abwanderung, Reviervergrößerung, Untergruppenbildung, Gruppenspaltung...) zusammengefaßt. Allein die Anzahl der Pfeile verdeutlicht, daß neben den Männchen auch ein Großteil der Weibchen abwanderte. Beginnend mit der Geburt wanderten nahezu 100 % der Männchen ab. Faßt man die Abwanderung der Weibchen vom Zeitpunkt der Geburt und und innerhalb ihrer 1. Reproduktionsperiode zusammen, wanderten anzahlmäßig genauso viele Weibchen wie Männchen ab.

Beide Prozesse, Abwanderung der Männchen sowie der Weibchen, bewirkten eine Inzuchtvermeidung. Dies wird besonders deutlich wenn man Prozesse einer Gruppenspaltung von Weibchen näher analysiert: So wuchs eine Gruppe durch 4 weibliche Jungtieren auf 8 Tiere an. (Alle Jungtiere nahmen einen niedrigeren Rang als die Alttiere derselben Gruppe ein.) Für nur zwei dieser einjährigen Weibchen war die Gruppe identisch mit ihrer Geburtsgruppe. Schon in den darauffolgenden Monaten löste sich die Gruppe bis auf zwei Alttiere mit hohem Rang auf. Hierbei trennten sich die Jungtiere von iher Müttern. Die Abwanderung wurde unmittelbar ausgelöst durch den Exitus von hochrangigen Weibchen in benachbarten Gruppen. Wie die vielen Einzelprozesse (Kap. 4. Sozialdynamik) zeigen, wurde hierbei die gesamten Population auf Freiräume abgesucht. Freiräume können hierbei ein hoher sozialen Status aber auch ein größerer Gruppenraum sein. Diese Sozialdynamik der Individuen der gesamten Population reduzierte den Verwandschaftsgrad innerhalb der Gruppen. So waren innerhalb aller Gruppen die Männchen gar nicht direkt miteinander verwandt (Vater-Sohn oder Brüder), die Männchen und Weibchen zu 2 % (Männchen: Schwester oder Tochter; Weibchen: Bruder oder Sohn) und die Weibchen zu nur 10 % verwandt. Dieser Befund verblieb über den gesamten Beobachtungszeitraum von drei Jahren konstant (Abb. 116).

Der geringe Verwandtschaftsgrad der Weibchen gründete innerhalb der drei Jahre primär auf Geschwistertrennung und Muttersubstitution (Mütter-Töchter: Generationsaustausch in derselben Gruppe durch Tod der Mutter). So waren von 18 weiblichen Wurfgeschwisterpaaren (29 Tiere) nur 2 (4 Tiere) bzw 14 % (7 %) innerhalb der gleichen Gruppen; die übrigen 16 weibliche Wurfgeschwisterpaare (25 Tiere) verteilten sich auf 9 verschiedene von 13 möglichen Gruppen, was auf Geschwisterkonkurrenz schließen läßt. So nahmen in der Regel Tiere mit

einem früheren Geburtstermin einen höheren Rang innerhalb derselben Gruppen ein. Hierbei scheinen "resident" Vorteile von früh abgewanderten Tieren bzw. ortstreu gebliebenen Tiere gegenüber eingewanderten Tieren über den zukünftigen Rang zu entscheiden (Abb. 115 a).
Auch bei abnehmender Dichte integrierten sich vier überlebende weibliche Jungtiere nicht in ihrer Geburtsgruppe, sondern in Gruppen mit weniger als 3 Weibchen. Erst bei niedriger Dichte verblieben 2 von 3 überlebenden weiblichen Jungtieren in ihren Geburtsgruppen mit mehr als 3 Weibchen. Somit dienen Abwanderungsprozesse von Männchen und Weibchen hauptsächlich der Verbesserung der Lebenssituation (sozialer Status und Raum) und führen zur Inzuchtvermeidung, da Männchen in der Regel weiter abwandern als Weibchen (Einzelheiten hierzu: KÜNKELE & VON HOLST 1996).

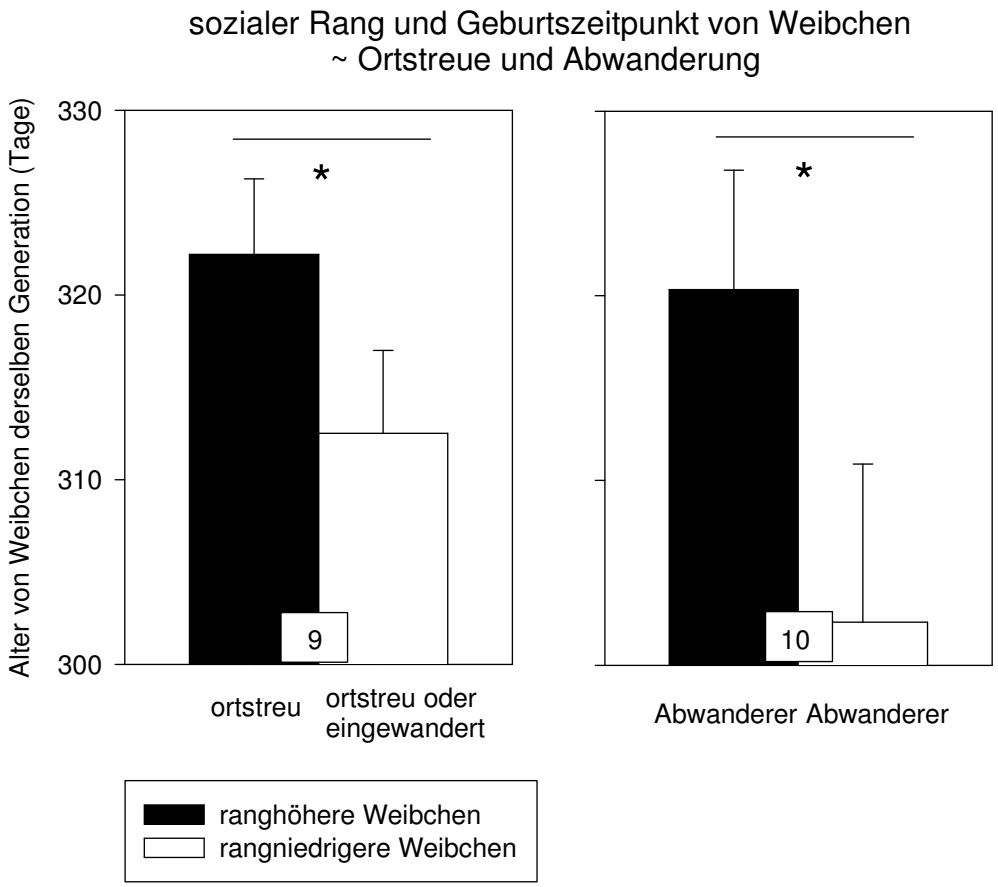


Abb. 115 a: Sozialer Rang von Weibchen im ersten Lebensjahr in Abhängigkeit von Geburtszeitpunkt, Ortstreue und Abwanderung: Wilcoxon paired test; n = Anzahl verglichener Paare. Ranghöhere Weibchen und rangniedrigere Weibchen bezeichnen Paare mit einem Rangunterschied.

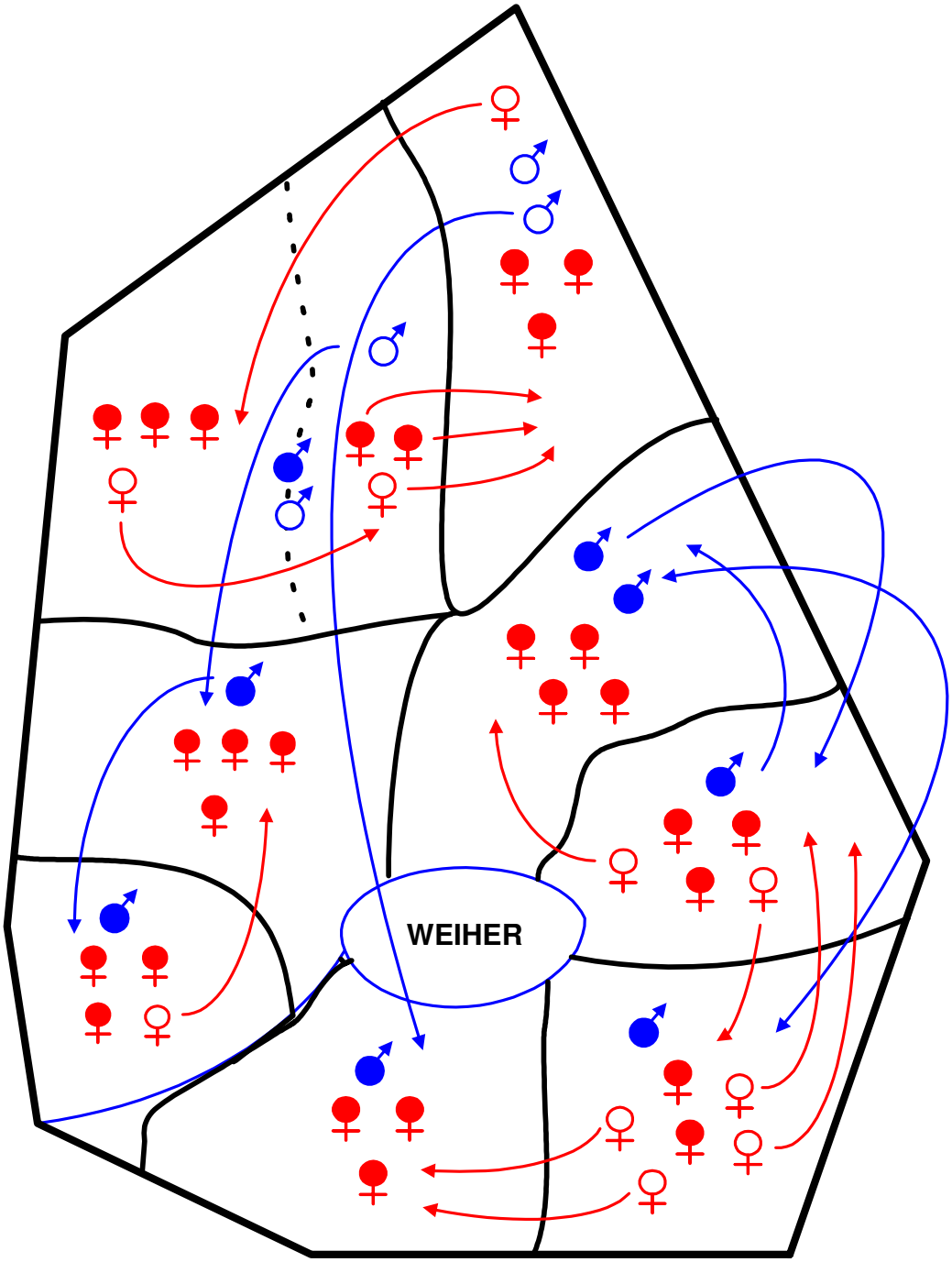


Abb. 115 b: Sozialdynamik und Verwandtschaftstrennung 1988: Pfeile geben Abwanderungen der Einjährigen aus ihrer Geburtsgruppe sowie der Abwanderung von Mehrjähigen aufgrund von Konkurrenz wider. Schwarze Linien umgeben Gruppenterritorien.Unausgefülltte Männchen und Weibchensymbole bezeichnen einjährige Tiere (Nachkommen).

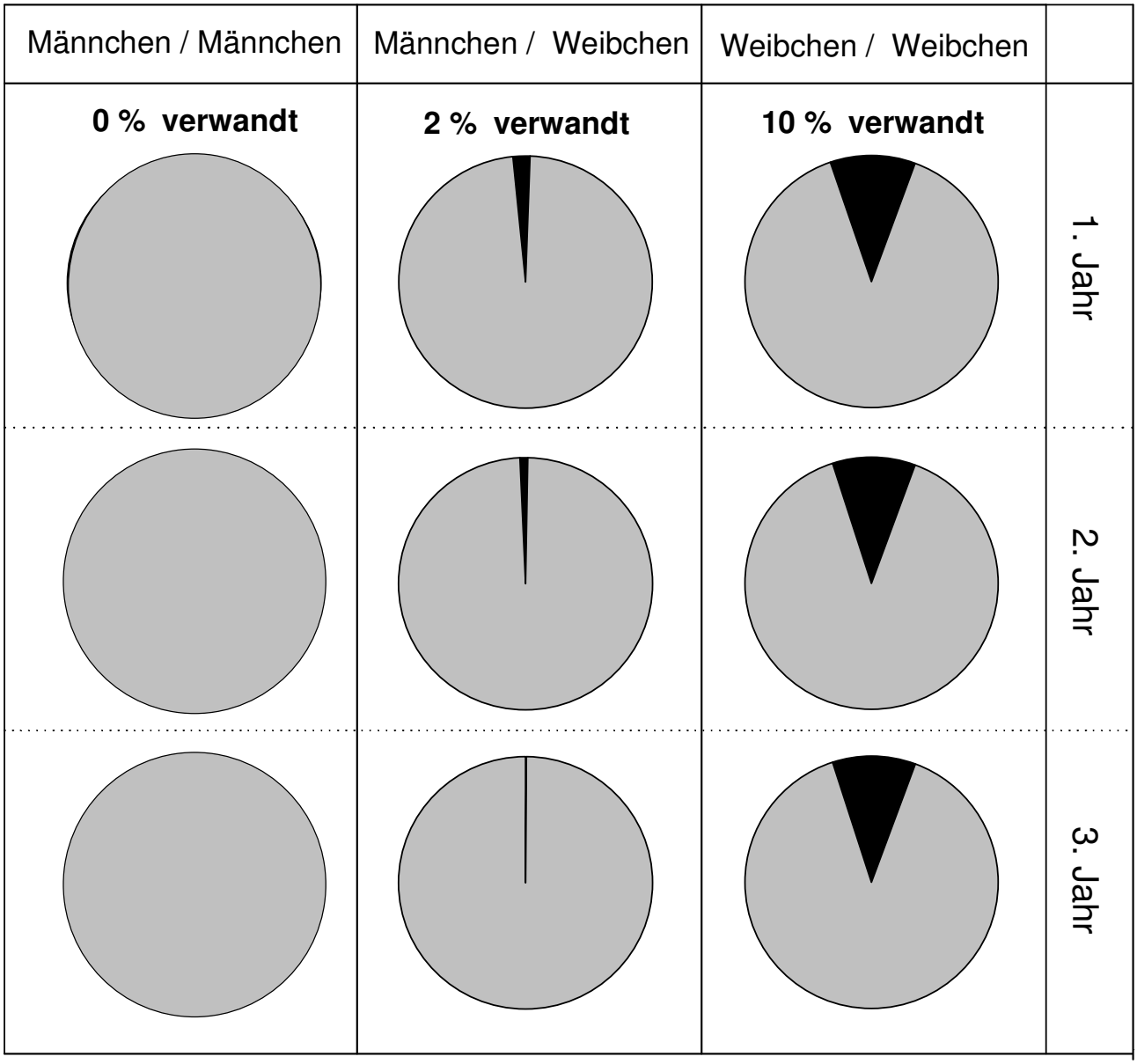


Abb. 116 a: Matrilineare Verwandtschaft der sozialen Beziehungen (n = 6-125) innerhalb der Gruppen

Bei Maximaldichte 1990 waren nur in 23 % der Gruppen verwandte Weibchen in derselben Gruppe (in der Regel höchstens eine Schwester, Tochter oder Enkelin). Dieser Wert sank bei abnehmender Dichte 1991 auf 12 % und stieg erst bei niedriger Dichte 1992 wieder auf 29 % an. Diese Schwankungen sind zu gering und gleichmäßig, um die Populationsfluktuationen aufgrund unterschiedlicher Aggressionsniveaus verwandter oder nicht verwandter Weibchen zu erklären. Prozesse wie hohe Abwanderungsraten, Neugründungen, Gruppenspaltungen, Fusionen und Untergruppenbildungen deuten auf eine kontinuierlich hohe Verwandtschaftskonkurrenz hin, was in einer Spezies mit geringer Brutfürsorge zu erwarten ist.

Verwandtschaft in Hinblick auf die Baubenutzung

Eine nahe Verwandtschaft innerhalb der Gruppe sollte Vertrautheit mit dem Ort und dem Sozialpartner vermitteln und daher die Aggression reduzieren. Hierdurch sollte die Fitness der Individuen erhöht werden. In der vorliegenden Untersuchung fanden sich weder auf der Populations- noch auf der Gruppenebene hierfür Hinweise.

So benutzten während der Reproduktionszeit von 18 verwandten Weibchen ersten Grades (Mutter und Tochter oder Vollgeschwister) nur 6 (33 %) einen Wurfbau innerhalb derselben Gruppe. Diese 6 verwandten Weibchen verteilten sich zudem auf 3 von 15 Gruppen (20 %). Von 15 Geschwistern 2ten Grades (Geschwister mit unterschiedlichen saisonalen Geburtszeitpunkt) benutzte keines einen Wurfbau in einer gemeinsamen Gruppe. Auf der Populationsebene lagen die benutzten Wurfbauten weder von Verwandte 1ten Grades noch von 2ten Grades unter- oder miteinander in einem nahen Abstand (Abb.116 b).

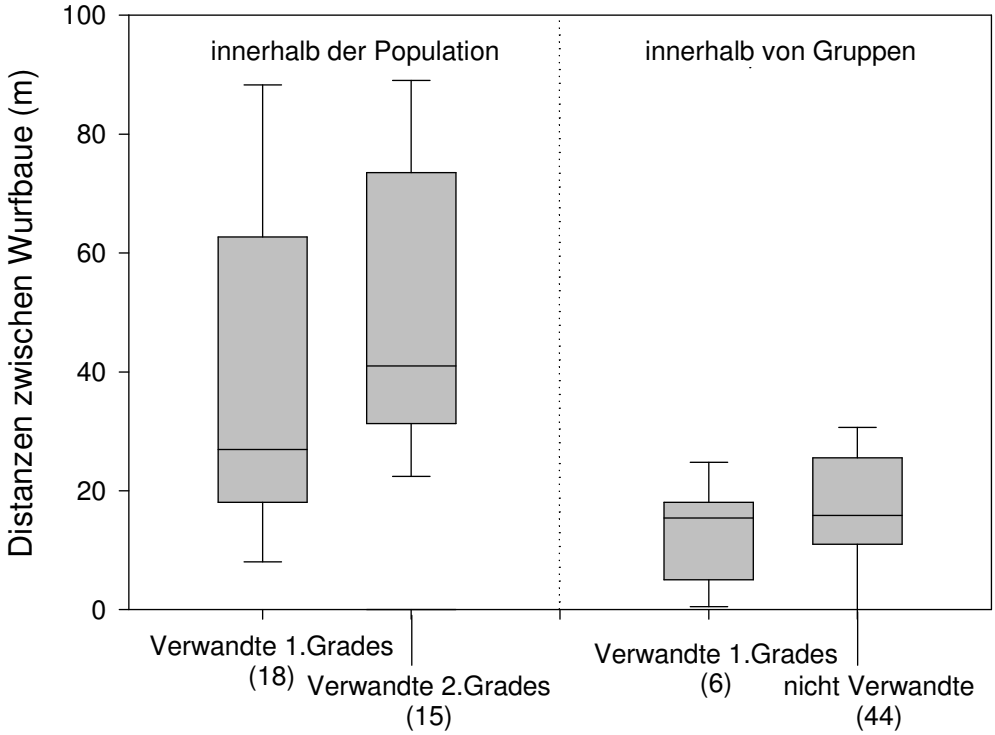


Abb. 116 b: Baubenutzung verwandter und nicht verwandter Weibchen: Boxplots mit Median, Quartilen und Percentilen. Verwandte 1ten Grades (Mütter und Töchter; Vollgeschwister); Verwandte 2ten Grades (Geschwister mit unterschiedlichem Geburtszeitpunkt). Verwandte 2ten Grades waren in keinem Fall in einer gemeinsamen Gruppe. Zahlen in Klammer geben die Anzahl der Tiere an.

Ebenso unterschieden sich innerhalb der Gruppen die Distanzen der benutzten Wurfbauten der verwandten Weibchen ersten Grades und Nichtverwandter nicht (Abb. 116 b). Gruppenzugehörigkeit und nicht die Verwandtschaft ist daher wesentlich für die Nähe der benutzten Wurfbaue.

5.4. Zusammenfassung:

Prozesse wie Gruppenfusion und Gruppenspaltung, Abwanderung sowie Untergruppenbildung adulter Weibchen stehen der Integration von Jungtieren entgegen und erlauben erst einen Austausch bei zunehmender Instabilität der Weibchenbeziehungen, die über eine Neugründung von einheitlichen einjähriger Adulttiergruppen (Abb. 116 c: „peer“-Gruppen) führen kann.

Die Gruppenzugehörigkeit der Weibchen innerhalb der Population basiert nicht auf matrilinearer Verwandtschaft und ist dichteunabhängig. Somit ist eine Selbstregulation der Population aufgrund unterschiedlicher Aggressionsniveaus Verwandter und Nichtverwandter (soziobiologische Hypothese von Charnov & Finerty 1985), die einzelnen Dichtephasen zugeordnet werden können, ausgeschlossen.

Vielmehr wird das Sozialsystem von Wildkaninchen durch Verwandschaftskonkurrenz bestimmt. Geschwistertrennung von weiblichen Wurfgeschwistern und Genrationsaustausch von Müttern und Töchtern (Müttersubstition) sowie die heterarchische Bildung von „Peer“-Gruppen bestätigen dieses Ergebnis. Innerhalb der ortstreuen als auch abgewanderten Peer-Gruppen (einheitlichen Gruppen einjähriger Weibchen) steht der Rang in der Regel mit einem früheren Geburtstermin in Beziehung.

Zudem wird innerhalb der Population Inzuchtvermeidung durch die weite Abwanderung von Männchen als auch durch Geschwistertrennung von Weibchen gewährleistet.

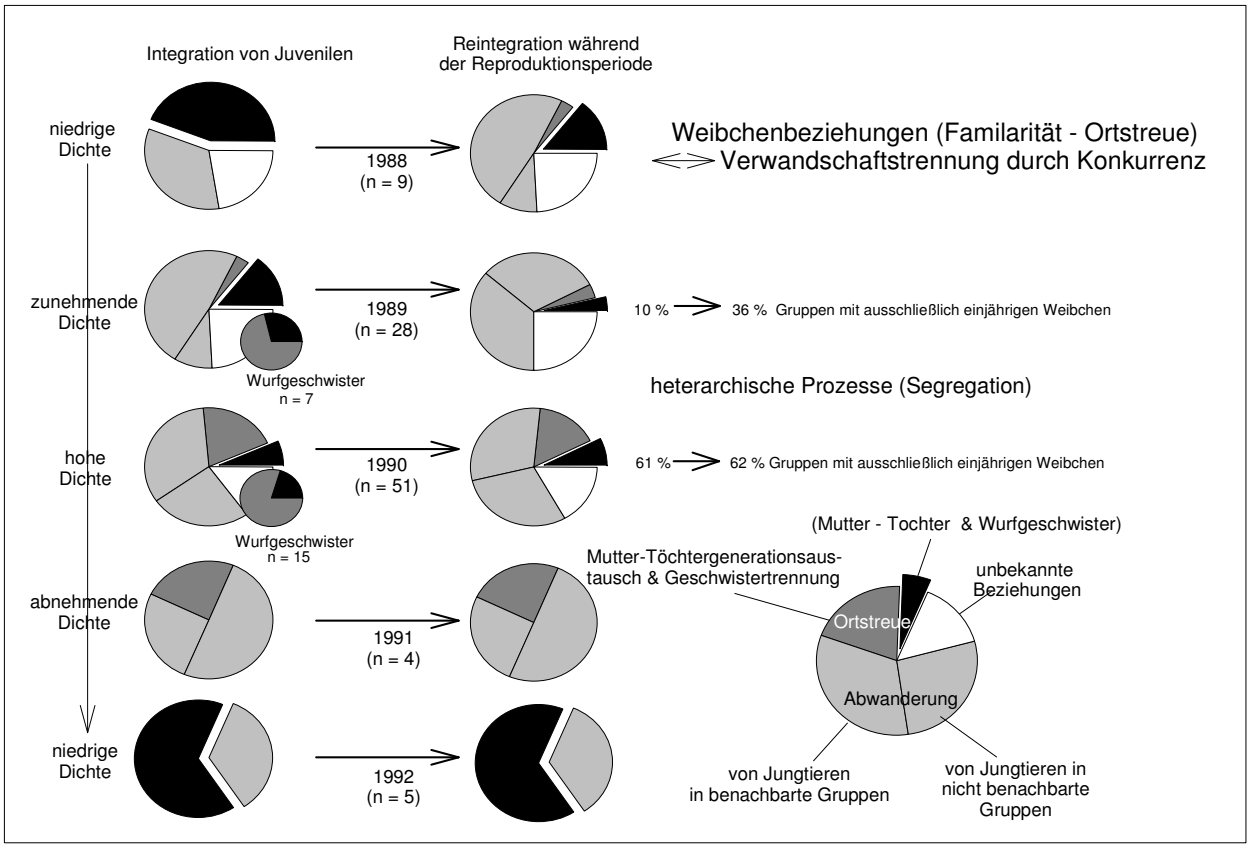


Abb. 116 c: Matrilineare Verwandtschaftstrennung: linke Verteilungskuchen geben die Integration der einjährigen Weibchen zu Beginn der Reproduktionsperiode, rechte am Ende der Reproduktionsperiode an. In den Verteilungskuchen ist mit schwarz der Anteil der Verwandten (Mütter und Töchter sowie Geschwister) sowie der Verwandtschaftstrennung mit Grautönen (Verwandtschaftstrennung wird unterschieden nach Ortstreue (dunkelgrau) durch Generationsaustausch von Müttern und Töchtern und Geschwistertrennung sowie nach Abwanderung (hellgrau)) dargestellt. n = Anzahl der integrierten weiblichen Jungtiere**.**

5.5. Funktion der sozialen Prozesse in Hinblick auf die Nebennierenrindenaktivität und Lebenserwartung der Tiere

Langanhaltende Belastungen (Langzeitstress) äußert sich in erhöhter Nebennierenrindenaktivität und kann gegebenfalls zu einer Abnahme der Körpermasse führen. Als Maß für die Nebennierrindenaktivität wurden ACTH Reaktionswerte von Glucocorticoidhormon-konzentrationen wie Cortisol und Corticosteron bestimmt (s. Material und Methoden). Da bei Wildkaninchen das Corticosteron überwiegt, wurden in die Analyse nur Corticosteronwerte einbezogen. Eine Erhöhung der Corticosteronkonzentrationen im Blut wird allgemein in Beziehung mit sozialer Instabilität gesetzt. Stabilität hingegen ist nicht allein durch einen hohen sozialen Status gesichert; vielmehr steht Stabilität in enger Wechselbeziehung mit der individuellen Lebensgeschichte und sozialen Vorerfahrung der Tiere.

Glucocorticoidhormone können aber auch als ein Maß der Homöstase begriffen werden, die sich in Abhängigkeit von der Lebensgeschichte in der Lebenserwartung widerspiegelt.

5.5.1. Serum-Corticosteron, Körpermasse und Populationsdichte

Jahresverläufe der Corticosteronwerte stehen in Beziehung mit der Häufigkeit der Aggression. Der Corticosterontiter der Männchen der gesamten Population konnte bei unterschiedlichen Dichte statistisch nicht voneinander getrennt werden (Abb. 117 a).

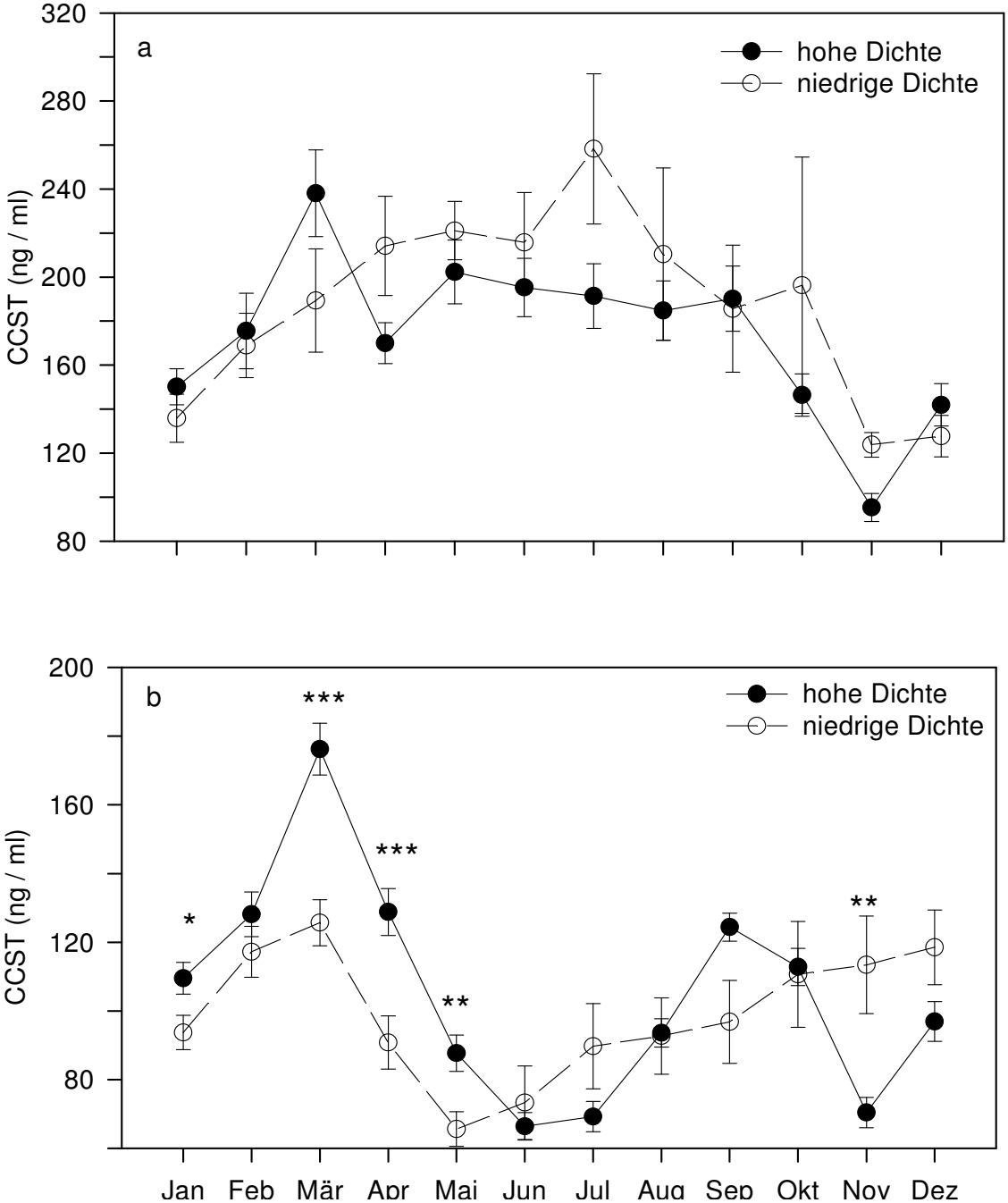


Abb. 117: Dichteabhängige Unterschiede der Corticosteronkonzentrationen nach ACTH-Stimulation: a) Männchen n = 5 – 22; b) Weibchen n =13 – 44.. Mann - Whitney U-Test. Punkte geben Mittelwerte, Fehlerbalken Standardfehler an.

Der Corticosterontiter der Weibchen der gesamten Population war bei hoher Dichte im Winter sowie zu Beginn der Reproduktionsperiode deutlich höher als bei niedriger Dichte (Abb.117 b). Noch deutlicher waren die dichteabhängigen Unterschiede der Körpergewichte der Männchen und Weibchen. Sie waren entsprechend der Hormone auf den Zeitraum des Winters bis zu Beginn der Reproduktionsperiode begrenzt (Abb 118 a-b).

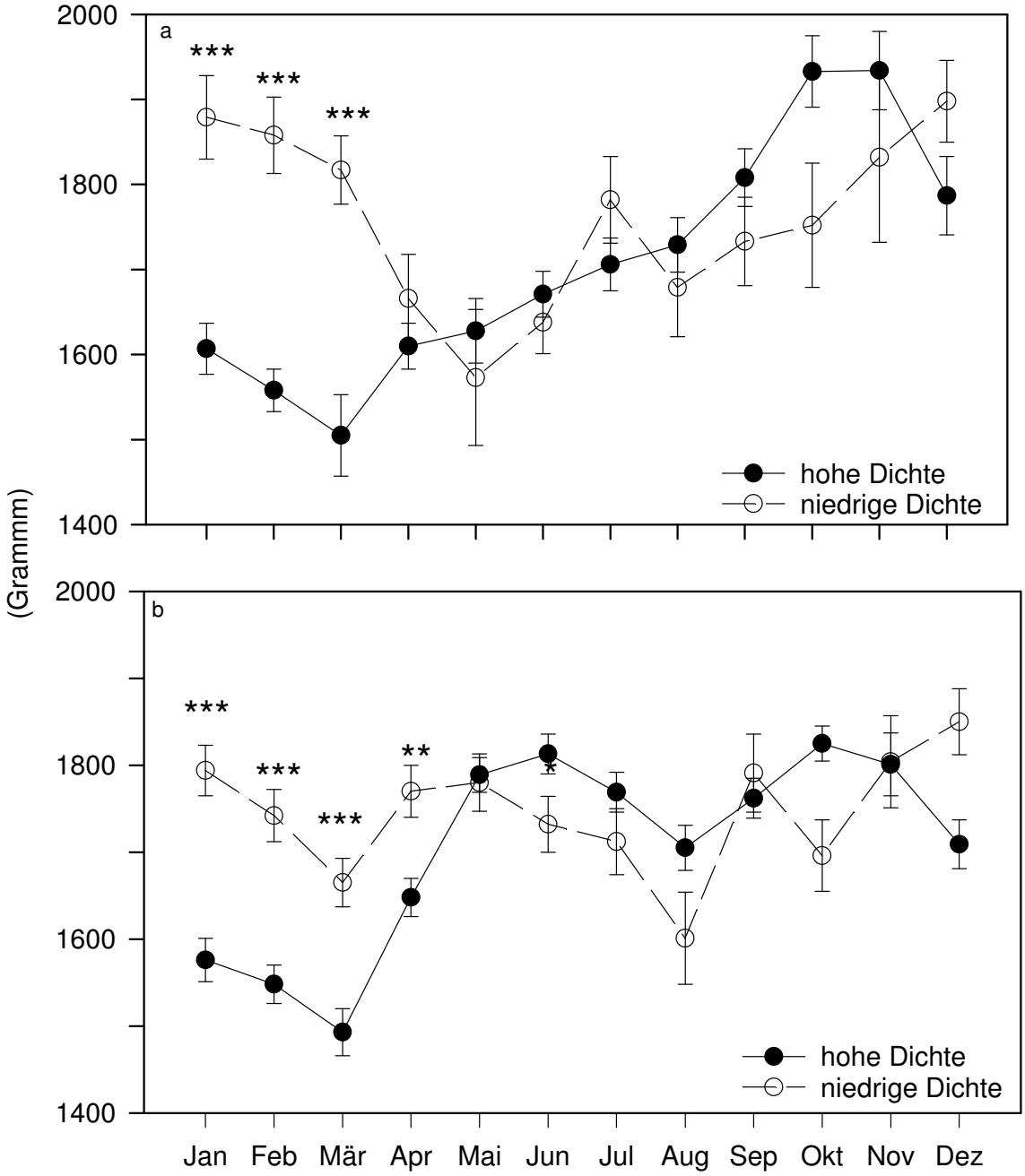


Abb. 118: Dichteabhängige Unterschiede der Körpermassen: a) Männchen n = 5 – 22 b) Weibchen. n = 13- 44 a-b) Mann - Whitney U-Test. Punkte geben Mittelwerte, Fehlerbalken Standardfehler an.

5.5.2. Intraindividuelle Stabilität der Serum-Corticosteronwerte:

Die Serum-Corticosteronwerte der Tiere waren individuell verschieden. Es konnten keine unmittelbaren (absoluten) Rangabhängigkeiten nachgewiesen werden (Kruskal Wallis H-Test für jeden Monat $p > 0{,}05$; n = 24 Monate; Weibchen : n = 13 – 44; Männchen: n = 5 – 22.). Es existieren hoch und niedrig reaktive Typen, deren Corticosteronwerte auf unterschiedlichen Niveaus verlaufen. Dies kann in der Vorgeschichte der Tiere und der Überlagerung von sozialen Prozessen begründet liegen. Teilt man die Tiere nach ihren Ausgangs-Hormonkonzentrationen im Januar in 3 unterschiedlichen Klassen ein, ergibt sich bei den Weibchen folgendes Bild. Die hochreaktiven Typen (Klasse 1) passen sich nach der Konsilidierung der Gruppen im April den Durchschnittswerten der niedrigeren Klassen 2 und 3 an (Abb. 119). Sie lassen sich aber im Zeitraum der Integration von Jungtieren im September und Oktober von den niedrigeren Klassen trennen. Für Männchen konnte ein entsprechendes Bild für einige Extremata festgestellt werden.

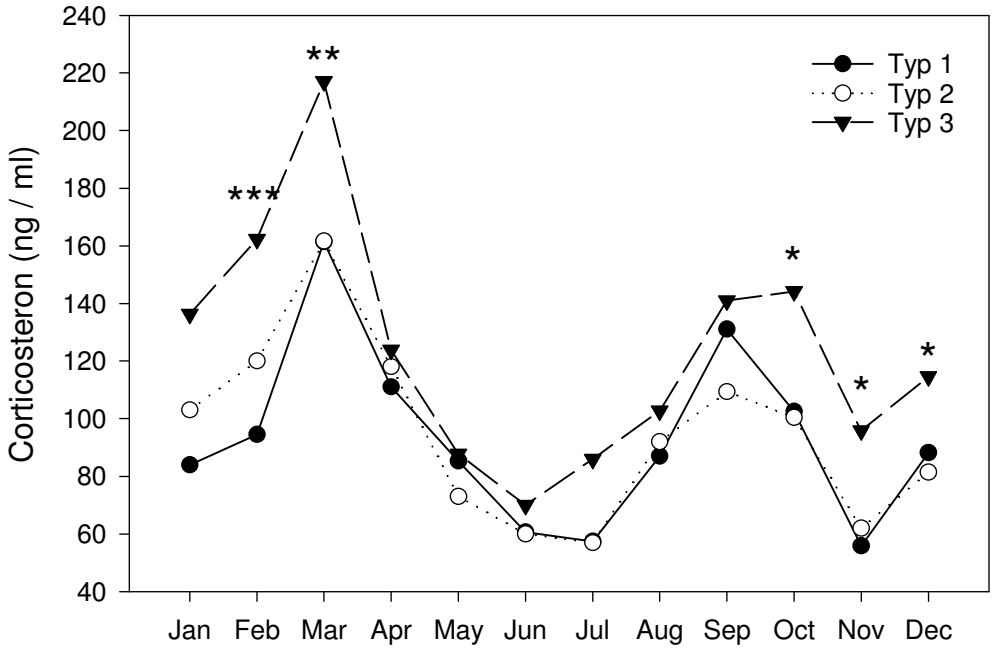


Abb. 119: Jahresverlauf der durchschnittlichen Corticosteronwerte der Weibchen nach Einteilung in Klassen im Januar (Symbole geben Mediane an). In jede Typklasse gehen je nach Monat 8-15 Tiere ein. (Kruskal – Wallis H-Test).

Die intraindividuelle Stabilität der Cortiocosteronwerte war bei hoher Dichte besonders deutlich ausgeprägt. Dies äußert sich in den hochkorrelativen Beziehungen der individuellen Werte im Jahresverlauf (Appendix: Tab. 4: Vergleich des monatlichen Anstieg und Abfall der Hormonwerte auf individuellem Niveau). In den Monaten März/ April überwiegen jedoch die sozialen Effekte gegenüber den saisonalen (d.h. es existieren keine intraindividuellen

Korrelationen, da soziale Positionen zu Beginn der Reproduktionsperiode neu bestimmt werden). Nach Neubestimmung der sozialen Positionen im April sind die intraindividuellen Werte wieder stabil (siehe Appendix Tab. 4). Die strukturelle Stabilität, d.h. die Ausbildung von Gruppen innerhalb kleiner diskreter Territorien, war bei hoher Dichte auch auf dem Niveau der Corticosteronwerte von Individuen weit ausgeprägter. Jedoch verliefen soziale Prozesse der Weibchen und der Männchen selten synchron (intraindividuelle Stabilität der Corticosteronwerten von Männchen und Weibchen waren daher in der Regel zeitlich versetzt).

5.5.3. Corticosteron und soziale Prozesse

Corticosteronwerte waren individuell verschieden. Ihr Anstieg und Abfall war jedoch überlagert von sozialen Prozessen der Individuen innerhalb und zwischen Gruppen. Anhand einiger Profile soll exemplarisch gezeigt werden, wie sich soziale Veränderungen in der Physiologie sowie in den relativen Verhaltensbudgets (8-10 h monatlich) von Individuen widerspiegeln. Veränderungen im sozialen Status und räumliche Verteilungmuster der hier vorgestellten Prozesse sind im Detail im Kapitel 4. Sozialdynamik dargestellt.

5.5.3.1. Weibchenprozesse: Verhaltensbudgets und Corticosterontiter

5.5.3.1.1. Serum-Corticosteron, Weibchen und Jungtiere

Zu Beginn der Reproduktionsperiode stieg der Corticosterontiter (nach ACTH Stimulation). Diese Anpassung der Nebennierenrindenkapazität deckt sich mit der Konsilidierung von Gruppen, der Grabaktivität der Weibchen und der zunehmenden Konkurrenz um Wurfbaue. Weibchen blieben in der Regel den einmal angelegten Wurfbauen treu. Zugleich nahm die Aggression zwischen den Weibchen im Verlauf der Reproduktionsperiode einer Gruppe ab. Damit einhergehend sank die Corticosteronkonzentration der Weibchen. Mit zunehmender Jungtierpopulation und ihrer Ausbreitung stieg die Aggression der adulten Weibchen gegenüber Jungtieren im Herbst wieder an (Abb. 120). Die Aggression adulter Weibchen gegenüber Jungtieren war rangunabhängig. In beiden Jahren konnte sich kaum ein Jungtier in den Gruppen integrieren. Noch viel deutlicher wird der steigende Druck auf Weibchen, wenn man die Distanzen der Adulten und Jungtiere als ein Maß der Toleranz heranzieht (siehe Kap. 3.1.2.3 Abb. 37-38). Entsprechend stiegen die Corticosteronwerte der adulten Weibchen im Herbst wieder an (Abb. 119), alllerdings weniger als im Frühling, da die Aggression gegenüber Jungtiere schwach war.

Auf der Gruppenebene verhielten sich adulte Weibchen je nach Ausschluß oder Integration von Jungtieren unterschiedlich aggressiv. Dies soll an folgendem Beispiel (Abb. 121) exemplarisch

dargestellt werden. In der Gruppe, in denen sich kein Jungtier integrierte, stieg die Häufigkeit sowie die Intensität der Aggressvität gegenüber Jungtieren an. Während in einer anderen etwas kleineren Gruppe, in der sich ein junges Weibchen integrieren konnte, die Weibchen sich lange nicht so aggressiv verhielten (Abb. 121).

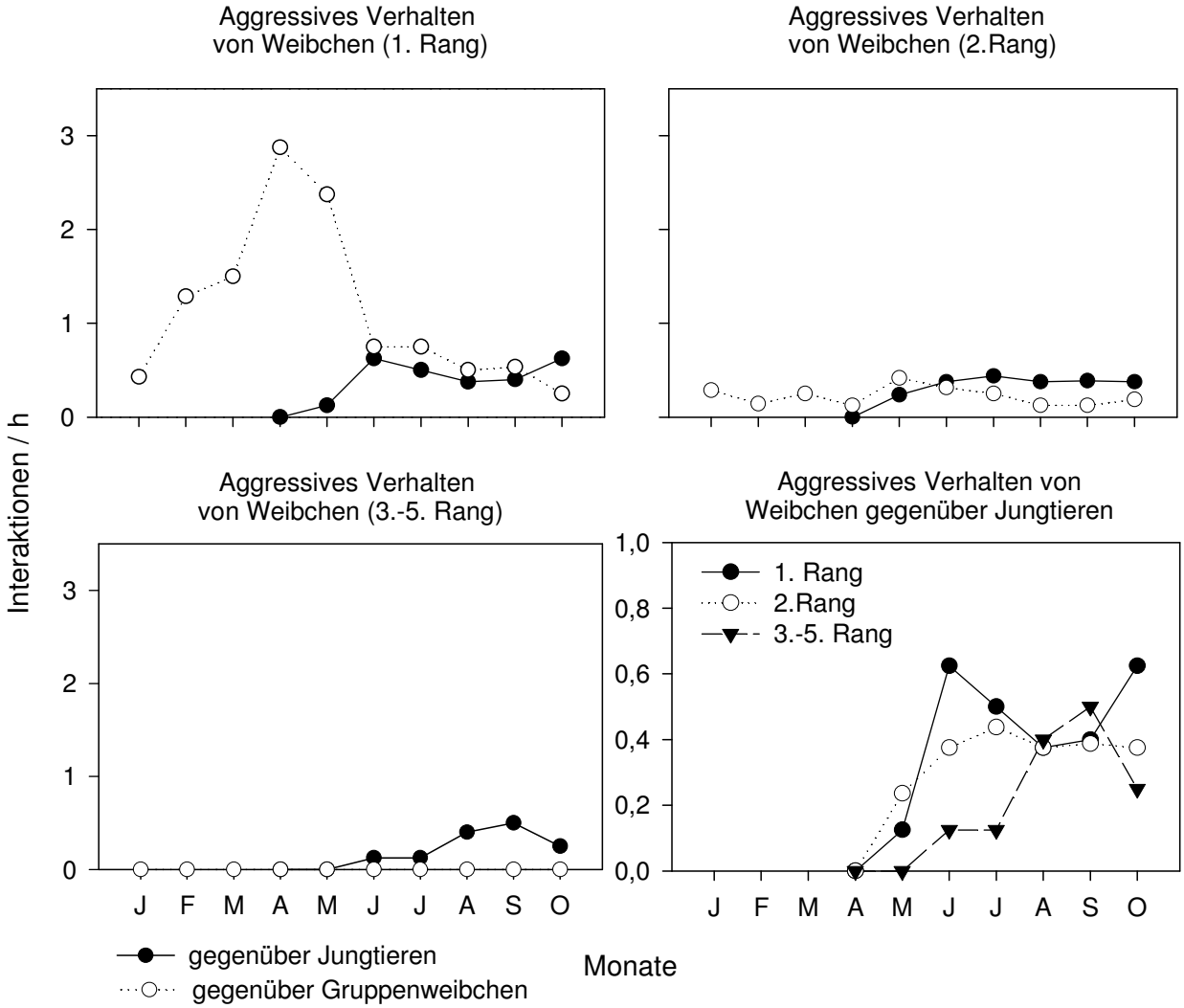


Abb. 120: Zeitlicher Verlauf aggressiven Verhaltens von Gruppenweibchen gegenüber Jungtieren und Gruppenweibchen: Mediane der Summe von Jagen und Verdrängen (1. und 2. Rang jeweils: n = 11 mehrerer Gruppen; 3-5. Rang: n = 8 adulte Weibchen mehrerer Gruppen).

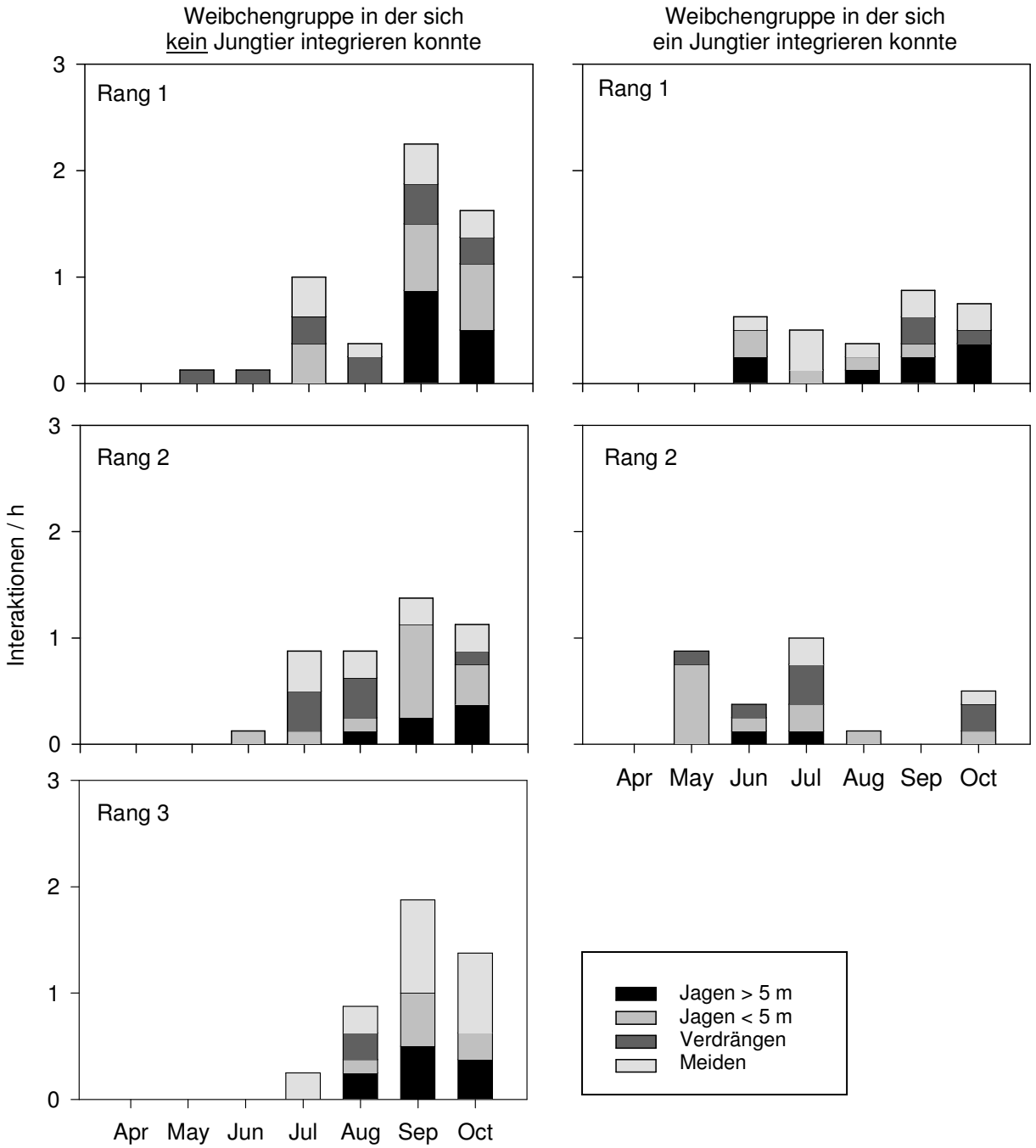


Abb. 121: Vergleich der Aggression gegenüber Jungtieren einer Weibchengruppe mit und ohne Integration eines Jungtieres im zeitllchen Verlauf: ("Meiden" = Ausweichen der Jungtiere bei Annäherung von adulten Weibchen).

5.5.3.1.2. Soziale Stabilität, Rangwechsel und Integration

Soziale Prozesse können das typische jahreszeitliche Profil der Corticosteronreaktionswerte auf individuellem Niveau verändern. Die Hormonwerte der Weibchen mit stabilen sozialen Beziehungen verliefen synchron (Abb. 122 b), während in einer Gruppe mit Rangwechsel die Hormonwerte des Weibchens mit Statuserhöhung asynchron verlief (Abb. 122 a, vergleiche auch Verhalten u. räumliche Verteilung Kap. 4.2.2. Abb. 79 u. 80).

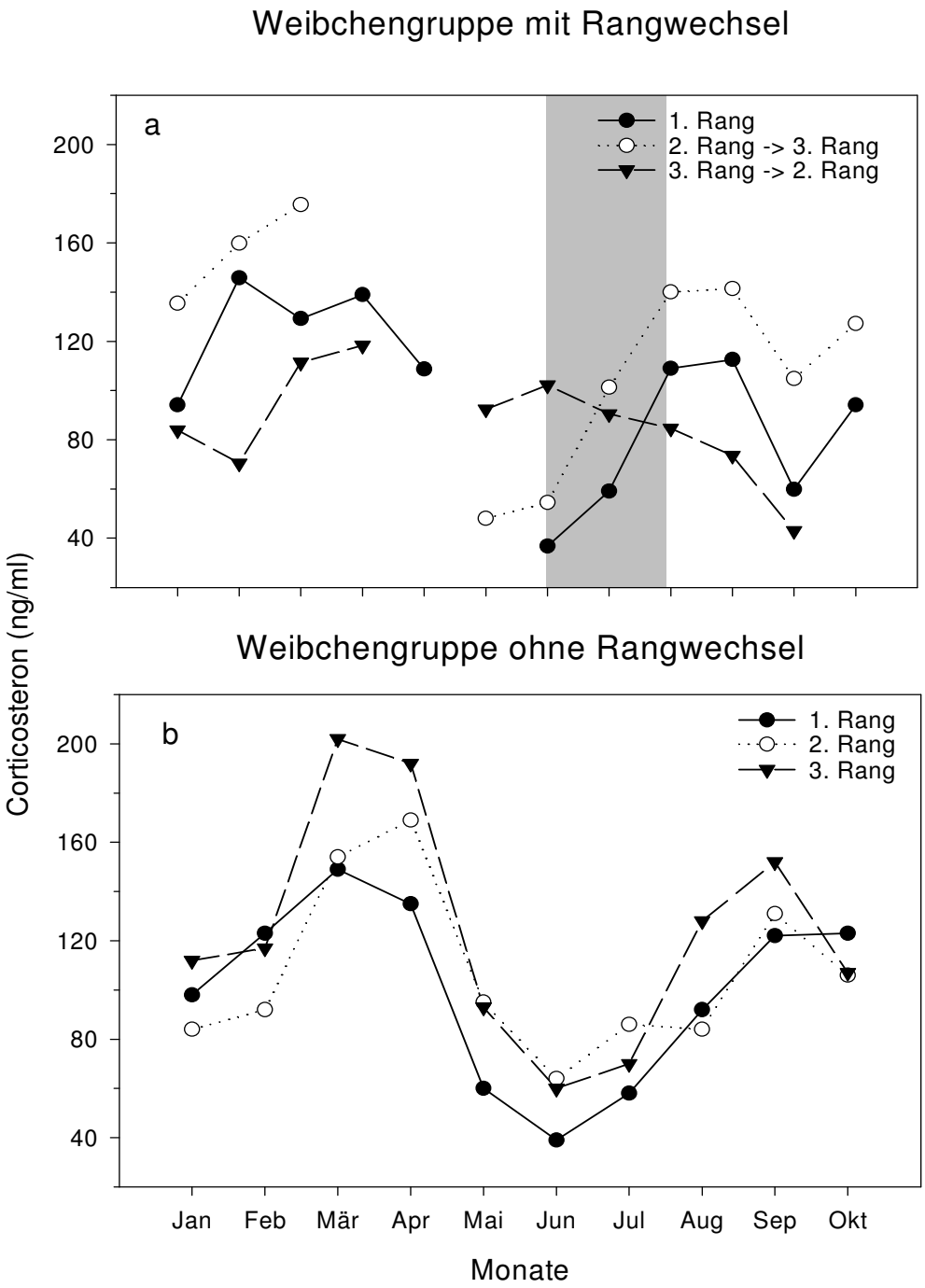


Abb. 122 a-b. **Verlauf der Corticosteronreaktionswerte der Weibchen in einer Gruppe mit a) instabilen und b) stabilen Beziehungen.**

Neben der Synchronisation war auch das Niveau des jahreszeitlichen Profile der Corticosteronwerte wesentlich von der Stabilität der Dominanzbeziehungen bestimmt:

So stiegen die Serum-Corticosteronwerte in einer Gruppe, in der sich ein Jungtier integrierte, sowohl vom Jungtier als auch von dem etablierten ranghohen Alttier auf ein wesentlich höheres Niveau an (Abb.122 d), als von Weibchen mit einer schon etablierten Rangbeziehung (Abb.122 c). In der dauerhaft etablierten stabilen Dominanzbeziehung verblieben die Corticosteronwerte im jahreszeitlichen Verlauf nahezu identisch auf relativ niedrigem Niveau. In der neugebildeten

Gruppe sanken die Corticosteronkonzentration des schon etablierten ranghohen Tieres im Verlauf von zwei Jahren auf ein sehr niedriges Niveau ab, während die Werte des rekrutierten Weibchens aufgrund von Statusverlust und Gruppenwechsel immer mehr anstiegen (Abb. 122 d)

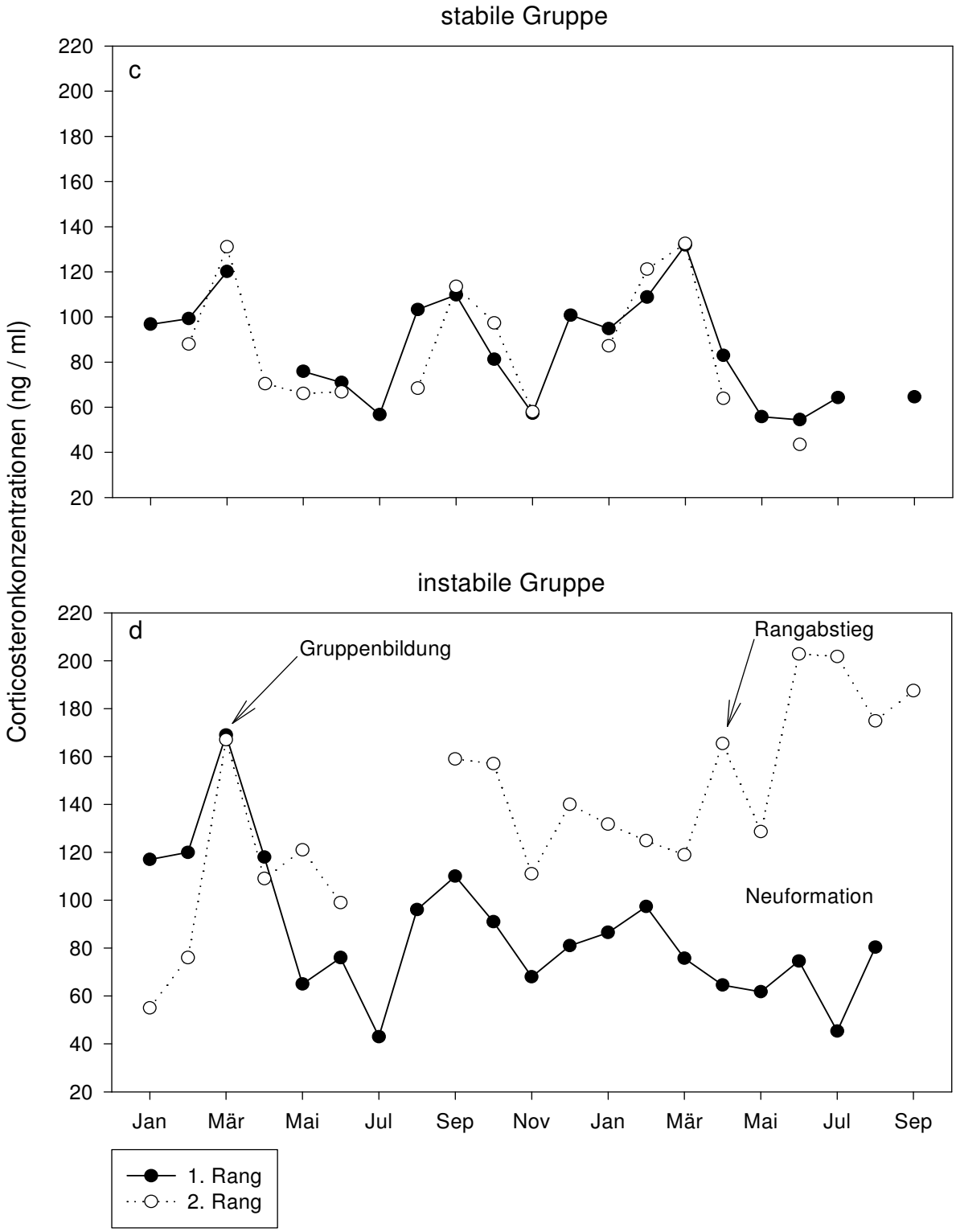


Abb.122 c-d: Verlauf der Corticosteronreaktionswerte von Weibchen mit c) stabilen, etablierten Dominanzbeziehungen sowie d) mit instabilen neu gebildeten Dominanzbeziehungen (Integration eines Jungtieres = 2. Rang)

5.5.3.1.2 Abwanderung, Integration und Ranganstieg eines Weibchens (Abb. 123)

Abwanderungsprozesse spiegeln sich in hohen Corticosteronreaktionswerten der Tiere wider. So konnte sich während der Monate März-Mai ein Weibchen in keiner Gruppe integrieren (siehe Kap. 4.2.3.2) Dies fand seinen Ausdruck in wenig offensiven und einem hohen Maß an defensiven Verhalten (Abb. 123 b). Das Weibchen wechselte mehrfach die Gruppe. Bei der zweiten Abwanderung wich das Weibchen von einer Gruppe mit sehr kleinem Gruppenraum in eine Gruppe mit großem Gruppenraum aus. Bei der endgültigen Integration innerhalb einer Gruppe war das Verhältnis von offensiven und defensiven Verhalten ausgeglichen, was von einer Reduktion der Corticosteronkonzentration begleitet war (Abb.123 a-b). Die Integration des Weibchens war durch eine enge Beziehung zum Revierbesitzer geprägt (siehe Kap. 4.2.3.3 Abb. 86-87). Im daraufolgenden Jahr stieg das Weibchen in derselben Gruppe in der Hierarchie bis zum ersten Rang auf (Abb. 123 c). Mit jeder Statusverbesserung nahm das defensive Verhalten des Weibchens im Verhältnis zum offensiven Verhalten ab, bis es ihre sozialen Position allein durch nur wenig offensives Verhalten bestimmte.. Entsprechend stieg die Corticosteronkonzentration an und fiel danach wieder ab.

Dieses Beispiel zeigt exemplarisch, daß soziale Prozesse wie Abwanderung und Integration innerhalb einer Gruppe bis hin zum Erreichen eines hohen sozialen Status innerhalb eines Zeitkontinuums stattfinden können. Die Reduktion des Anteils an defensiven Verhaltens bis hin zum reinem aktiven Verhalten innerhalb einer Gruppe und die Abnahme der Corticosteronreaktionswerte können als Indikatoren für die zunehmende Selbstsicherheit eines Tieres interpretiert werden.

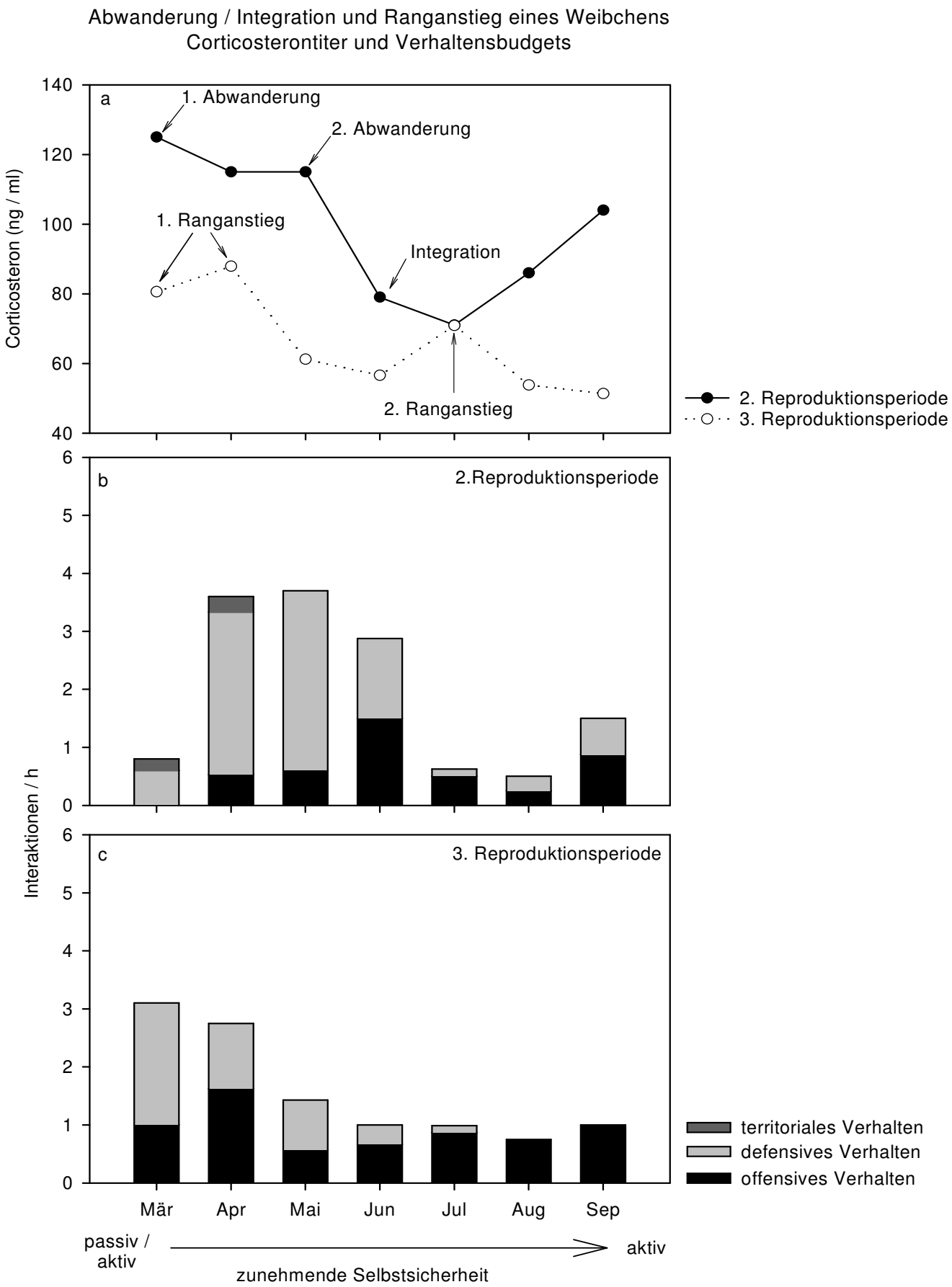


Abb. 123: Abwanderung, Integration und Rangerhöhung eines Weibchens im Verlauf von zwei Jahren: Physiologie und Verhalten a) Corticosterontiter, b-c) Verhaltensbudgets.

5.5.3.1.3. Weibchenuntergruppe mit wenig Gruppenraum, Gebietserweiterung mit Rangsturz eines dominanten Weibchens (Abb.124 u Abb.67 b)

Daß nicht nur der soziale Status allein sondern auch der Gruppenraum und die benachbarte Konkurrenz für hohe Corticosterontiter verantwortlich sein können, soll folgendes Beispiel verdeutlichen.

In einer Weibchenuntergruppe mit ortstreuen Weibchen und wenig Gruppenraum hielt das dominante Weibchen seinen sozialen Status innerhalb der Gruppe und gegenüber den benachbarten Weibchen durch ein hohes Maß an Territorialverhalten und aggressivem Verhalten aufrecht (Abb. 124 b), was mit hohen Corticosteronwerten einherging. Im Gegensatz dazu war das subdominante Weibchen in weit weniger Interaktionen mit benachbarten Gruppenweibchen involviert und verhielt sich fast nur defensiv (Abb. 124 c) und hatte entsprechend niedrig Corticosteronwerte. Im November verstarb das dominante Weibchen, woraufhin das subdominante Weibchen sein Gebiet erweiterte. Es drang dabei in das Revier des benachbarten dominanten Weibchens ein und stürzte es im Februar. Mit der Veränderung des Status von subdominant, solitär bis hin zur Dominanz veränderte sich das Verhalten von rein passiv zu rein aktiv (Abb. 124 c, f). Raum, sozialer Status und der Umgang mit dieser Situation spiegelte sich wieder in unterschiedlichen Corticosteronkonzentrationen. Während der geringe Raum hier primär vom dominanten Weibchen durch eine hohe Aktivität “erkauft” wurde, macht sich dies letztendlich nur für das subdominante Weibchen “bezahlt”. Bei Rangaufstieg und Gebietserweiterung verbleibt der Hormonspiegel des vormalig subdominanten Weibchens auf einem kontiuierlich gleich bleibenden mittleren Niveau (Abb. 124 a, d). Im Februar zum Zeitpunkt, an dem die Rangstreitigkeiten am häufigsten die Rangverhältnisse aber noch ungeklärt sind, steigt der Hormonspiegel des im nächsten Monat endgültig gestürzten Weibchens (Abb. 124 d). Unsicherheit mit nachfolgender Sicherheit um eine soziale Position resultierten hierbei in einem Anstieg und einem nachfolgenden Abfall der Corticosteronwerte.

Diese Beispiele demonstrieren, daß ausweichende Tiere, entweder abwandernd (Abb. 123) oder sich zeitweilig unterordnend (Abb. 124) weit niedrigere Corticosteronprofile aufzeigen können als dominante Tiere. Beide “Konfliktvermeidungsstrategien” können letztendlich in einer dominanten Position münden.

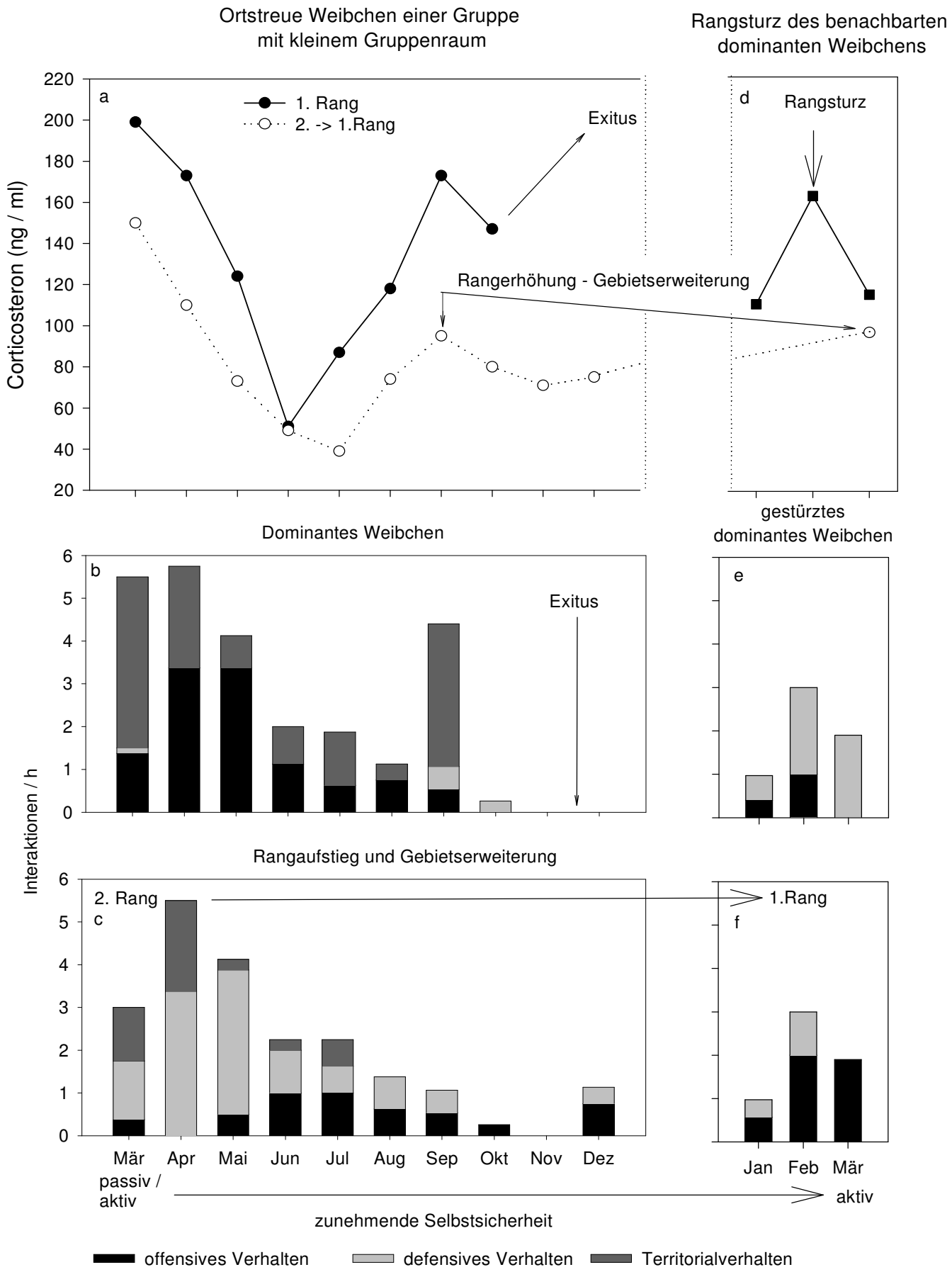


Abb. 124 a-c) Weibchenuntergruppe mit wenig Gruppenraum, d-f) Gebietserweiterung eines vormalig subdom. Weibchens mit Rangsturz des benachbarten dom. Weibchens.

5.5.3.1.4. Abwanderung von Weibchen und Neuformation einer Weibchengruppe außerhalb der Reproduktionsperiode

Abwanderung oder Ausweichen von Weibchen innerhalb der Gruppe können als Konfliktvermeidungstrategien von niederrangigen Weibchen verstanden werden. Diese Prozesse waren aber nicht nur an die Reproduktionsperiode gebunden. So wanderte im Dezember das drittrangige Weibchen einer etablierten großen Gruppe von vier Weibchen ab und bildete eine neue Gruppe mit einem ortstreuen Weibchen. Der Corticosteronspiegel des abgewanderten Weibchens stieg auf einen höheren Wert an, als die der übrigen ortstreu verbliebenen Weibchen (Abb. 125 b).

Das Dominanz per se sich nicht notwendigerweise in einem niedrigeren Corticosteronspiegel niederschlagen muß, sondern im Kontext von Gruppenprozessen und der Lebensgeschichte der Tiere interpretiert werden muß, wird an dem Beispiel einer Neuformation von drei ursprünglich dominanten Weibchen und einem zweitrangigen Weibchen besonders deutlich. In diesem Fall drangen zwei Weibchen einer benachbarten Gruppe sowie ein einzelnes vormalig dominantes Weibchen in das Gebiet eines dominanten ortstreuen Weibchens ein (niederrangige Weibchen verstarben in den Vormonaten) und schloßen sich zu einer neuen Gruppe zusammen. Die Abwanderung der drei Weibchen erfolgte aufgrund von Männchenmangel und der Verdrängung durch benachbarte Weibchengruppen (siehe Kap.4.2 Abb. 88 a-b).

Die Integration der benachbarten Weibchengruppe mit dem ortstreuen Weibchen zu einer neuen Gruppe erfolgte in den Monaten Dezember und Januar. Das ortstreue Weibchen verteidigte sein Gebiet vehment gegenüber den eindringenden Weibchen. Mit der Einwanderung eines weiteren Weibchens im Februar war ihr Corticosteronspiegel im März weit höher als der des urspünglich dominante Weibchen, das zusammen mit einem subdominanten Weiben einwanderte (Abb. 125 a) Die Aggression ging vor allem von dem ortstreuen Weibchen aus, während sich die Weibchen der eingewanderten 2er Gruppe kaum jagten (Abb. 57). Das einzelne eingewanderte (ebenfalls vormalig dominante) Weibchen intergrierte sich in der neuen Gruppe als Rangletzte wurde am meisten gejagt und hatte die höchsten Corticosteronwerte von allen vier Weibchen (Abb. 125 a).

Rang, unterschiedliche Ortsbindungen, Lebensgeschichte und soziale Bindungen (Vertrautheit mit Sozialpartnern) schlagen sich demnach in den Verläufen von Corticosteronspiegel nieder. In der lang etablierten, ortstreuen Gruppe, verblieb zur selben Jahreszeit der Hormonspiegel aller Tiere auf weit niedrigeren Niveau (Abb. 125 b), während hierzu die Werte der “disharmonischen” Gruppe kontextabhängig anstiegen (Abb. 125 a).

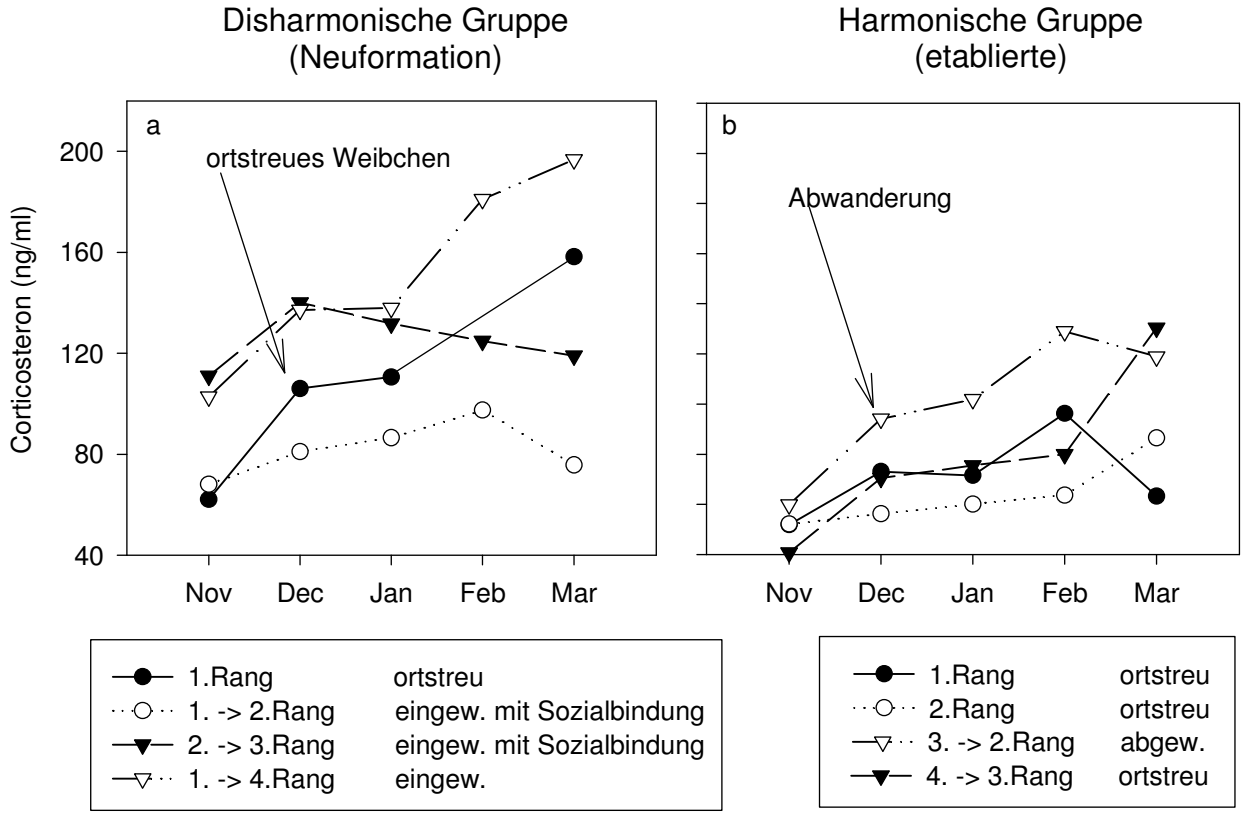
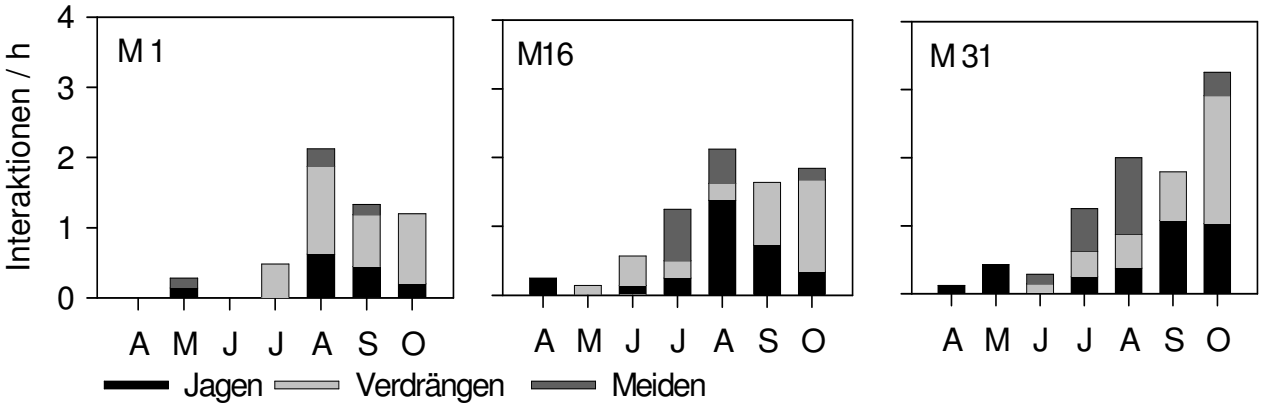


Abb. 125: Soziale Prozesse und Corticosteronprofile im Winter (Orts- und Sozialbindung von Weibchen): a) Neuformation einer Gruppe durch Zusammenschluß von einem ortstreuen und drei eingewanderten Weibchen (Weibchen mit Sozialbindung entstammen einer gemeinsamen Gruppe) im Vergleich zu b) einer "harmonischen" Gruppe mit Orts- und Sozialbindung und einem abgewanderten Weibchen.

Unabhängig von der unmittelbaren Konkurrenz um Ressourcen (z.B. innerhalb der Reproduktionsperiode um Wurfbaue) können auch im Winter soziale Prozesse stattfinden, die aufgrund von bestehenden sozialen Beziehungen zu unterschiedlichen Aktivierung der Nebennierenrindenaktivität führen. Es konnten Effekte der Orts- und der Sozialbindung voneinander getrennt werden. Hierbei kann aus einer Ortsbindung eine Sozialbindung entstehen, die in einer belastenden Situation streßreduzierend wirkt.

5.5.3.2 Männchenprozesse und Serum-Cortiocosteron

Analog zu den Weibchen nahm ab Mai die Aggression gegenüber den aus demselben Jahr geborenen Jungtiere in seiner Häufigkeit und Intensität zu. Um zu demonstrieren, daß neben der Häufigkeit auch die Intensität zunahm, werden hier drei Männchen exemplarisch dargestellt



(Abb. 126).

Abb. 126: Häufigkeit und Intensität aggressiver Interaktionen von adulten Männchen gegenüber Jungtieren im Verlauf des Jahres: Zunahme der Ausweichverhaltens des Jungtiere.

Im Gegensatz zu den Weibchen sind die Cortiocosteronwerte der Männchen über die gesamte Reproduktionsperiode erhöht, da die Aggression unter männlichen Adulten über das gesamte Jahr sehr hoch ist, bei Weibchen jedoch nur zu Beginn (Abb. 117). Jahresgänge der Corticosteronkonzentrationen am Ende der Reproduktionsperiode lassen sich jedoch nicht einfachen Verhaltensprofilen mit Jungtieren zuordnen, da der Einfluß bei Männchen nicht stark genug ist. Viele Muster lassen sich jedoch durch den Hintergrund der Lebensgeschichte der Tiere charakterisieren.

5.5.3.2.1. Abwanderung, Integration und Rangwechsel von subdominanten Männchen (Abb. 127 a)

Eine Einwanderung zu Beginn der Reproduktionsperiode resultierte für das eingewanderte Männchen verglichen mit ortstreuen Männchen in sehr hohen Corticosteronwerten. Die nachfolgende erfolgreiche Integration in der Gruppe resultierte in einer vorübergehenden Reduktion der Hormonwerte. Das eingewanderte Männchen erkämpfte sich bis Mai innerhalb der Gruppe den zweiten Rang, verstarb aber noch innerhalb derselben Reproduktionsperiode. Woraufhin die Aggression des dominanten Männchens sich nicht mehr auf zwei niederrangige Männchen verteilte, sondern nur noch auf das vormalig drittrangige konzentrierte. Während die Corticosteronwerte des dominanten Männchens abfielen, blieben sie beim subdominanten

Männchens (vormalig drittrangigem) auf gleichmäßig hohen Niveau. Der jeweilige Status der Männchen spiegelte sich in den relativen Interaktionshäufigkeiten mit Weibchen wieder. Je höher der Rang umso häufiger interagierten die Männchen mit Weibchen (für eine detaillierte Darstellung der Verhaltensprofile siehe Abb. 93 c-e und Appendix Abb. 5).

Abwanderung und Revierübernahme eines subdominanten Männchens (Abb. 127 b):

Die Abwanderung eines subdominanten Männches mit erfolgreicher Übernahme eines Revieres spiegelte sich in einer nachhaltigen Reduktion seiner Corticosteronkonzentration wider. Nach Einwanderung eines weiteren Männchens, das seinen hohen Rang streitig machte, stiegen die Werte wieder an. Sie erreichten aber nicht die Ausgangswerte bei seiner Abwanderung und Übernahme des Revieres, da es seinen Status erfolgreich aufrechterhalten konnte.

Vergleich Reviererweiterung und Revierübernahme (Abb. 127 b):

Reviererweiterung eines älteren erfahrenen dominanten Männchens führte zu keinem so hohen Niveau der Corticosteronkonzentration, wie die Revierübernahme durch ein subdominantes Männchen. Aber auch hier wirkt sich eine erfolgreiche Reviererweiterung im nachfolgenden Monat auf eine Reduktion des Hormonspiegels aus.

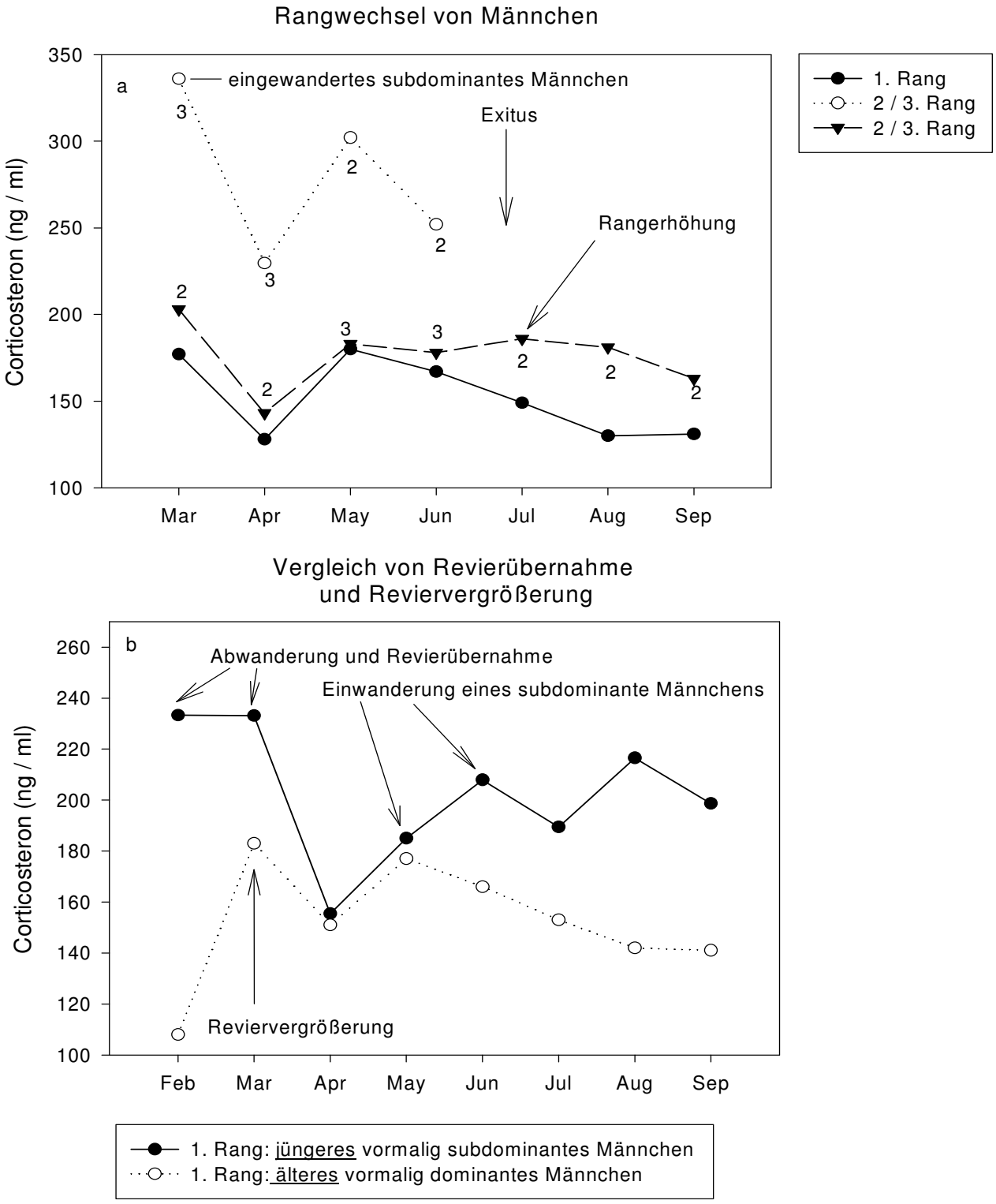


Abb. 127 a-b: Männchenprozesse und Corticosteron a) **Rangwechsel** innerhalb einer Gruppe (Ziffern bezeichnen Ränge) **Einwanderung** eines subdominanten Männchen a) ohne Statuserhöhung (**Integration** als drittrangiges Männchen) und b) mit **Revierübernahme und Statuserhöhung**. b) Vergleich von **Revierübernahme** und **Reviererweiterung** von Männchen zweier verschiedener Gruppen mit unterschiedlichen sozialen Ausgangsstatus.

Veränderung des sozialen Umfeldes, wie Revierübernahme, Reviervergrößerung und Abwanderung sind allgemein mit einem Anstieg der Serum-Corticosteronspiegel verbunden, die nach Stabilisierung der Situation wieder abnehmen. (Abb. 128)

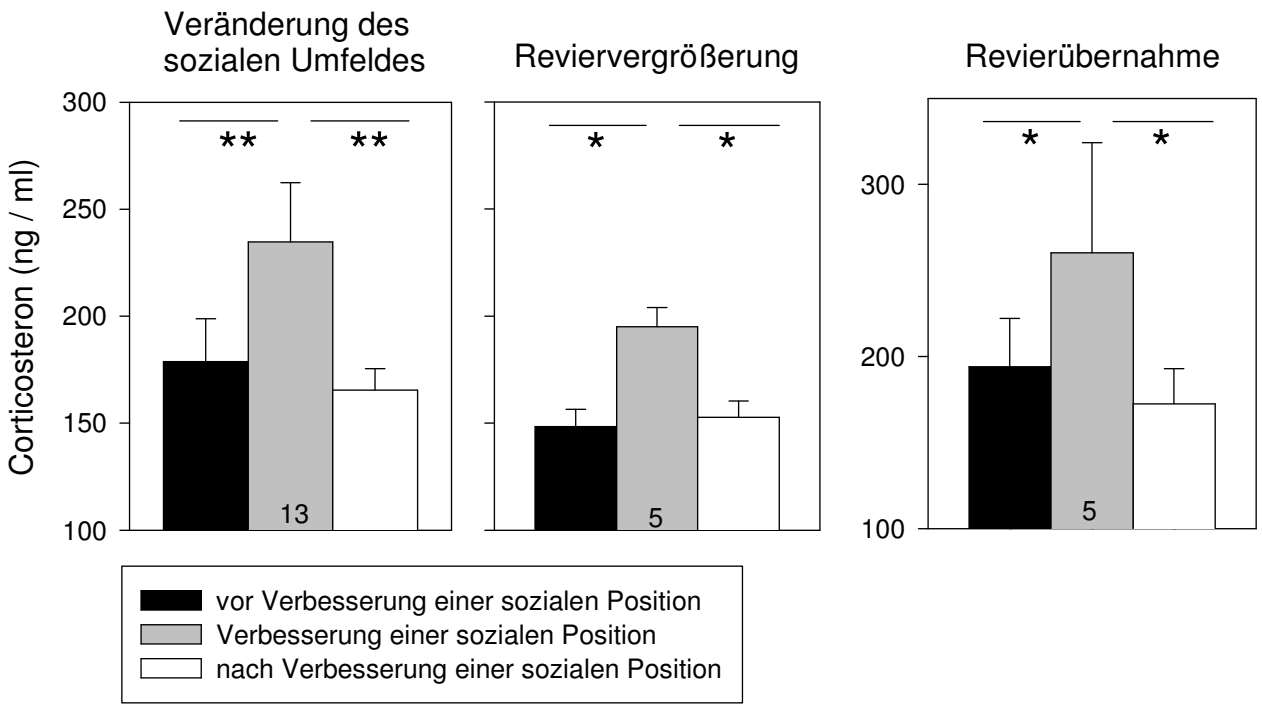


Abb. 128: Soziale Veränderungen und Serum-Corticosteron von Männchen im Monatsabstand a) Summe (Reviervergrößerung, Revierübernahme, Abwanderung und Integration als subdominantes Männchen) b) Reviervergrößerung c) Revierübernahme. Mittelwerte und Standardfehler; signifikanter Friedman mit anschließendem Wilcoxon paired test. Zahlen in den Säulen geben die miteinander verglichenen Anzahl Tiere an.

5.5.3.2.2. Vergleich von Reviererweiterungen mit und ohne Sozialbindung zu Weibchen (Abb. 129 a-b) :

Die Übernahme eines Gebietes durch die Reviererweiterung eines benachbarten Männchens kanne je Sozialbindungen der subdominanten Männchen zu bestimmten Weibchen zu unterschiedlichen Corticosteronreaktionen führen:

So erweiterte ein ortsansässiges subdominantes Männchen bei Revierübernahme durch ein benachbartes dominantes Männchen sein Gebiet nicht, behielt seinen subdominanten Status bei und bildete Präferenzen für zwei Weibchen aus (siehe Kap. 4.; Abb. 69). Hierbei verblieben die Corticosteronwerte unterhalb des Niveaus des dominanten Männchen (Abb. 129 a).

In dem zweiten Fall (Abb. 129 b) erweiterte auch das subdominante Männchen sein Gebiet synchron mit dem benachbarten dominanten Männchen, behielt seinen unterlegenen Status bei und bildete keine Weibchepräfererenzen aus (Abb. 69). Die Hormonwerte des subdominanten lagen über dem Niveau des dominanten Männchens.

Im ersten Fall konkurrierte das dominante Männchen mit dem subdominanten Männchen mit Ortsbindung und Weibchenpräferenz. Die Konkurrenz der Männchen wirkte sich jedoch nicht über eine erhöhte Aggression zwischen den Männchen aus, sondern in den Häufigkeiten von Hüte- und Werbeverhalten zu einzelen Weibchen (Verhaltenshäufigkeiten siehe Abb. 61 Gr. V u. VI u. Appendix Abb.5)

Im zweiten Fall zeigte das subdominante Männchen in der ersten Hälfte der Reproduktionsperiode genausoviel Hüte- und Werbeverhalten zu allen Weibchen der Gruppe wie das dominante Männchen. In der zweite Hälfte der Reproduktionsperiode verjagte das dominante Männchen das subdominante aus seinem Revier. Die Folge war ein Anstieg der Hormonwerte des subdominanten Männchens.

Wie diese Beispiele illustrieren, kann man Corticosteronwerte nicht allein mit der Aggression innerhalb einer Gruppe in Beziehung setzen, vielmehr beeinflussen soziale Bindungen von Männchen und Weibchen das Verhalten und können somit physiologische Reaktionen modifizieren.

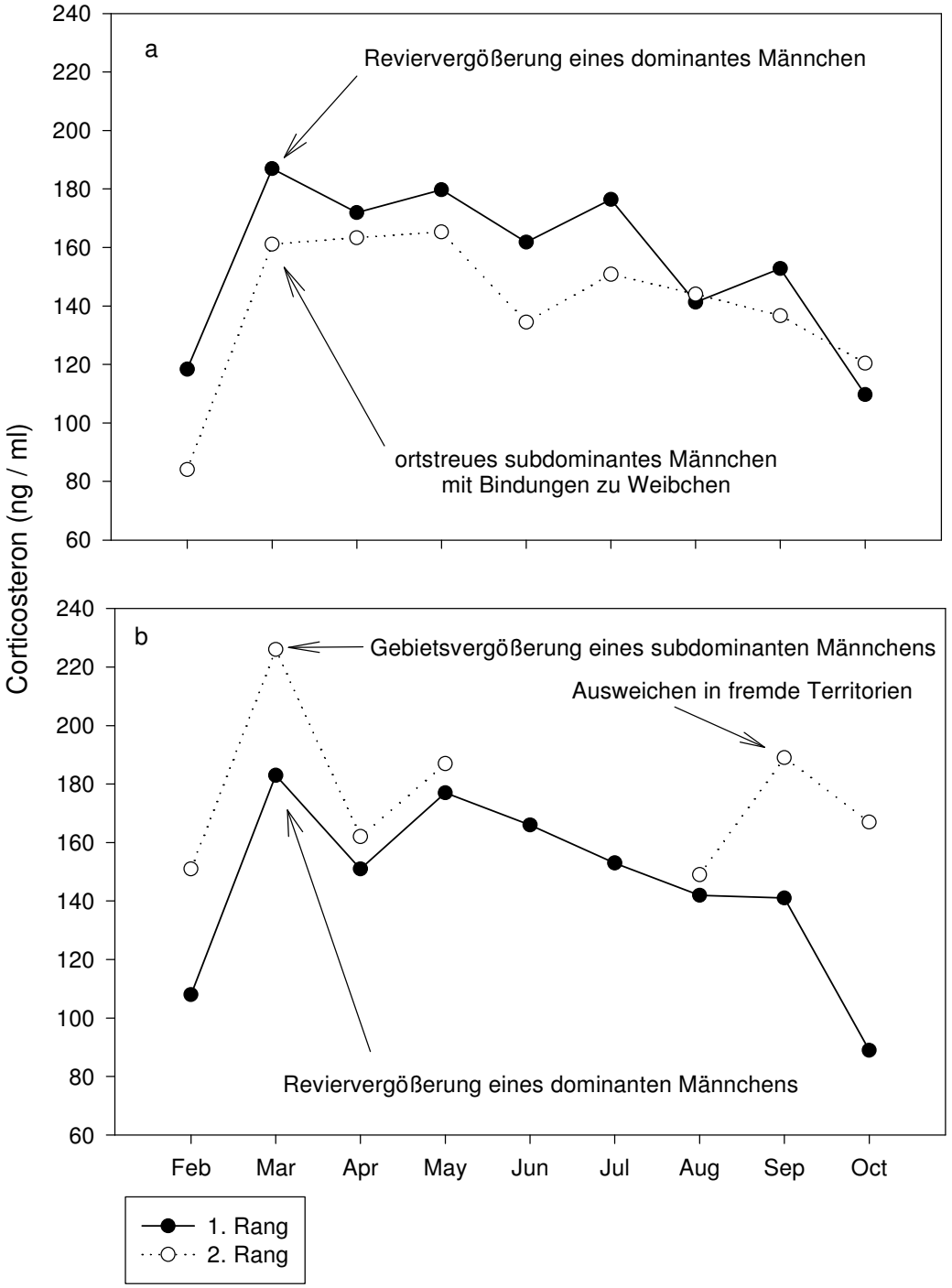


Abb. 129: Vergleich von Reviervergrößerungen und Serum-Corticosteronwerten: Subdominante Männchen a) mit und b) ohne soziale Bindungen zu Weibchen.

5.5.4 Zusammenfassung:

Die Nebennierenrindenaktivitäten von Männchen und Weibchen sind aufgrund sozialer Prozesse und der Lebensgeschichte in Wechselwirkung mit dem Populationgeschehen im Jahresverlauf individuell verschieden.

Ein Anstieg der Corticosteronwerte aufgrund eines niedrigen sozialen Status kann durch Ausbildung sozialer Bindungen zwischen Männchen und Weibchen sowie zwischen Weibchen vermieden werden. Andererseits können über Konfliktvermeidungsstrategien (ritualisierte Territorialitiät, Abwanderung oder Unterordnung) oder Integration, Aufrücken im Rang oder Revierübernahme bei gleichzeitiger Erniedrigung der Corticosteronwerte in eine hohe soziale Position münden. Generell sind Veränderungen des sozialen Umfeldes selbst bei ranghohen Individuen vorübergehend mit einer Erhöhung des Corticosteronspiegels verbunden. Bei ranghohen Tieren wird durch Reviervergrößerungen die soziale Stellung aufrechterhalten oder verbessert. Eine andauernde Konfrontation kann jedoch selbst für ranghohe Tieren eine schwere Belastung mit stark erhöhten Corticosteronwerte darstellen, die bis zum Tod führen kann.

Strukturkopplungen wie Orts- oder

Sozialbindungen interferieren mit dem sozialen Status, dem Verhalten und der Physiologie. Sie sind mit ein Ergebnis stabiler Beziehungen innerhalb und zwischen Gruppen, die sich aufgrund des Verhältnisses von Dichte, Geschlechterverhältnisses und Altersstruktur ausgebildet haben. Das Gleichgewicht unterschiedlicher Copingstrategien (Konfrontation, Konfliktvermeidung) sowie der daraus resultierenden Bindungen sind auf Selbsterhaltung und Reproduktion der Tiere ausgerichtet.

Die Ausbildung sozialer Beziehungen hat daher neben den von Evolutionstheoretikern geforderten Kosten-Nutzenerwägungen, die sich allein auf die erfolgreiche Reproduktion beziehen, noch ein weiteres Bezugssystem: Selbsterhaltung bzw. Befindlichkeit der Tiere. Aufgrund der Komplementarität von Verhalten, sozialen Prozesse und sozialen Positionen mit der Lebenserwartung von Tieren können über den Corticosteronspiegel Rückschlüsse auf die Befindlichkeit der Tiere, wie Sichertheit oder Unsicherheit getroffen werden. Eine „gute“ Befindlichlichkeit und damit eine höhere Lebenserwartung haben erst einen höheren Reproduktionseffekt.

5.6. Zusammenfassung: Funktionen der Prozesse

Die sozialen Prozesse können als Bindeglied zwischen Struktur, Funktion und Populationsfluktuationen begriffen werden. Ein wichtiger Aspekt der Systemorganisation betrifft hierbei die Anordnung der Prozesse in einer oder mehreren Funktionsebenen:

Bildung und Erhalt der Struktur: Die in Kapt. 4 qualitativ beschriebenen Prozesse der Regulation der Gruppengröße und -zusammensetzung konnten quantitativ bestätigt werden. Fluktuationen der Populationsgröße gehen einher mit entsprechenden Veränderungen der Anzahl und Größe von Gruppen, die einer Reduktion der Reproduktionsrate entgegenwirken. Die Anzahl und Größe von Gruppen wird durch a) Anpassung der Territoriumsgröße dominanter Männchen, b) Abwanderung von Männchen und Weibchen, c) Neugründungen, Fusionen und Spaltungen von Gruppen und d) Integration von Jungtieren stabilisiert. Soziale Prozesse haben die Funktion, eine soziale Position zu bewahren oder zu verbessern, die den Zugang zu Ressourcen sichert.

Reproduktionserfolg

Eine Reproduktionssuppression konnte nur auf der individuellen Ebene in Abhängigkeit von der Gruppengröße und dem Rang (und sozialen Stabilität von Dominanzhierarchien) festgestellt werden. Nur Jungtiere mit einem frühen Geburtstermin (April – Juni) haben eine reelle Überlebenschance. Die Reproduktionssuppression wirkt sich bei hoher Dichte rangabhängig auf die Wurfsynchronisation aus. Dominante Weibchen bevorzugen die fertig gestellten Kunstbauten. Die zeit- und räumliche Vermeidung direkter Konkurrenz bewirkt über die gesamte Reproduktionsperiode eine dichteunabhängige aber rangabhängige Reproduktionssuppression.

Der potentielle Reproduktionserfolg von Männchen wird bei abnehmender Dichte durch Revier-erweiterung und Abwanderung in Abhängigkeit vom Rang und damit einem verbesserten Zugang zu Weibchen bewahrt oder erhöht. Die Länge der aktiv verteidigten Reviergrenzen bleibt jedoch konstant.

Verwandtschaft: Der geringe matrilineare Verwandtschaftsgrad innerhalb der Gruppen ist verursacht durch einen Generationsaustausch (Mütter-Töchter), Abwanderung und Geschwistertrennung. Die Geschwistertrennung von Weibchen führt zur der Vermeidung der direkten Konkurrenz naher verwandter Weibchen innerhalb von Gruppen. Abwanderung von Männchen sowie als die Geschwistertrennung von Weibchen bewirken eine Inzuchtvermeidung innerhalb der Population.

Homoöstase Selbsterhaltung (Physiologie): Die Ausbildung sozial stabiler Beziehungen puffert direkte Konkurrenz ab, was sich in der Erniedrigung von Corticosteronprofilen äußert. Soziale Veränderungen bewirken unabhängig vom Rang eine Erhöhung des Corticosteronsspiegels (je nach sozialer Vorgeschichte bzw. "sozialer Erfahrung" auf unterschiedlichem Niveau). Copingstrategien wie Konfrontation (Reviererweiterung, Rangsturz, passive u. aktive Herausforderung) bzw. Konfliktvermeidung (Ortstreue, ritualisierte Territorialität, Unterordnung und Abwanderung) können in Sozial- und damit einhergehenden Ortsbindungen resultieren, die sich gegenläufig zu rangabhängigen Corticosteronprofilen auswirken. Aufgrund der Komplementarität von Verhalten, sozialen Prozessen und Positionen mit der Lebenserwartung von Tieren können über die Corticosteronspiegel Rückschlüsse auf die Befindlichkeit von Tieren, wie Sicherheit und Unsicherheit getroffen werden. Innerhalb der Population sind die Copingstrategien aktive und passive Konfrontation bzw. Konfliktvermeidung und der daraus resultierenden Beziehungen (Bindungen) auf Selbsterhaltung und Reproduktion ausgerichtet. Die Ausbildung und Erhalt sozialer Beziehungen über zahlreiche Prozesse haben daher neben der Funktion der erfolgreichen Reproduktion noch ein weiteres Bezugssystem der Selbsterhaltung bzw. Befindlichkeit der Tiere.

6. Strukturell - funktionale Mechanismen der raum-zeitlichen Vernetzung

Individuelle Unterschiede werden auf der Populationsebene durch die Ausbildung von Dominanzhierarchien (eine hierarchischen Kontrolle) als durchschnittliche höhere Lebensdauer und Reproduktivität dominanter Tiere herausgemittelt (siehe Kap. 5 und 7). Variabilität der individuellen Konkurrenz- und Bindungsfähigkeit kommen jedoch zum einem durch die Ausbildung unterschiedlich großer und zusammengesetzter Gruppen als auch der Verteilung der Häufigkeiten (sowie Intensität) der Interaktionen innerhalb und zwischen Mitgliedern von Gruppen zum tragen. Das Netz der sozialen Beziehungen, die funktionell auf lokaler Konkurrenz der Weibchen um Wurfbaue sowie der Männchen um Geschlechtspartner beruht, steht in Wechselwirkung mit der strukturell raum-zeitlichen Ordnung und Organisation von Individuen in Gruppen. Als ein Produkt assortativer Interaktionen (Kampf und Flucht) sowie sozialer Erfahrungen entwickeln sich territoriale sowie hierarchische Beziehungen und Sozialbindungen (sowie Bindungen zu Orten, wie Wurfbauen und Aufenthaltsgebieten). Soziale Beziehungen können als ein Puffer widerstreitender Motivationen (bzw. innerer Konflikte) verstanden werden, die auf physiologischer Ebene als Streßcopingmechanismen gemessen werden können (Kap. 5.5). Die Nebennierenrindenaktivität dient hierbei als ein Maß der Kontrolle und steht mit dem Hypophysengonadensystem in Wechselwirkung, woraus sich Auswirkungen auf die Wurfsynchronisation und den Reproduktionserfolg ergeben.

Während die Zunahme der Populationsdichte bei Wildkaninchen durch die hohe Reproduktionsrate der Weibchen zu erklären ist, wirkt die Limitierung und Regulation durch soziale Mechanismen auf der Individualebene auf eine diffuse und parallele Art und Weise:

-**diffus**, da die zahlreichen mehr oder weniger stark ausgeprägten geschlechtsspezifischen Konkurrenzbeziehungen von Ortsbindungen als auch geschlechtsspezifischen und zwischengeschlechtlichen Sozialbindungen überlagert werden. So waren innerhalb der Gruppen zwischengeschlechtliche Beziehungen durch Bindungen geprägt und erstreckten sich bei niedriger Dichte sogar über unmittelbar verteidigte Gruppengrenzen hinaus.

-**parallel**, da sich die Konkurrenz dezentral auf eine unterschiedliche Anzahl von räumlich lokalisierten Dominanzhierarchien bezieht. Jede Veränderung der sozialen Beziehung durch Einwanderung, Abwanderung, Reviervergrößerung oder Exitus gleicht die lokale Konkurrenz innerhalb und zwischen den jeweiligen sozialen Gruppe aus, die durch Copingmechanismen abgepuffert werden.

Da Dominanzinteraktionen zwei kontrastierenden Funktionen, wie dem Erreichen eines hohen Ranges (zur Ressourcenmonopolisierung) sowie der Reduktion von physischen Auseinandersetzungen dienen, müssen strukturell-funktionale Wechselwirkungen berücksichtigt werden. Diese Zusammenhänge wurden hinsichtlich der raum-zeitlichen Vernetzung des Ressourcennutzungs- und Fortpflanzungssystems als auch der Stabilität geschlechtsspezifischer Dominanzhierarchien bei Populationsabnahme analysiert.

6.1. Raum-zeitliche Vernetzung des Ressourcennutzungs- und Paarungssystems

6.1.1 Räumliche Vernetzung

a) Weibchen (lokale Ressourcenkonkurrenz)

Ressourcennutzung: In Abhängigkeit von der Konkurrenz waren die benutzten Wurfbaue innerhalb eines gemeinsamen Aufenthaltsgebietes von 2–5 Weibchen mehr oder weniger weit voneinander entfernt (Abb.131). Innerhalb der Aufenthaltsgebiete waren die Wurfbaue räumlich geklumpt. Im Allgemeinen stieg die Größe der Aufenthaltsgebiete mit der Anzahl der Weibchen an (Abb. 130 a). Zudem vergrößerten Weibchen in Abhängigkeit der Dichte ihre Aufenthaltsgebiete, während die Wurfplätze innerhalb der Aufenthaltsgebietes geklumpt verblieben (Abb. 130 c).

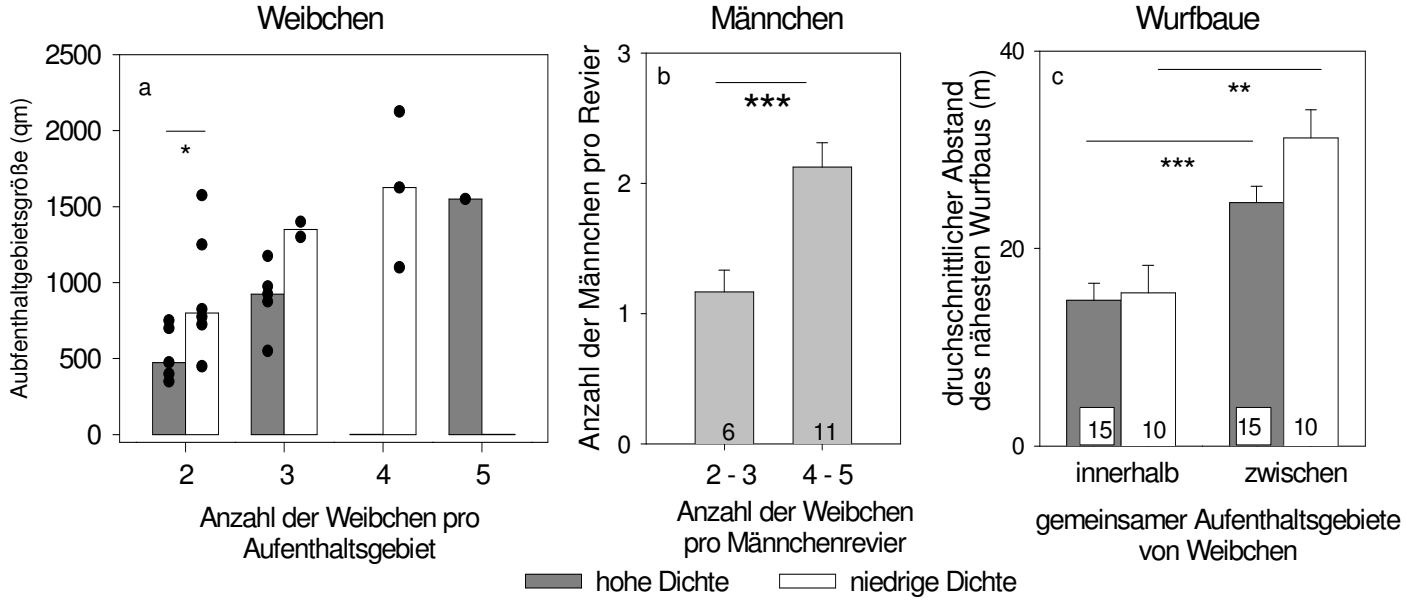


Abb. 130 a-c: Räumliche Verteilung aufgrund von Ressourcenverteilung (Wurfbaue und Fortpflanzungspartner: Balken geben a) Gruppenmediane an, Punkte stellen Einzelwerte der Gruppen dar; b) M + SE; n = Anzahl Gruppen (Zahlen innerhalb der Säulen) c) M + SE; n = Anzahl Dyaden der nächsten Wurfbaue (Zahlen innerhalb der Säulen); a-b) Mann Whitney U –Test; c) Wilcoxon.

b) Männchen (lokale Paarungskonkurrenz)

Die räumliche Ansammlung von Weibchen induziert die Raumaufteilung der Männchen, die sich in Hierarchien organisieren. So steigt mit der Anzahl der Weibchen die Anzahl der Männchen an, die diese in einem ein gemeinsamen Revier verteidigen (Abb.130 b).

Anhand der Lage der Wurfbaue können Reviergrenzen (Abb. 131) mittels Thiessenpolygone abgeschätzt und konstruiert werden (hierbei wird die verbindende Strecke von den Wurfbauen benachbarter Weibchen gemittelt. Reviergrenzen der Männchen verlaufen in der Regel rechtwinklig zu dieser gemittelten Verbindung). Konstruierte Territoriumsgrenzen fallen mit den beobachteten und kartierten Orten von Territorialverhalten, wie „Parallellaufen“ und „Scharrgraben“ zusammen. Benutzte Wurfbaue können daher als räumliche Trajektoren der Gruppenkohäsion sowie der Territoriumsgrenzen verstanden werden. Territoriumsgrenzen spiegeln daher die Gleichgewichtskräfte zwischen lokaler Ressourcen- und Partnerkonkurrenz wider.

Im Fall der Reviererweiterung von Männchen fällt die Revierverteidigung auf die ursprünglich durch Männchenterritorien getrennten Weibchenhierarchien zurück (gestrichelte Linien: Reviergrenzen von Weibchenuntergruppen Abb.131). Im Fall der (induzierten) Untergruppenbildung durch Weibchen können aber auch benachbarte Männchen die Untergruppen voneinander isolieren und übernehmen in diesem Fall die Revierverteidigung der Weibchen, so daß es zu einer vollständigen Gruppenspaltung kommt (siehe Abb. 89-91).

Bemerkung: Weibchenuntergruppen bei hoher Dichte 1991 in Abb. 131 sind das Ergebnis von Reviererweiterungen von Männchen einer noch höheren Dichte im Vorjahr 1990 (Abb. 48).

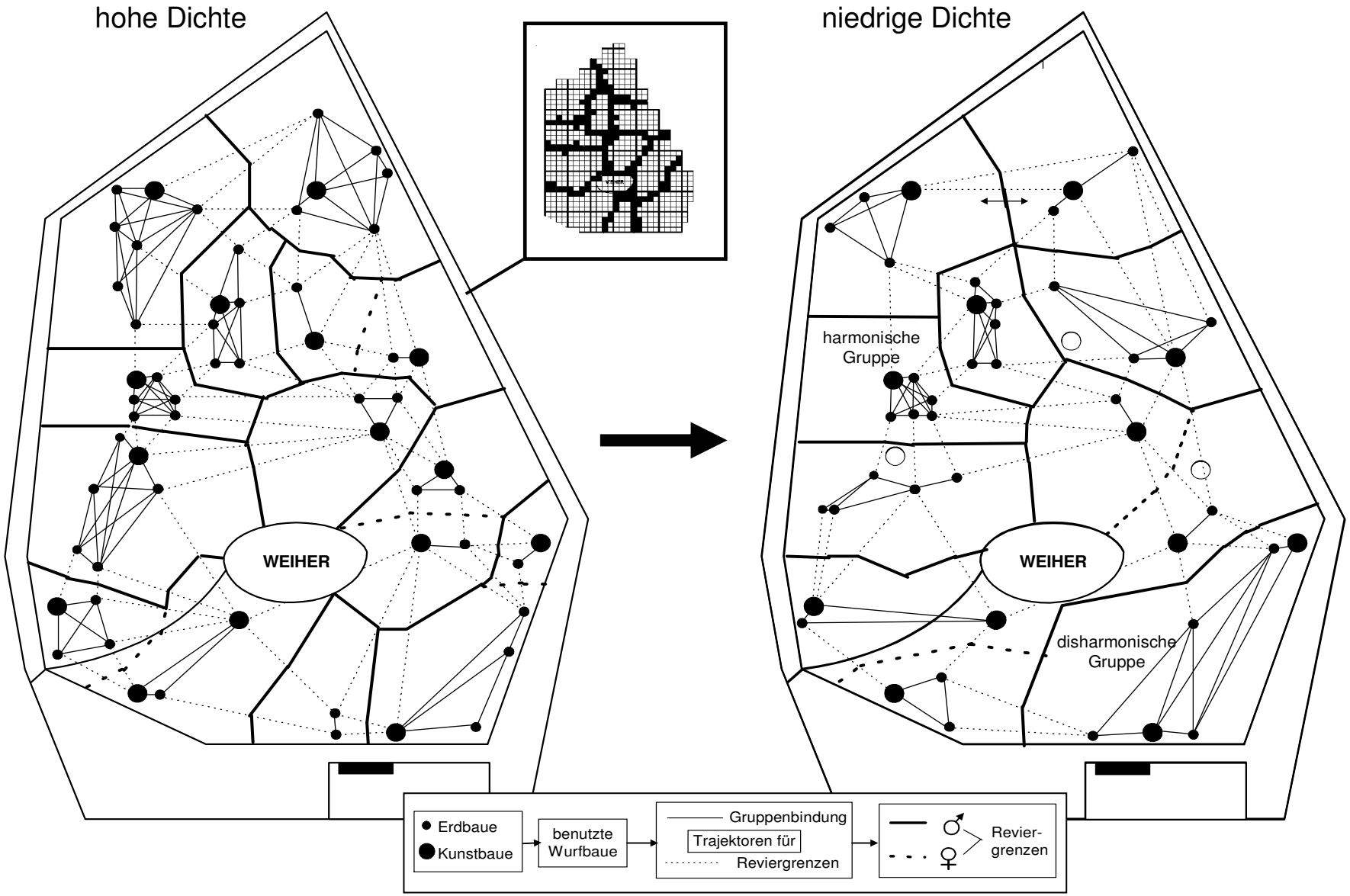


Abb. 131: Räumliche Vernetzung: Reviergrenzen können durch Thiessenpolygone bestimmt werden (in der Regel rechtwinklige Linie zu der gemittelten verbindenden Linie der nähesten Wurfbaue von Weibchen benachbarter Gruppen). Konstruierte Reviergrenzen fallen mit den aktuellen beobachten Positionen von Territorialverhalten zusammen (siehe gerahmte Abbildung oben: Reroduktionsperiode 1990). Reviergrenzen repräsentieren die Gleichgewichtskräfte lokaler Resourcen- und lokaler Partnerkonkurrenz.

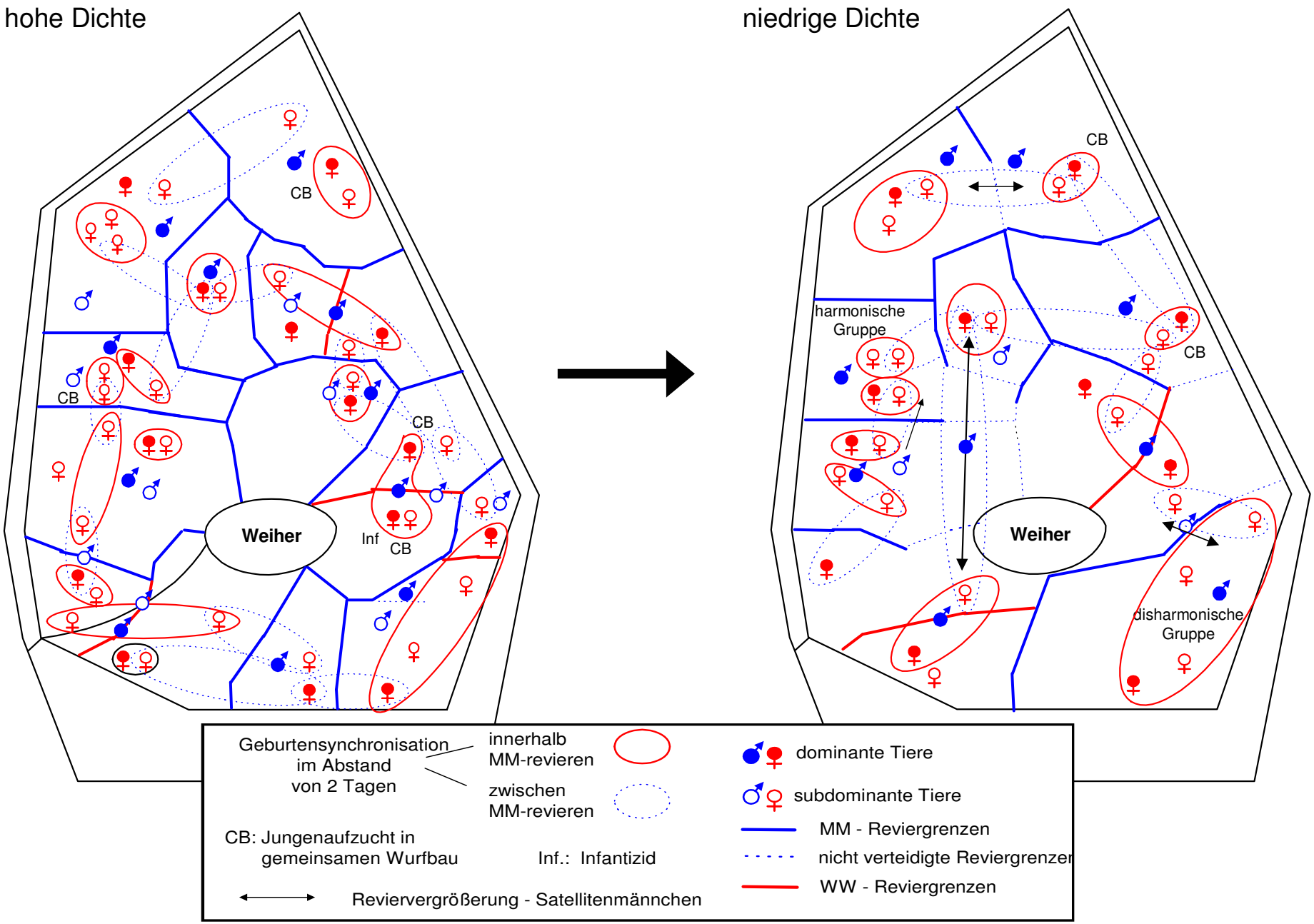


Abb. 132: Raum-zeitliche Vernetzung: Verteilung der Weibchen mit Geburtensynchronisation

6.1.2. Raum-zeitliche Vernetzung eine Frage der Geburtensynchronisation ?

Für Männchen ist es unökonomisch, Reviere zu verteidigen, wenn Weibchen nicht rezeptiv sind, solange andere Weibchen zur selben Zeit rezeptiv sind. Daher sollten die Männchen territorialer sein, wenn der Östrus synchronisiert ist. Im Kapitel 5.3. konnte gezeigt werden, dass bei abnehmender Dichte in Abhängigkeit vom sozialen Rang die Geburtensynchronisation zunimmt, was sich folgendermaßen auf die raumzeitliche Vernetzung auswirkte.

6.1.2.1. Raum-zeitliche Vernetzung der Männchen und Weibchen (Paarungssystem)

Im Allgemeinen waren innerhalb etablierter Männchenterritorien die Geburten mindestens zweier Weibchen im Abstand von zwei Tagen miteinander synchronisiert (Abb. 132). Im Durchschnitt lagen Wurfbaue dieser synchronisierten Weibchen innerhalb eines Reviers näher beieinander als die durch Reviergrenzen voneinander getrennter (Abb. 132 u. 133 a).

1. Mit abnehmender Dichte wurden die Wurfbaue synchronisierter Weibchen in zunehmenden Maße durch Reviere voneinander isoliert (Abb. 133 a).
2. Darüber hinaus war die Häufigkeit des Territorialverhaltens von Männchen umso höher, je näher die Wurfbaue synchronisierter Weibchen benachbarter Gruppen lagen (Abb. 133 c).
3. Die Geburtensynchronisation der Weibchen verstärkte die Konkurrenz zwischen Männchen. Dies resultierte entweder

a) in einem Anstieg des Territorialverhalten der subdominante Männchen mit der Häufigkeit aggressives Verhalten (Jagen) dominanter Männchen (Abb. 134 a) oder

b) in einem Anstieg des Territorialverhaltens einzelner dominanter Männchen um ihr Revier allein zu verteidigen (Abb. 134 b).

Bei weiter abnehmender Dichte (begleitet von einer Verschiebung des Geschlechterverhältnisses zugunsten der Weibchen) nahm die Ökonomie ein Revier zu verteidigen bzw. ein neues Dominanzverhältnis zu etablieren ab:

a) Die Längen der verteidigten Territoriumsgrenzen blieben bei zunehmenden Reviergrößen konstant (Abb. 133 b u. Abb. 114).

b) In Abhängigkeit des sozialen Status besetzten Männchen räumlich getrennte Reviere bzw. pendelten zwischen mehreren Revieren (siehe Pfeile Abb. 132 sowie Abb. 75-77).

c) Zunächst vergrößerte Reviere wurden wieder verkleinert (siehe Kap. 4.1.2.3 u. 4.1.2.4).

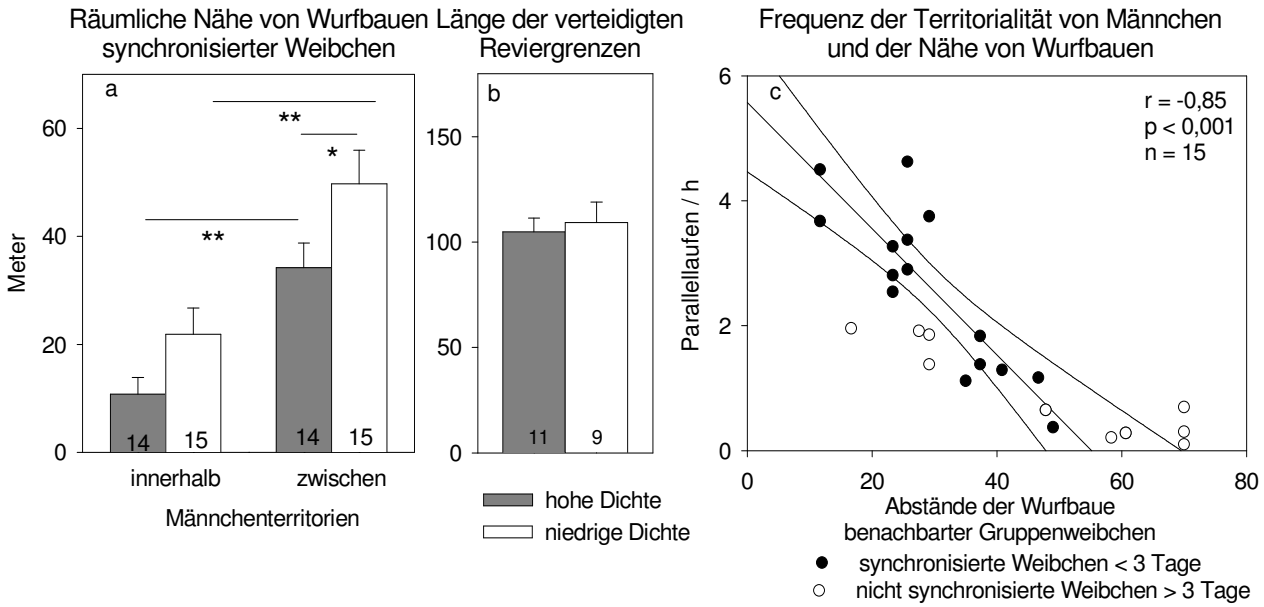


Abb. 133 a – c) Raum-zeitliche Vernetzung durch Geburtensynchronisation anhand der Verteilung von Wurfbaue: Alle Werte sind Durchschnittswerte über die 1. Hälfte der Reproduktionsperiode (gemittelt aus den drei Würfen (April – Juli). a) Vergleich der dichteabhängigen Verteilung der Wurfbaue von Weibchen mit Geburtensynchronisation innerhalb und zwischen Revieren von Männchen (paired Wilcoxon); b) Dichteunabhängigkeit der Länge der verteidigten Reviergrenzen; c) Häufigkeit des Territorialverhaltens von Männchen in Abhängigkeit von den Abständen der Wurfbaue von Weibchen mit und ohne Geburtensynchronisation bei hoher Dichte (Pearson Korrelation mit 95 % Vertrauensbereich).

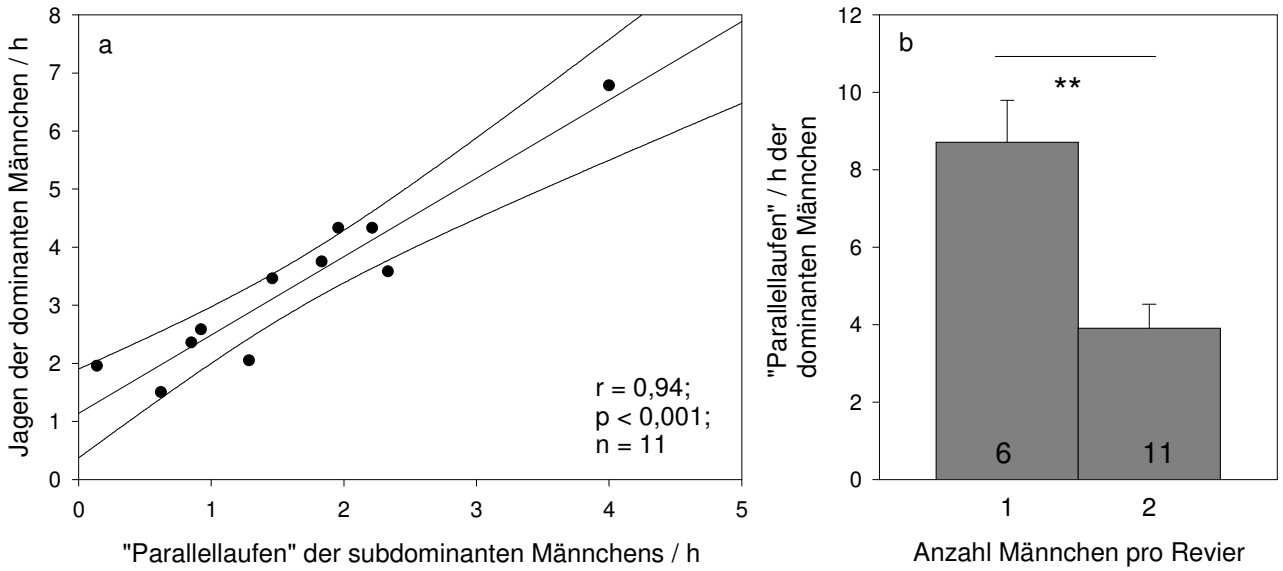


Abb. 134 a) Revierverteidigung des subdominanten Männchens in Abhängigkeit des Gejagt werdens durch das dominante Männchen b) Häufigkeit des Territorialverhaltens dominanter Männchen in Abhängigkeit von der Anzahl Männchen innerhalb der Gruppe. a) Pearson Korrelation und 95 % Vertrauensbereich**;** n = Anzahl der Tiere**,** b) M + SE, n = Anzahl der dominanten Männchen (Zahlen innerhalb der Säulen); Mann Whitney U-Test.

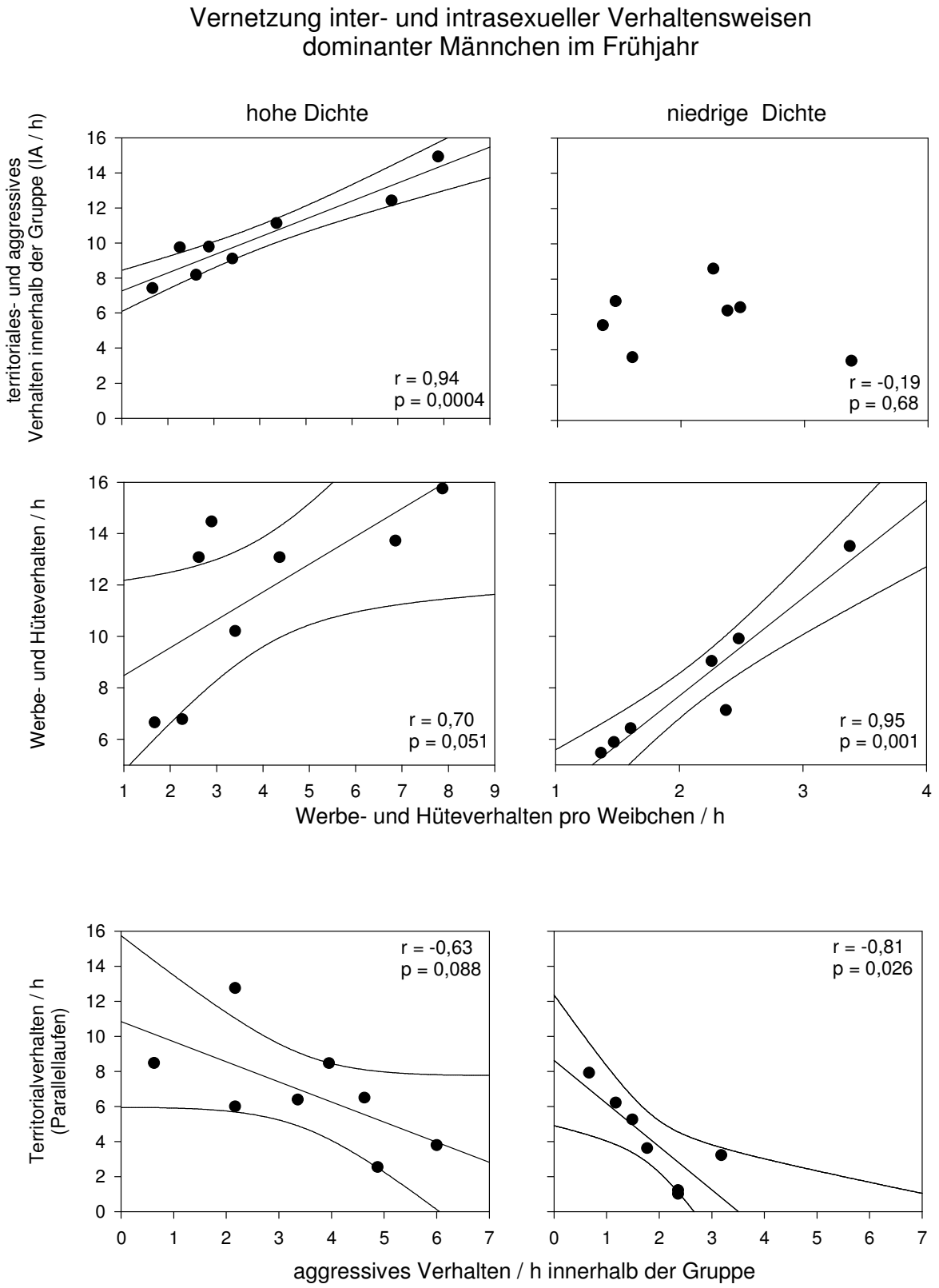


Abb. 135: Dichteabhängige Vernetzung inter- und intrasexueller Verhaltensweisen: a) hohe Dichte n = 8; niedrige Dichte n = 7; Pearson Korrelation und 95 % Vertrauensbereich. Einzelwerte des Werbe und Hüteverhaltens dominanter Männchen geben Mittelwerte über die Weibchen ihrer Gruppen an. Mittlere Anzahl Weibchen / Männchen: hohe Dichte: 1 : 1,9; niedrige Dichte: 1 : 2, 4

Darüber hinaus ist die Summe des aufgebrachten territorialen und aggressiven Verhaltens dominanter Männchen bei hoher Dichte mit der Häufigkeit ihres Werbe- und Hüteverhalten pro Weibchen korreliert. Dieser Zusammenhang besteht jedoch bei niedriger Dichte nicht mehr (Abb. 135). Im Gegensatz hierzu entspricht sogar bei niedriger Dichte das Werbe- und Hüteverhalten pro Weibchen der Summe des gesamten Werbe- und Hüteverhaltens gegenüber allen Weibchen , was auf nachlassende Interferenzen mit subdominanten Männchen zurückzuführen ist. Entsprechendes gilt für die Beziehung der Häufigkeit von Territorialverhalten mit den Aggressionshäufigkeiten von dominanten Männchen (Abb. 135).

Die Abhängigkeiten von inter- und intrasexuellen Verhaltensweisen zeigen darüber hinaus, daß unabhängig von lokalen Unterschieden das Verhalten der dominanten Männchen abhängig ist vom globalen Geschehen innerhalb der Population (abnehmende Dichte, verändertes Geschlechterverhältnis). Dies ist ein weiterer Ausdruck einer globalen sozialen Vernetzung der Population.

Neben den veränderten Wechselbeziehungen intra und intersexueller Verhaltensweisen der Männchen nimmt ihre Mobilität der Männchen bei abnehmender Dichte zu (Abb. 26 $p < 0{,}001$; $n = 12$ -15 Kruskal Wallis). Dies wird verursacht durch Reviererweiterungen, die limitiert werden durch die weitere räumliche Trennung und Distanzen synchron rezeptiver Weibchen. Dies resultiert in einigen extraterritorialen Konkurrenzen der Männchen und Vaterschaften (ZÖBELEIN 1996) in solchen Fällen, in denen Weibchen in benachbarten Revieren taggenau synchronisiert waren. Obwohl sich die Dichtebedingungen verbesserten, blieb daher die durchschnittliche Stressantwort bei den Männchen konstant, während sie sich bei den Weibchen reduzierte (Abb.136).

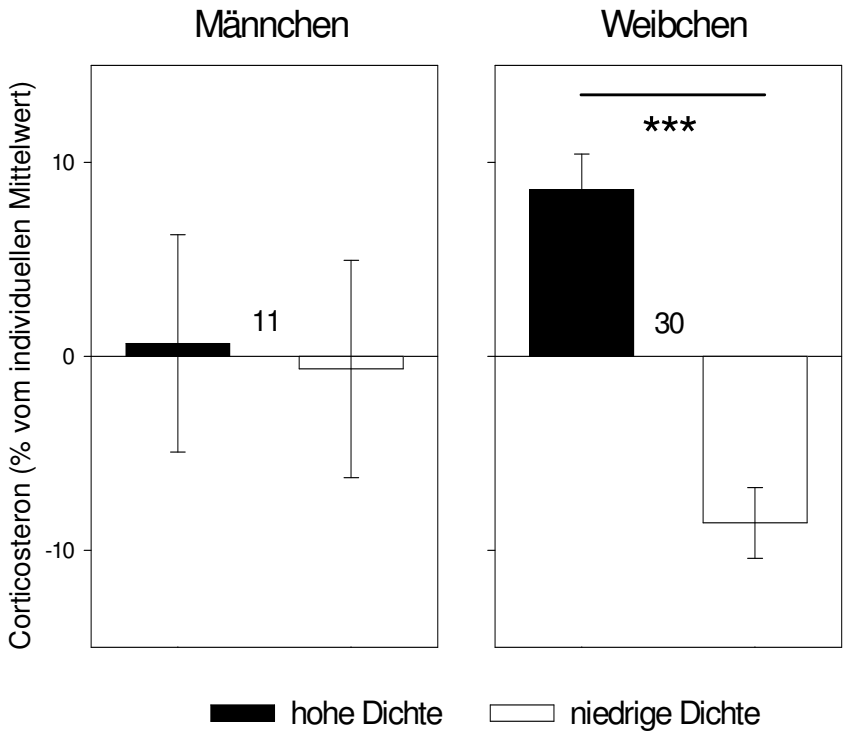


Abb. 136: Geschlechtspezifische Stressantwort: prozentuale Abweichungen vom individuellen Jahresmittel der Corticosteronkonzentration (ng / ml); Zahlen geben die Anzahl der individuell verglichenen Tiere an. (paired Wilcoxon Test)

6.1.2.2. Geburtensynchronisation als Ursache sozialer Konflikte der Weibchen und der Individualdichte

1. Bei hoher Dichte sind innerhalb der Gruppen die Geburten hochrangiger und niederrangiger Weibchen jeweils untereinander synchronisiert aber nicht miteinander (Kap. 5.3.3. Abb. 108). Dieser Unterschied ist altersunabhängig, da fast alle Weibchen ein und derselben Generation entstammen.

2. Stabilität innerhalb von weiblichen Dominanzhierarchien ist ein Gleichgewicht des individuellen Raumes mit der ausgeteilten und empfangenen Aggression, die zu Beginn der Reproduktionsperiode zu verlängerten Konflikten führen kann. Diese steht in Bezug zu den genutzten Wurfbauen. So waren Konflikte zwischen Weibchen einer Gruppe, die ihre Geburten miteinander synchronisierten und sich nicht räumlich vermieden, stärker ausgeprägt und deutlich verlängert (Abb. 137).

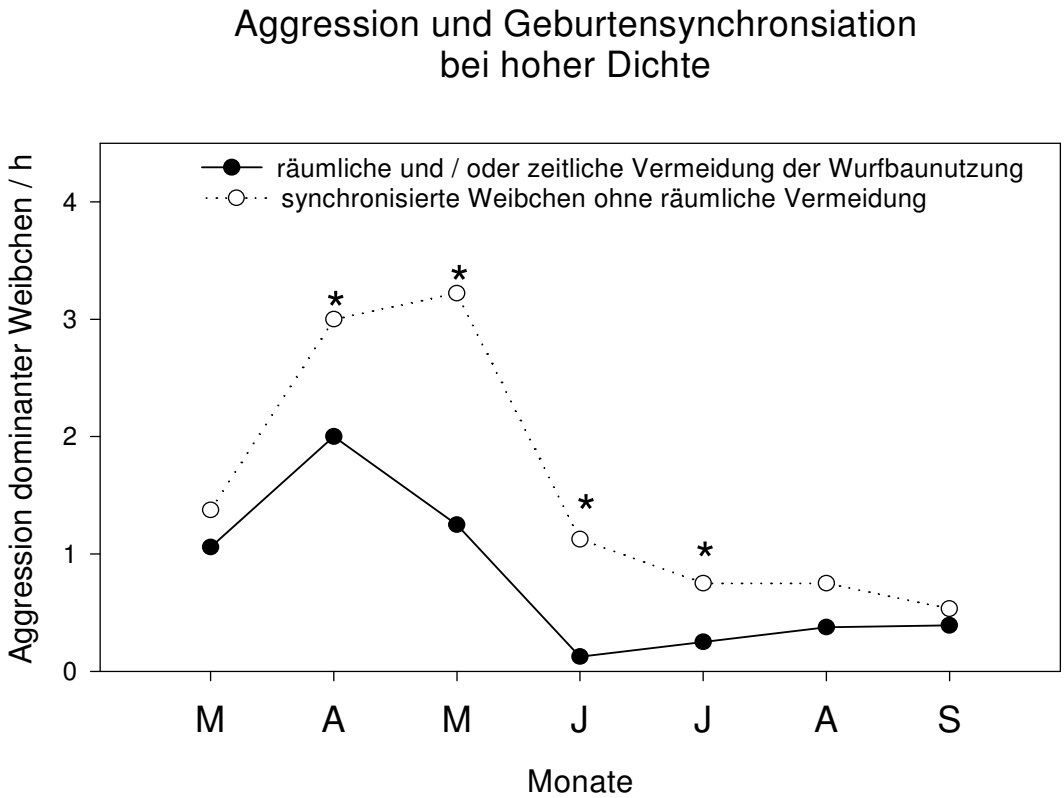


Abb. 137: Konflikte zwischen Weibchen mit und ohne raum-zeitlicher Vermeidung: Punkte geben Mediane an, Friedman $p < 0{,}05$; $n = 5$; Mann u. Whitney.

3. Zudem konnten gelegentlich Infantizidfälle aber auch gemeinschaftliche Benutzung von Wurfbauen von Weibchen mit Geburtensynchronisation derselben Hierarchien festgestellt werden (Abb. 132 Inf. und CB).

4. Bei niedriger Dichte sind die Weibchen der gesamten Population rangunabhängig der miteinander synchronisiert (maximaler zeitlicher Abstand. 7 Tage Abb. 105 und Abb. 108), was

mit mehr Raum bzw. räumlicher Vermeidung (Abb. 26 u. 63) als auch weniger agonistischem Verhalten der Weibchen (Mann Whitney $p < 0{,}01$, n =24 –32; Abb. 40) einhergeht.
5. Weibchen disharmonischer Gruppen mit taggenauer Synchronisation, die sich bei niedriger Dichte aus dominanten Individuen ursprünglich getrennter Gruppen zusammensetzen, beanspruchen den doppelten Raum wie eine harmonisch etablierte Gruppe, in der sich sogar ein Jungtier integrierte (Abb. 132, für Aggressionsverteilung Abb. 57, Integrationsprozesse Abb.88 und Corticosteronverläufe Abb. 125).

6.1.3. Intradependenzen lokaler Ressourcen- und Partnerkonkurrenz: Hierarchien, Bindungen und weibliche Partnerwahl

Normalerweise wird durch räumliche Nähe und Geburtensynchronisation der Weibchen die Hierarchien- und Territorienbildung der Männchen induziert. Unterschiedliche Gruppengrößen und -zusammensetzungen sind zum einem Ausdruck der individuellen Konkurrenz- und Bindungsfähigkeit der Individuen, zum anderen ein Ergebnis synergetischer bzw. antagonistischer Effekte geschlechtspezifischer Lebensgeschichten. Wechselwirkungen individueller geschlechtspezifischer Konkurrenzbeziehungen spiegeln sich daher nicht nur in der unterschiedlichen Zusammensetzung, Größe und Struktur von Gruppen, sondern darüber hinaus in der Stabilität von Dominanzbeziehungen innerhalb der Gruppen wider.

Anhand eines detaillierten Vergleiches von drei Gruppen unterschiedlicher Struktur und Zusammensetzung über die ersten Hälfte der Reproduktionsphase (Frühjahr) soll gezeigt werden, wie a) die soziale Vernetzung der lokalen Ressourcen- und Partnerkonkurrenz sich bei hoher Dichte im Verhalten innerhalb der Gruppen ausdrückt, b) welche soziale Spannungen generiert werden und c) welche Möglichkeiten für female choice bestehen.

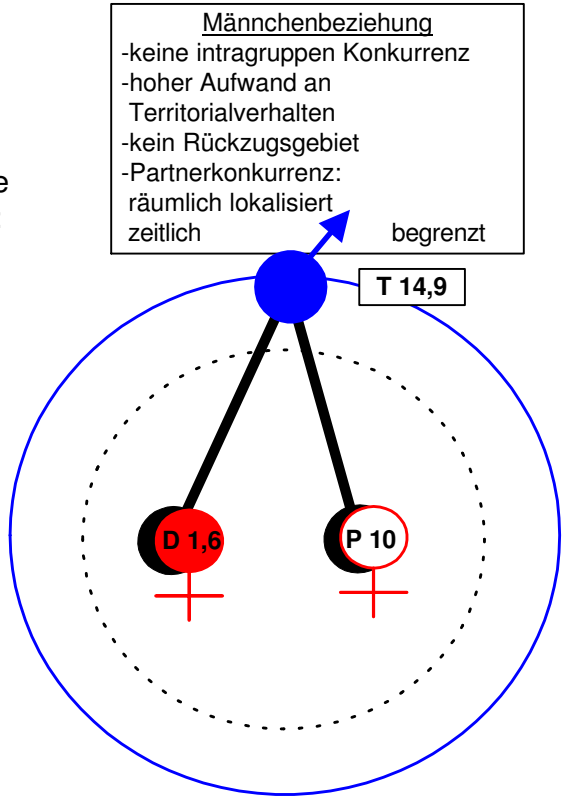
Gruppe I (Abb. 138)

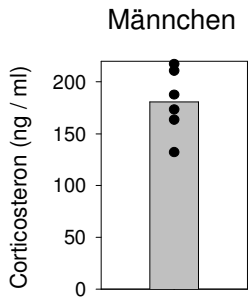
Aufgrund der hohen Dichte von Wurfbauten und der Geburtensynchronisation der Weibchen benachbarter Gruppen (Weibchen werden postpartum gedeckt) ist die lokale Konkurrenz zwischen den Männchen benachbarter Gruppen verschärft. In einem "Idealfall" (in Bezug zur hohen Dichte und einem Geschlechterverhältnis von 1: 1,5 Männchen zu Weibchen) konnte das einzelne Männchen 2 Weibchen monopolisieren. Im Vergleich zu dominanten Männchen in Mehrmännchengruppen zeigte es im Frühjahr mit knapp 15 Interkationen / h am häufigsten Territorial-, Hüte- und Werbeverhalten. Zudem hielt es sich sehr häufig in räumlicher Nähe zu seinen Weibchen auf. Mangelndes Rückzugsgebiet (das Aufenthaltsgebiet der Gruppe war vollkommen von benachbarten Revieren umgeben) sowie die Geburtensynchronisation einzelner benachbarten Weibchen erhöhten zusätzlich die Konkurrenz mit benachbarten Männchen.

Die Konkurrenz der Weibchen gegenüber benachbarten Weibchen wurde indirekt durch die Territorialität des Männchens (im Gegensatz vergleiche hierzu Gruppe II und III) reduziert. Aufgrund der Geburtensynchronisation und der räumlichen Nähe der Wurfbaue war die Konkurrenz der Weibchen innerhalb der Gruppe zeitweise hoch. Weibchen hielten sich jedoch nur sehr selten in räumlicher Nähe (< 2m = ca. 10 %) zueinander auf, d.h. Ränge wurden respektiert. Leichte Spannungen zwischen den Weibchen äußerten sich in dem etwas erhöhten Corticosterontiter des rangersten Weibchen und ihrem etwas niedrigeren Reproduktionserfolg im Vergleich zur rangzweiten (rangerstes Weibchen: 16 Jungtiere; rangzweites: 19 Jungtiere).

Synchronisation der Geburten kann daher als eine Möglichkeit angesehen werden, ein Männchen zu selektieren, das in der Lage ist, ein Revier bzw. eine hohe soziale Position zu verteidigen. Dies hat zusätzlich den indirekten Effekt, die Konkurrenz mit benachbarten Weibchen bzw. die Weibchenanzahl innerhalb der Gruppe zu beschränken. Hieraus kann eine Bindung zwischen dem Männchen und seinen Weibchen entstehen: So folgten in der nachfolgenden Reproduktionsperiode die Weibchen dem Männchen in räumlich getrennte Reviere und wiesen ein benachbartes eindringendes Männchen zurück (nachgewiesene Vaterschaften ZÖBELEIN 1996). Zugleich reproduzierten sie sich nach wie vor in ihrem ursprünglichen Aufenthaltsgebieten und Wurfbauen (siehe hierzu auch Abb. 75). Daher kann unabhängig von der Wurfplatzwahl in fremden Revieren eine aktive Wahl und Bindungen von Weibchen zu einem Männchen nachgewiesen werden, die über die sich verändernden Systembedingungen von drei Reproduktionsperioden anhielten.

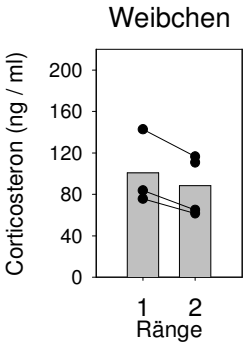
Abb. 138: Gruppe I
Lokale **R**esscourcen **K**onkurrenz (**LRK**) & **L**okale **P**artner Konkurrenz (**LPK**): Hierarchien, Bindungen & **F**emale **C**hoice (**FC**)





Female-choice
nicht möglich oder erfolgreich
-räumlich nahe Wurfbaue
-Geburtensynchronisation

Männchen - Weibchen Beziehung
-kleine Gruppengröße
-starke Männchen-Weibchen Bindung



Harmonische Bindung
-Hierarchie nicht heraus - gefordert
-Geburtensynchronisation
-räumliche nahe Wurfbaue
-hoher Reproduktionserfolg

MW Beziehung	dom. M	subd.M
	räuml. Nähe %	
dom. W	32	-
subd. W	29	-
Sum	61	-
	Hüteverhalten IA / h	
dom. W	2,1	-
subd. W	3,0	-
Sum	5,1	-
	Werbeverhalten IA /h	
dom. W	3,5	-
subd. W	3,5	-
Sum	7,0	

dominante Männchen und Weibchen

subdominante Männchen und Weibchen

Mänchenreviergrenze

Wurfbaue (räumliche Nähe proportional zu den gemessenen Abständen im natürliche Habitat; weitester Abstand der Wurfbauten: **10 Meter**)

Geburtensynchronisation

Verteilung des Werbeverhaltens

D: Dominanzverhalten (Jagen,Verdrängen)

T : Territorialverhalten (Jagen, Parallellaufen, Scharrgraben)

IA / h: Inter**a**ktion pro Stunde während der Reproduktionsperiode im Frühjahr

P: zeitlich räumliche Nähe (0 - 2 m) % der beobachteten Zeit

Männchen Beziehung			
Intragruppen Beziehung		Intergruppen Beziehung	
Dominanzverhalten		**Territorialverhalten**	
Jagen	-	dom. M	14,9 IA /h
Bindung		subd. M	-
räuml. Nähe	-	Summe	14,9 IA /h

Weibchen Beziehung			
Intragruppen Beziehung		Intergruppen Beziehung	
Dominanzverhalten		**Territorialverhalten**	
Jagen	1,6 IA /h	dom. W	0,1 IA /h
Bindung		subd. W	0,0 IA /h
räuml. Nähe	10%	Summe	0,1 IA /h

Gruppe II (Abb.139)

In Gruppe II vergrößerten zwei benachbarten Männchen ihre Reviere zu einem gemeinsamen Gebiet und bildeten ein neues Rangverhältnis aus. Ihr Revier schloss die Wurfbaue von vier Weibchen ein. Die ursprünglich durch Männchenreviere räumlich getrennten Wurfbaue von jeweils zwei Weibchen, wurden jetzt durch Territorialverhalten der Weibchen voneinander getrennt. Die ursprünglichen Dominanzbeziehungen der Weibchen in diesen beiden Untergruppen blieben erhalten.

Das Männchenrevier wurde von beiden Männchen verteidigt. Häufigkeiten des Territorialverhaltens war auf beide gleichmäßig verteilt und selbst in der Summe deutlich niedriger, als das des einzelne Männchen der Gruppe I.

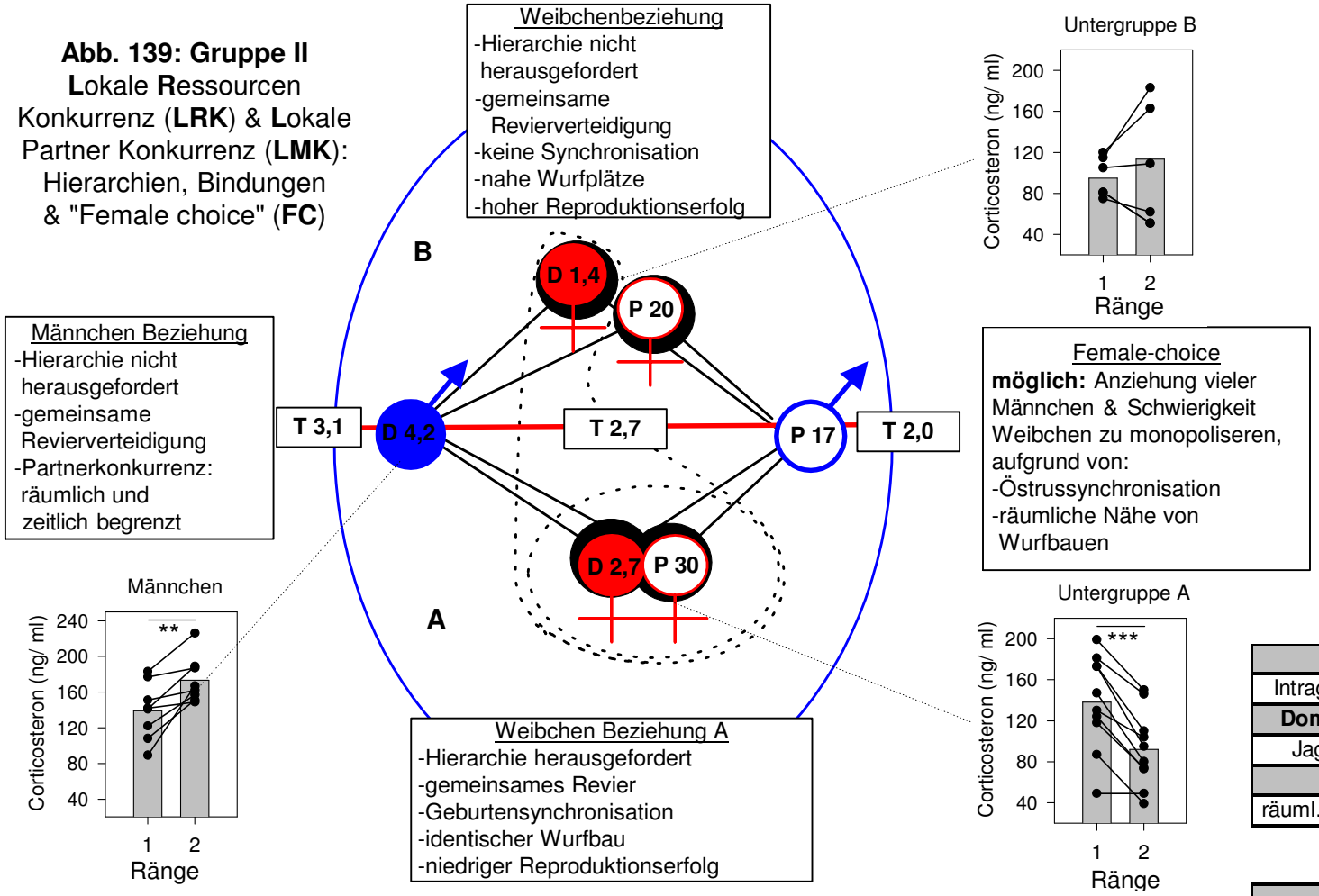
Die Konkurrenz der Männchen war zeit- und räumlich begrenzt: Von den vier Weibchen synchronisierten drei ihre Geburten miteinander. Darüber hinaus waren die Geburten der rangersten Weibchen der beiden Untergruppen miteinander synchronisiert. In der Untergruppe B lagen die benutzten Wurfbaue sehr nahe beieinander, in Untergruppe A waren sie sogar identisch. Aber auch zwischen den Wurfplätzen der beiden Untergruppen betrug der weiteste Abstand nur 25 m. Die Dominanzbeziehung der Männchen war stabil, was sich in der rangabhängigen räumlichen Nähe zu den Weibchen ausdrückt. Im Hüte- und Werbeverhalten konnten jedoch keine deutlichen rangabhängigen Beziehungen festgestellt werden, was auf die Geburtensynchronisation zurückzuführen ist (bzw. der raum- u. zeitlichen Konzentration der Konkurrenz). Folglich wurde das subdominante Männchen sehr häufig und intensiv vom dominanten gejagt. Die Stabilität der Dominanzbeziehung spiegelt sich in dem über die gesamte Reproduktionsperiode rangabhängigen Corticosterontiter wider.

"Female choice" scheint möglich infolge der Schwierigkeit der Männchen bei Östrusynchronisation die Weibchen zu monopolisieren. Dies äußerte sich insbesondere in dem auf alle Weibchen gleichmäßig verteilten rangunabhängigen Hüte- und Werbverhalten.

Die Sozialbindung der Weibchen der Untergruppe A zueinander war im Vergleich zur Untergruppe B schlecht, was sich in sämtlichen gemessenen Parametern widerspiegelt:

a) häufiges Jagen des subdominanten Weibchens und häufigem Unterschreiten der Individualdistanz über die gesamte Reproduktionsperiode (siehe auch Abb. 144),
b) identische Wurfbauten und Geburtensynchronisation innerhalb der Untergruppe,
c) das Territorialverhalten wird überwiegend vom ranghohen Weibchen der Untergruppe A gezeigt; in Untergruppe B jedoch vom rangzweiten (Abb. 144).
d) einem durchgehend hohen Corticosterontiter des rangersten Weibchens im Vergleich zum rangzweiten.

Abb. 139: Gruppe II
Lokale **R**essourcen Konkurrenz (**LRK**) & **L**okale Partner Konkurrenz (**LMK**): Hierarchien, Bindungen & "Female choice" (**FC**)



Female-choice
möglich: Anziehung vieler Männchen & Schwierigkeit Weibchen zu monopolisieren, aufgrund von:
-Östrussynchronisation
-räumliche Nähe von Wurfbauen

MM - WW Beziehung		dom. M	subd. M
		räuml. Nähe (%)	
A	dom. W	21	12
	subd. W	19	6
B	dom. W	17	11
	subd. W	15	8
AB	Summe	72	37
		Hüteverhaltenn(IA/h)	
A	dom. W	0,8	1,7
	subd. W	1,4	0,8
B	dom. W	0,8	0,7
	subd. W	0,8	1,3
AB	Summe	3,8	4, 5
		Werbeverhalten (IA/h)	
A	dom. W	0,5	0,8
	subd. W	0,5	0,5
B	dom. W	0,8	0,5
	subd. W	0,7	0,6
AB	Summe	2,5	2,5

Männchen Beziehung			
Intragruppen Beziehung		Intergruppen Beziehung	
Dominanzverhalten		Territorialverhalten	
Jagen	4,2 IA /h	dom. M	3,1 IA / h
Bindung		subd. M	2,0 IA / h
räuml. Nähe	16%	Summe.	5,1 IA / h

Weibchen Beziehung			
Untergruppe A			
Intragruppen Beziehung		Intergruppen Beziehung	
Dominanzverhalten		Territorialverhalten	
Jagen	2,7 IA / h	dom. W	2,1 IA / h
Bindung		subd. W	0,6 IA / h
räuml. Nähe	30%	Summe	2,7 IA / h
Untergruppe B			
Intragruppen Beziehung		Intergruppen Beziehung	
Dominanzverhalten		Territorialverhalten	
Jagen	1,4 IA / h	dom. W	0,6 IA / h
Bindung		subd. W	2,1 IA / h
räuml. Nähe	20%	Summe	2,7

dominante Männchen und Weibchen

subdominante Männchen und Weibchen

Männchen Reviergrenze

Weibchen Reviergrenze

Wurfbauten (räumliche Nähe proportional zu den gemessenen Abstände innerhalb ihren natürliche Habitats: weitester Abstand: 25 Meter.)

Geburtensynchronisation

Verteilung des Werbeverhaltens

D: Dominanzverhalten (jagen, Verdrängen)

T : Territorial-Verhalten (Jagen, Parallellaufen, Scharrgraben)

IA / Std.: Interaktion pro Stunde während der Reproduktionsperiode im Frühjahr

P: räumliche Nähe (0 - 2 m) % der beobachteten Zeit

e) einem niedrigem Reproduktionserfolg der Weibchen Untergruppe A (rangerstes Weibchen 2 Junge und rangzweites 5 Junge über die gesamte Reproduktionsperiode) und
f) der geringeren Lebensdauer des rangersten Weibchens (2,7 Jahre) im Vergleich zum rang zweiten Weibchen (4,3 Jahre).

Gruppe III (Abb.140)

Im Gegensatz zur Gruppe II erweiterte nur ein Männchen sein Revier und bildete eine Dominanzbeziehung mit einem ortstreuen Männchen aus. Die Weibchen blieben in ihren ursprünglichen Gebieten und bildeten Untergruppen. Innerhalb der Untergruppen waren die Geburten der Weibchen nicht synchronisiert. Die Untergruppe B setzte sich aus einem ortstreuen Weibchen und einem Satellitenweibchen zusammen. Die Wurfplätze der Weibchen der beiden Untergruppe waren räumlich weit verteilt. Nur die Weibchen der Untergruppen mit den am weitesten voneinander entfernten Wurfbauen hatten Geburten zum selben Zeitpunkt.

Männchen-Weibchenbeziehung: Das "standorttreue" subdominante Männchen hielt seine Bindung gegenüber seinen zwei Weibchen (Untergruppe A) aufrecht. Es hielt sich hierbei nicht nur häufiger in räumlicher Nähe zu diesen auf, sondern zeigte genauso viel Hüte- und Werbeverhalten wie das dominante Männchen.

Die Bindung des subdominanten Männchen wurde begünstigt durch die große Entfernung der Wurfplätze der Untergruppenweibchen und der durch die Geburtensynchronisation zeitlich konzentrierten Konkurrenz des dominanten Männchens um zwei Weibchen unterschiedlicher Untergruppen. Das neue dominante Männchen grenzte mit sehr häufigen Territorialverhalten das gesamte Revier ab, während das "standorttreue" subdominante Männchen nur die Hälfte des Reviers. vertedigte.

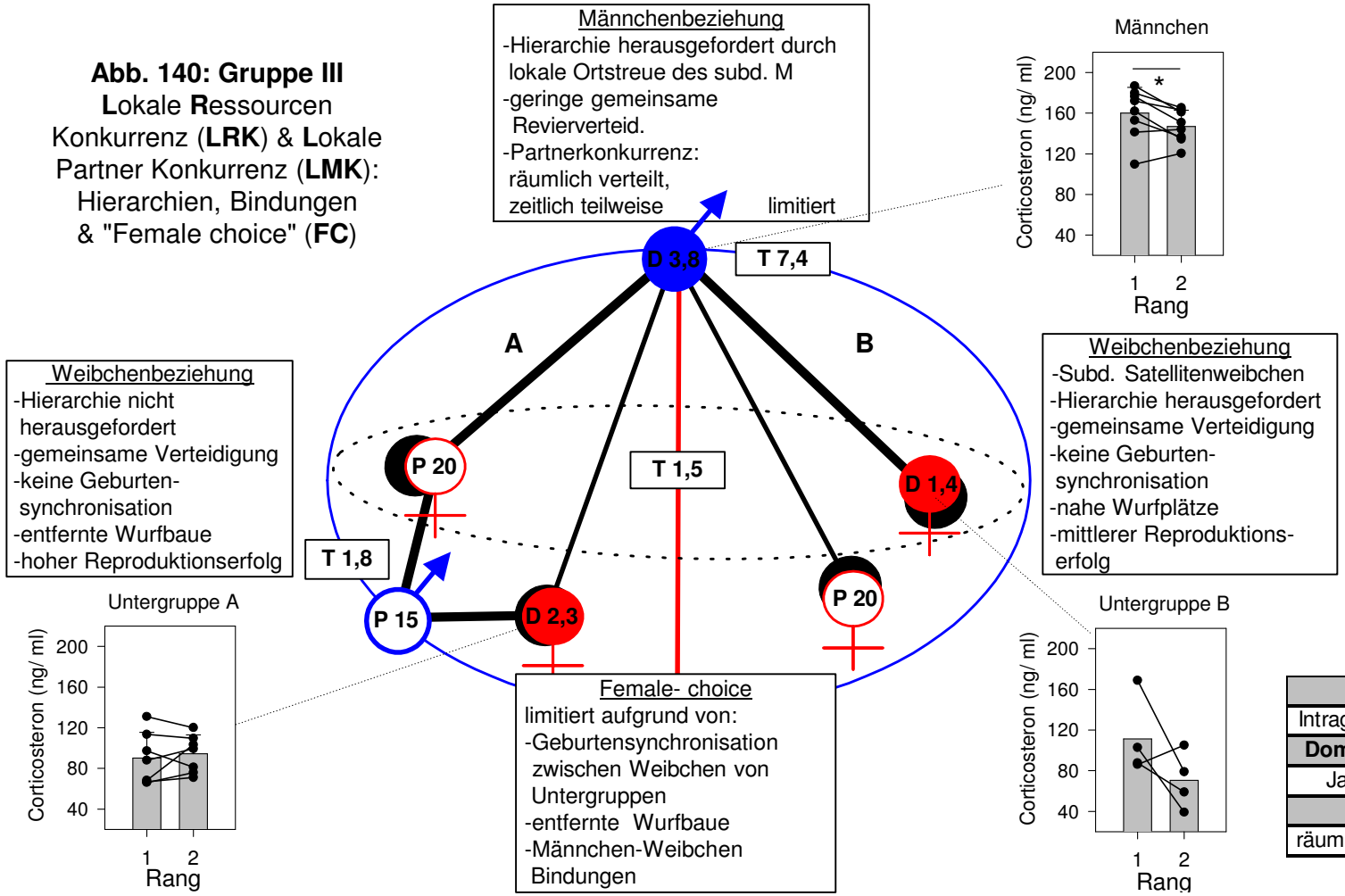
Männchen-Männchenbeziehung: Die Dominanzbeziehung war herausgefordert durch die Orts- und Sozialbindung zu zwei Weibchen des subdominanten Männchens und der räumlichen weit verteilten und teilweise. zeitlich konzentrierten Konkurrenz um östrische Weibchen.

Der Corticosterontiter des dominanten Männchens lag über den Zeitraum der Reproduktionsperiode signifikant höher als der des Subdominanten. Beide Männchen überlebten nicht bis zur nächsten Reproduktionsperiode.

Weibchenbeziehungen: Die Sozialbeziehung der Weibchen der Untergruppe A war harmonisch, was sich an folgenden Kriterien festmachen lässt:

a) zeitlich-räumliche geringe Konkurrenz: entfernte Wurfplätze und keine Synchronisation der Geburten
b) gleichmäßige Verteidigung der Reviergrenzen durch beide Weibchen

Abb. 140: Gruppe III
Lokale **R**essourcen Konkurrenz (**LRK**) & **L**okale Partner Konkurrenz (**LMK**): Hierarchien, Bindungen & "Female choice" (**FC**)



MW Beziehung		Dom. M	subd. M
		räuml. Nähe (%)	
A	dom. W	32	1
	subd. W	22	1
B	dom. W	17	24
	subd. W	19	19
AB	Sum	90	45
		Hüteverhalten (A /h	
A	dom. W	2,4	0,0
	subd. W	2,1	0,4
B	dom. W	1,3	1,6
	subd. W	1,8	1,6
AB	Sum	7,5	3,6
		Werbeverhalten IA/h	
A	dom. W	1,6	0,0
	subd. W	0,2	0,1
B	dom. W	1,8	2,2
	subd. W	3,1	1,4
AB	Sum	6,7	3,7

MM Beziehung			
Intragruppen Beziehung		Intergruppen Beziehung	
Dominanzhierarchie		Territorialverhalten	
Jagen	3,8 IA/h	dom. M	7,4 IA / h
Bindung		subd. M	1,8 IA / h
räuml. Nähe	15%	Summe	9,2 IA / h

WW Beziehung			
Untergruppe A			
Intragruppen Beziehung		Intergruppen Beziehung	
Dominanzhierarchie		Territorialverhalten	
Jagen	2,3 IA / h	dom. W	0,7 IA / h
Bindung		subd. W	0,8 IA / h
räuml. Nähe	20%	gemeins. Vert.	1,5 IA / h
Untergruppe B			
Intragruppen Beziehung		Intergruppen Beziehung	
Dominanzhierarchie		Territorialverhalten	
Jagen	1,4 IA / h	dom. W	1,2
Bindung		subd. W	0,3 IA / h
räuml. Nähe	20%	Summe	1,5 IA / h

dominante Männchen und Weibchen

subdominante Männchen und Weibchen

Männchenreviergrenze

Weibchenreviergrenze

Wurfbauten (räumliche Nähe proportional zu den gemessenen Abständen in ihrem natürliche Habitat; weitester Abstand: **42 Meter**)

Geburtensynchronisation

Verteilung des Werbeverhaltens

D: Dominanzverhalten (Jagen, Verdrängen)

T : Territorialverhalten (Jagen, Parallellaufen, Scharrgraben)

IA / h: Interaktion pro Stunde während der aktiven Reproduktions-periode

P: räumliche Nähe (Körperkontakt - 2 m) % der beobachteten Zeit

c) häufiges Beisammensitzen
d) vergleichbar hohe Corticosterontiter
e) hoher Reproduktionserfolg (rangerstes: 17 Jungtiere; rangzweites: 15 Jungtiere)

Wohingegen die Sozialbeziehungen der Weibchen der Untergruppe B als zeitlich limitierte Rangbeziehung charakterisiert werden können:

a) Das subdominante Weibchen ist ein Satellitenweibchen, das die zeitliche Konkurrenz der Geburtsynchronisation mit den Weibchen der benachbarten Gruppe räumlich vermied.
b) Es verteidigte die Reviergrenze zu den Weibchen der Untergruppe B nur sehr wenig.
c) Die nahen Wurfplätze forderten Dominanzauseinandersetzungen heraus, die Konkurrenz war jedoch durch die Desynchronisation der Wurftermine entschärft.
d) Die Corticosterontiter des dominanten Weibchens lagen zeitweise höher als die des subdominanten Weibchens
e) Beide Weibchen hatten nur einen mittleren Reproduktiosnerfolg (rangerstes Weibchen: 13 Jungtiere; rangzweites: 11 Jungtiere

"Female Choice" war begrenzt aufgrund der Untergruppen übergreifenden Östrussynchronisation mit räumlich weit verteilten Wurfbauten und einer schon bestehenden Männchen Weibchen Bindung.

6.1.4. Zusammenfassung

Reviergrenzen sind keine räumlich feststehende Muster. Vielmehr beschreiben sie das Gleichgewicht der Konkurrenz der Weibchen um Wurfbaue und der Männchenkonkurrenz um rezeptive Weibchen. Die Größe eines Männchenreviers und die Anzahl der Männchen, die es verteidigen, ist abhängig von der räumlichen Verteilung synchron rezeptiver Weibchen. Die Organisation von Männchen in Dominanzhierarchien ermöglichten den Zugang zu einer höheren Anzahl von Weibchen, was sich im Verhältnis von Territorialverhalten, Aggression (Jagen) sowie Werbe- und Hüteverhaltens innerhalb und zwischen den Gruppen ausdrückt. Räumliche Nähe benachbarter synchron rezeptiver Weibchen induziert Territorialität der Männchen. In Abhängigkeit von der Aggression der dominanten Männchen werden bei hoher Dichte subdominante Männchen durch Jagen "delegiert"; Reviere verstärkt zu verteidigen..
Soziale Konkurrenz der beiden Geschlechter ist voneinander abhängig. Daher kann Partnerwahl als ein Effekt der Geburtensynchronisation als ein indirektes Systemattribut oder evolutionsstabile Strategie innerhalb des polygynen Fortpflanzungssystems von Wildkaninchen an-

gesehen werden. Geburtensynchronisation als ein Indikator sozialer Stabilität von Dominanzhierarchien Weibchen kann jedoch nur in Abhängigkeit von den Populationsbedingungen verstanden werden.

Während der Dichteabnahme löst sich das soziale Netzwerk über positive Rückkopplungsprozesse der sozialen Dominanz, wie Reviererweiterung dominanter Männchen auf. Diese erhöht lokal die Konkurrenz ursprünglich räumlich voneinander getrennter Weibchenhierarchien

Mit abnehmender Anzahl konkurrierender Weibchen verbessert sich die Geburtensynchronisation innerhalb der gesamten Population (global), was die Konkurrenz der überlebenden dominanten Männchen auf einem konstanten hohen Niveau hält und sich in den geschlechtspezifischen Stressantworten widerspiegelt. Dies wird durch die begrenzte Kapazität der Männchen, ihre Gebiete zu vergrößern und durchgehende Reviergrenzen zu verteidigen, bestätigt. Hierdurch wird die Dichtheit des sozialen Netzwerkes abgebaut. Geburtensynchronisation kann somit als eine **relative Koordination** der Kooperation innerhalb von Weibchenhierarchien sowie der Plastizität von Männchenhierarchien verstanden werden, die die operativen Kräfte des Sozialsystems in einem mehr oder weniger integrierten Netzwerk transparent macht.

Lokale Asymmetrien der Gruppenzusammensetzung und -struktur sind durch **korrelative** Verhaltensbezüge wie a) Territorialität von subdominanten Männchen in Abhängigkeit von der Aggression dominanter Männchen, b) erhöhte Territorialität einzelner dominanter Männchen, c) wechselseitige Abhängigkeiten von inter- und intrasexuellen Verhalten von Männchen, d) verlängerten Konflikten von Weibchen sowie e) Territorialität von Weibchen nach Tod ihres Revierbesitzers, **global vernetzt** und **bilden** als soziale Kräftegleichgewichte auf der Populationsebene ein **Strukturganzes.**

6.2. Mechanismen der räumlichen Integration sozialer Dominanz

Eine Erklärung der räumlichen Verteilung von Männchen und Weibchen allein aus der Perspektive des Fortpflanzungs- und / oder Ressourcennutzungssystems wird die Verteilung der Männchen und Weibchen nur aus ökonomischer Sicht verständlich, wie zum Beispiel der Effizienz der Verteidigung gegenüber konkurrierenden Geschlechtspartnern oder der effizienten Ausnutzung vorhandener Bausysteme. Die Variabilität der Gruppenzusammensetzung und Struktur lassen jedoch vermuten, dass gerade der Zusammenschluss in Dominanzhierarchien individuelle Unterschiede verstärken oder auch reduzieren können. Darüber hinaus könnten positive oder negative soziale Erfahrungen innerhalb einer Gruppe synergetische sowie antagonistische Effekte haben.

Weiterhin konnte gezeigt werden, dass enge Verwandtschaftsbeziehungen nicht genügen, um die Gruppenbildung zu erklären (Kap. 5.4.). Vielmehr ist der Umgang mit sozialer Unsicherheit die treibende Kraft der Bildung von Dominanzhierarchien sowie ihrer Integration in eine räumlichen vernetzten Struktur. D.h. neben dem Ressourcen- und Partnergewinn hat die Etablierung von Dominanzhierarchien die Funktion, die Kosten zu reduzieren, die mit der Aggression verbunden sind. Daher sollten Individuen Konflikte vermeiden, sobald die Beziehungen geklärt sind.

Da Abwanderung im speziellen bei Weibchen durch die Ortsbindung an Wurfbaue eingeschränkt ist, bleibt die Wahl der Sozialpartner in der Regel auf eine sehr kurze Zeit eingegrenzt - nämlich den Beginn der Reproduktionszeit.

Die so einmal gewählten Beziehungen zwischen den Weibchen bestimmen oft sowohl den Raum, den sie einnehmen, als auch die späteren Spannungen, denen die Tiere miteinander ausgesetzt sind und damit auch ihre Lebenszeit. Die dafür zugrunde liegenden sozialen Mechanismen sollen im Folgenden dargelegt werden.

6.2.1. Aggressions- Distanzregulation der Weibchen (Abb. 141)

Die soziale Dominanz der Weibchen hat einen räumlich zentralen Effekt, der durch einen einfachen positiven Rückkopplungsmechanismus eines Aggressionsvermeidungssystems beschrieben werden kann (Abb. 141): Die rangabhängig verteilte Aggression fällt hierbei mit den Häufigkeiten von nahen Zusammensitzen zusammen, die nur eine bestimmte Anzahl von Tieren zulässt. Dieser Rückkopplungsmechanismus kann bis zum völligen Ausschluss von

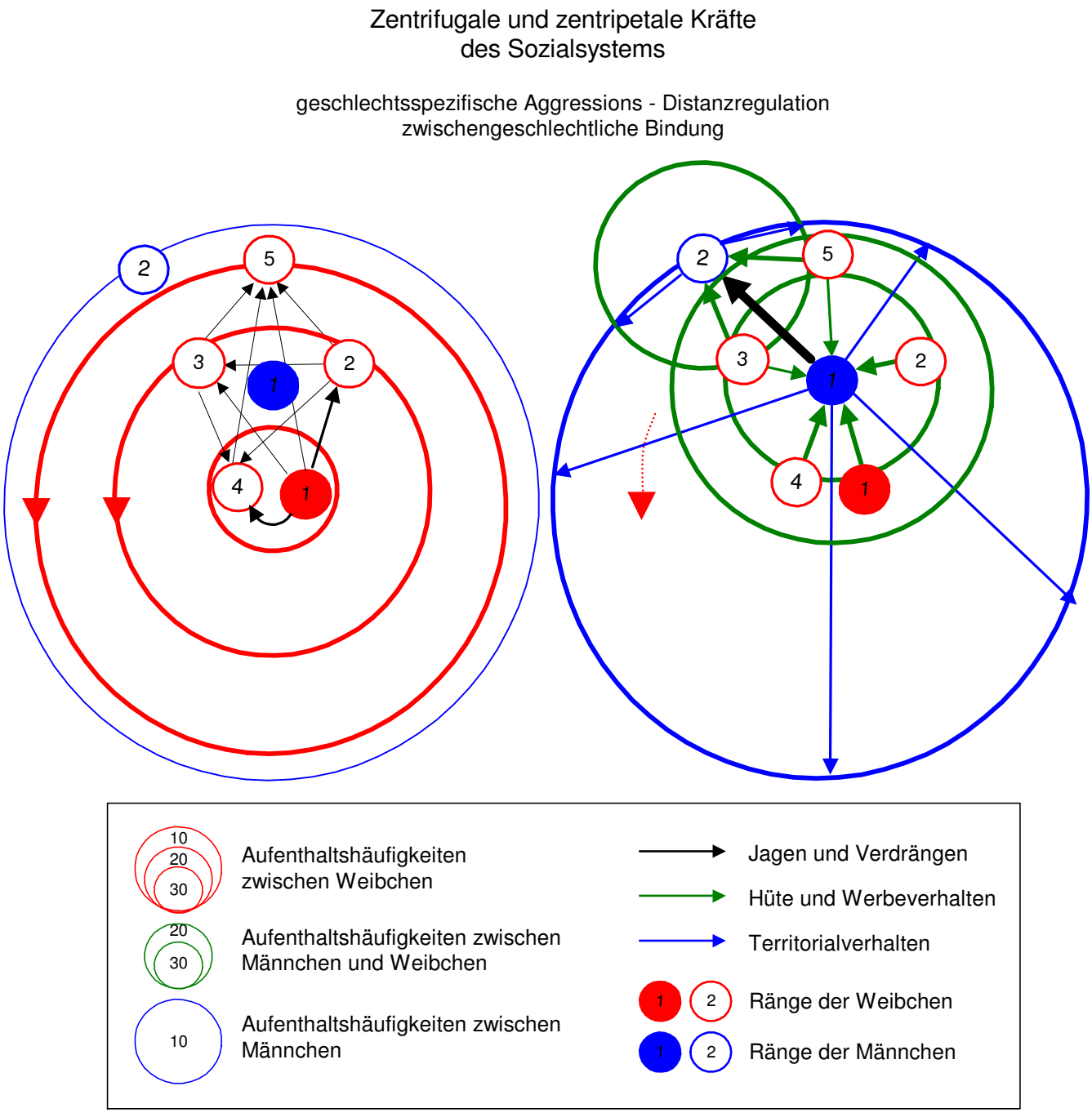


Abb.: 141 Aggressionsvermeidungssystem und zwischengeschlechtlichte Bindungen:
a) Aggressions-Distanzregulation der Weibchen: Rangerstes Weibchen wird hierbei durch rangviertes Weibchen herausgefordert. b) Aggressions-Distanzregulation und Territorialverhalten der Männchen sowie zwischengeschlechtliche Bindungen (räumliche Nähe und Hüte - und Werbeverhalten)

weiteren Weibchen und Jungtieren (siehe Abb. 142) durch ortsgebundene Territorialität gegenüber benachbarte Weibchengruppen führen. Diese wird jedoch in der Regel erst bei Wegfall der Revierverteidigung durch das Männchen durch Untergruppenbildung oder endogener Gruppenspaltung der Weibchen (letzeres bei einer hohen Anzahl von Weibchen) transparent.
Mit anderen Worten: In Abhängigkeit von der Stabilität sowie Geschichte einer sozialen Position innerhalb einer Gruppe gehen sich die Tiere räumlich aus dem Wege, was zu einer Reduktion offener Aggression im Verlauf der Reproduktionsperiode oder auch bei abnehmender Dichte führt (qualitativ Abb. 142 u. quantitativ siehe Kap. 3.1. Abb. 40). Bei hoher Dichte werden durch die stärkere Wechselwirkung der Aggression und Distanzvermeidungsregulation die sozialen Ränge stärker exprimiert und damit differenziert.
In den Soziogrammen (Abb. 142) sind die Dominanzbeziehungen der Weibchen der Population dargestellt, die sich sowohl in der unidirektionalen Verteilung der Aggression als auch in den entsprechenden räumlichen Abständen (Häufigkeiten des Aufenthalts in räumlicher Nähe < 2m) ausdrücken.
Eine Herausforderung eines Ranges drückt sich daher in der Regel nicht durch wechselseitige Aggressionen oder Kämpfe aus, sondern durch eine erhöhte Aggression ranghoher Weibchen bei gleichzeitigem häufigen räumlich nahem Aufenthalt des subdominanter Weibchens (siehe z.B. Abb. 141: In diesem Fall wird das Weibchen durch Rang 4 herausgefordert – die Tochter. Im Ergebnis wandert die Tochter aus (siehe Abb. 82 rechte Seite).
Asymmetrien der Aufenthalte innerhalb des gemeinsamen Aufenthaltsgebietes der Weibchen sind zwar einerseits durch die Wahl ihrer Wurfbaue bestimmt, andererseits sind die Aufenthaltshäufigkeiten der Weibchen einer Gruppen miteinander innerhalb des gemeinsamen Gruppengebietes ortsunabhängig und rein sozial bestimmt. So kann bei sozialen Unstimmigkeiten innerhalb einer Nacht ein neuer Wurfbau in größerer Entfernung angelegt oder bei sozialen Stimmigkeiten ein Wurfbau im Extremfall sogar zusammengelegt werden.

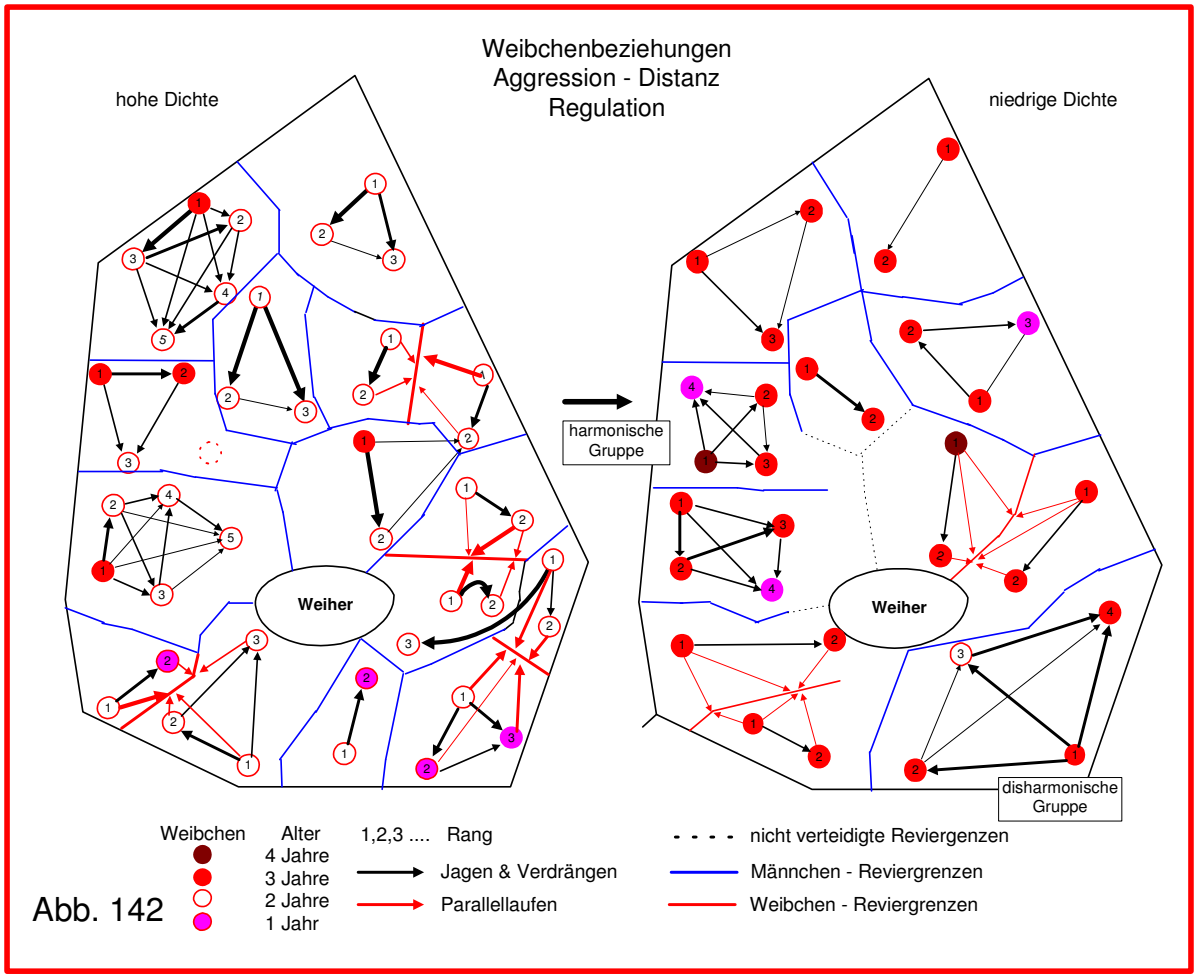


Abb.142: Abstände der Weibchen in den Soziogrammen entsprechen den festgestellten Häufigkeiten, die sich die Weibchen einer Dominanzhierarchie in räumlicher Nähe zueinander aufhalten.

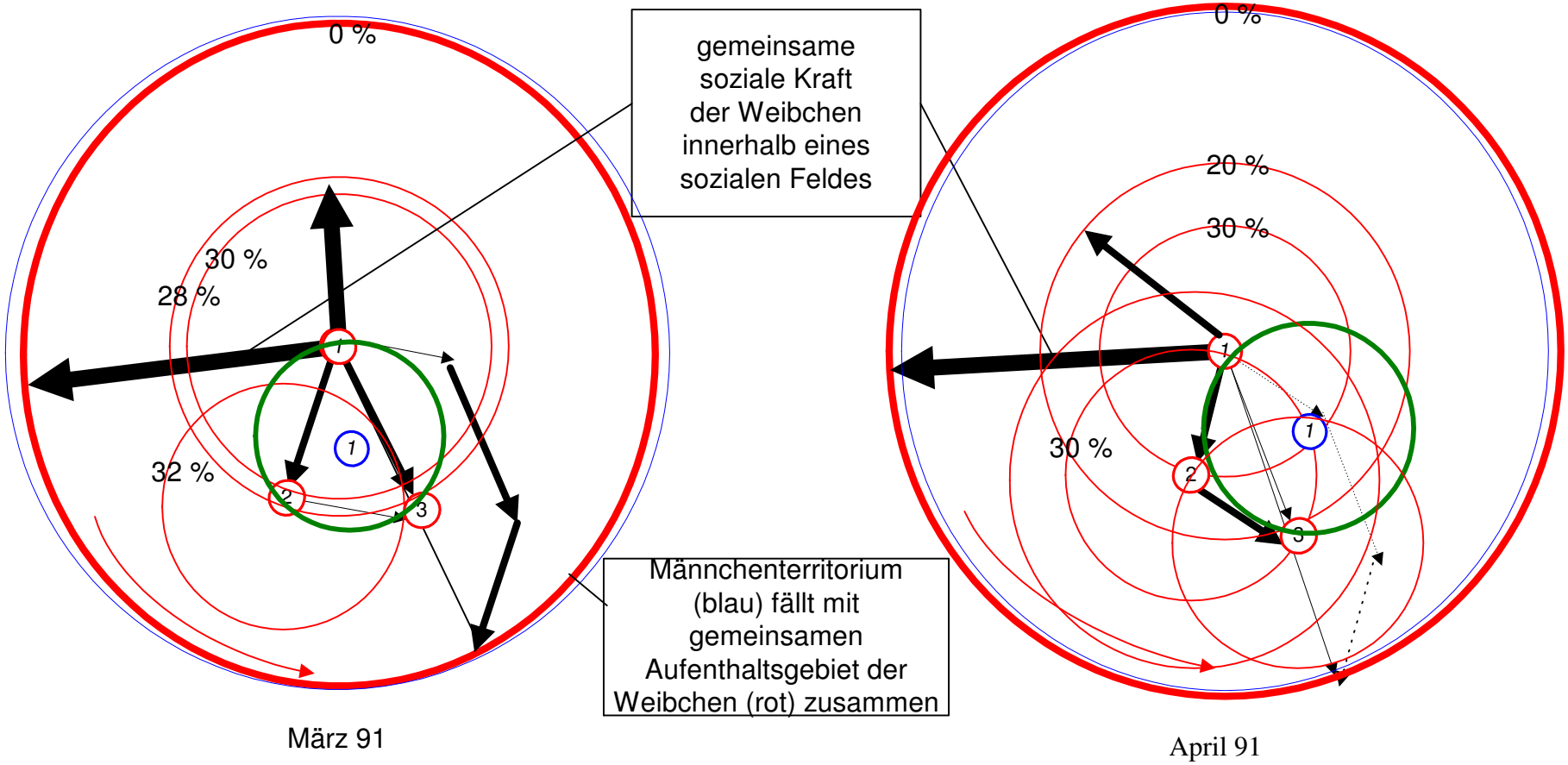
So nehmen bei sozialen Unstimmigkeiten selbst bei niedriger Dichte Weibchen mehr als den doppelten Raum mit weit verteilten Wurfbauen ein als wohl etablierte Gruppen (Abb. 142: disharmonische Gruppe: Zusammensetzung aus vier vormals dominanten Weibchen getrennter Gruppen; harmonische Gruppe, die sogar ein zusätzliches Jungtier in ihrer Gruppe integrierten). Unstimmigkeiten drücken sich darüber hinaus in der Aggression, den Aufenthaltshäufigkeiten, der Nähe der Wurfbaue, des reproduktiven Erfolges sowie in der Lebenszeit der Individuen aus.

D.h. der Raum eines gemeinsamen Aufenthaltsgebiets wird durch die Spannungen zwischen den Weibchen bestimmt, die sich aufgrund positiver und negativer Rückkopplungen in einer Hierarchie selbstorganisieren. Mit der Anzahl der Weibchen nimmt hierbei der beanspruchte Raum zu (Abb. 130 a). Es ist daher weniger die räumliche Vorgabe der Verteilung von Wurfbauen, als die Emergenz von relativer Sicherheit zwischen den Individuen der Weibchenhie-

rarchien, die den beanspruchten Raum zirkumpolar um die dominanten Weibchen aufspannt (Abb. 141 siehe rote Pfeile), sowie die Aufnahme von weiteren Individuen limitiert.

Exkurs: Das **soziales Kraftfeld als Effekt von Spannungssystemen (Abb. 141 u. 143)**: **Selbstorganisationsprozesse** des Aggressionsvermeidungssystems in linearen Hierarchien sind nicht im einzelnen durch die Randbedingungen der Umwelteinflüsse vorgegeben, sondern beruhen auf **Eigendynamik**. Soziale Sicherheit als **Emergenz** neuer Systemeigenschaften (bzw. von Selbstorganisationsprozessen) spielt hierbei die Rolle der **bindenden Kraft** innerhalb der Einheiten linearer Hierarchien, die durch Wechselwirkung des Aggressionsvermeidungssystem einer gewissen Anzahl von Individuen abgesättigt wird, die größer ist als die Wechselwirkung der Einheiten untereinander (**Randbildung**). So kann auch von einer räumlich psychosozialen Aufnahmekapazität eines **sozial dynamischen Kraftfeldes** gesprochen werden. Hierbei entspricht die **soziale Kraft** am ehesten einer Motivation zu Verhaltensänderungen, wie z.B. eine soziale Position herauszufordern, erteilte Aggressionen in Kauf zu nehmen und räumliche Distanzen zu unterschreiten (siehe Beispiel 142 u. Abb. 144). Die soziale Kraft (Motivation) spielt daher die Rolle der **psychischen Spannung**, die sich bei Verhaltensänderungen in erhöhten Corticosteronwerten ausdrückt (siehe Prozesse 5.5) oder im Gegensatz hierzu im Minimum einer Rangordnung gefangen bleibt. Bei erfolgter Verhaltensänderung wird die Spannung wiederum durch das Verhalten kompensiert, was mit einem Abfall der Corticosteronwerte einhergeht (siehe Abb. 128 u. Beispiele in Kap. 5.5). Die sozialen Felder bzw. sozialen Hierarchien können unterschiedliche Minima je nach den Widerständen (bzw. inneren Konflikten der widerstreitenden Motivationen) der Individuen besitzen. Demzufolge empfinden Individuen verschiedener Verhaltenstypen unterschiedliche Spannungen, was sich in unterschiedlichen Aggressionsvermeidungsdistanzen der Individuen sowie auch in **intraindividuellen stabilen Corticosteronprofilen** (Abb. 119) unabhängig von der sozialen Rolle des Ranges ausdrückt. Durch die Abhängigkeit der sozialen Kraft von den Wechselwirkungen der Individuen ist ein soziales Feld nicht einfach von außen vorgegeben. Vielmehr beeinflusst das Verhalten der Individuen die Gestalt des sozialen Feldes. Darüber hinaus müssen der **Einfluss der Geschichte** eines sozialen Prozesses als Gedächtniseffekte bzw. Erfahrungen in der **Lebensgeschichte der Individuen** berücksichtigt werden (siehe z.B. Abwanderung und sukzessive Rangerhöhung Abb. 123 oder Neuformation einer Weibchenhierarchie aus vormalig dominanten Weibchen Abb 125). Diese haben je nach ihrer Variabilität auf Dauer positive oder auch negative Folgen auf die Lebenszeit der Individuen.

Verschiebungen des Agressionsvermeidungssystems als Veränderungen von Feldvektoren. Das Aggressionsvermeidungssystem bezieht sich auf Wurfbaukonkurrenz aber auch auf innere Werte der emotionalen Befindlichkeit, aus der die soziale Sicherheit emergiert.



März 91

April 91

Weibchen Rang 2 und 3 akzeptieren sich und jagen sich kaum. Darum muß Rang 1 doppelt soviel Aggression pro Weibchen aufwenden, um einen 70 % kontaktfreien Raum innerhalb des gemeinsamen Aufenthaltgebietes (roter Kreis 0%) zu behaupten.
In dem man das Weibchen mit dem Rang 1 in die Mitte des gemeinsamen Aufenthaltsgebietes setzt und die Aggressions-distanzvektoren aufaddiert und zum absoluten Raum in Beziehung setzt, entspricht dies der gemeinsamen sozialen Kraft der Weibchen, die äquivalent ist mit der Kraft ihr Verhalten für eine Rangumkehr zu verändern.

Im April benötigt Rang 2 dieselbe Aggressionsfrequenz wie Rang 1, um einen 70 prozentigen kontaktfreien Wahrscheinlichkeitsraum zu behaupten. Die Spannung des Weibchen 1 wird auf das Weibchen 2 übertragen, das das Weibchen 3 vermehrt jagt. Distanzen und Aggresionen können somit als Winkelvektoren angegeben werden. Diese repräsentieren individuelle sowohl Dispersionräume als auch Widerstände.

Dies resultiert in mehr Hüteverhalten & Mobilität des Männchens, um die Weibchen zusammenzuhalten (grüner Kreis).

Abb. 143

Auffallend ist, dass in der Regel Weibchen verschiedener Dominanzhierarchien (bzw. Gruppen) vollständig (räumlich und sozial) voneinander isoliert sind. Nur wenn bei abnehmender Dichte Männchen ihre Reviere vergrößerten und andere Gruppen übernehmen, fällt die Revierverteidigung auf die vormalig getrennten Weibchen zurück (Abb.142: siehe rote Pfeile). Je nach Stabilität der Dominanzbeziehung der vormals räumlich getrennten Weibchen wird das Revier vorwiegend vom dominanten oder subdominanten Weibchen verteidigt-

An einer bereits vorgestellten Gruppe (Abb. 139) soll dies am zeitlichen Verlauf verdeutlicht werden (Abb. 144). Wird eine soziale Position herausgefordert, kommt es zu einer nur geringen räumlichen Vermeidung (Abb. 144). Das rangerste Weibchen hält jedoch seine soziale Stellung über fast die gesamte Reproduktionsperiode durch ein hohes Aggressionspotential aufrecht (Abb. 144).

In einer stabilen Rangordnung hingegen vermeidet das rangniedrige Weibchen im Verlauf der Reproduktionsperiode zunehmende die Nähe des ranghohen Weibchens (Abb. 144), wodurch die Aggression der Dominanten gegenüber der Unterlegenen deutlich niedriger ist. (Abb. 144). Entsprechend verteidigt im ersten Fall das dominante Weibchen Reviergrenzen (Abb. 144) während im zweiten Fall die Revierverteidigung auf das subdominante Weibchen zurückfällt (Abb. 144).

Dem entsprechen die Corticosteron-Werte als Maß der sozialen Sicherheit: Der Corticosteronspiegel des dominanten Weibchens mit herausgeforderten Status liegt über die gesamte Reproduktionsperiode über dem des subdominanten Weibchens, während in der stabilen Dominanzbeziehung das Umgekehrte der Fall ist. Besonders eindrucksvoll zeigen sich aber die Konsequenzen der Stabilität sozialer Beziehungen in den Überlebendaten: Im ersten Fall überlebt die Rangzweite im zweiten Fall die Rangerste bis zur nächsten Reproduktionsperiode.

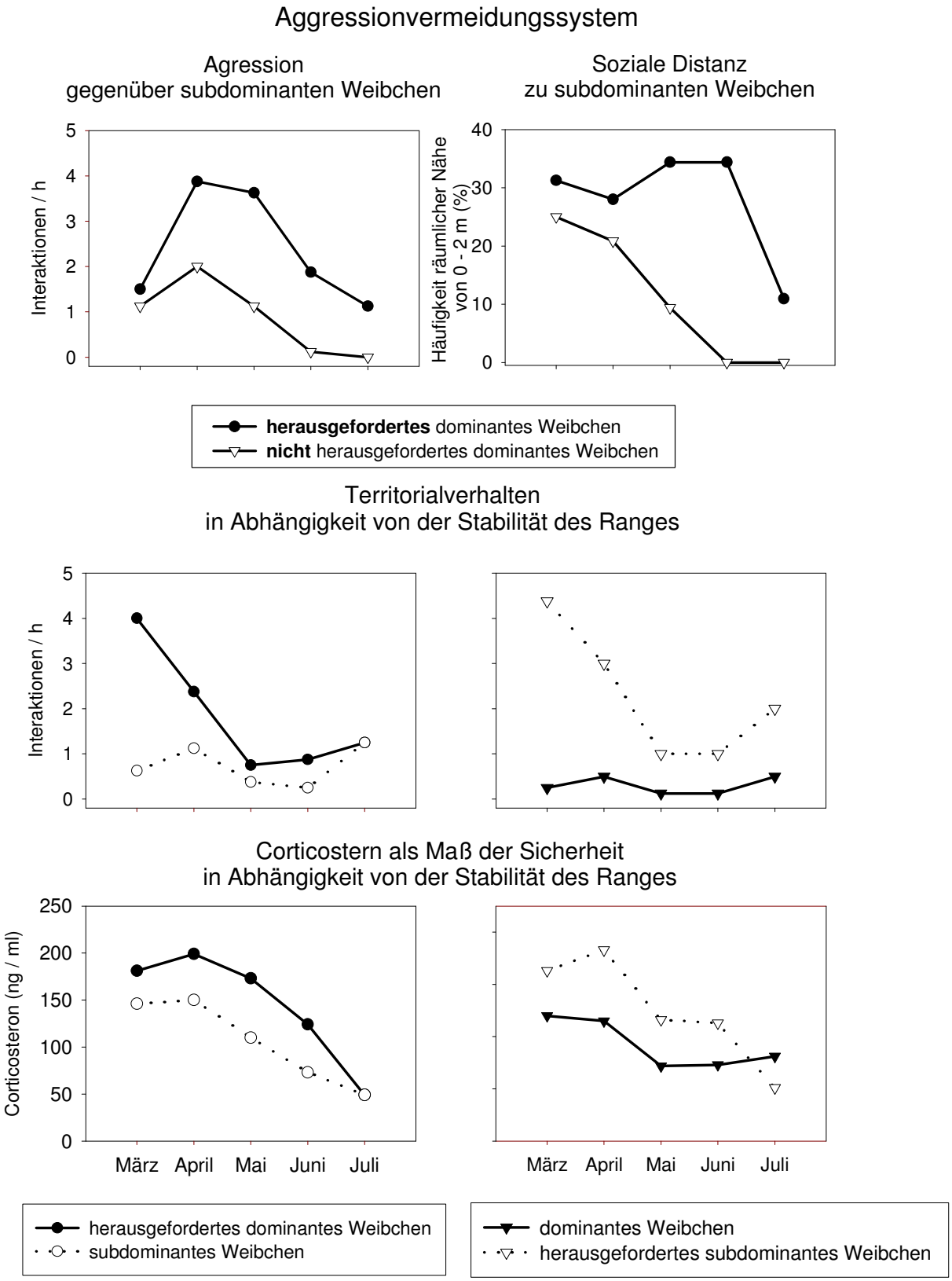


Abb. 144: Soziale Akzeptanz und Herausforderung des sozialen Status

In Gruppen in denen Rang und Rolle zusammenfällt (harmonische Gruppen) bzw. die soziale Stellung mit einer Akzeptanz einhergeht, reproduzieren sich ranghohe und rangniedrige Weib

chen in etwa gleich gut mit etwa 15 entwöhnten Jungtieren pro Reproduktionsperiode. Generell reproduzieren sich jedoch ranghohe Weibchen besser als rangniedrige.

In disharmonischen Gruppen, in denen der Rang in Frage gestellt wird, hatten die Weibchen rang- und dichteunabhängig einen niedrigeren Reproduktionserfolg (Abb. 145)

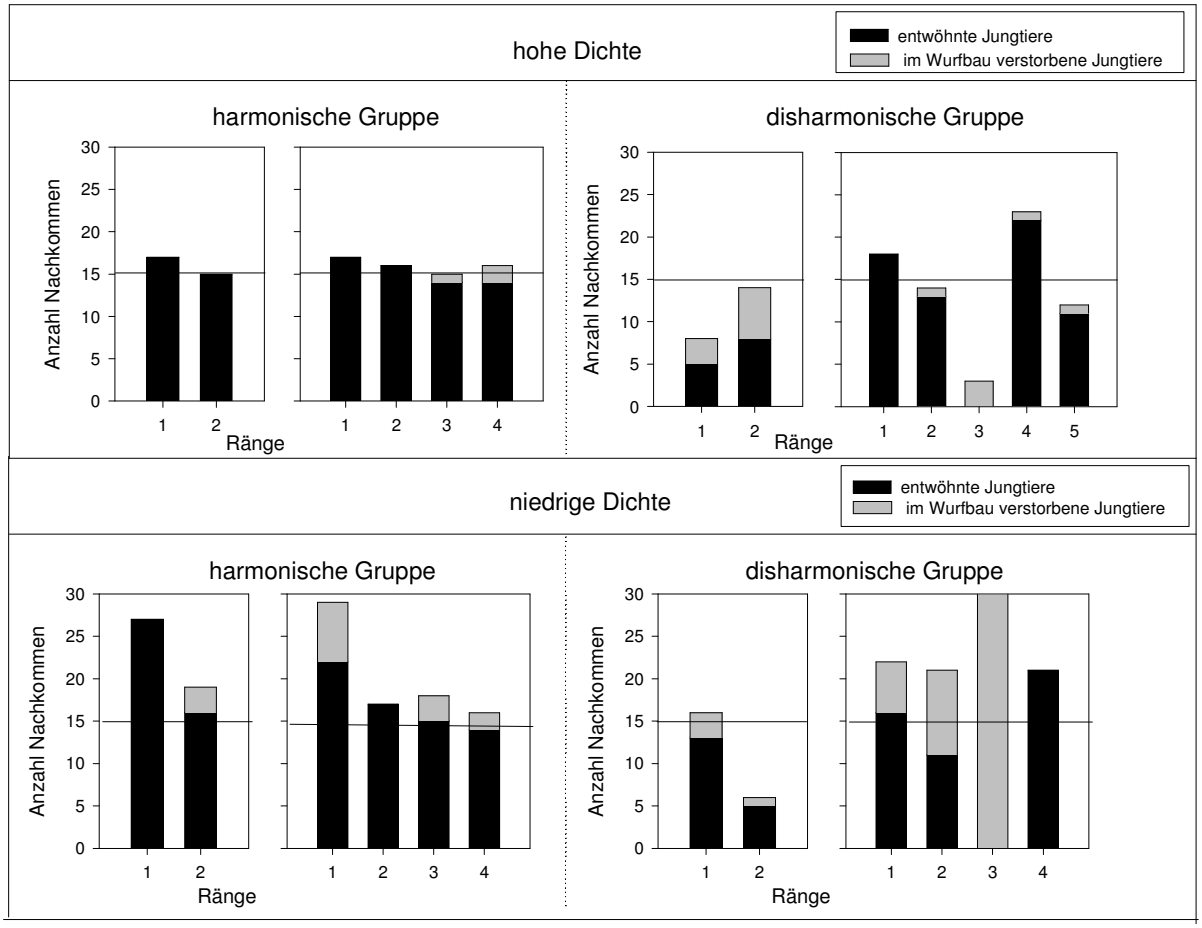


Abb. 145 Reproduktionserfolg in Abhängigkeit von der Harmonie weiblicher Dominanzhierarchien

Exkurs II Geschlechtsspezifische Spannungssysteme der Weibchen (Abb. 146)

Zum einen können Corticosteronprofile als gemittelte Werte über eine Reproduktionsperiode als Maß für die Stabilität und Sicherheit von Dominanzbeziehungen herangezogen werden. Zum anderen können innerhalb eines **dynamischen sozialen Feldes** in Abhängigkeit von den individuellen **Widerständen** (bzw. **persönlichen Resistenzen**) hierarchischer Beziehungen als **Spannungssysteme** begriffen werden. Diese drücken sich im Verlauf und den Abhängigkeiten von Corticosteronprofilen der Individuen einer Hierarchie während einer Reproduktionsperiode (und darüber hinaus) aus. So kann das häufige Unterschreiten der persönlichen

Indiviidualdistanz die „**empfundene Handlungsfreiheit“** des dominanten oder subdominanten Tieres einschränken und **Reaktanz** („Trotzreaktionen“) auslösen, die in dem Beispiel der Untergruppe A in erhöhter Aggression des dominanten oder Nichteinhalten des Individualabstandes des subdominanten Weibchens resultiert. Genau die umgekehrten Verhältnisse bestehen in der Untergruppe B, in der die Widerstände eher bei dem subdominanten Weibchen liegen und zu finden sind. Diese Spannungssysteme sind besonders stark zu Beginn der Reproduktionsperiode exprimiert, die mit der Lokalisierung und Sicherung eines Wurfplatzes (**Ressourcenorientierung**) einhergeht. Im weiteren Verlauf der Reproduktionsperiode kann die **relative Akzeptanz der Rang- und Rollenbeziehung** zu einer Reduktion der Aggression, einem Einhalten der Individualdistanz sowie zu einer Erniedrigung der Corticosteronprofile führen. Die Häufigkeitsverteilung des Aufenthalts in der persönlichen Distanz zweier oder mehrerer Individuen in Abhängigkeit von der empfangenen bzw. ausgeteilten Aggression kann darüber hinaus als **Referenz der Selbstorientierung,** der **Sicherheit** und des **Selbstvertrauens** von Individuen verstanden werden, die in **gegenseitiger Rückkopplung** zueinander stehen. Mit zunehmender Selbstsicherheit nehmen die passiven Verhaltensweisen relativ zu den aktiven ab und können letztendlich nach einem Lernprozess (im Idealfall) **in gegenseitiger Toleranz** und völligem Abklingen der (inneren und äußeren) Aggressionen resultieren. Damit einhergehend wird die Kapazität der Nebennierenrinde angepaßt. Das heißt: **Psychosoziale Veränderungen** und **Wahrnehmungen** derselben als auch **individuelle Befindlichkeiten des Selbstvertrauens** können den Belastungszustand eines Individuums vermindern und so sein Wohlergehen verbessern.

Konfliktlösungen (Abb. 147)

Je nach individuellen Unterschieden kann unterschiedliches Selbstvertrauen zu einer **relativen Respektierung** des individuellen Abstandes und zu folgenden Konfliktlösungen führen:

a) **kleinerer gemeinsamer Interferenzraum** (**Konsens**) mit einem gemeinsamen oder nahen Wurfbau und Wurfkammer oder

b) getrennte räumlich entfernte Wurfbaue und räumlichen Vermeidung (**Kompromisse**)

c) bei **Nichtrespektierung Abwanderung** oder einer **Eskalation der Aggressionen**, die vom Jagen und Vermeiden in **Kämpfen und Unterordnung** resultieren kann.

Zudem wird der Raum neben den Spannungssystemen **(soziale Sicherheit und Konkurrenz)** innerhalb von Hierarchien durch die **Lokalisierung** von Wurfbauen gebunden (**Ortsbindung**) und gegenüber benachbarten Hierarchien durch Territorialverhalten räumlich **fixiert**. Die resultierenden Spannungszustände in Abhängigkeit von den **individuellen Widerständen** und damit **Konflikten** innerhalb von Hierarchien führen zu einer direkten oder indirekten **Delegation des Territorialverhaltens** der dominanten und / oder subdominanten Individuen. Das heißt mit anderen Worten: Es kommt zu einer **relativen Übertragung** der **inneren Konflikte** einer Hierarchie auf die **äußeren Konflikte** zwischen Hierarchien.

Konfliktlösungen innerhalb von Hierarchien lassen sich folgendermaßen skalieren:

a) **Konsens,** b) **Kompromiss,** c) **Delegation,** d) **Unterordnung,** e) **Vernichtung** und f) **Flucht**.

Konfliktlösungen zwischen Hierarchien einer Population drücken sich aus in

a) **Abwanderung** und **Integration** einzelner Individuen

b) **Untergruppenbildungen** und **Gruppenspaltungen**

c) **Neuzusammensetzungen** von Hierarchien aus älteren Weibchen (**Fusionen**) und **Neugründungen** von Weibchenhierarchien junger Weibchen.

Fazit

Soziale Dominanz beruht auf Kontrolle bzw. emotionaler Selbstregulation und Selbstsicherheit sowie der gewählten bzw. wählenden Beziehungspartnern, was sich auf die Lebenszeit und / oder die erfolgreiche Reproduktion der Individuen auswirkten. Diese kann in der Regel in großen Hierarchien besser als in kleinen bewältigt werden, in denen die Rollenverteilung nicht so stark ins Gewicht fallen muss, wodurch die Bewahrung ursprünglich räumlich getrennter Weibchenhierarchien in Untergruppen bei Reviervergrößerungen der Männchen besser zu verstehen ist. In harmonischen großen Gruppen kann dies mit einer Urbanisierung bzw. dem Zusammenschluss großer Wurfbausysteme einhergehen.

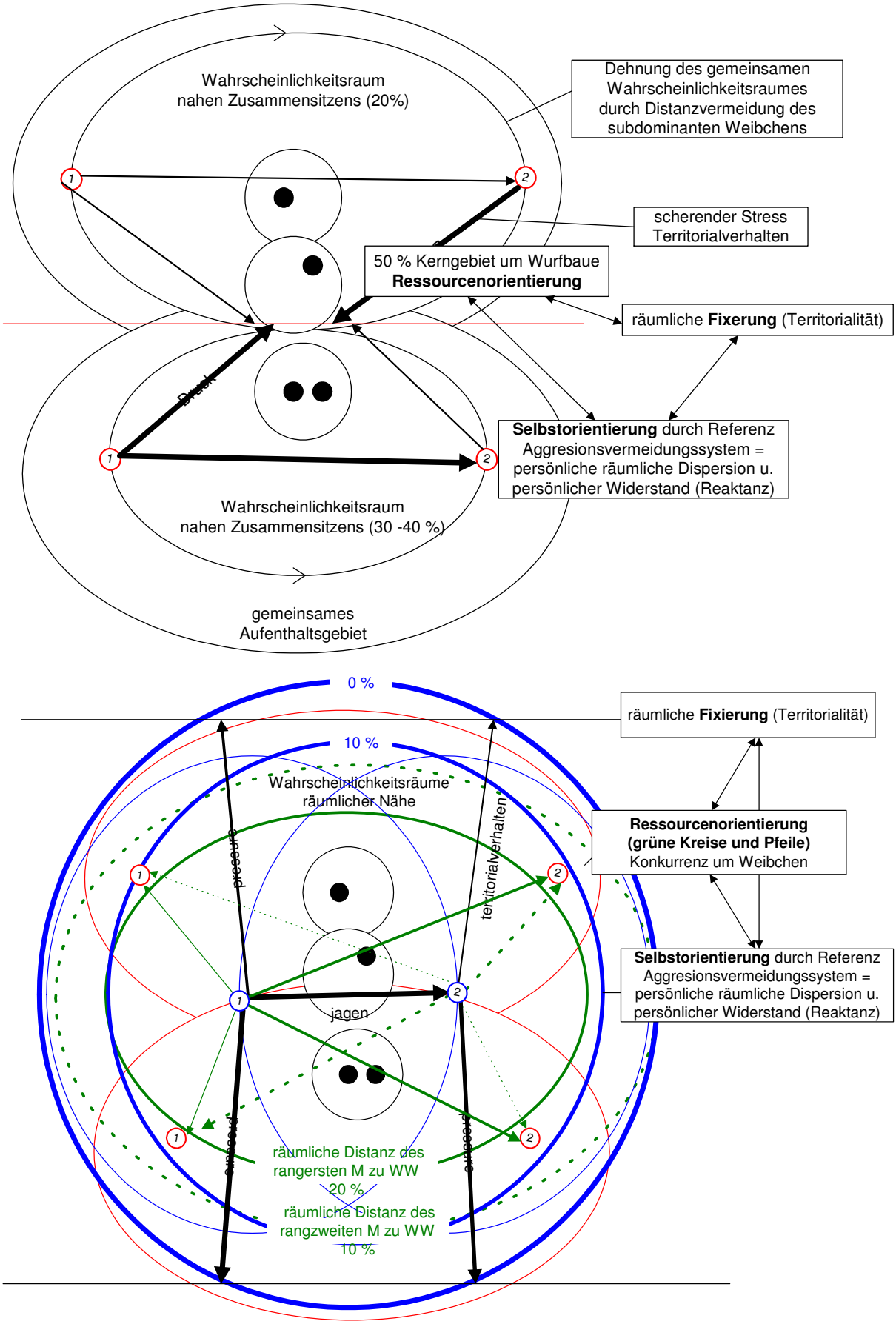


Abb. 146: Akzeptanz und Reaktanz sozialer geschlechtspezifischer Spannungssysteme

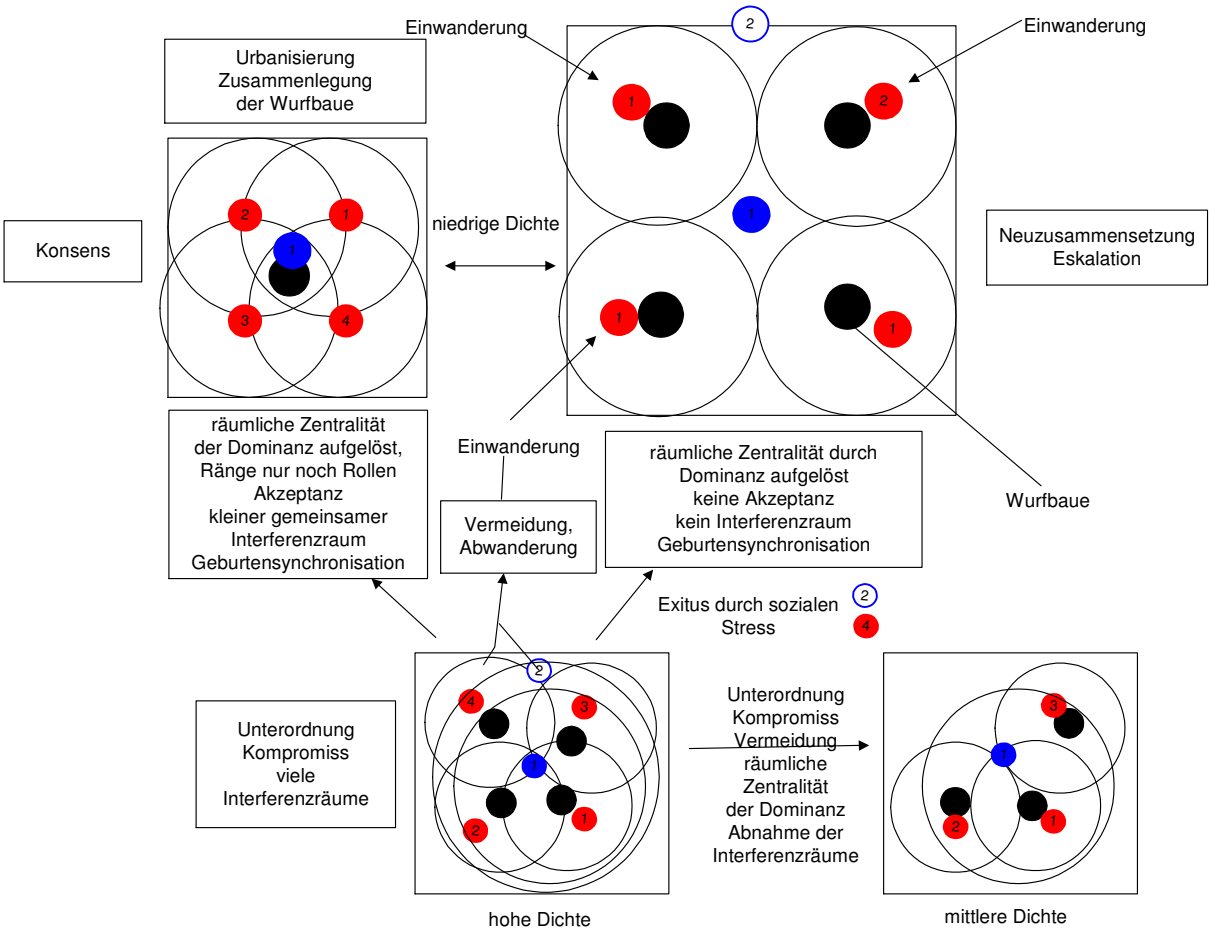
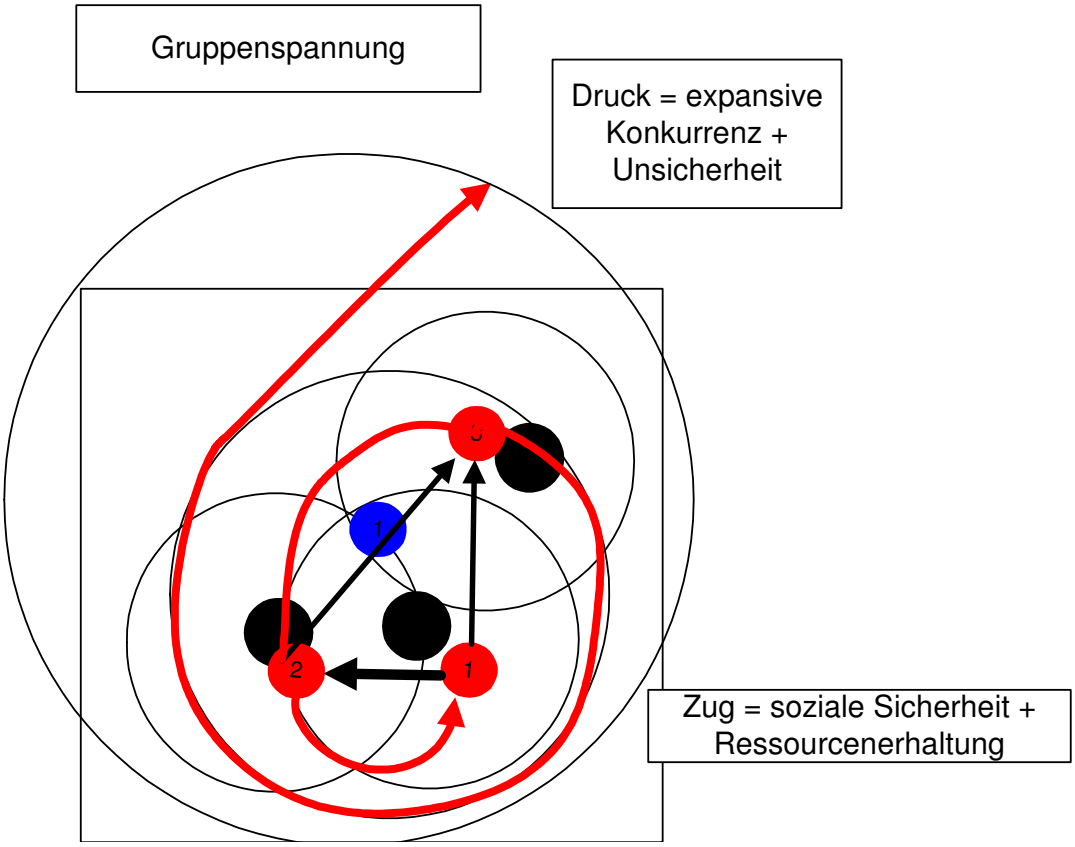


Abb. 147: Konfliktlösungen



6.2.2. Zusammenfassung

Das Aggressionsvermeidungssystem der Weibchen kann als eine zirkuläre Geschlossenheit von Ursache und Effekt des Aufbaus sowie des Abbaus einer Hierarchiestruktur als Regel basierendes (konstitutives) und Regel generierendes (evaluatives) System von Prozessen, die soziale Unsicherheit reduzieren, verstanden werden. Die relative Sicherheit innerhalb einer Hierarchie wird zur Ursache der **räumlichen Ausgrenzung von anderen Weibchen**, die durch gemeinsame ortsgebundene Aggression (Jagen > Parallellaufen) ritualisiert werden kann.

In Abhängigkeit von der Stabilität bzw. von herausgeforderten oder nicht herausgeforderten Rang- und Territorialbeziehungen spiegelt sich soziale Sicherheit a) im Corticosteronspiegel b) in der Geburtensynchronisation c) im Reproduktionserfolg sowie d) in der Lebenszeit der Weibchen wider.

Zentrifugale Kräfte der Dominanz als ein positiver Effekt des Selbstvertrauens werden durch das Nachlassen der Aggression sowie der Frequenz räumlicher Nähe im Verlauf einer Reproduktionsperiode sowie bei abnehmender Dichte bestätigt und schlägt sich in einer verlängerten Lebensdauer nieder.

Räumliche Zentralität der Dominanz ist somit sowohl ein Effekt der Selbstorganisation positiver Rückkopplungsprozesse von Aggression und räumlicher Nähe als auch endogener Spannungen. Dominanzbeziehungen können somit als eine relationale Emergenz der sozialen Sicherheit begriffen werden.

Konfliktlösungsmechanismen innerhalb von Hierarchien reichen von Kampf, Vermeidung, Unterordnung, Delegation bis hin zu Kompromissen (nahe Wurfbaue) und der Zusammenlegung von Wurfbauen (einem Konsens). Hierbei werden Interferenzräume der Tiere in zunehmenden Maße reduziert und können in der Auflösung der räumlichen Zentralität der Dominanz enden. Die räumliche Zentralität kann aber auch durch Dominanz aufgelöst werden, indem die Wurfbaue in Abhängigkeit des persönlichen Raumes voneinander isoliert werden.

In Abhängigkeit von den Konfliktlösungen innerhalb von Hierarchien lässt sich daher von Gruppenspannungen sprechen, die aus den relativen Gegenkräften von gewonnener Sicherheit und der Konkurrenz der einzelnen Individuen erzeugt wird. Zentrifugale und zentripetale Gleichgewichtskräfte innerhalb von Hierarchien lassen sich sowohl als Vektoren aus den Beziehungen der Häufigkeit des Einhaltens individueller Distanz und Aggression als auch dem individuellen Mangel von Verhaltensalternativen ableiten. Resultierende zentrifugale Kräfte können daher als sozialer Druck verstanden werden.

6.2.3 Integration der sozialen Dominanz von Männchen und der räumlichen Struktur

Ein komplementärer Rückkopplungsmechanismus eines Aggressionsvermeidungssystems organisiert die Dominanzbeziehungen der Männchen (Abb. 141 u. 145: Mechanismus und Abb. 148: Soziogramme). Zusätzlich zu der räumlichen Zentralität der Dominanz als Folge der Rangdifferenzierung werden Männchen einerseits durch die nahe räumliche Verteilung einer hohen Anzahl von Weibchen angezogen. Andererseits versuchen sie Weibchen an sich zu binden, indem sie sich häufig in räumlicher Nähe derselben aufhalten, sie aktiv hüten und umwerben (Abb. 149). D.h. Männchen und Weibchen haben einen gegenseitigen zentripetalen Effekt, der im Gleichgewicht der zentrifugalen Kräfte der räumlichen Vermeidung von gleichgeschlechtlicher Aggression steht. Die Attraktion einer hohen Anzahl von Weibchen reduziert bei hoher Dichte die Möglichkeit des völligen Ausschlusses weiterer Männchen. Die Aggressionsinteraktionen zwischen Männchen sind jedoch doppelt so häufig und intensiv wie bei den Weibchen, was ausgeglichen wird durch eine höhere Distanzvermeidungsfrequenz (siehe Kap 3.1 und Abb. 31,36 u. 39). Zudem wird in Abhängigkeit von der Aggression, die auf das subdominante Männchen wirkt, ein Teil der territorialen Aktivitäten auf das subdominante Männchen übertragen (Abb. 134 a u. 146). Ähnlich wie bei den Weibchen wird die relative Sicherheit innerhalb von Männchenhierarchien die Ursache des Ausschlusses weiterer Männchen. Dies induziert ein globales Netzwerk territorialer Beziehungen von Männchen (Abb. 148), die die Weibchenhierarchien voneinander isolieren. Lokal werden subdominante Männchen durch die zentrifugalen Kräfte des Agressionsvermeidungssystem teilweise vom Zugang zu Weibchen ausgeschlossen.

Zentrifugale und zentripetale Kräfte sind in den Soziogrammen der Männchenbeziehung als Aggressionspfeile und Distanzen der Männchen zueinander eingezeichnet. In den Soziogrammen (Abb. 148) sind die Dominanzbeziehungen der Männchen der Population dargestellt, die sich lokal in der unidirektionalen Verteilung der Aggression und in der globalen Vernetzung des bidirektionalen Territorialverhaltens ausdrücken. Abstände der Männchen in den Soziogrammen entsprechen den festgestellten Häufigkeiten, die sich die Männchen einer Dominanzhierarchie in räumlicher Nähe zueinander aufhalten (unabhängig vom Ort innerhalb eines gemeinsamen Reviers). Positionen der Männchen werden zudem durch die räumlichen Soziokonfigurationen der einzelnen Weibchenhierarchien bestimmt und geben die Aufenthaltshäufigkeiten in räumlicher Nähe der Männchen zu den Weibchen an (Abb. 149).

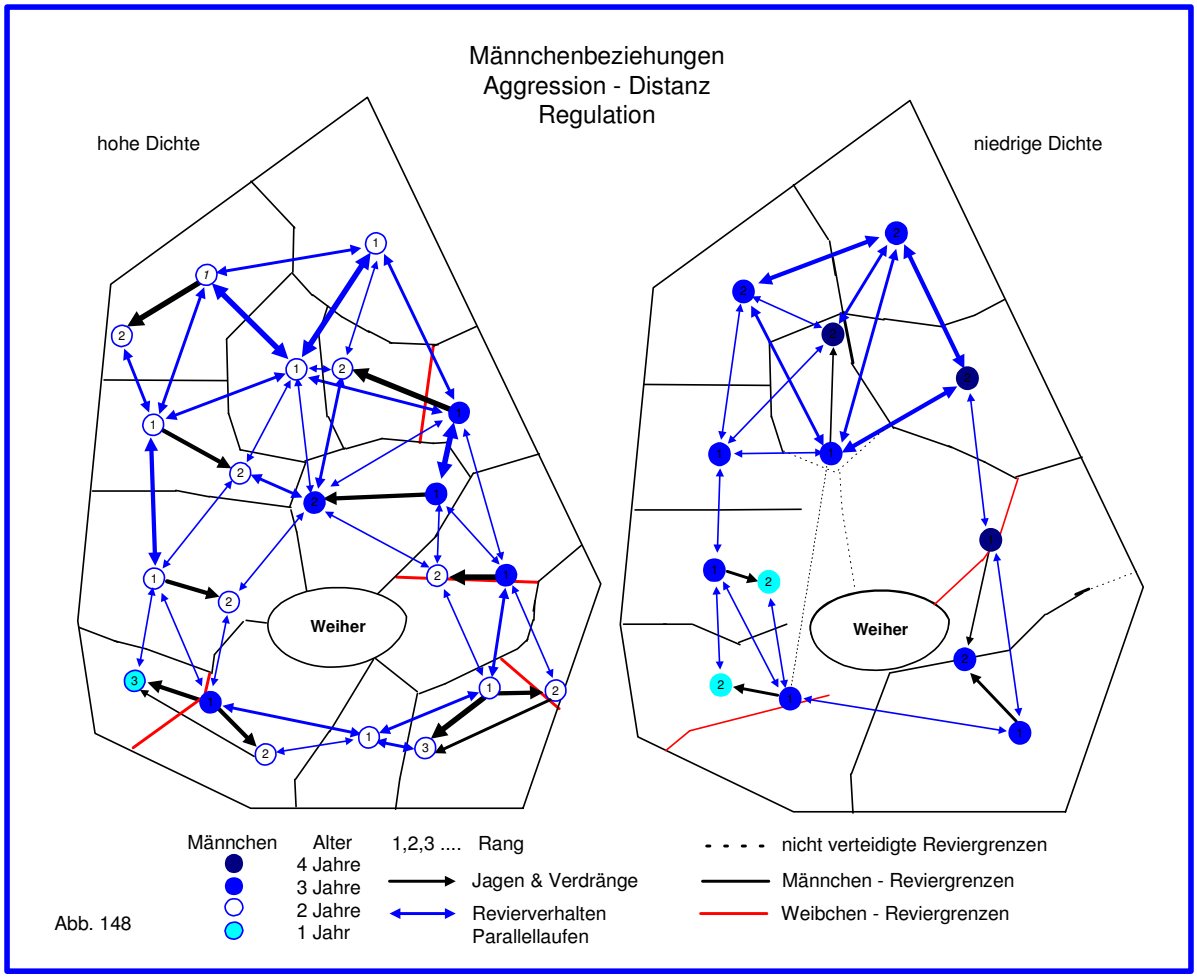


Abb. 148

Lokale Konkurrenz (bindende und nicht bindende Relationen) der Männchen um Weibchen fallen über positive Rückkopplungsmechanismen eines **Aggressionsvermeidungssystems** mit der Hierarchienbildung zusammen. Das Aggressionsvermeidungssystem der Männchen kann als eine zirkuläre Geschlossenheit von Ursache und Effekt des Aufbaus sowie des Abbaus einer Hierarchiestruktur als Regel basierendes (konstitutives) und Regel generierendes (evaluatives) System von Prozessen, die soziale Unsicherheit reduzieren, verstanden werden. Ein Effekt, der relativen Sicherheit innerhalb einer Hierarchie wird zur Ursache der **räumlichen Ausgrenzung von weiteren Männchen**, die durch gemeinsame ortsgebundene Aggression, wie Parallellaufen ritualisiert werden kann.

In Abhängigkeit von der Stabilität bzw. von herausgeforderten oder nicht herausgeforderten Rang- und Territorialbeziehungen spiegelt sich soziale Sicherheit a) im Zugang zu Weibchen, b) in den Corticosteronprofilen und c) in der Lebensdauer der Männchen wider.

Zentrifugale Kräfte der Dominanz als ein positiver Effekt des Selbstvertrauens werden sowohl durch das Nachlassen der Aggression sowie der Frequenz räumlicher Nähe im Verlauf einer Reproduktionsperiode und durch Reviervergrößerungen bei abnehmender Dichte bestätigt.

Räumliche Zentralität der Dominanz ist somit ein Effekt der Selbstorganisation positiver Rückkopplungsprozesse von Aggression und räumlicher Nähe als auch endogener Spannungen. Dominanz- sowie Territorialbeziehungen der Männchen können somit als eine relationale Emergenz der sozialen Sicherheit begriffen werden. Darüber hinaus werden die Aufenthalte der Männchen durch die Soziokonfigurationen benachbarter-Weibchenhierarchien bestimmt, die die zentripetale Integrität gemischtgeschlechtlicher Gruppen bei hoher Dichte verstärken können.

6.2.4. Hierarchien, Bindungen und Partnerwahl

Zugang von subdominanten Männchen zu niederrangigen Weibchen sind das Ergebnis der Aggressionsvermeidungsregulation innerhalb von Männchen- und Weibchenhierarchien. Nur im Falle der Reviererweiterungen von dominanten Männchen durch die Übernahme anderer Gruppen, die mit der Etablierung neuer Dominanzbeziehung begleitet war, bekamen subdominante Männchen sogar Zugang zu hochrangigen Weibchen (siehe Beispiele Abb. 139 u. 140). Dies wird hauptsächlich verursacht durch die unterschiedliche räumlichen Verteilung der Weibchen aufgrund der Bewahrung ihrer ehemaligen getrennten Weibchenhierarchien, indem sie selber territorial werden (Abb.) Jedoch auch in diesen Fällen ist der Zugang zu den Weibchen für die subdominanten Männchen limitiert.

Weibchen können jedoch Präferenzen für dominante Männchen haben bzw. entwickeln, wie das zeitweise Folgen der Weibchen eines dominanten Männchens belegt. Dieses Männchen kontrollierte zwei räumliche getrennte Reviere bei niedriger Dichte (Abb. 149).

Bei hoher Dichte wurde zudem eine aktive Präferenz eines Weibchens für ein dominantes Männchen gezeigt, was sich durch häufiges Werbeverhalten wie Umkreisen, Anharnen und Aufreiten ausdrückte. Dieses Weibchen integrierte sich auf diesem Wege in einer neuen Gruppen mit 3 weiteren Weibchen und wurde im folgenden Jahr hochrangig (erster Rang).

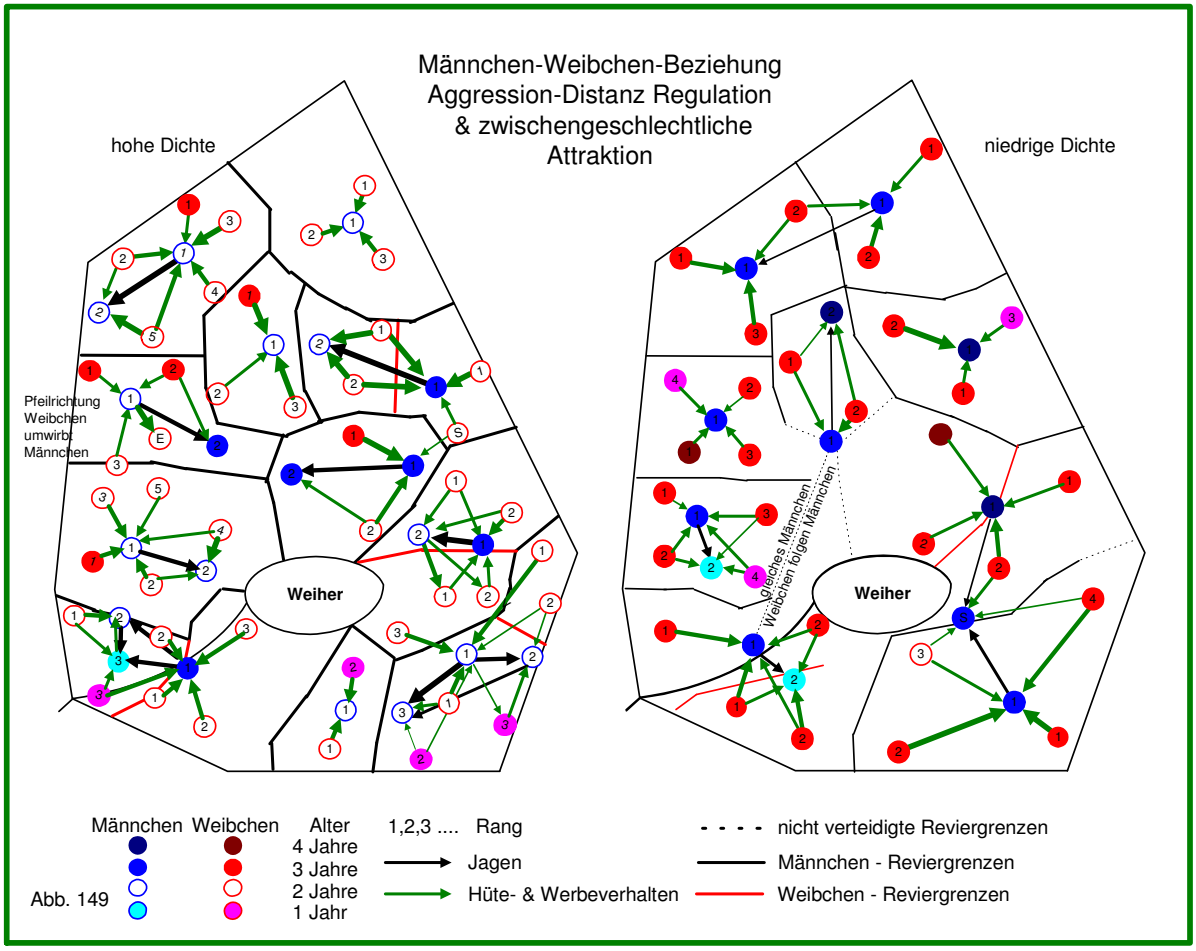


Abb. 149

Präferenzen der Männchen für Weibchen sind hauptsächlich Seiteneffekte geschlechtsspezifischer asymmetrischer Konkurrenz; Weibchen können jedoch in Abhängigkeit von den Populationsbedingungen Präferenzen für bestimmte dominante Männchen zeigen.

Konfliktlösungsmechanismen drücken sich in der Bildung von Dominanzbeziehungen aus, aber auch als Kompromiss und Konsensbildungen benachbarter Reviernachbarn (siehe hierzu auch synchrone und zeitversetzte Reviervergrößerung und –verkleinerung (Kap. 4: Männchenprozesse).

6.3. Komplexität des sozialen Netzes

Als ein Maß der Komplexität des sozialen Netzes kann die Anzahl der Beziehungen benützt werden. Durch die Bildung eines sozialen Netzes in Gruppen wird die Komplexität der möglichen Beziehungen innerhalb der Population reduziert**.** Die Anzahl der zwischengeschlechtlichen Beziehungen ist dichteunabhängig, während die Abnahme der geschlechtspezifischen Beziehungen dichtabhängig verläuft (Abb. 150).

Die Abnahme der Anzahl geschlechtspezifischer Beziehungen verläuft nicht linear, aufgrund

a) der positiven (selbst verstärkenden) Rückkopplungsprozesse der Dominanz innerhalb der Gruppen.
b) der antagonistischen Effekte der Reduktion territorialer Beziehungen der Männchen, die eine Territorialität der Weibchen induziert.

Bei abnehmender Dichte kompensieren Männchen den Zugang zu einer hohen Anzahl von Weibchen durch Reviererweiterungen (siehe auch Abb. 113). Dies stabilisiert global die Spannung und Integrität des sozialen Netzes der Männchen, während es lokal ursprünglich isolierte Weibchenhierarchien destabilisiert. Die früher getrennten Weibchen werden selber territorial oder integrieren sich in neuen instabilen Dominanzhierarchien.

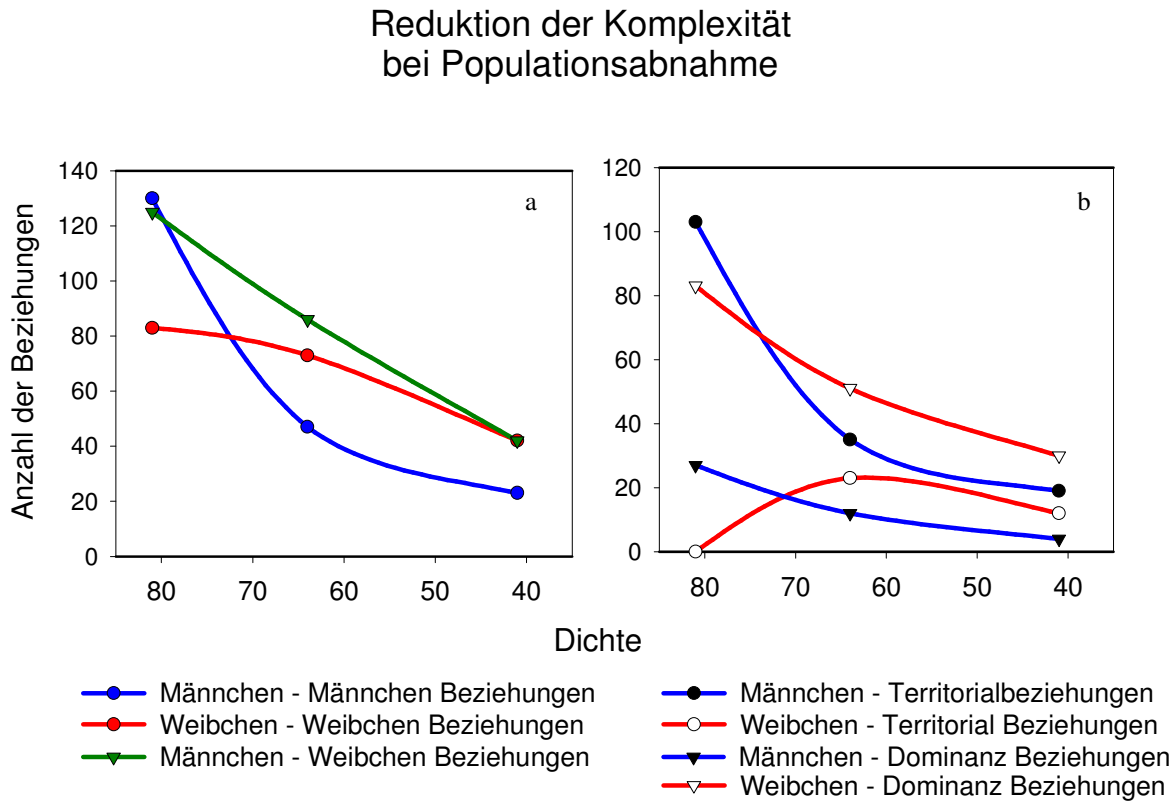


Abb. 150: Komplexität: a) nichtlineare Abnahme der Summe geschlechtsspezifischer Beziehungen und nichtlineare Abnahme der Summe zwischengeschlechtlicher Beziehungen der Population bei Dichteabnahme b) Auftrennung der Anzahl der geschlechtspezifischen Beziehungen in Dominanz und Territorialbeziehungen

6.4 Zusammenfassung

Strukturell-funktionale soziale Mechanismen selbstorganisieren die horizontale Vernetzung der Population in unterschiedlich große und zusammengesetzte Gruppen.

Funktional ist die Sozialstruktur das Ergebnis der lokalen Konkurrenz der Männchen um Weibchen und der lokalen Konkurrenz der Weibchen um Wurfbaue.

Das Sozialsystem lässt sich aber nicht rein funktionell einem genetischen determinierten Paarungssystem unterordnen bzw. auf die ökonomische Effizienz der Ressourcenausnutzung von Wurfbauen oder Nahrung reduzieren. Vielmehr bestimmen innerhalb einer Population endogene Mechanismen der Sicherheit und Befindlichkeit von Individuen die Selbstorganisation in soziale Gruppen. Sie sind das Ergebnis zentrifugaler Kräfte positiver Rückkopplungsprozesse eines Aggressionsvermeidungssystems sowie der zentripetalen Bindungskräfte von Wurfbauen und Paarungspartnern. Die Geschlossenheit in gemischtgeschlechtlichen Gruppen emergiert sowohl aus dem Gleichgewicht der geschlechtspezifischen Konkurrenz innerhalb und zwischen den Gruppen als auch aus den Konfliktlösungsmechanismen der Organisation in Hierarchien.

Konfliktlösungsmechanismen drücken sich als Zustand in der Unterordnung einer begrenzten Anzahl von subdominanten Tiere aus, die sich zirkumpolar in Abhängigkeit von der Stabilität der Hierarchien räumlich um ranghohe Tiere anordnen. Eine Stabilität sozialer Hierarchien kann als Akzeptanz des Einhaltens eines psychosozialen Abstandes verstanden werden, die sich konkret in topologischen geometrischen Kräftegleichgewichten exprimiert.

Individuelle Unterschiede sozialer Dominanz lassen sich daher nicht als Konkurrenzfähigkeit rein physischer Eigenschaften, wie Körpergewicht oder Konstitution fassen, sondern sind Ausdruck der Selbstkontrolle und Konfliktfähigkeit, die von den Individuen in Interaktionen mit ihrer sozialen Umwelt erworben wird. Die soziale Komplexität wird limitiert durch die Größe der linearen (unidirektionalen) Rangordnung, in der eine Unterordnung psychisch realisierbar und für die Individuen emotional erträglich ist. Sie wird zudem begrenzt durch den Konsens und Kompromissfähigkeit bidirektionaler Beziehungen benachbarter Gruppenmitglieder im Gegengewicht zur Delegation des Territorialverhaltens als Ausdruck der Unterordnung oder Instabilität innerhalb von Dominanzhierarchien.

.

7. Lebensgeschichte, Nebennierenrinden-Aktivität und Demographie

7.1. Lebensgeschichte und NNR-Aktivität

Ein hoher sozialer Status kann über eine Vielzahl von Prozessen erreicht werden. Entscheidend für die Populationsregulation ist jedoch die Einbettung in die Lebensgeschichte der Tiere.

Zum einem kann die frühzeitige Integration in eine Gruppe ausschlaggebend für den zukünftigen sozialen Status sein (siehe auch Abb. 115 a). So nahmen innerhalb derselben Gruppen Männchen und Weibchen mit frühen Geburtsterminen in der Regel einen höheren Rang ein, als später geborene Individuen derselben Jahrgänge (Abb. 151 a). Der Unterschied lag im Durchschnitt bei knapp einem Monat (Abb. 151 b). Da dominante Weibchen sich besser und auch früher im Jahr reproduzierten als subdominante liegt, überlebten auch mehr Jungtiere derselben bis zur Geschlechtsreife (Abb. 151 c).

Eine Schlüsselstelle für die Fluktuationen der Population ist der Zusammenhang zwischen der Mortalität bzw. der Lebensdauer von Mehrjährigen und ihrem sozialen Status: Tiere, die bis zu ihrem 2ten Lebensjahr eine ranghohe Position erreichten, lebten länger als subdominante (Abb. 152 d - e). Zudem wird die Anzahl der dominanten Positionen durch die Revierweiterung älterer etablierter dominanter Männchen reduziert, während bei älteren etablierten Weibchen der an den Raum gekoppelte Dominanzanspruch wächst und durch Untergruppenbildung bewahrt wird.

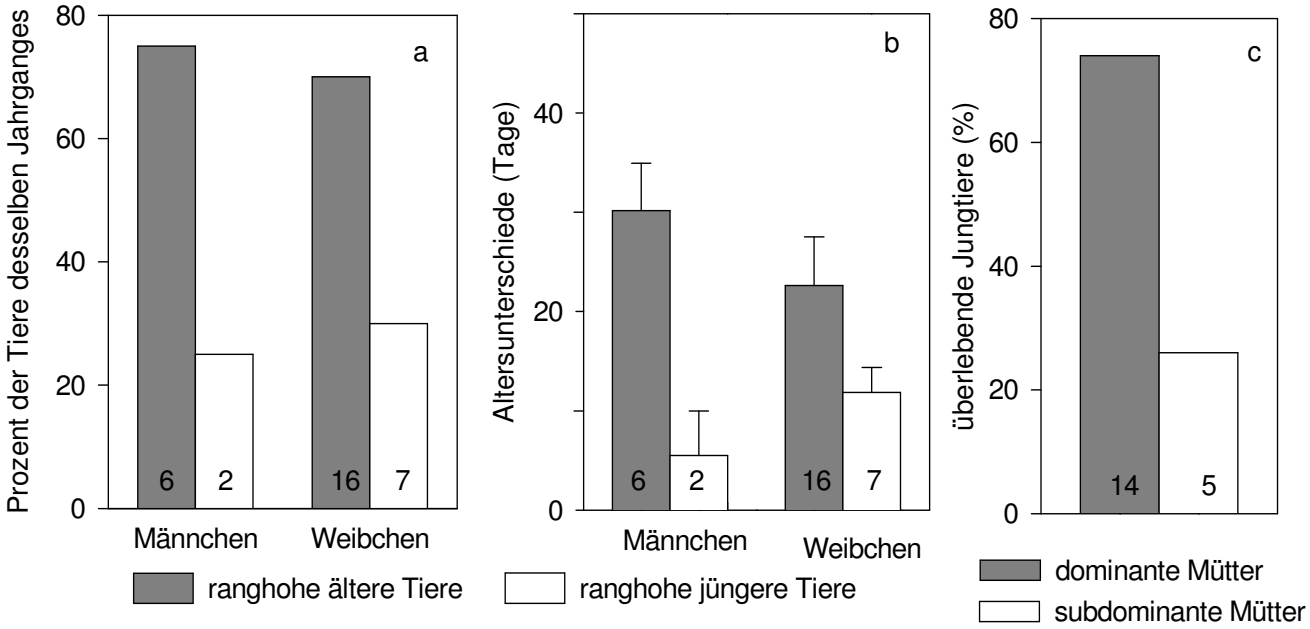
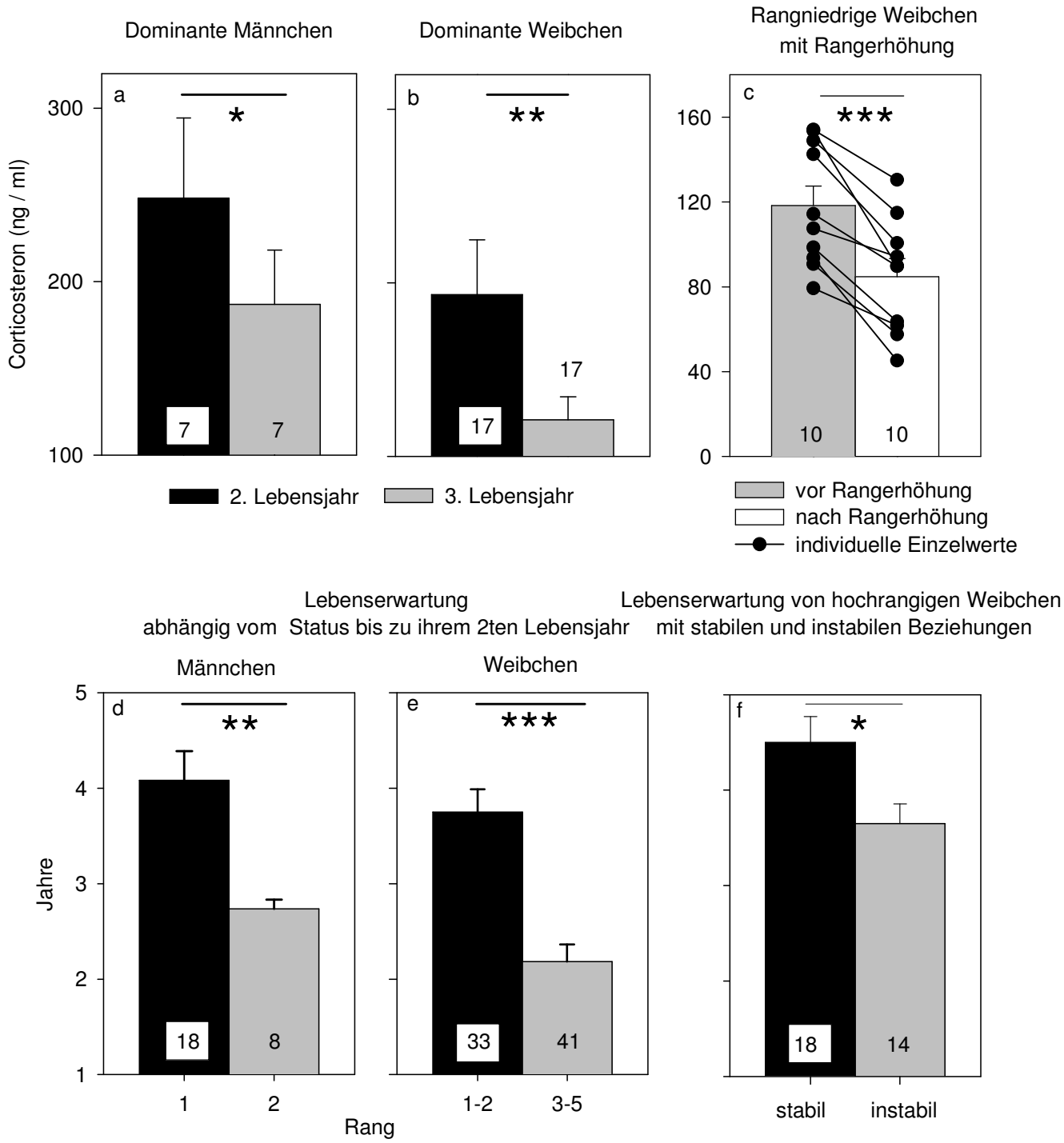


Abb. 151 Einfluss des Geburtstermins: a) Einfluss des Geburtstermins auf den sozialen Status von Gruppentieren derselben Jahrgänge 1988 und 1989 (1990 – 1992 integrierten sich keine Jungtiere in derselben Gruppe). b) Durchschnittliche Altersunterschiede; M + SE. c) Rangabhängige Fitness der Weibchen (1990 - 1992) von 19 überlebenden Jungtiere bis zur Geschlechtsreife



.

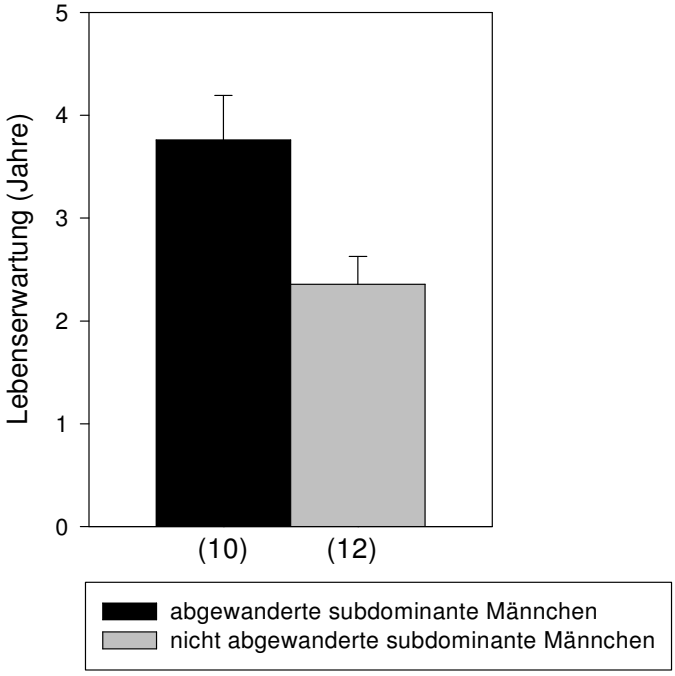
Abb. 152 a –f: Lebenserwartung und Corticosteronwerte: a – c) individuelle Corticosteronwerte M + SE; Wilcoxon Paar Test; a-b) Vergleich zu Beginn der Reproduktionsperiode im März; c) Mittelwerte der Corticosteronwerte von Weibchen einer Reproduktionsperiode vor und nach einer Rangerhöhung (es gehen jeweils 30 vergleichbare Monatswerte für jedes Jahr ein, mindestens 2 für jedes Tier); d –f) Lebenserwartung. M + SE: Mann - Whitney U-Test. Zahlen in den Säulen geben die Anzahl der Individuen an.

Die längere Lebenserwartung von hochrangigen Tieren war von einer Reduktion des individuellen Corticosteronsspiegels vom zweiten zum dritten Lebensjahr zum Zeitpunkt der Konsolidie-

rung von Gruppen im März begleitet (Abb. 152 a - b). Eine Verbesserung des sozialen Status der Weibchen bewirkte eine durchschnittliche Erniedrigung der Corticosteronwerte über die gesamte Reproduktionsperiode (Abb. 152 c).

Auflösung von Untergruppen und Neuformation von Weibchengruppen hingegen reduzierte die Anzahl der Weibchengruppen, destabilisierte das Sozialsystem im allgemeinen und reduzierte die Lebenserwartung älterer hochrangiger Weibchen. Hochrangige Weibchen mit stabilen Beziehungen hatten eine höhere Lebenserwartung (Abb. 152 f) als Weibchen mit instabilen Beziehungen (Rangsturz, Abwanderung und Einwanderung von Weibchen).

Männchen erreichten bei Populationsabnahme durch Abwanderung in der Regel einen hohen sozialen Status (Ersetzen eines verstorbenen benachbarten dominanten Männchens) und hatten eine höhere Lebenserwartung als ortstreue subdominante Männchen (Abb. 153).



	Abwanderer	Ortstreue
Subdominante	10	12
Dominante	7	0
Fisher exact	p = 0,016;	

Abb. 153: Lebenserwartung in Abhängigkeit von Abwanderung bzw. Ortstreue subdominanter Männchen und Erreichen einer neuen sozialen Position bei Populationsabnahme: M + SE; Mann – Whitney U-Test. Während von den 10 abgewanderten subdominanten Männchen 7 dominant wurden, behielten alle 12 ortstreuen subdomianten Männchen ihren Status bei.

Zudem konnten hochrangige Männchen und Weibchen im Winter bei Futterlimitation ihr Gewicht besser halten als niederrangige Tiere (Abb.154).

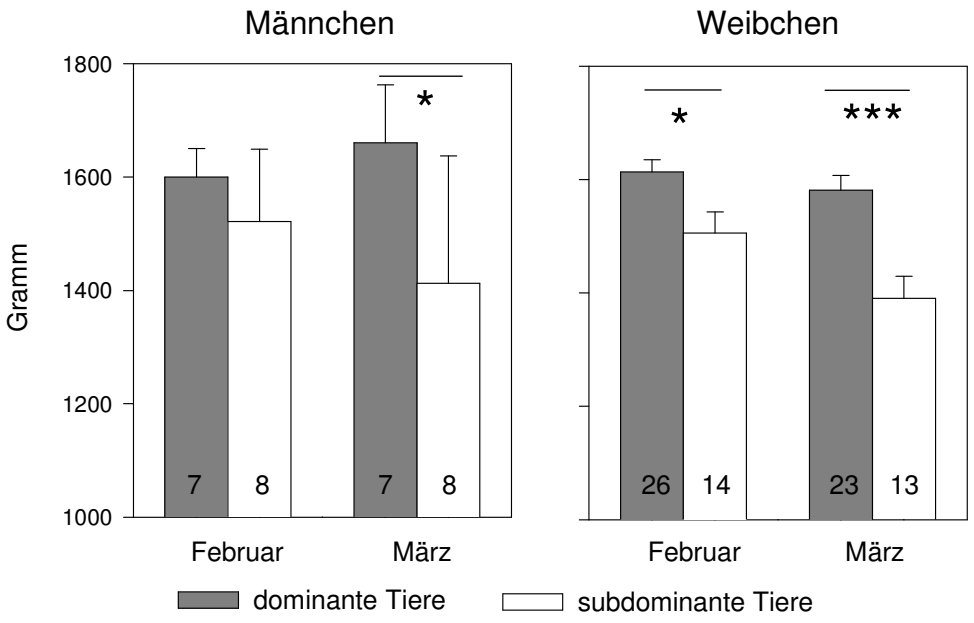


Abb. 154: Rangabhängige Körpergewichtsentwicklung bei Futterlimitation im Winter: M + SE; t-Test. Zahlen in den Säulen geben Anzahl Tiere an.

Vergleicht man die Mittelwerte der Corticosteronwerte von Tieren mit unterschiedlichem sozialem Status über die gesamte Dauer der Beziehung, so zeigen sich rangabhängige Unterschiede (Abb. 155 a, d-e). Rangabhängige Corticosteronwerte unterschieden sich aber nicht absolut (d.h. nicht trennbar, wenn als unabhängige Werte getestet), sondern ließen sich nur als abhängige (bzw. relativ zu den jeweiligen Beziehungspartnern) Werte voneinander unterscheiden. Der Corticosterontiter von rangniedrigen Männchen war dabei relativ zu den dominanten Männchen mit denen sie in Beziehung standen, um etwa 20 % höher (Abb. 155 a). Entsprechend lagen die Werte von rangniedrigen Weibchen (Rang 3 bis 5) im Mittel um 20 % höher als die der jeweiligen Weibchen, die ihnen überlegen waren (Rang 1 oder 2) (Abb. 155 d-e). Ranghohe Weibchen (Rang 1 und 2) einer Gruppe, die bis zum Ende der Untersuchung lebten, unterschieden sich hingegen nicht in ihren Corticosteronkonzentrationen (Abb. 155 b). Vergleicht man jedoch die Werte der ranghohen Weibchen verschiedener Gruppem (1 und 2ter Rang) bis zum Zeitpunkt des Todes des ersten der beiden, lagen die gemittelten Werte der verstorbenen Weibchen weit höher als die der Überlebenden (Abb. 155 c).

D.h. nicht der Rang per se definiert die Höhe der Nebennierenrindenaktivität, sondern die Ausprägung der sozialen Beziehungen, die sich in individuell unterschiedlichen sowie relativen rangabhängigen Corticosteronkonzentrationen und Lebenserwartungen widerspiegelt (wie schon in Kap. 5.5 gezeigt).

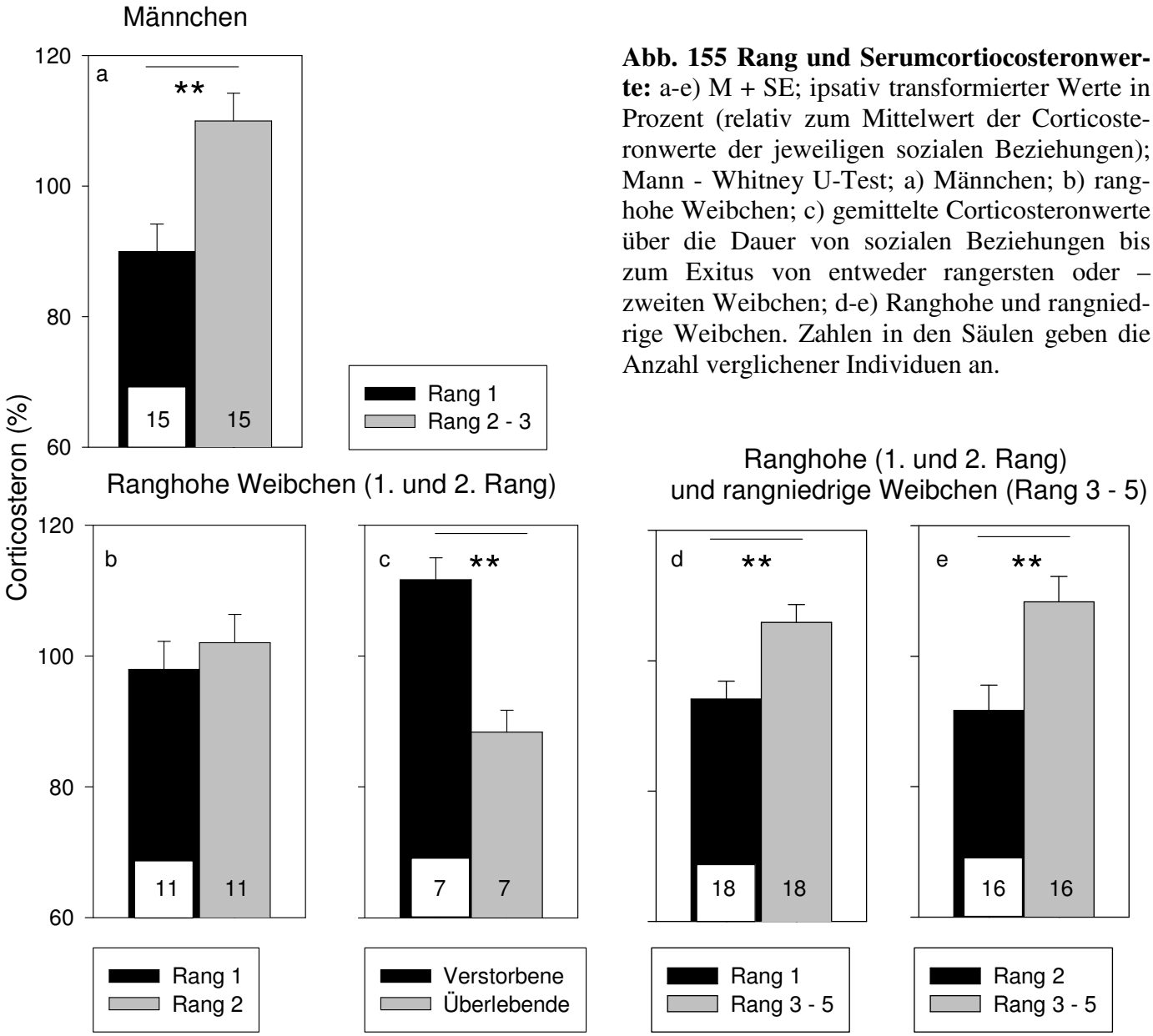


Abb. 155 Rang und Serumcortiocosteronwerte: a-e) M + SE; ipsativ transformierter Werte in Prozent (relativ zum Mittelwert der Corticosteronwerte der jeweiligen sozialen Beziehungen); Mann - Whitney U-Test; a) Männchen; b) ranghohe Weibchen; c) gemittelte Corticosteronwerte über die Dauer von sozialen Beziehungen bis zum Exitus von entweder rangersten oder – zweiten Weibchen; d-e) Ranghohe und rangniedrige Weibchen. Zahlen in den Säulen geben die Anzahl verglichener Individuen an.

7.2. Geschlechtsspezifische Life history Strategien und ihre demographische Auswirkungen

Die höhere Lebensdauer von dominanten Tieren und die in diesem Zusammenhang genannten Prozesse führten bei abnehmender Dichte innerhalb der Gruppen zu einer Akkumulation von älteren Tieren auf den hohen Rängen. Dies wurde begleitet von einer Abnahme der Anzahl und Größe von Gruppen (Abb.156). Geschlechtspezifische Dominanzhierarchien waren asymmetrisch hinsichtlich ihrer Größe. Die Geschlechterzusammensetzung der Population verschob sich bei abnehmender Dichte durch eine höhere Mortalitätsrate der Männchen zugunsten der Weibchen (mehr Weibchen pro Männchen).

Die Alterung der dominanten Tiere und ein instabileres Sozialsystem führten dann bei niedriger Dichte dazu, dass im nächsten Jahr wieder eine höhere Anzahl von Jungtieren überlebte.

Die jungen Männchen konnten sich jedoch zu Beginn der Reproduktionsperiode gegenüber älteren dominanten Männchen nicht behaupten und integrierten sich innerhalb der Gruppen als Subdominante oder vagabundierten zwischen den Territorien. Junge Weibchen waren hingegen auf alle Ränge verteilt, was auf Neugründungen von Gruppen und Rangstürze zurückzuführen war. Eine Verdopplung der Population führte über eine weitere Destabilisierung des Sozialsystems aufgrund der Alterung der dominanten Tieren sowie dem Exitus von Sozialpartnern (Lösungen von Strukturkopplungen wie Territoriumsgrenzen sowie von geschlechtspezifischen und zwischengeschlechtlichen Beziehungen) zur Neubildung von Territorien und damit einer Erhöhung ihrer Gesamtzahl.

Unterschiedliche Lebensdauer von hoch- und niederrangigen Tieren und der Wechsel von stabilen und instabilen Beziehungen führte so zu einer dichteabhängigen zeitverzögerte Populations-Wachstumsrate von 2 Jahren ($r = -0{,}84$; $p = 0{,}004$; $n = 9$ Jahre; siehe Kap. 1)

Dominante Tiere können somit bei sozial intakten Beziehungen die Population regulieren und eine Dichteabnahme bewirken. Eine Abnahme der Population ist daher funktionell in Abhängigkeit des sozialen Status unterhalb der Kapazitätsgrenze reguliert, während bei Alterung und instabiler Sozialstruktur die Zunahme numerisch nahe der sozialen Kapazitätsgrenze erfolgt, bis sich wieder ein Gleichgewicht der Konkurrenz innerhalb und zwischen den Gruppen ausbildet. Populationsfluktuationen sind daher ein Ergebnis unterschiedlicher Konkurrenzsituationen, die sich von einer „contest“ betonten (Abnahme der Population) zu einer „scrambled“ betonten Konkurrenz (Zunahme der Population) verschiebt (Abb. 157 u. Abb. 158).

7.3. Bedeutung der sozialen Ränge für die Populationsregulation

Der Verlauf der rangabhängigen Regulation innerhalb einer fünfjährigen Periode des Populationszyklus läßt sich in eine 2,5 jährige Phase der Dichtezunahme und einer entsprechend langen Zeit der Dichteabnahme unterteilen.

1. Bei **Dichtezunahme** versterben die Tiere rangunabhängig (Abb. 157 a). Hierbei wird durch Erhöhung der Gruppenanzahl die Sterblichkeitsrate der Subdominanten reduziert. Vergleicht man jedoch die Überlebensrate der Jungtiere bei Dichtezunahme nach 2,5 Jahren, d.h. bis zu dem Zeitpunkt, zu dem die Dichte wieder abnimmt, überlebten von den insgesamt 128 rekrutierten-Tieren (49 Männchen und 79 Weibchen) mehr dominante als subdominante; während nahezu keines der Alttiere überlebte. Die scheinbar rangunabhängige Sterblichkeitsrate wird durch eine altersabhängige überlagert (Abb. 157 b –c).
2. Bei **Dichteabnahme** verstirbt ein höherer Prozentsatz an subdominanten Tieren, die bis zu ihrem 2ten Lebensjahr keine ranghohe Position erreichten (Abb. 157 d). Zudem wird die Anzahl der dominanten Positionen durch die Abnahme der Anzahl der Gruppen reduziert. Daher ist ca. 50 % der Sterblichkeit dominanter Tiere auf die Konkurrenz zwischen ranghohen Tieren zurückzuführen.
Während der 2,5 jährigen Dichteabnahme wurden nahezu keine Jungtiere rekrutiert. (Von den drei rekrutierten Männchen wurde nur eines dominant und überlebte diese Zeit; von den 7 rekrutierten Weibchen wurden 2 dominant; nur eines und von den 5 subdominanten überlebte.) Von den 89 Alttieren (32 Männchen und 57 Weibchen) verstarben jedoch bis zum Ende der Dichteabnahme nahezu alle Subdominanten, die bis zu ihrem zweiten Lebensjahr keine dominante Position erreichten. Die Abnahme der Population wird daher funktionell in Abhängigkeit vom sozialen Status (contest competition) reguliert (Abb. 157 e- f).

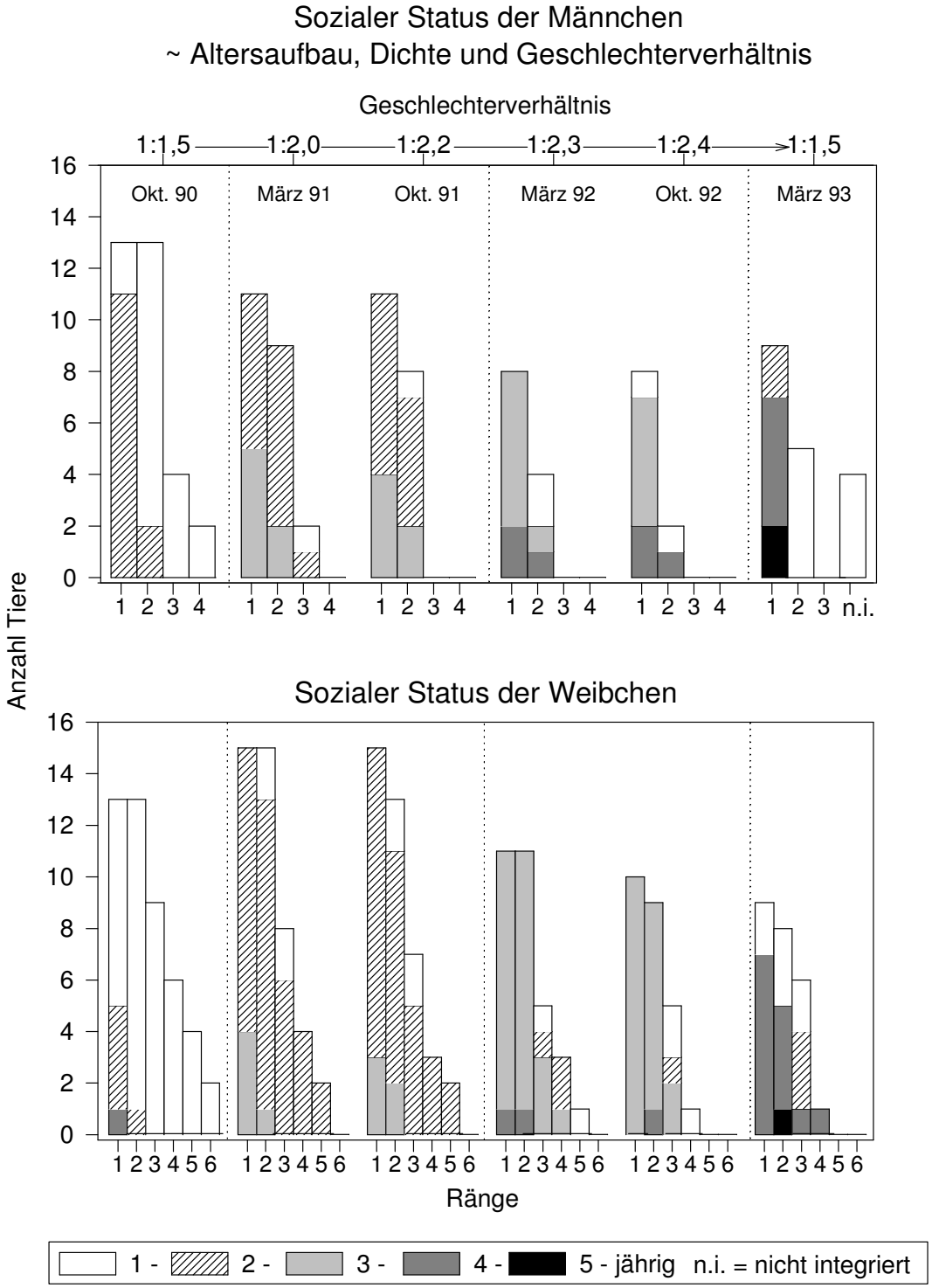


Abb. 156: Altersabhängige Verteilung der sozialen Positionen bei Populationsabnahme

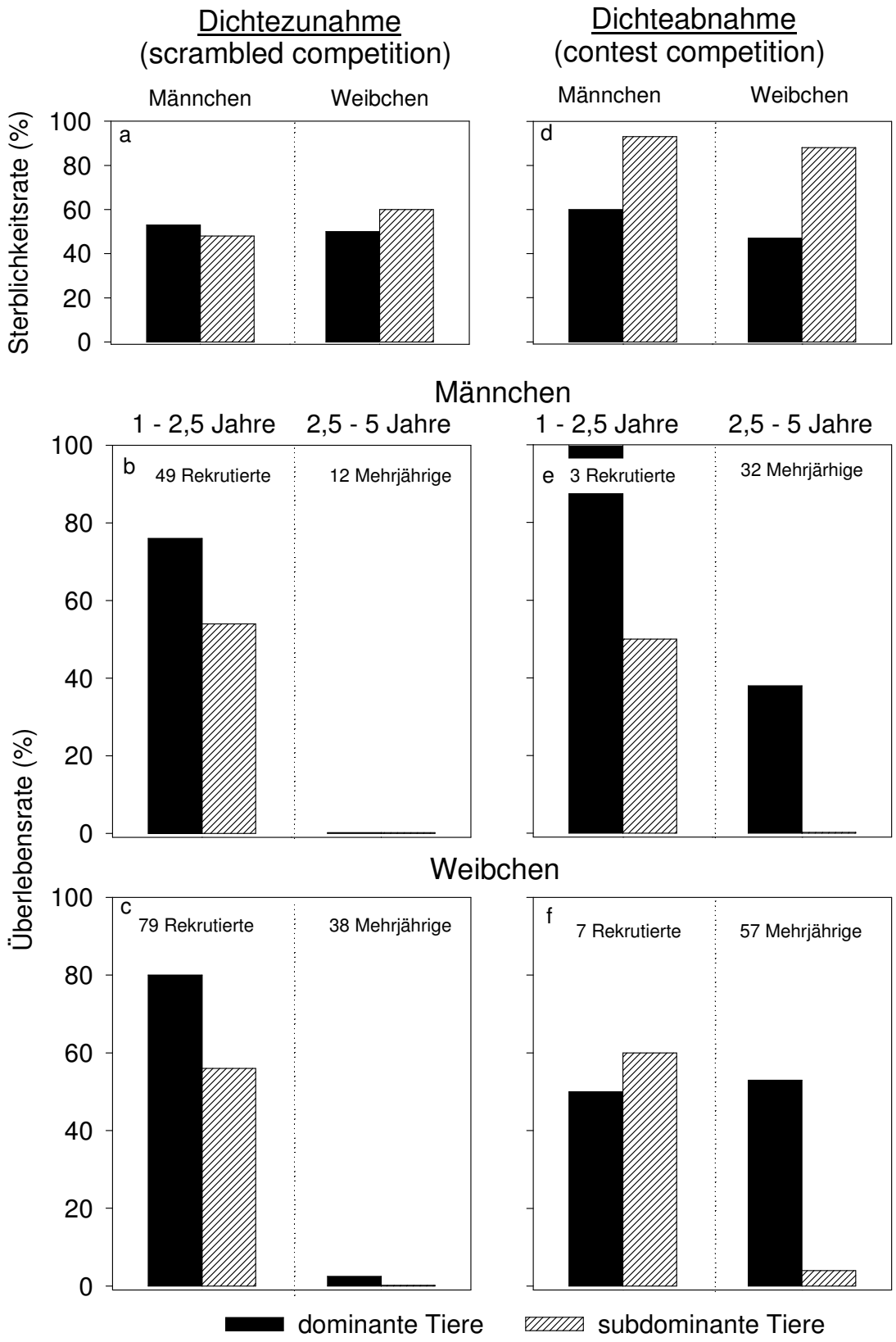


Abb. 157 a-f: Rangabhängige Populationsregulation

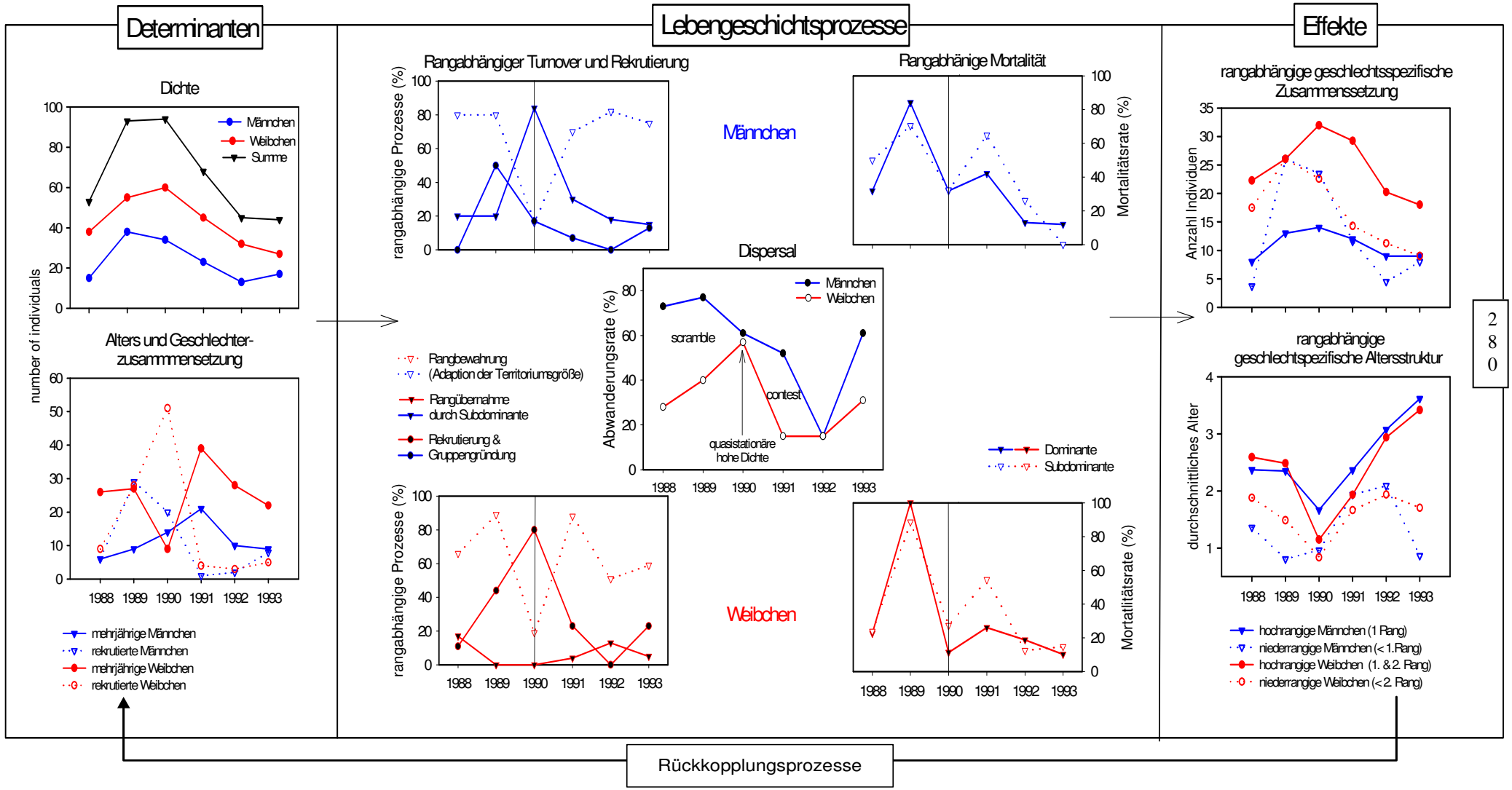


Abb. 158: Demographische zeitversetzte Rückkopplung durch rangabhängige Lebengeschichtsprozesse

Phasen niedrigen und hohen Dichtegleichgewichts (Abb.158) sind charakterisiert durch die asymmetrischen Überlebensrate von Männchen und Weibchen (siehe Kapitel 1) aufgrund der unterschiedlichen Ressourcen, um die sie konkurrieren. Dies resultiert relativ zu den bestehenden und evolvierenden Gruppen in geschlechtsspezifischen voneinander abhängigen Abwanderungsraten (Abb. 158). Auf der Populationsebene wird die reziproke Abhängigkeit von Männchen und Weibchen transparent durch den Übergang von einer „scrambled" zu einer „contest" betonten Konkurrenzsituation (Abb. 156 u. 157). Während der Gleichgewichtsphase wird die Alterstruktur sowie das Geschlechterverhältnis durch die wechselseitige geschlechtspezifische Abhängigkeit der Überlebensrate von Einjährigen kallibriert.

„Natal dispersal" der Männchen kann man aufgrund der Dichteunabhängigkeit als Inzestvermeidung ansehen, während es bei Weibchen konditional in Beziehung zur Verwandtschaftskonkurrenz steht (nur 20 % der adulten Weibchen waren in den jeweiligen Gruppen miteinander verwandt. Dies wird verursacht durch Geschwistertrennung und Müttermortalität).

„Breeding dispersal" hängt von der alters- und geschlechtspezifischen phänotypischen Plastizität ab, die durch die Bildung von Koalitionen beschränkt wird. Koalitionen bzw. Dominanzbeziehungen können als ein Kompromiss der Konkurrenz innerhalb und zwischen Gruppen verstanden werden, während Abwanderung als eine Copingstrategie zur Konkurrenzvermeidung verstanden werden kann. Geschlechtsspezifische Lifehistorystrategien wie Abwanderungsverhalten bzw. komplementär hierzu die Fähigkeit Koalitionen zu bilden, sind die Grundlage der Selbstorganisation der Population. Struktur und Funktion komplementieren sich im Idealfall innerhalb einer Population, und es bilden sich gemischtgeschlechtliche Gruppen aus: Dies führt zu einem Gleichgewicht der Konkurrenz innerhalb und zwischen den Gruppen aus.

1. Dieses Gleichgewicht wird durch das alters- und geschlechtsspezifische Abwanderungsverhalten innerhalb der Population aufrechterhalten. Strukturwandel spiegelt sich daher zum einen in der Konvergenz bzw. Divergenz des geschlechtspezifischen Abwanderungsverhaltens zum andern in der reziproken zeitverzögerten dichteabhängigen Rekrutierung von männlichen und weiblichen Jungtieren der Population wider.

2. Gegenläufig zu der zeitverzögerten dichtabhängigen Rekrutierung von Jungtieren wird die Population durch eine direkt dichteabhängige Sterblichkeit von Adulttieren reduziert.

3. Diese dichteabhängige Sterblichkeit betrifft die Adulten nicht gleichmäßig, sondern ist geschlechtsspezifisch an unterschiedliche kritische Altersklassen gebunden. Sie betrifft asymmetrisch einjährige Weibchen und zweijährige Männchen aufgrund der unterschiedlich gewichteten Konkurrenz.

7.3. Zusammenfassung:

1. Gruppendynamische Prozesse, die auf **Dominanz** und **Territorialität** beruhen, **regulieren** die Populationsgröße.
2. Der Hintergrund der Lebensgeschichte entscheidet über die Ausprägung der sozialen Beziehungen, die sich in **individuell** unterschiedlichen sowie **relativen** (auf die jeweiligen Beziehungspartner bezogen) **rangabhängigen** Corticosteronkonzentrationen widerspiegeln.
3. In Abhängigkeit von der **Lebensgeschichte** (Erreichen eines hohen sozialen Status: Männchen 1. Rang und Weibchen 1. oder 2. Rang bis zur 2ten Reproduktionsperiode) steigt mit zunehmenden Alter die **Sicherheit** dominanter Tiere, was sich in einem **abnehmenden NNR-Aktivität** und einer **erhöhten Lebenserwartung** ausdrückt.
4. Abwanderungsraten sind **nicht** dichteabhängig. Vielmehr resultieren asymmetrische geschlechtspezifische Überlebensraten in voneinander **abhängigen Abwanderungsraten** im Verhältnis von existierenden und entstehenden Gruppen (bzw. geschlechtsspezifischen Dominanzbeziehungen)
5. Auf der Populationsebene werden die geschlechtsspezifischen Abhängigkeiten der Abwanderungsraten durch den Übergang von einer **scrambled** zu einer **contest** betonten Konkurrenz transparent.
6. Während **Gleichgewichtsphasen** von **hoher Dichte** (quasistationär) wird die **Alterstruktur** und das **Geschlechterverhältnis** durch die **Rekrutierung** von männlichen und weiblichen Einjährigen **kallibriert** bis sich neue stabile Dominanzbeziehungen und zwischengeschlechtliche Beziehungen ausbilden. Aufgrund der asymmetrischen Konkurrenz der Männchen und Weibchen verschiebt sich die Konfliktbeziehung einer rangabhängigen Altersstruktur innerhalb der Gruppen auf einen zwischengeschlechtlichen Konflikt, der zu neuen Gruppengründungen führt. D.h. die Asymmetrie des Geschlechterverhältnisses wird in die Asymmetrie einer betont altersabhängigen Rangordnung von 1 und 2 jährigen Männchen aufgelöst.
7. Die **Stabilität von Dominanzbeziehungen** sowie von **zwischengeschlechtlichen** Beziehungen und die damit einhergehende höhere Lebenserwartung verhindert die Integration von Jungtieren und bewirkt eine **Populationsabnahme**, bis die dominanten Generationen **überaltert** sind.

Fazit:

Abwanderung von Männchen und Weibchen sind konditional zur Populationsstruktur (wie geschlechts- und altersspezifische Dominanzhierarchien sowie von Männchen Weibchen Bindungen). Daher können **Abwanderungsraten** als ein **Index sozialer Stabilität** verstanden werden Geschlechtsspezifische Lifehistorystrategien wie „Abwandern oder Abwarten" sind komplementär zur Fähigkeit Koalitionen zu bilden, die sich in rangabhängigen unterschiedlichen Lebenszeiterwartungen ausdrücken.

7.4 Strukturwandel (structural processing Abb. 159 u. 160)

Die Struktur eines sozialen Netzes lässt sich nicht durch die sozialen Beziehungen und die Regeln allein bestimmen. Ein strukturalistischer Ansatz, der nicht die sozialen Prozesse sowie die Alters- und Geschlechterzusammensetzung der Population berücksichtigt, bleibt unvollständig. Das Konzept der sozialen Struktur macht nur Sinn, wenn man es als eine Eigenschaft eines Systems ansieht, das heißt eines Objektes, das zusammengesetzt ist aus verbundenen Teilen.

Im Sozialsystem verändern die quantitativen Verhältnisse von Männchen und Weibchen sowie von alt und jung die qualitativen Beziehungen des Sozialsystems bzw. des Vernetzungsgrades innerhalb von Gruppen und zwischen Gruppen. Umgekehrt verändern die Art und Stärke der geschlechtspezifischen und zwischengeschlechtlichen Beziehungen über Effekte von Lebensgeschichtsprozessen die Alters- und Geschlechterzusammensetzung sowie die Dichte und die Struktur der Population. Strukturwandel lässt sich daher als eine Folge von Austausch der qualitativen sozialen Beziehungen und / oder einem Austausch der Elemente bzw. der Zusammensetzung der Population beschreiben und erklären. Handelnde und Struktur gehen hierbei Hand in Hand – sie sind auf demographischer Ebene konstitutiv und regulativ. Im folgenden Schaubild ist das Sozialsystem auf ihre bestehenden Grundelemente und verknüpfenden Beziehungen reduziert. Integration der Elemente wird durch Veränderungen der Anzahl und Größe der Gruppen sowie der sozialen Prozesse beschrieben. Strukturwandel bzw. Systemübergänge sind hierbei als Effekt sich wandelnder Elemente der Populationszusammensetzung und / oder wandelnder sozialen Beziehungen dargestellt und subsumieren Erklärungen der Mikro- und Makroebene des Sozialsystems. Demographische Veränderungen resultieren somit aus den bindenden sowie nicht bindenden Lebensgeschichtsprozesse geschlechtsspezifischer Dominanzbeziehungen und zwischengeschlechtlicher Bindungen.

Oder allgemein ausgedrückt: Die Struktur des Sozialsystems besteht sowohl aus der Gestalt der Teile (der sozialen Rollen der Individuen) als auch der Ordnungen der Funktionen und Prozesse, die im System zustande kommen. Es ist also ein Raum-Zeit-Gefüge, das sich im Rahmen der Fluktuationen nach einer Periode von 5 Jahren immer wieder aufs Neue selbstähnlich herausbildet. Fünf Jahre entsprechen hierbei einer Generationsfolge dominanter Tiere, an der sich die nachfolgenden Generationen messen, in dem aus horizontaler Perspektive bei Populationszunahme sich neue Gruppen ausbilden, abspalten und / oder die Gruppengröße zunehmen oder bei Dichteabnahme sich Gruppen zusammenschließen, ausdehnen oder verkleinern. Vertikal werden hierbei führende geschlechtspezifische Generationen durch nachfolgende substituiert, während zwischengeschlechtliche Intradependenzen Dominanzbeziehungen verstärken, aber auch destabilisieren können.

Soziale Mobilität ist hierbei per Definition der Übergang eines Individuums von einer Gruppe oder Rolle in die andere, oder die Emergenz bzw. Submergenz von Gruppen, geschlechtlicher Untergruppen oder Rollen. Natürlich kann die Mobilität horizontal sein, wie der Erhalt eines Status durch Wechsel der Gruppe bzw. die Bildung neuer Hierarchien, oder vertikal mit dem Auf- und Abstieg des sozialen Ranges aufgrund des Druckes nachfolgender Generationen.

So kann ein hoher sozialer Status mit dem Alter als auch mit der Bildung neuer Gruppen zusammenfallen. Aufgrund der asymmetrischen geschlechtspezifischen Kräfte und zwischengeschlechtlichen Abhängigkeiten kann sich daher das Geschlechterverhältnis in einer betont rangunabhängigen Altersstruktur oder eine betont rangabhängigen Altersstruktur im Geschlechterverhältnis dichteabhängig auflösen, während sich individuelle Asymmetrien in unterschiedlichen Größen und Zusammensetzungen der Gruppen ausdrücken.

Selbstregulation durch Strukturwandel (Structural processing) beinhaltet zudem die Fähigkeit der Entwicklung lokaler Selbststabilisierung und endogener Harmonisierung durch soziale Differenzierung in Gruppen und das Maß der strukturellen und funktionalen (topologischen) Integration innerhalb eines globalen sozialen Netzwerkes. Die Dynamik des sozialen Netzwerkes, seiner Größe, Verknüpfung und Zusammensetzung, sind das Produkt der Arbeitsteilung lokaler geschlechtspezifischer Hierarchien sowie der gebündelten Aktivitäten inter und intrasexueller Netzwerke, wie geschlechtspezifischer Spannungssysteme, Orts- und Sozialbindungen.

Topology and **Hodology** of **Population Development**

Topographic and **Historical Path Dependency** of **Population Growth, Differentiation** and **Regulation** by **Tension Systems** of **Site Attachment, Bonds & Forces of Social Fields**

Self-Regulation and **Self-Organization** by **Structural Processing** within a **Social Network** of an **European Wild Rabbit** (*Oryctolagus cuniculus*) **Population**

Simultaneous & Polycontextural Processes

Hierarchial and **Heterarchial Processes** of **Spatial Distribution and Exchange Relations** & **Incest Avoidance** as **Resolutions** of **Gender** and **Age Conflicts**

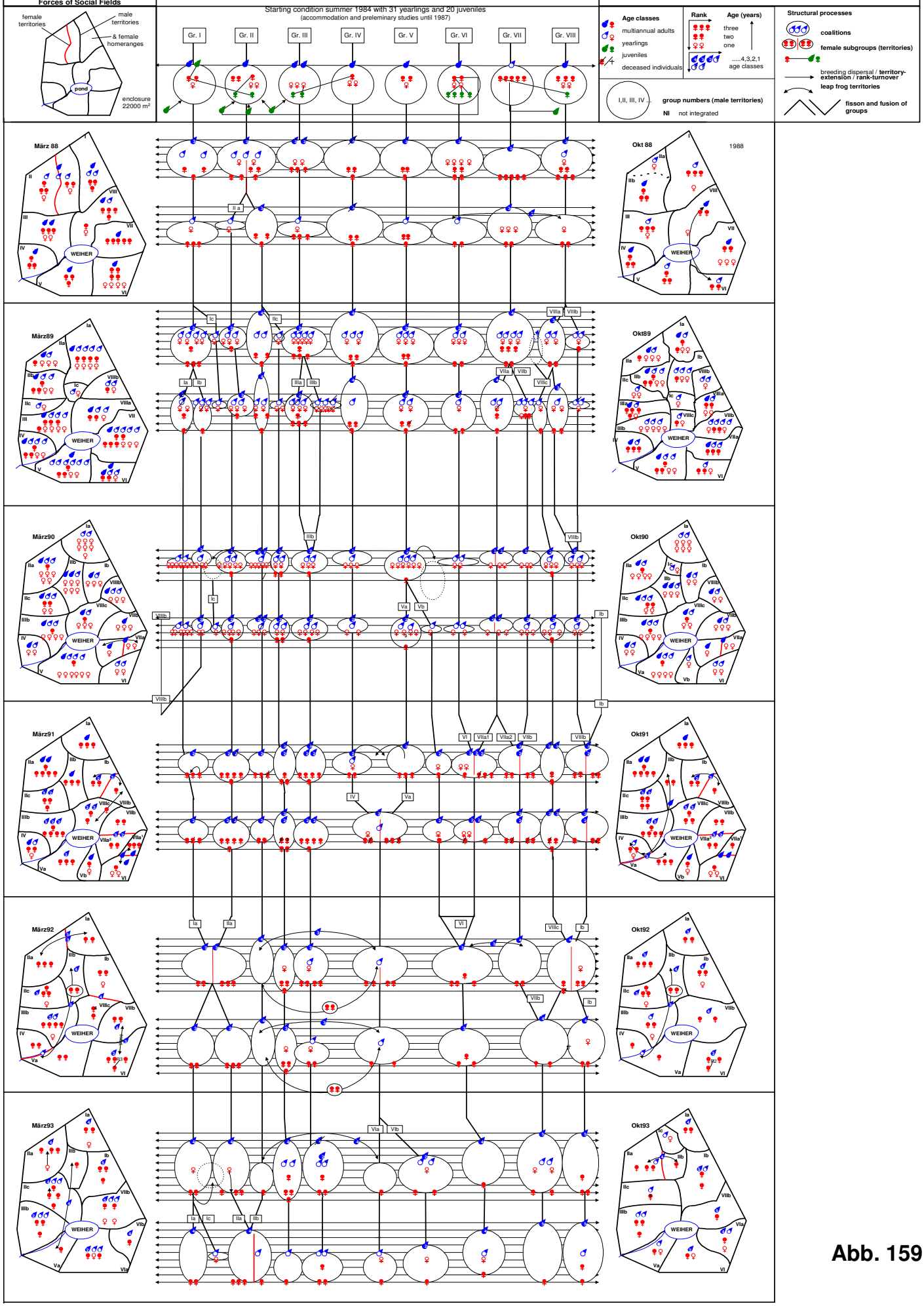


Abb. 159

Structural processing

Veränderungen der quantitativen Verhältnisse von Männchen und Weibchen (sowie alt und jung) verändert die qualitativen Beziehungen innerhalb des Strukturganzen bzw. den Vernetzungsgrad innerhalb von Gruppen und zwischen Gruppen (vice versa).
Paarungsregeln werden durch Bildung von Dominanzbeziehungen bestimmt (konstitutiv u. regulativ)

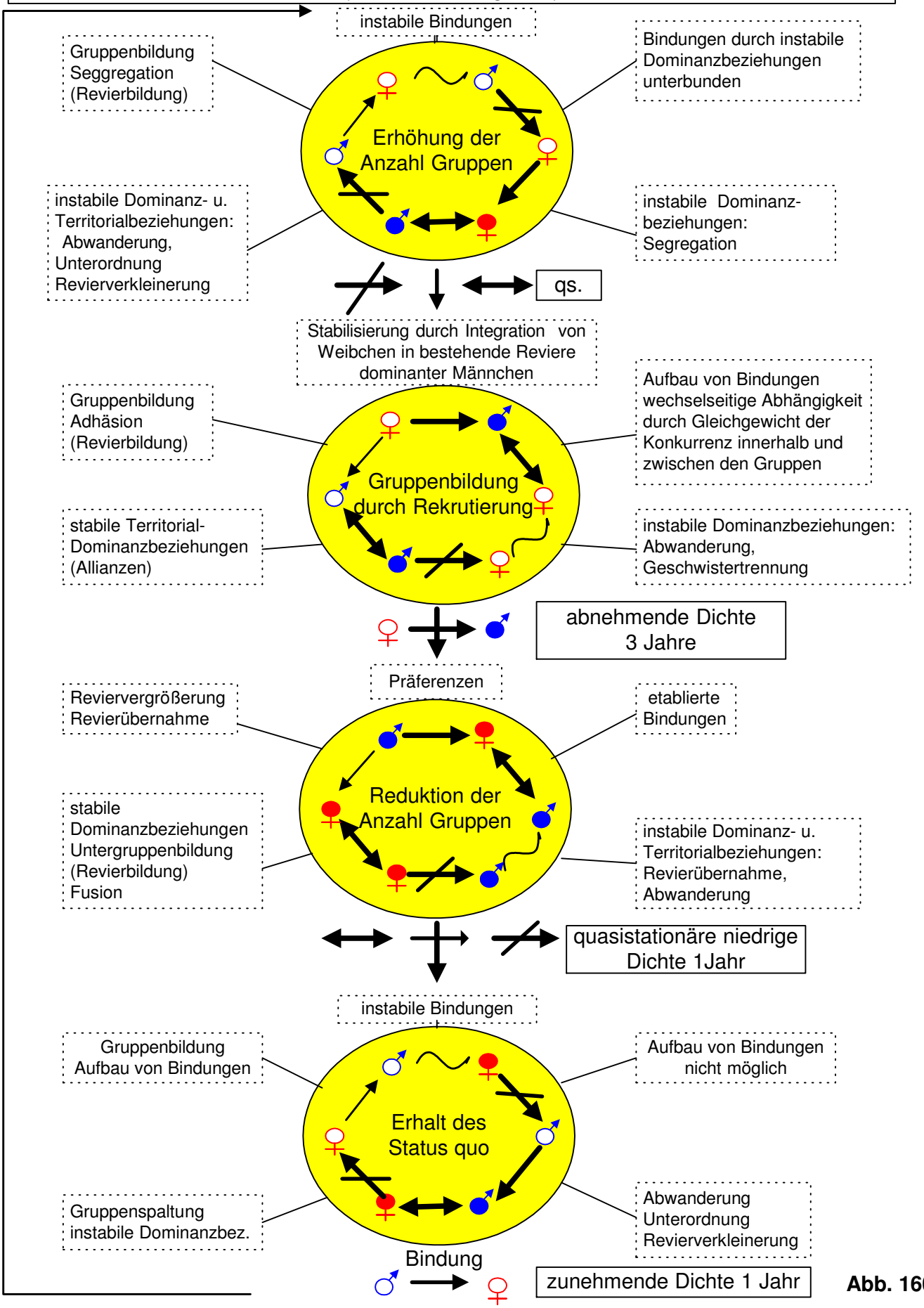


Abb. 160

Struktur ist die Gesamtheit von **Elementen** (jung + alt; Männchen + Weibchen), zwischen den **Beziehungen** bestehen und zwar so, daß eine Änderung der Elemente oder der Beziehungen die Änderung der anderen Elemente oder Beziehungen zur Folge hat.
Die Struktur ist nicht nur abhängig von den bindenden und nicht-bindenden Relationen der Elemente, sondern auch von der Zusammensetzung der Population

Veränderung der qualitativen Beziehungen durch (qualitative & quantitative) Populationsveränderungen

wechselseitige Beziehungen, Allianzen
Unterordnung, Konsens, Kompromiß **&**
zwischengeschlechtliche Bindungen
bindende Abhängigkeiten
durch Gleichgewicht der Konkurrenz
innerhalb und zwischen den Gruppen

Bildung von starken
bindenden Beziehungen unterbrochen

Richtung und Stärke des Aufbaus von
zwischengeschlechtlichen Beziehungen,
Dominanz- und Territorialbeziehungen

instabile
Beziehungen

Richtung und Stärke von bindenden
zwischengeschlechtlichen Beziehungen,
Dominanz- und Territorialbeziehungen

quantitative & qualitative Veränderung der Elemente
verursacht durch Veränderung der qualitativen
Beziehungen (Prozesse der Dominanz, Orts- und
Sozialbindungen)

Gesamtheit der Beziehungen
und Elemente

mehrjährige Männchen
und Weibchen

einjährige Männchen
und Weibchen

Legende von Abb. 160

7.5. Zusammenfassung

Oszillationen der Dichte der Population sind gebunden an die Alters- und Geschlechterzusammensetzung der Population. Dies kann als zirkuläre Geschlossenheit von Ursache und Effekt des Auf- und Abbaus eines sozialen Netzwerkes als Regel generierendes (konstitutives) und Regel basierendes (evaluatives) System der Prozesse verstanden werden., die soziale Unsicherheiten reduzieren

Das heißt die Sozialstruktur spiegelt nicht Regeln wider, vielmehr emergiert die beobachtete Sozialstruktur aus der Interaktion zwischen den Regeln und der Demographie als selbstorganisierndem Muster.

Fluktuationen der Populationsgröße gehen mit einer Zu- und Abnahme der Anzahl und Größen der Gruppen einher, was sich in der Anzahl dominanter Männchen und Weibchen ausdrückt.

Auf der individuellen Ebene leben dominante Tiere länger als subdominante (ca. 1-2 Jahre), was sich folgendermaßen in einem Populationszyklus transformiert:

1. Niedriges Dichtegleichgewicht und -zunahme: Die Stärke der dominanten Positionen wird durch zunehmende Überalterung geschwächt. Weiterhin wird die Instabilität der sozialen Beziehungen verstärkt durch die zunehmende Anzahl überlebender Jungtiere.
2. Hohes Dichtegleichgewicht: Dominante Tiere werden sukzessiv durch zwei aufeinander folgende Generationen ersetzt, die neue stabile Gruppen mit geschlechtsspezifischen Rangordnungen aufbauen.
3. Abnehmende Dichte: Dominante Tiere suprimieren das Überleben von subdominanten. Die Rekrutierung von Jungtieren wird durch die Stabilität von sozialen Beziehungen begrenzt.

Rangabhängige Lebensgeschichtsprozesse selbstregulieren die Populationsdichte als ein zeitversetzter Rückkopplungsmechanismus, der das sozialen Netzwerk auf- und abbaut. Er wird durch die Alters- und Geschlechterzusammensetzung der Population rückgekoppelt.

Die Einheit der Kaninchengruppen kann daher auf der Populationsebene als synergistischer und antagonistischer Effekt der Entwicklung und des Erhalts von geschlechtspezifischen Hierarchien in Bezug der Konkurrenz innerhalb und zwischen Gruppen verstanden werden.

8. Synthese:

8.1. Quantitative Populationsdynamik

Während einer Populationsstudie von europäischen Wildkaninchen innerhalb eines 22000 m^2 großen Freigeheges wurden strukturelle und demographische Parameter über 16 Jahre aufgenommen. Trotz einer jährlichen Produktion von 250 bis 1080 Jungtieren, verblieb die Adulttierdichte stabil und schwankte nur um 50 Tiere (Abb.161: adulte Männchen: 19,0 $\pm$ 9,7; adulte Weibchen: 31,4 $\pm$ 10,9 siehe auch S. 21-22).

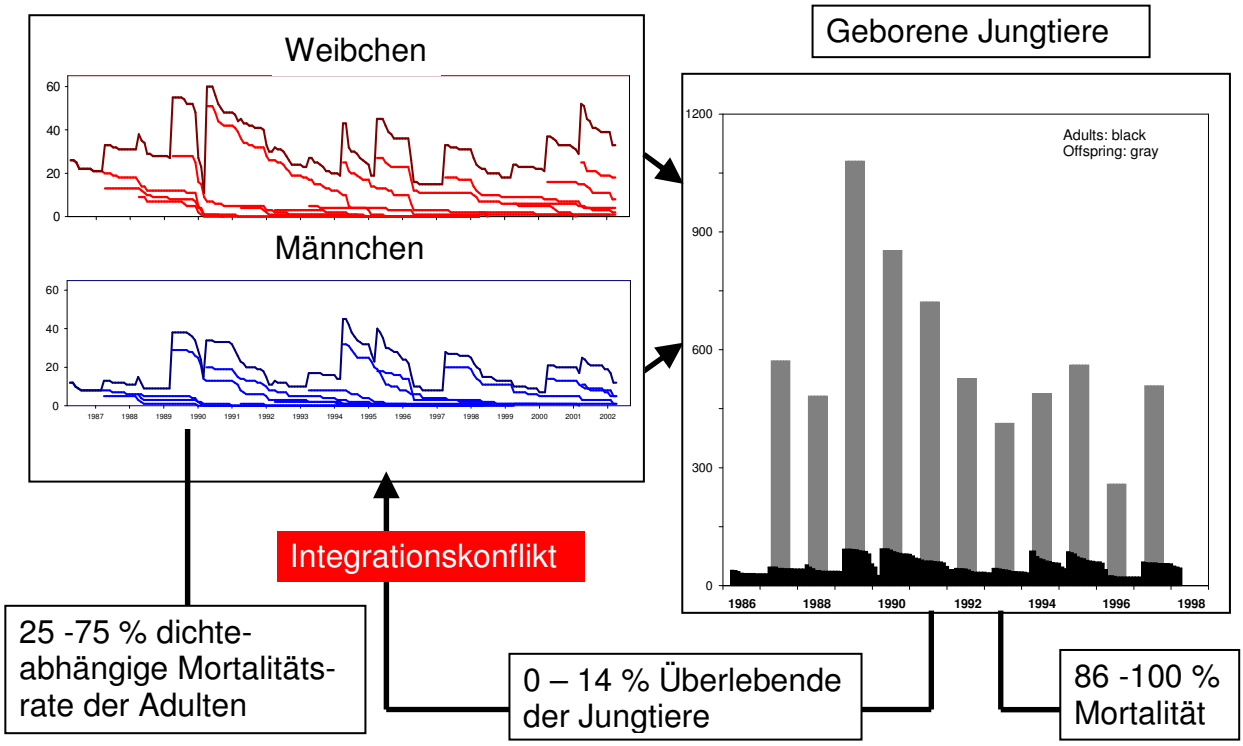
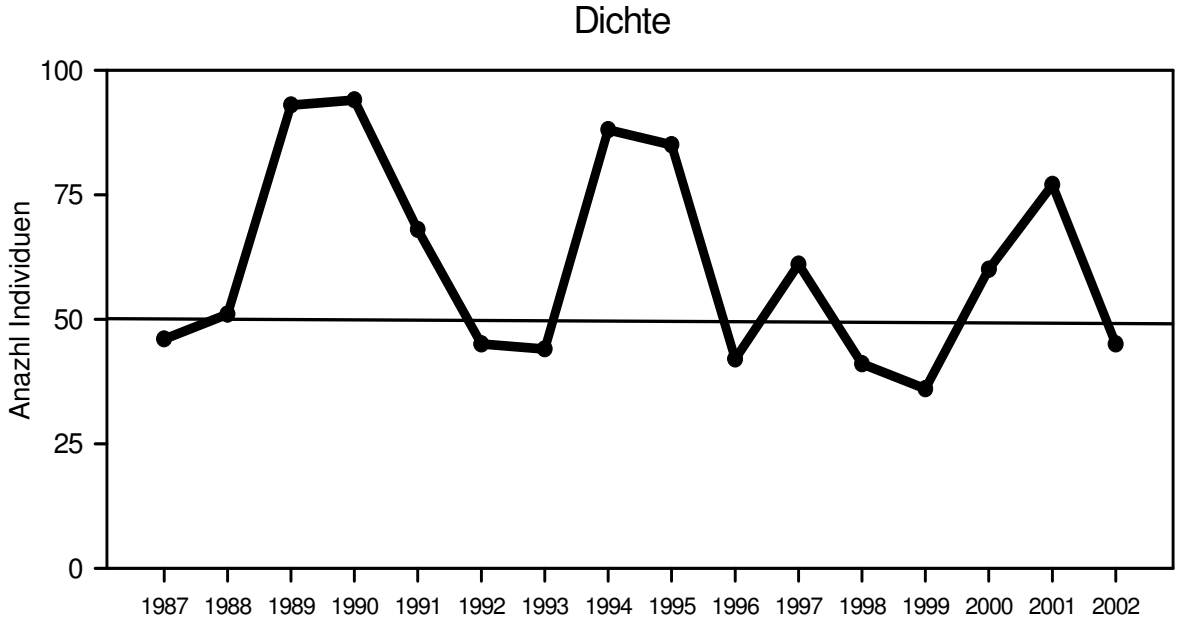


Abb. 161: Relative Konstanz der Populationsdichte

Die Gleichgewichtskräfte lokaler Ressourcen und Partnerkonkurrenz induzierten ein globales Netzwerk territorialer Beziehungen von Männchen, die gewöhnlich Weibchenhierarchien voneinander isolierten. Jedoch sind miteinander verknüpfte Konflikte zwischen Generationen und den Geschlechtern, als hauptsächliche Determinanten sozialer Stabilität bislang noch nicht in Populationsmodellen berücksichtigt worden. Während hoher und niedriger Gleichgewichtsdichten wurde die Population durch asymmetrische geschlechtsspezifische Rekrutierung von Jungtieren sowie einer Ab- und Zunahme mehrjähriger Individuen justiert (Abb. 162).



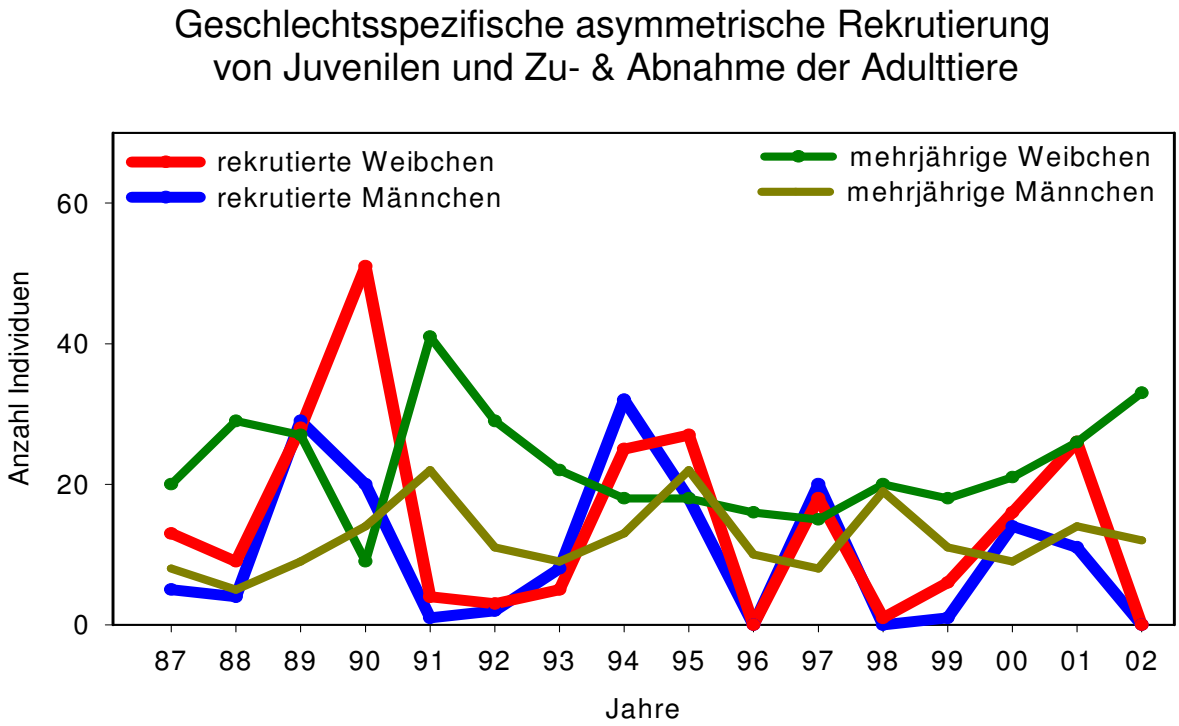


Abb. 162: Dichte und Zusammensetzung der Population

Äquilibrierung aporetischer Konflikte kann auf der Populationsebene quantitativ als relative und vorübergehend absolute Koordination der Geschlechterfluktuationen (Abb. 163) demonstriert werden. Diese werden durch Alterskonflikte gestört und durch die Segregation oder Integration von Jungtieren induziert (Abb. 163). Dies kann auf die quantitative Dynamik eines verwobenen Alters- und Geschlechterkonflikt reduziert werden (Abb. 163). Hierbei wird der Alterskonflikt durch die intersexuelle Bindungskapazität der Bildung und Spaltung von Gruppen gedämpft.

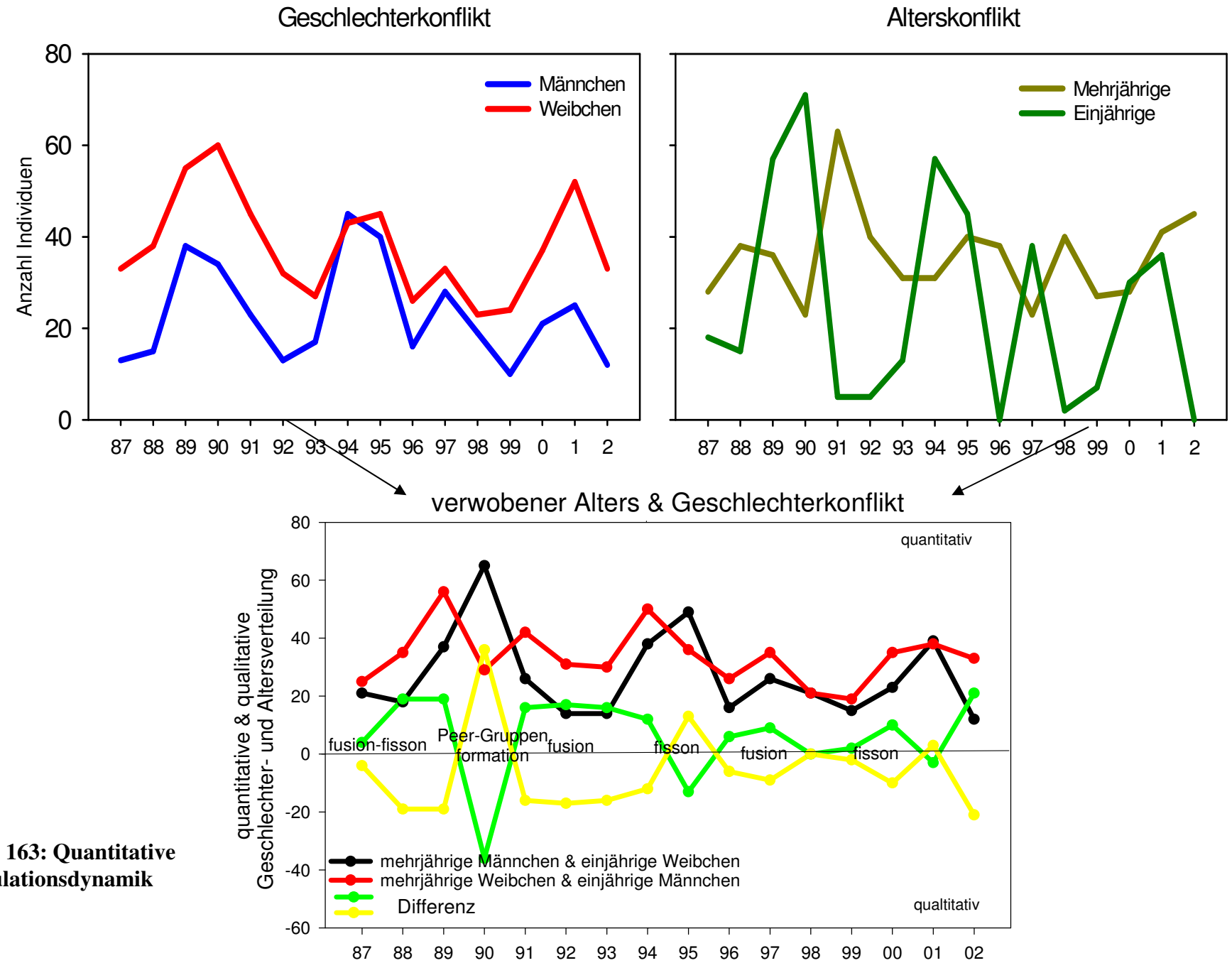


Abb. 163: Quantitative Populationsdynamik

8.2. Qualitative Populationsdynamik

Per Definition ist eine Population reguliert, wenn sie drei in sehr naher Beziehung stehende Phänomene zeigt: (1) Persistenz (2) Begrenzung und (3) Rückkehrtendenz. Solche Phänomene erfordern notwendigerweise eine negative Rückkopplung der Populationsgrößenveränderung. Die Fluktuationen der Dichte der hier untersuchten Population lassen sich auf einen biologischen Zyklus der jahresspezifischen Wachstumsrate mit einer Rückkehrzeit von etwa fünf Jahre reduzieren (Kap. 1: Abb.7), die durch die Alters- und Geschlechterzusammensetzung begrenzt wird.

Qualitativ resultiert dies in antagonistischen und synergistischen dichteabhängigen Effekten von Geschlechter- und Alterskonflikten (Abb. 164). Diese können weiter reduziert werden auf einen verwobenen Alters- und Geschlechterkonflikt, der sich in Zu- und Abnahme der Anzahl und / oder der Größe der Gruppen ausdrückt (Abb. 168). Qualitativ gibt sie die Dämpfung des dichteabhängigen Alterskonflikts durch die intersexuelle Bindungskapazität (Elastizität) der Population an: Alters- und Geschlechterzusammensetzung sind die Zwänge und Parameter, die als Grenzbedingungen auf die potentiellen Koordinationsmuster wirken, die das System produziert. Der Bindungskonflikt setzt sich hierbei aus einem Integrations- und Segregationskonflikt zwischen adulten und Jungtiere zusammen (Abb. 165).

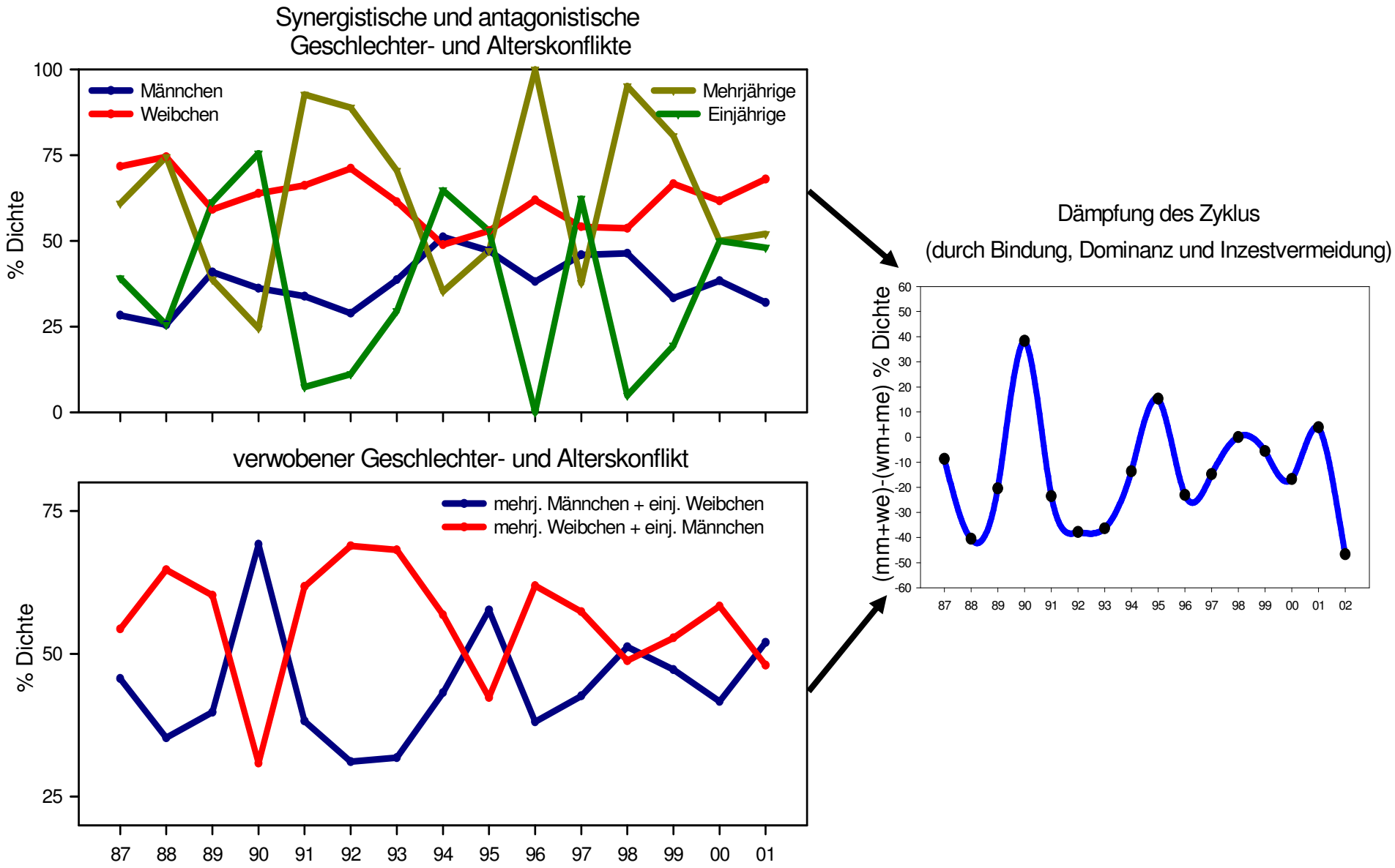


Abb. 164: Qualitative Populationsdynamik

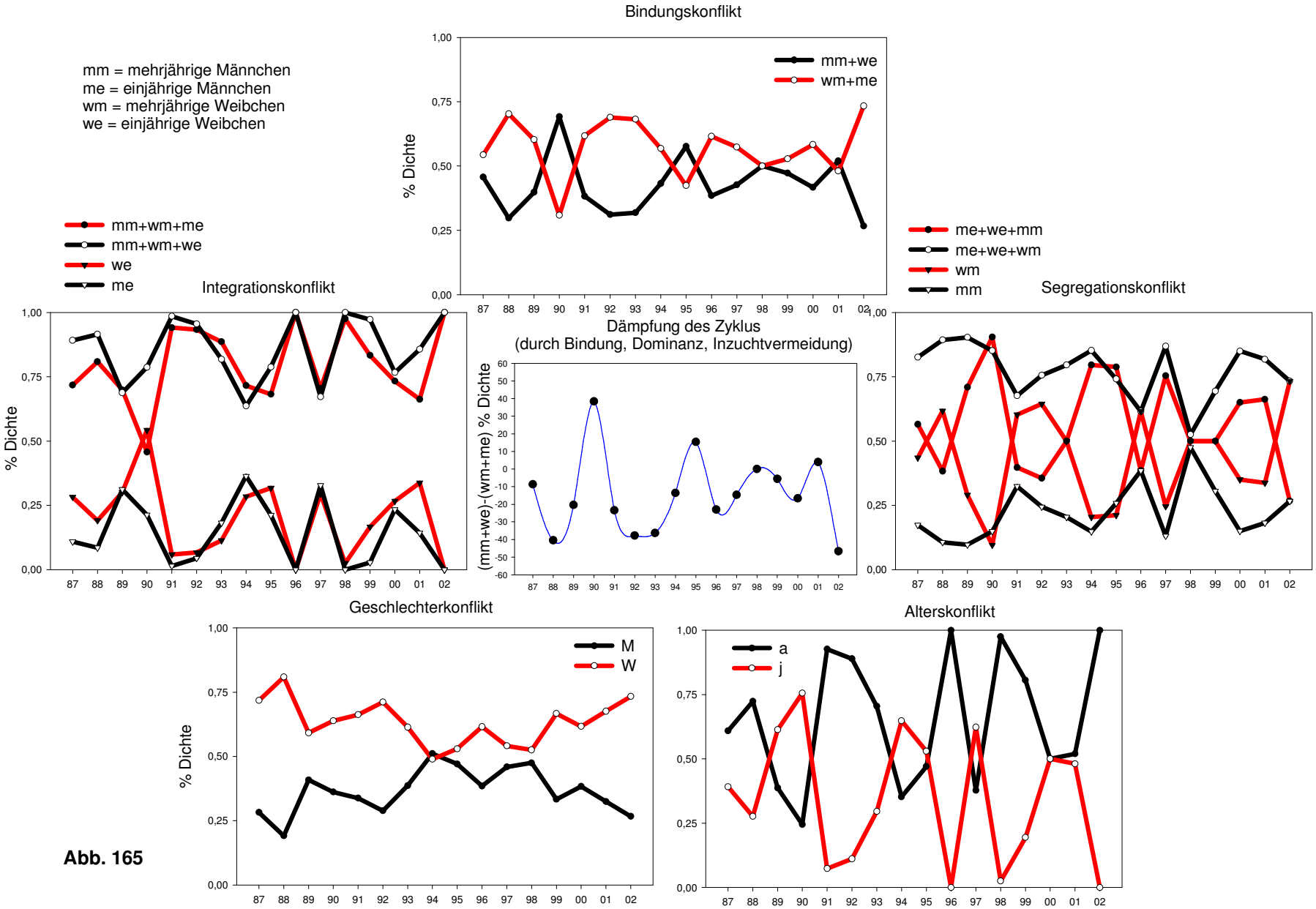

Bindungskonflikt
mm = mehrjährige Männchen
me = einjährige Männchen
wm = mehrjährige Weibchen
we = einjährige Weibchen
mm+we
wm+me
% Dichte
mm+wm+me
mm+wm+we
we
me
Integrationskonflikt
me+we+mm
me+we+wm
wm
mm
Segregationskonflikt
Dämpfung des Zyklus
(durch Bindung, Dominanz, Inzuchtvermeidung)
(mm+we)-(wm+me) % Dichte
Geschlechterkonflikt
M
W
Alterskonflikt
a
j
87 88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 00 01 02

Abb. 165

8.3 Netzwerkdynamik

Neben der Raum- und Partnerakquisition haben die Dominanzhierarchien die Funktion, mit der Aggression einhergehenden Kosten nach Bildung der Dominanzbeziehungen zu reduzieren. Soziale Dominanz hat einen räumlichen zentripetalen Effekt, der durch einen positiven Rückkopplungsprozess eines Agressionvermeidungssystems induziert wird und die Anzahl der Individuen, die miteinander konfrontiert sind, limitiert. Dieses Regel generierende (konstruktive) und Regel basierende (evaluative) System kann als nicht linearer Äquilibrierungsprozess begriffen werden, der sowohl soziale Unsicherheit reduziert als auch die Gruppengröße begrenzt. Diese selbstorganisierende Prozesse werden durch Territorialverhalten der Männchen, das Weibchenhierarchien voneinander trennt, als topologische Spannungsvektoren in ein strukturell-funktionales Netzwerk übersetzt.

Ihre Entwicklung beinhaltet eine raum-zeitliche (historisch topologische) Komponente, die durch die Bildung von Dominanzbeziehungen, soziale und räumlicher Bindungen sowie Inzestvermeidung determiniert wird. Diese sind als Raumordnungssysteme pfadabhängig (Abb. 166)

Darüber hinaus initiieren und beeinflussen Alters- und Geschlechterzusammensetzung der Population Lebengeschichtsprozesse verkörperter emotionaler und kognitiver Erfahrung (strukturell funktionale Information), die die Lebensdauer der Individuen bestimmen. Daher spiegelt die Sozialstruktur nicht die Regeln wider, vielmehr emergiert die Sozialstruktur aus der Interaktion der Demographie und den Regeln. Rangabhängige Lebengeschichtsprozesse regulieren hierbei als zeitverzögerten Rückkopplungsmechanismus den Auf- und Abbau eines Netzwerkes, dass durch die Alters- und Geschlechterzusammensetzung der Population initialisiert und beeinflusst wird.

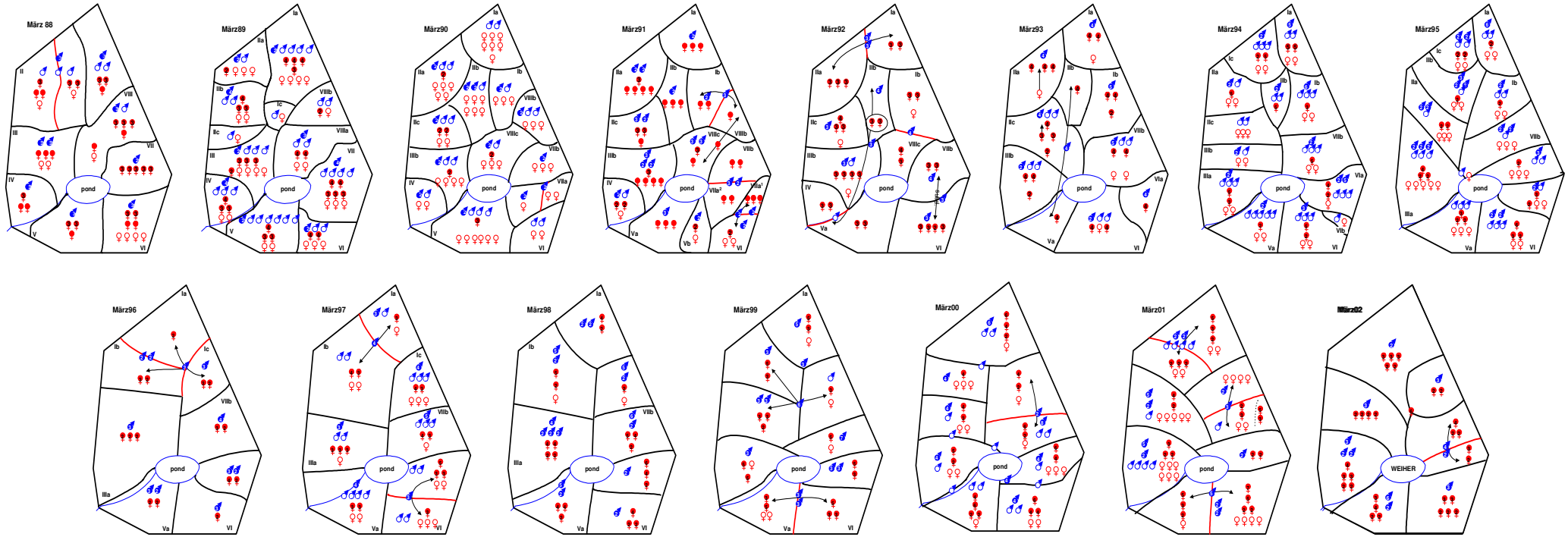


Abb. 166: Netzwerkdynamik: Die Entwicklung der Gruppen kann anhand der römischen Zahlen verfolgt werden. Nicht ausgefüllte Männchen und Weibchensymbole bezeichnen rekrutierte Jungtiere. Zahlen innerhalb der Männchen Weibchensymbole geben das Alter und ihre Reihenfolge den Rang an. Territoriumsgrenzen von Männchen und Weibchen sind durch schwarze und rote Linien ausgeführt. Pfeile geben gruppenübergreifende Territorien von Männchen an.

Die Entwicklung der Gruppen in Bezug auf Integration, Segregation, Zentralisierung und Dezentralisierung kann anhand der römischen Zahlen verfolgt werden. Nicht ausgefüllte Männchen und Weibchen Symbole bezeichnen rekrutierte Jungtiere. Zahlen innerhalb der Symbole geben das Alter und ihre Reihenfolge den Rang an. Territoriumsgrenzen von Männchen und Weibchen sind durch schwarze und rote Linie ausgeführt

Anhand der Darstellung des poly- und topozentrischen retiven Netzwerkes (Abb. 166) kann gezeigt werden, das nicht allein die operationale Verknüpfung genügt, um die Struktur und Dynamik eines Systems zu fassen. Vielmehr muß die geometrische Raumordnung beachtet werden, z.B. wie die einzelnen Gruppen räumlich zueinander stehen, um die in diesem Netzwerk herrschenden Kräfte zu verstehen. Hierbei lässt sich eine Phase einer inneren zentralen maschenförmigen Differenzierung des Netzwerkes in viele Gruppen mit hoher Netzwerkdichte der Männchen und eine Phase mehr ringförmiger Differenzierung des Netzwerkes mit wenigen Gruppen und hoher Netzwerkdichte der Weibchen unterscheiden (Abb. 167 u. Abb. 169). Im letzteren Falle trennen die Männchen die Weibchenhierarchien in geringerem Maße voneinander, sodass lang andauernde Beziehungen zwischen Männchen und Weibchen (Abb. 168) entstehen können. Hierbei wird die territoriale Konkurrenz zwischen Männchen zunehmend auf die Weibchen verschoben (Abb. 167). Im ersten Fall wird Anzahl der rekrutierten Jungtiere durch die Stärke der territorialen Bindungen der Männchen im zweiten Fall durch die der Weibchen begrenzt, was sich empirisch formalisieren lässt (siehe. Kap. 8.5)

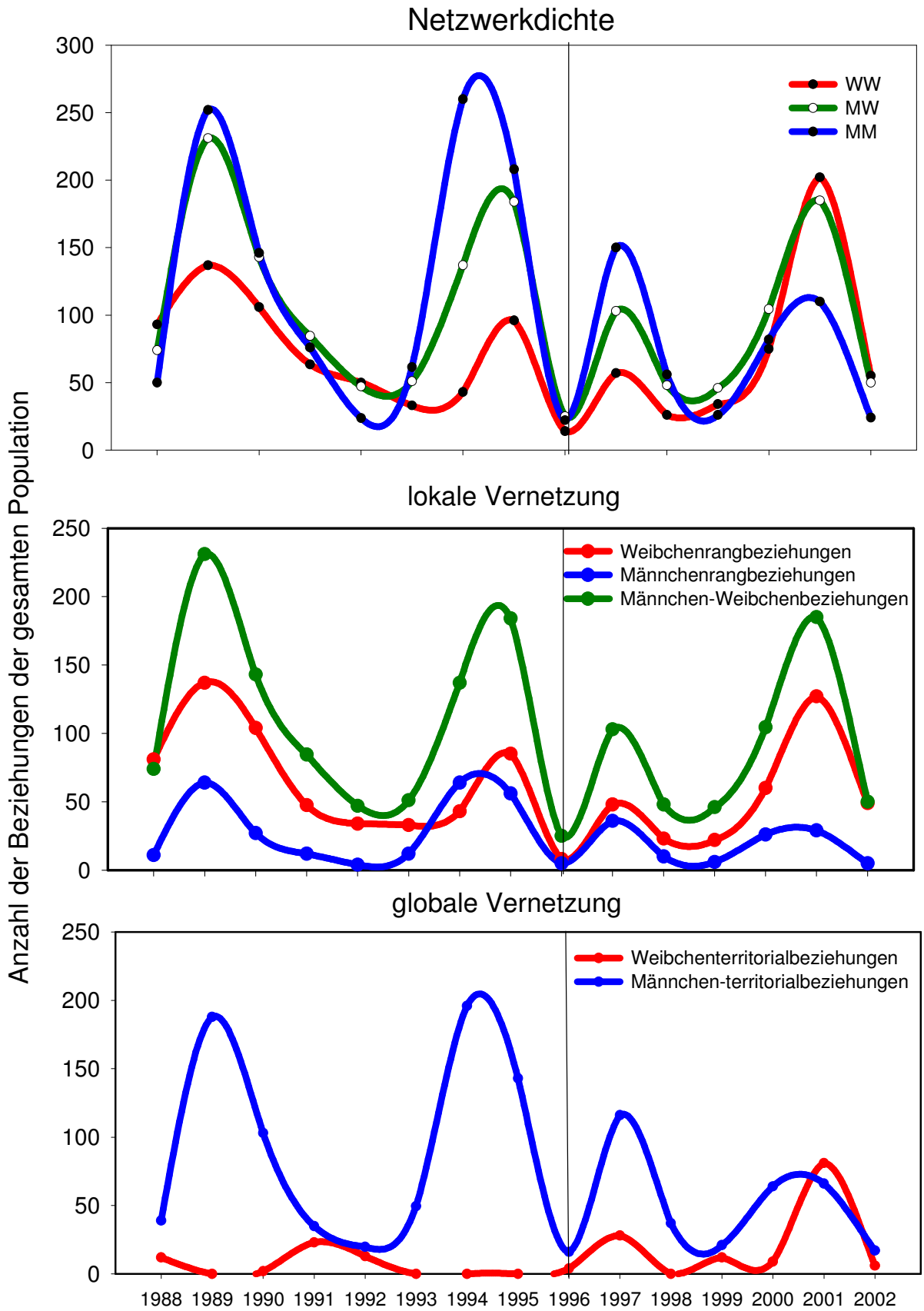


Abb.167: Netzwerkdynamik der Population: Netzwerkdichte Summe der zwischengeschlechtlichen und geschlechtsspezifischen Beziehungen. Lokale Vernetzung: Rangbeziehungen und zwischengeschlechtliche Beziehungen & globale (gruppenübergreifende) Vernetzung: Territorialbeziehungen

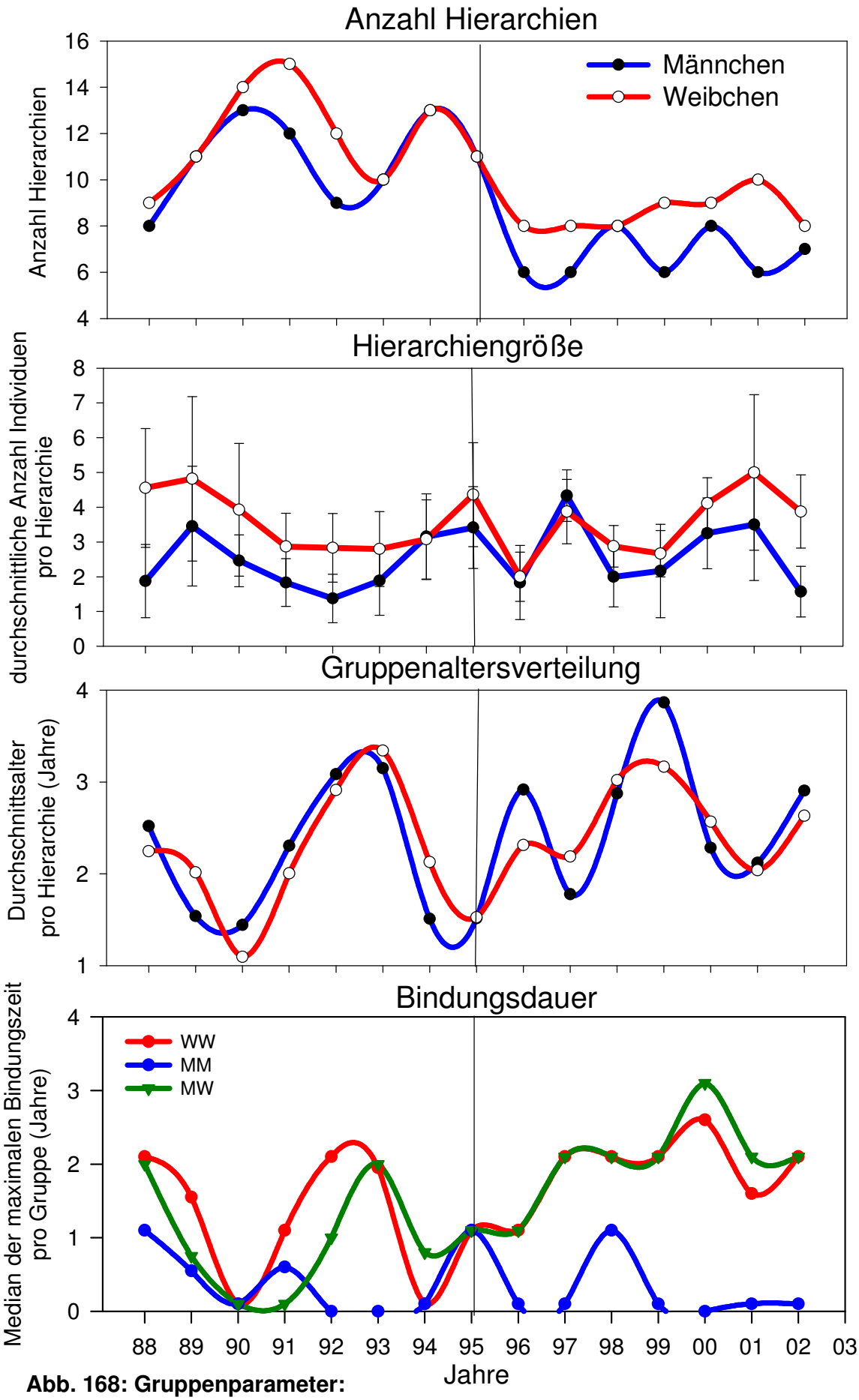


Abb. 168: Gruppenparameter:

8.4. Äquilibrierung aporetischer Konflikte

Dualitäten von namentlich vier aporetischen Konflikten: a) Männchen vs. Weibchen, b) Individuum vs. Gruppe, c) alt vs. jung und d) Leben vs. Tod wird raum-zeitlich durch die Übersetzung in ein strukturell funktionales Netzwerk selbstorganisiernder intra- und interaktiver Prozesse von Individuen überwunden.

Die relative und absolute Kopplung geschlechtsspezifischer Dominanzordnungen bestimmt und beeinflusst die alters- und geschlechtspezifischen Polaritäten sowie die Anzahl und Größe der Gruppen. Die Dynamik des Systems kann als eine kontinuierliche Suche nach Systemzuständen des Gleichgewichtes von Spannung und Akzeptanz bzw. als Zentralisierung und Dezentralisierung globaler (bzw. gruppenübergreifender Prozesse) und lokaler Konflikte innerhalb eines Netzes verstanden werden.

Diese hängen nicht von rein dichteabhängigen Prozessen ab, sondern von der Demographie sowie der topischen Zusammensetzung der Population. Daher sollte man besser von einer kritischen sozialen Dichte und Übervölkerung sprechen, wie es schon von Christian & Calhoun 1963 und von Holst 1977 vorgeschlagen wurde. Stabilität und Instabilität sind beide unabdingbare Attribute der Musterbildung und ihrer Veränderung. Man existiert nicht ohne den anderen. Selektion zwischen stabilen Zuständen entsteht durch Instabilität.

Selektion kann hierbei auf verschiedenen Ebenen erreicht werden, die als alternative Muster und Antworten im System unterscheidbar werden. Hierarchisches Aufspüren von Unterschieden (Kontrolle) und komplexe Aggregate von Unterschieden (z.B. unterschiedliche Größe und Anzahl von Weibchen- oder Männchenhierarchien) führt zu globaler Regulation und Homöostase. Die Stärke der Kopplung der geschlechtsspezifischen Hierarchien innerhalb eines Netzwerkes resultiert in einer absoluten oder relativen sozialen Verhaltenskoordination von Individuen innerhalb und zwischen den Gruppen. Hierbei ist die Bindungskapazität komplementär zur Alters- und Geschlechterzusammensetzung der Population sowie der Gruppen. Dies ist die Folge unterschiedlicher Zeitskalen, die durch Austausch-, Verteilungs- und Koinzidenzrelationen innerhalb und zwischen Gruppen realisiert werden können. Individuen gliedern sich hierbei innerhalb Hierarchien ein, um Unsicherheit zu bewältigen als auch Fehler zu vermeiden. Wohingegen die Hierarchien innerhalb eines Netzwerkes selber auch den Effekt haben Unvorhersagbarkeit der Umwelt bewältigen zu können, so das man von einem komplexen adaptiven System sprechen kann. Ein komplexes adaptives System ist ein komplexes, selbstähnliches Kollektiv von interagierenden adaptiven Agenten. Die Raumordnungen, die im

Netzwerk entstehen, emergieren aus den Zentralisierungs- und Dezentralisierungsprozessen lokaler Konflikte sowie aus Orts- und Sozialbindungen. Sie können daher auch als selbstähnliche Raumzeitgeometrien (Abb. 169) mit Eigenschaften wie Anpassung, Kommunikation und Spezialisierung verstanden werden.

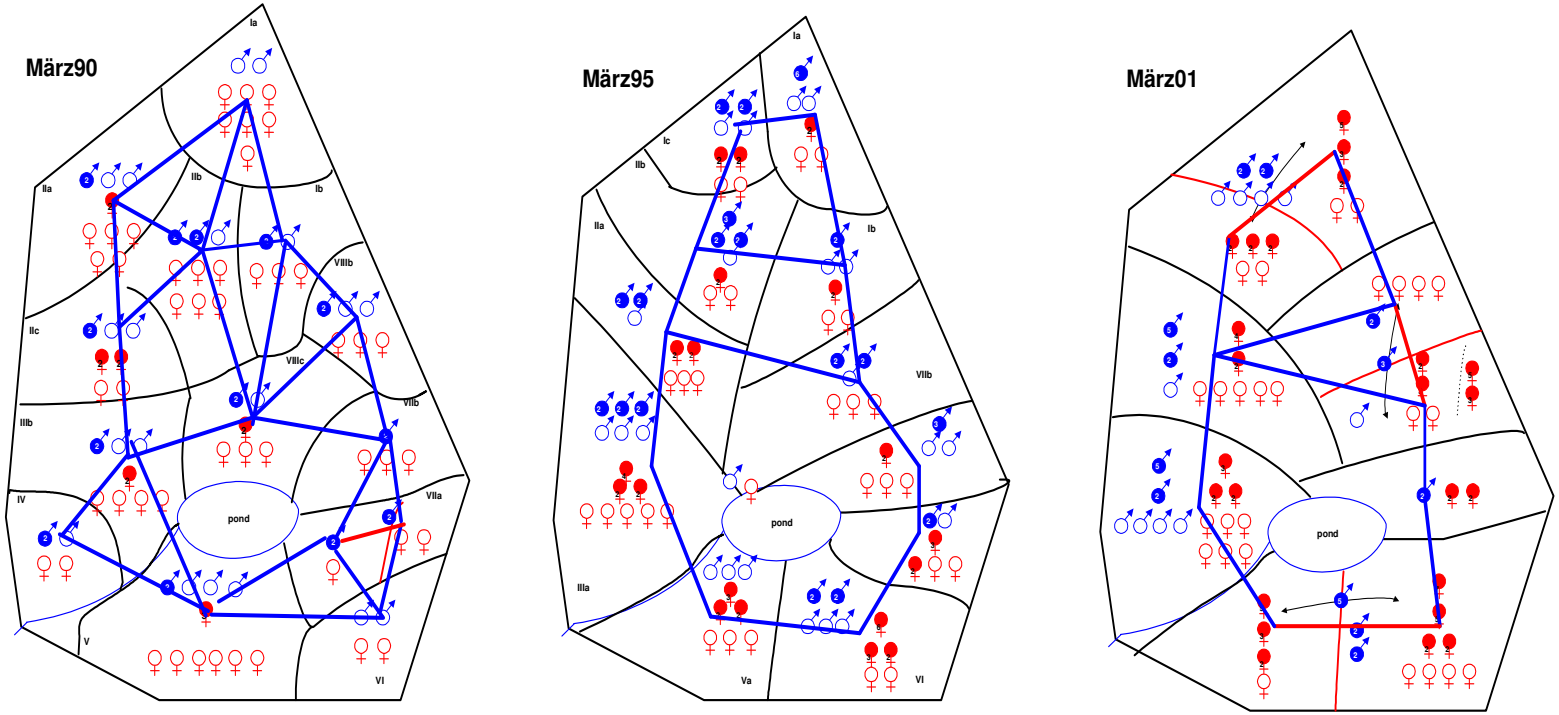


Abb. 169: Raumzeitgeometrien unterschiedlicher Vernetzung: Blaue und rote Linien geben die territoriale Vernetzung männlicher und weiblicher Individuen bei etwa gleicher Dichte an

8. 5 Selbstregulation

Populationsfluktuation sind ein Zeichen dynamischer Instabilität und Stabilität gekoppelter geschlechtsspezifischer Dominanzbeziehungen (oder wie es E. von Holst es als die absolute und relative Koordination zweier gekoppelter Oszillatoren - den M-Effekt - genannt hätte). Fluktuationen testen die Stabilität von Systemzuständen und erlauben dem System, neue Zustände der Ordnung von Spannung und Akzeptanz zu entdecken.

Im folgenden kann anhand unserer Daten eine Dichteabhängige Rekrutierung von Jungtieren als zeitverzögerter positiver Rückkopplungsmechanismus der Stabilität und Sicherheit von Dominanzbeziehungen zwei Jahre im voraus bestimmt werden (Abb. 170 und 171). Bei maschenförmiger Vernetzung bestimmt die Anzahl der Männchen die Kopplung der dichteabhängigen Fluktuation, während sie bei ringförmiger Vernetzung mit Weibchenuntergruppenbildung an die Anzahl der Weibchen gekoppelt ist. Populationsfluktuationen werden daher durch die Lebenszeiterfahrung früherer Generationen konditioniert, die strukturelle funktionale Information (Reafferenzkopien) rückkoppeln und so die weitere Entwicklung des Systems beeinflussen.

Beginnend mit RICKER (1954) haben zahlreiche Autoren erkannt, daß die **durchschnittliche Generationszeit** ein wichtiger Faktor ist, der die **Periode eines Zyklus** bestimmt (die Periode ist in etwa doppelt so lang wie die durchschnittliche Generationszeit, die bei Wildkaninchen etwa 2,5 Jahre beträgt). Einfache altersstrukturierte Modelle können das gesamte Spektrum von Gleichgewicht, Zyklen und Chaos hervorbringen, die von nicht altersstrukturierten, eindimensionalen Modellen erzeugt werden.

Die Grundannahmen altersstrukturierte Modelle sind eine konstante Überlebensrate von Adulten, dichteabhängige Rekrutierung von Jungtieren und eine festgelegten Entwicklungszeit (z.B. die Zeit von der Geburt bis zur Geschlechtsreife). Ein altersstrukturiertes Modell wird in unserem Fall erreicht, wenn man die Anzahl der rekrutierten Jungtiere als eine funktionelle Form der Rekrutierung annimmt. Hierbei bestimmt r das Maß der Dichteabhängigkeit und K verursacht die Dichteabhängigkeit (soziale Kapazität aufgrund von Konkurrenz und Gruppenbildung). Als intrinsische (potentielle) Wachstumsrate r wurde hier 2,5 (da sich die Population in Bezug auf die Weibchendichte 2,5facht, wenn sie überaltert ist) und als K die Austauschdichte von 70 Tieren angenommen.

Als Zeitverzögerung wurde nicht der Zeitraum von der Geburt bis zur Geschlechtsreife eingesetzt, sondern der durchschnittliche Zeitraum von 2 Jahren von der Geburt der Tiere bis zu ihrer Dominanz bzw. bis sich stabile Gruppenstrukturen ausbilden.

May (1974, 1976) konnte in Populationssimulationen zeigen, daß einfache Iterationen der Populationsdichte mit der Wachstumsrate und der Kapazitätsgrenze zu komplexen Populationsdynamiken führen können, die äußerlich nicht von Chaos zu unterscheiden sind. Erstaunlicherweise sind selbst diese Schwankungen determiniert. Es war aber auch May selber, der die Schwächen seines Modells gesehen hat und auf den Mangel an Populationsparameter hingewiesen hat.

Die Vernetzung der Gruppen wird generell durch die Verbreitung der Männchen bestimmt, was limitierend auf die Ausbreitung der Weibchen wirkt. Eine geringe Anzahl von Männchen im Verhältnis zu Weibchen lässt den Weibchen genug Raum, sich zu verteilen und erfolgreich zu reproduzieren. Daher wurde die Kapazitätsgrenze von maximal 70 rekrutierten Jungtieren an die Männchen gekoppelt. Sind z.B. wenige Männchen im Verhältnis zu den Weibchen vorhanden, können sich durch Segregation von Peergruppen eine hohe Anzahl von Jungtieren in der Population integrieren. Als Basis der Populationsdynamik wurde hierbei die Anzahl der Weibchen und nicht die Gesamtanzahl der Tiere genommen. D.h das Geschlechterverhältnis und damit die Zusammensetzung der Population wurden als Aktivatoren und Inhibitoren in die logistischen Wachstumsformel integriert, da nach Akcakaya et al. (1999) unterschiedliche Geschlechterzusammensetzung zu unvorhersehbaren Populationsdynamiken führen können.

Psychosoziale Faktoren wie Orts- als auch zwischengeschlechtliche Sozialbindungen blieben bislang in Modellanalysen völlig vernachlässigt. Dieser Vernachlässigung wurde Rechnung getragen, daß bei einer Populationserniedrigung durch einen Uhu, die Formel auf diese Tiere korrigiert wurde und damit eine stärker Bindung der Tiere geltend gemacht, die auf eine starken Zuwachs limitierend wirken (Abb. 171). Dem liegt die Annahme zugrunde, das Tiere über ein Jahr aufgrund einer exogene Verminderung einen stärkeren Raum- und Sozialanspruch entwickeln, der sich auf die weitere Populationsdynamik dämpfend auswirkt. Hierbei liefert das Modell erstaunlich präzise Vorhersagen.

halbe Periodenlänge = durchschnittliche Lebenszeit von Adulten

$$\text{Anzahl rekrutierter Jungtiere}_{t} = w_{t-2} * e^{2,5 * (1 - (n_{t-2} / (70 - m_{t-2}))}$$

= Robustheit und Plastizität des Netzwerkes

Austauschdichte

Zeitverzögerung durch positive Rückkopplung durch Gruppenbildung bzw. Dominanz innerhalb eines Netzwerkes von sozialen Beziehungen

max. Anzahl rekrutierter Jungtiere (Hemmfaktoren)

Männchen (Inhibitor)

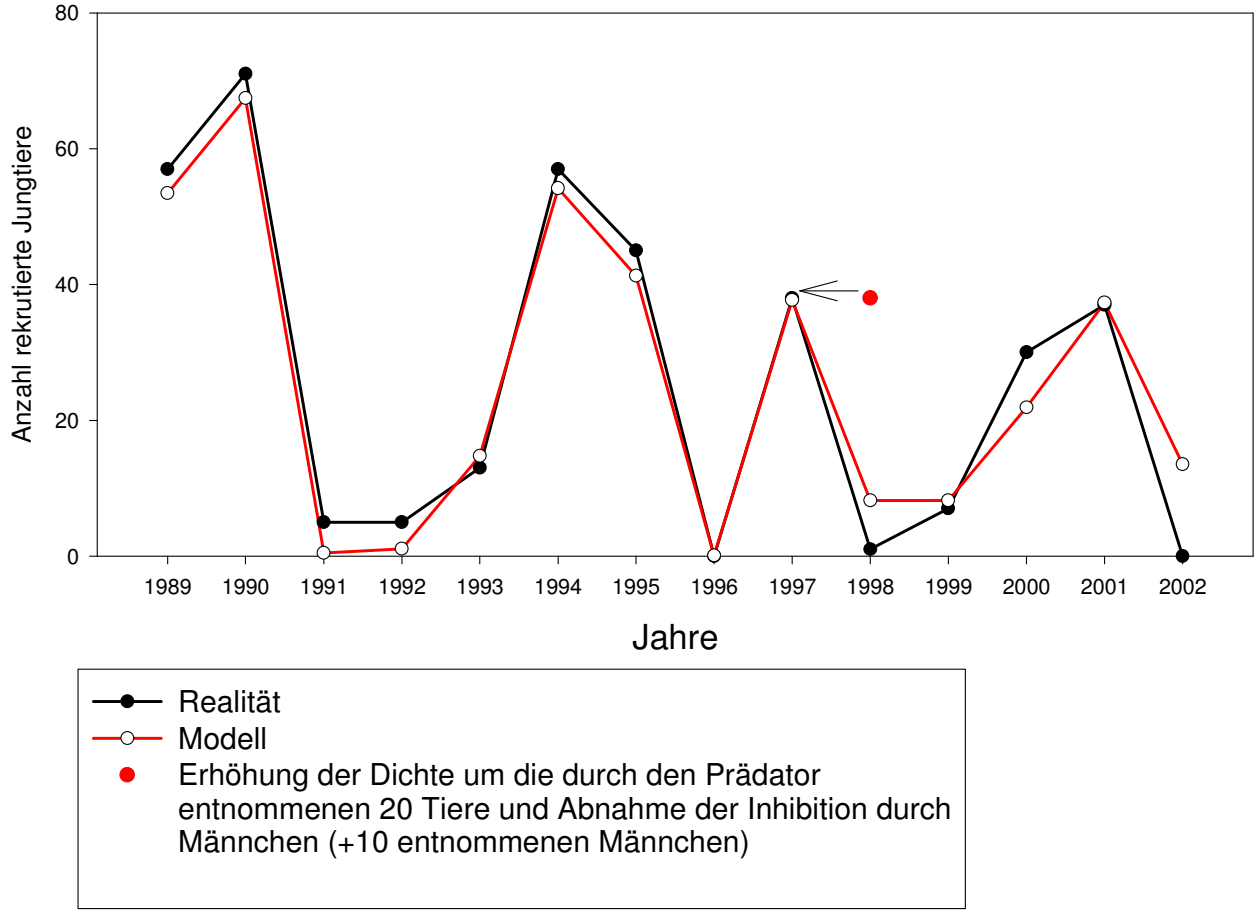


Abb.170

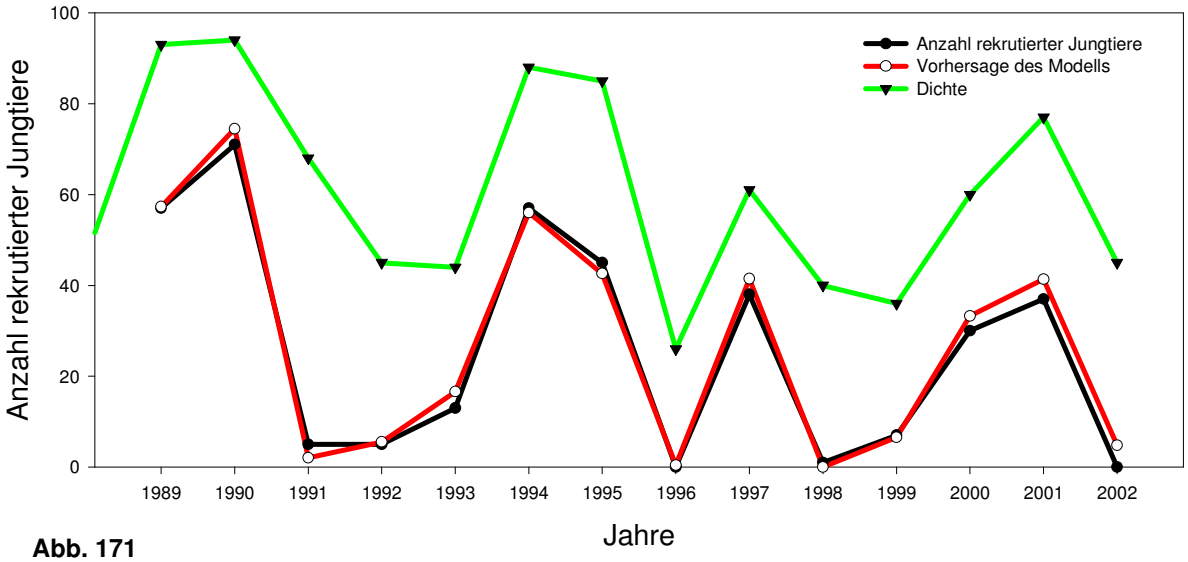


Abb. 171

(1989-1996) Anzahl rekrutierter Jungtiere $_t = w_{t-2} * e^{2,5 * (1 - (n_{t-2} / (70-m_{t-2}))}$

(1997) Anzahl rekrutierter Jungtiere $_t = we_{t-2} * e^{2,5 * (1 - (m_{t-2} + wm_{t-2})/(70))}$

(1998) Anzahl rekrutierter Jungtiere $_t = w_{t-2} * e^{2,5 * (1 - (70/ n_{t-2})}$

(1999 - 2002) Anzahl rekrutierter Jungtiere $_t = w_{t-2} * e^{2,5 * (1 - (n_{t-2} / (70-w_{t-2}))}$

Alternativ hierzu kann aber die unterschiedliche Vernetzung als auch Zusammensetzung der Population geltend gemacht werden, sodass die von dem Uhu entnommenen Tiere sowieso verstorben wären. Dafür spricht, dass a) die veränderte poly- und topozentrischen Vernetzung der Population mit einer unterschiedliche Schichtung der Population (keine zentrale Gruppen in der Mitte des Netzwerke, b) die Gruppenanzahl auf niedrigen Niveau stabil verblieb und nur noch ihre Größe varierierte und c) das sich lang andauernde Weibchenhierarchien übergreifende Männchen- Weibchenbeziehungen ausbildeten. Da in diesem Modell keine Diffusions-, Verteilungs- und Koinzidenzrelationen formalisiert wurden, kann eine allgemeine allmähliche Umschichtung der Populationen zu völlig unterschiedlich geordneten und geschichteten Netzwerken führen. Dem wurden Rechnung getragen, indem zwei weitere Formel eingeführt wurden, die den Schwellenübergang von einem sternförmig zu einem ringföringen Netzwerk als Symmetriebruch Rechnung tragen (Abb. 171). Die Dynamik der Population unterliegt einer historischen Pfadabhängigkeit der räum- und zeitlichen Vernetzung, was sich als ein Kaleidozyklus von Raumzeitgeometrien darstellen lässt. Demnach ist der Populationszyklus quasiperiodisch entsprechend der veränderten

Netzwerktopologien und Netzwerkspannungen, die sich im System entwickeln (Abb. 166). Eine raum-zeitliche Umschichtung der Population geht auch mit einer Umschichtung der Populationsparameter wie Alters- und Geschlechterzusammensetzung einher. Asymmetrien der geschlechtsspezifischen Konkurrenz finden ihren Ausdruck in unterschiedlich geordneten Netzwerken. Diese werden einmal auf der Ebene der Anzahl der Gruppen und in der zweite Phase auf der Ebene der Gruppengröße und Gruppenzusammensetzung reguliert (Abb. 168).
Darüber hinaus lassen sich die Anzahl der überlebenden Alterklassen auf wenige Tiere genau ein Jahr vorhersagen. Interessanterweise ist hierbei die geschlechtspezifische Anzahl der überlebenden Einjährigen an zwischengeschlechtliche Interdependenzen der Population gebunden (Abb. 172).

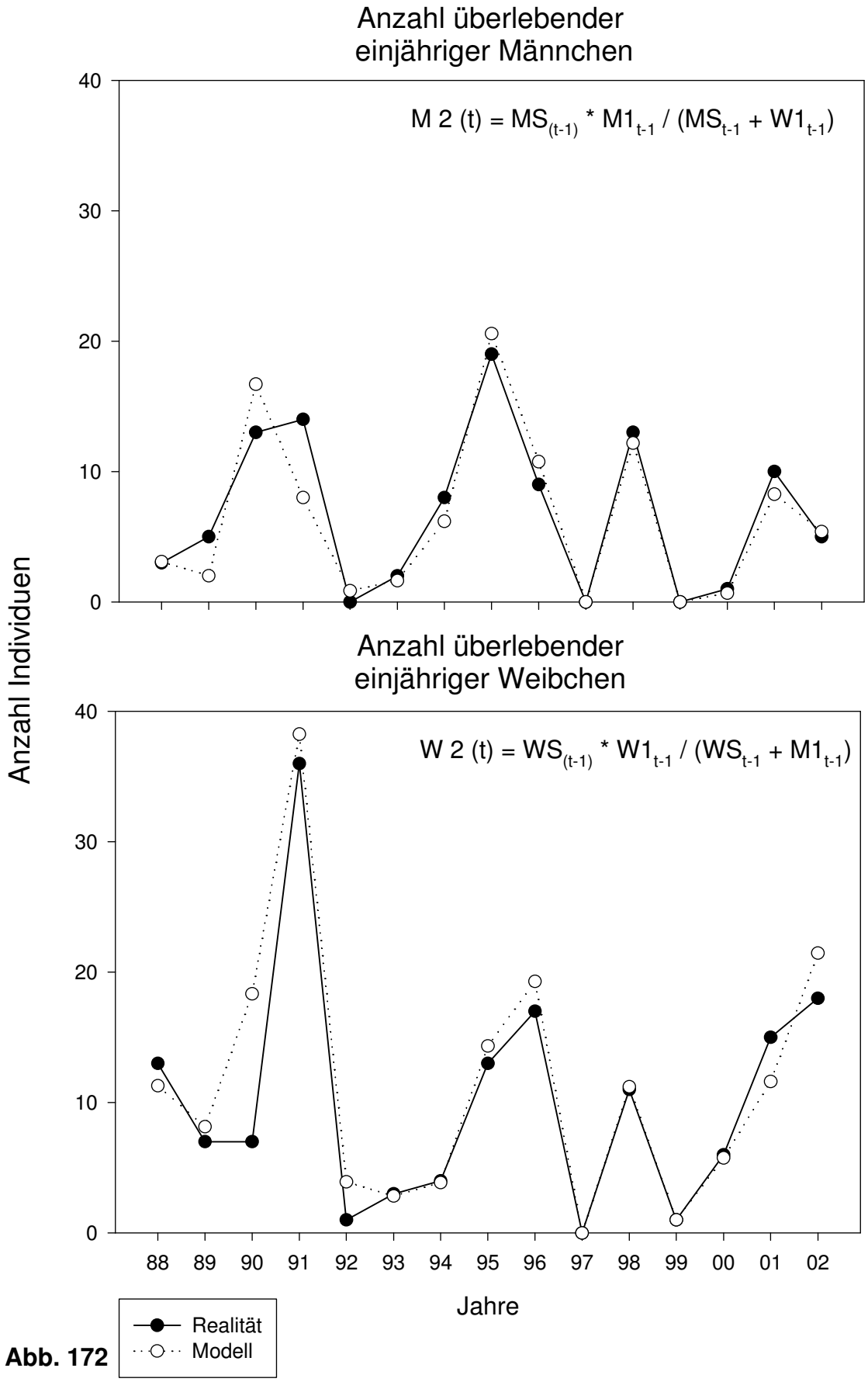

Anzahl überlebender einjähriger Männchen
M 2 (t) = MS(t-1) * M1t-1 / (MSt-1 + W1t-1)
Anzahl überlebender einjähriger Weibchen
W 2 (t) = WS(t-1) * W1t-1 / (WSt-1 + M1t-1)
Anzahl Individuen
0
10
20
30
40
88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 00 01 02
Jahre
Realität
Modell

Abb. 172

Fazit

Die Abnahme der Dichte der hier analysierten Individuen von Wildkaninchen ist **funktionell** in Abhängigkeit des sozialen Status unterhalb der Kapazitätsgrenze (**contest competition**) regu-liert, während bei Überalterung und instabiler Sozialstruktur die Zunahme **numerisch** bis nahe an die Kapazitätsgrenze (**scrambled competition**) erfolgt, bis sich wieder intakte Gruppen mit **stabilen** Dominanzbeziehungen ausbilden.

Stabilität bezieht sich hierbei auf statusabhängige Prozesse, die soziale Beziehungen auf- oder abbauen und in Wechselwirkung mit der Populationsdichte, dem Geschlechterverhältnis und der Altersstruktur die Anzahl und Größe der Gruppen regulieren.

Die Populationsdynamik der Jungtiere lässt sich allein aus der systemhaften Vernetzung von Populationsparametern formalisieren und vorhersagen. Dies lässt den Schluss zu, dass sich die Population aufgrund von Rückkopplungsprozessen in einem poly- und topozentrischen retiven Netzwerk selbstorganisiert und aufgrund von sozialem Streß durch temporären Ausschluss von Jungtieren selbst reguliert. Selbstregulation schließt aber auch die Äquilibrierung aporetischer Konflikte, wie Geschlechter-, Alters- und Gruppenkonflikte ein, und spiegelt sich in der Bindungskapazität der Population wider.

Stabilität des Sozialsystems (Plastizität) der Wildkaninchen ist hierbei sowohl Ursache demographischer Prozesse als auch ihr Effekt.

1. Diskussion:

Wichtigster Befund der vorliegenden Arbeit ist die Selbstregulation einer Wildkaninchenpopulation durch soziale Selbstorganisationsmechanismen. Die Ergebnisse steht im starken Widerspruch zu gängigen Lehrbuchmeinungen (z.B. BEGON ET AL 1998: „Weniger Unterstützung erhält die Ansicht, dass solche Verhaltensänderungen Veränderungen der Populationsgröße verursachen“ oder ERNST MAYR 1998 in „Das ist Biologie“: „Die Theorie der Selbstregulierung wird nicht mehr ernsthaft in Betracht gezogen.“). In der neuesten Ausgabe des Standardwerkes zur Ökologie von BEGON ET AL 2005: „From Individuals to Ecosystems“ oder CHARLES KREBS 2001 werden intrinsische Selbstregulationshypothesen sogar nicht mehr erwähnt. Entsprechendes gilt für das Standardwerk der evolutionären Verhaltensbiologie von ALCOCK 2006. Dies ignoriert zwei andauernde wissenschaftliche Dispute und Konsensbemühungen: a) Individual- versus (Gruppen-) Multilevelselektion (WYNNE-EDWARDS 1962, 1986; MAYNARD SMITH 1964, WILLIAMS 1966, 1992, MAYNARD SMITH & SZATHMARY 1995, SOBER & WILSON 1998, KELLER 1999, D.S. WILSON & E.O. WILSON 2007) und b) demographische dichteabhängige Faktoren der Populationsregulation vs. dichteunabhängige Faktoren der Limitation (ANDREWARTHA & BIRCH 1954 und NICHOLSON 1957, SINCLAIR 1989, MURDOCH 1994, DEN BOER & REDDINGIUS 1996, SINCLAIR & PECH 1996, MURRAY 1999, TURCHIN 1999, HIXON ET AL. 2002). Darüber hinaus blieben neuere Synthesebemühungen, die die Entwicklung von Systemen, deren Konfliktlösungs- und Selbstorganisationsmechanismen, emergenten Merkmalen und Eigenschaften unberücksichtigt (KÜPPERS 1996, DEPEW & WEBER 1997, MEINHARDT 1997, KAUFFMAN 1998, AURELI & DE WAAL 2000, CAMAZINE ET AL. 2003, WEST-EBERHARD 2003, JABLONKA & LAMB 2005, KELSO 1999, 2006, WIESER 1998, 2001, 2007, DRACK ET AL 2007).

Woran liegt das ? Nach MAHNER & BUNGE 2000 ist dieser Mangel einer Synthese (Erklärung) entweder einer Mikro- oder Makroreduktion geschuldet. Eine Subsumption beider Erklärungen sollte hierbei die Ebenen des System als Ganzes und die Ebene der Komponenten und damit Struktur, Zusammensetzung und Umgebung des Systems berücksichtigen. Läßt man eine dieser Koordinaten unberücksichtigt führt dies oft zu einem reduktionistischen Ansatz eines Atomisten, Holisten oder Strukturalisten. Will man darüber hinaus die Veränderung des Systems fassen, sollte man nach BUNGE & MAHNER 2004 die dynamische Komponente - den Mechanismus bzw. *Modus operandi* - in die Charakterisierung eines Systems aufnehmen.

Dieser sehr hohe Anspruch setzt eine Datenaufnahme und Analyse auf verschiedensten Ebenen voraus, die den meisten Untersuchungen aus technischen Gründen verstellt bleibt. Oft ist es auch nicht klar, wie die verschiedensten Ebenen miteinander koordiniert bzw. aneinander gekoppelt sind. Während die Mikroreduktion als bottom up control oft plausibel erscheint, ist die top down

control oder auch downward causation (EMMECHE ET AL. 2000, PATTEE 2000) dezentral und diffus sowie die Kopplung beider in der Regel nur durch eine aufwendige Netzwerkanalyse der Kommunikation und Musterbildung zu ermitteln (WHITE 2004, HOFFMEYER 2008). Aus der Sicht einer rein operationalen Systemanalyse wird die synchrone räumliche Aufteilung der Individuen innerhalb von Territorial- und Dominanzbeziehungen außer Acht gelassen. So kann der Ort eines gemeinsamen Aufenthaltgebietes oder Territoriums als ein Kraftfeld sozialer Spannungen, die aus den widerstreitenden Motivationen der Individuen resultieren, aufgefasst werden (siehe hierzu LEWIN 1963, HELBING 1996). Diese lassen sich nach LATKA 2003 durch eine Kombination von poly- und topozentrischen Netzwerken anschaulich machen.

Auch sind mir derzeit nur wenige Arbeiten bekannt außer von unserem Lehrstuhl, die mehrere Gruppen einer Tierart und ihre Wechselwirkungen auf individuellen Niveau in einem Populationsverband über 16 Generationen verfolgten. Größere Säugetiere leben hierbei zulange und nehmen zu große Lebensräume ein, während bei den meisten Nagetieren aufgrund ihrer kleinen Größe ihr Verhalten nicht so einsehbar ist. Dadurch sind die meisten Studien anhand von Telemetriedaten, Wiederfangquoten und einzelnen Gruppenbeobachtungen auf indirekte Rückschlüsse angewiesen. Experimentelle Arbeiten können zwar den Einfluß von extrinsischen Faktoren bestimmen, vernachlässigen aber intrinsische soziale Faktor-Prozess-Effektketten sowie ihre Wechselwirkungen. In dieser Studie stand die Frage nach der sozialen Regulation im Vordergrund. Hierzu wurden die Tiere in einem 22000 m^2 großen Gehege gehalten.

1.1 Der Zauneffekt

Da bei einer Einzäunung keine Zu- und Abwanderung möglich ist, stellt sich die Frage, ob man einen Laborartefakt misst. Der Zauneffekt (fence effect KREBS ET AL 1969) wurde in den 70er Jahren für das wichtigste Kriterium der Populationsregulation durch mangelnde Abwanderung gehalten (siehe ausführliche Diskussion OSTFELD ET AL. 1993, OSTFELD 1994, OSTELD & CANHAM 1995; CLOBERT ET AL 2001). Demnach sollte eine Population bei Einzäunung a) zu enorm hohen Dichten ansteigen und b) durch Ausbeutung der Ressourcen ihr Habitat so zerstören, dass durch Verhungern die Population zusammenbricht. Belege hierfür existieren bis heute nicht. In der vorliegenden Studie konnte über 16 Jahre solch ein Effekt nicht beobachtet werden – weder überstieg a) die Population jemals 100 Adulttiere bzw. 45 Tiere / ha und b) die Vegetation musste im Gegenteil zweimal im Jahr gemäht werden, um die Tiere beobachten zu können. Zudem waren die Abwanderungsraten auch nicht direkt dichteabhängig, sondern komplementär zur Fähigkeit Dominanzhierarchien zu bilden (KAETZKE & VON HOLST 2000) und Inzucht zu vermeiden (KÜNKELE & VON HOLST 1996). In einem Experiment in einem weiteren Gehege mit Futter ad lib. und Ausschluß von Mortalitätsfaktoren durch Prädation konnte auch kein umge-

hender Dichteanstieg gemessen werden, vielmehr verstarben ein Großteil der Jungtiere an mangelnder Bruftpflege (LOSERT 1998).

Interessant hierzu ist in diesem Zusammenhang jedoch die sogenannte social fence Hypothese von HESTBECK (1984, 1986), bei der eine soziale Barriere regulativ wirken soll. So ist bis heute insgesamt unbekannt, was die soziale Tragfähigkeitskapazität für territoriale Populationen bestimmt (BOTH & VISSER 2003; LOPEZ-SELPUCRE & KOKKO 2005). Während LOPEZ-SELPUCRE & KOKKO (2005) die Tragfähigkeitsgrenze als ein Gleichgewicht von „floaters" (Satellitentiere) und ortstreuen Tiere modellieren, konnte in dieser Studie gezeigt werden, dass Integration bzw. der Ausschluß von Jungtieren maßgeblich zur Regulation der Populationsdichte beiträgt. So erhöhte sich bei Populationszunahme die Anzahl der Gruppen durch Ausschluß von weiblichen Jungtieren, während bei Populationsabnahme die Anzahl der Gruppen rangabhängig reduziert wurde. Im späteren Verlauf der Populationsentwicklung wurde die Dichte der Population jedoch nur über die Größe der Gruppen und nicht über ihre Anzahl reguliert. Dies kann auf eine zunehmende Altersstrukturierung der Rangbeziehungen innerhalb der Gruppen als auch eine unterschiedliche geometrische topozentrische Vernetzung der Gruppen zurückzuführen sein. Dies zeigt, dass durch fortlaufenden Austausch von Individuen zwischen den Gruppen als auch durch unterschiedliche soziale Vernetzung ein relatives Populationsgleichgewicht aufrechterhalten wird. Wie dies geschieht wird an anderer Stelle diskutiert, sollte aber meiner Meinung nach nicht nur an Gehegebedingungen geknüpft sein, da jede Population durch natürliche Verbreitungsgrenzen limitiert wird. Ein soziales Säugetier mit so hohen Reproduktionsraten wie das Wildkaninchen sollte jedoch, um in einem Habitat bestehen zu können, über regulative intrinsische Mechanismen verfügen

1.2. Ist die Populationsdynamik der Wildkaninchen dichteabhängig ?

1.2.1 Bedeutung der Dichteabhängigkeit von Reproduktion und Mortalität für die Regulation von Wildkaninchen

Dichteabhängigkeit wird allgemein als notwendige Voraussetzung für eine Regulation einer Population untersucht. Dichteabhängigkeit hinsichtlich der Reproduktion und Sterblichkeit konnte vielfacher in unserer Bayreuther Wildkaninchenpopulation (DRÄXLER & V. HOLST 1993; KAETZKE & V. HOLST 1993, 1995, 1997, RÖDEL ET AL 2004 a,b) und in Populationen Australiens (MYKYOTWYCZ 1958, 1959, 1960, 1961; MYERS ET AL 1991), Großbritanniens (LLOYD 1970, BRAMBELL 1944, TROUT & SMITH 1998, THOMPSON 1994), Neuseelands (TYNDALE-BISCOE & WILLIAMS 1955;, GIBB ET AL. 1978, 1985; GIBB 1993) nachgewiesen werden.. Sie ist aber nicht hinreichend für eine Regulation einer Population im gesamten, da invers dichteabhängige oder dichteunabhängige Faktoren die Wirksamkeit unterlaufen können. Die Wirksamkeit und Bedeu-

tung einer Regulation kann nur über die Analyse der zugrunde liegenden dichteabhängigen Faktoren erfolgen, da Faktoren in Rückkopplungsmechanismen selber zu Effekten werden oder Zeitverzögerungen verursachen können.

Die Charakterisierung einer Populationsdynamik allein durch Fluktuationen der Dichte bzw der Reproduktion und Mortalität, wie meist üblich, ist zudem ungenügend. Sie vernachlässigt zentrale Eigenschaften einer Population wie die Alterstruktur, Geschlechterverhältnis und Populationsstruktur (wie die Vernetzung in territoriale Gruppen). Erst bei Berücksichtigung all dieser Eigenschaften einer Population kann ihre Dynamik in Wechselwirkung mit dem Sozialsystem und der Lebensgeschichte von Individuen näher untersucht werden. Eine Population erhält weiterhin eine biologische Bedeutung durch direkte und indirekte Interaktionen zwischen ihren Mitglieder, die wichtiger sind als die mit Mitglieder anderer Population oder sogar unabhängig davon sein können (BAKKER 1971, von DEN BOER 1977 Interaktionsgruppen genannt). Daher müssen dichteabhängigen Häufigkeiten von sozialen Verhaltensweisen, ebenso wie deren räumliche Verteilungen sowie die Distanzen der Tiere untereinander in Wechselwirkung mit Populationsparametern analysiert werden. Dies erst ergibt eine Grundlage zur Beantwortung der Fragen a) welche Faktoren und Prozesse das komplexe Sozialsystem die Mischeinheit der Wildkaninchen aufbauen und erhalten und b) in welcher Wechselwirkung Individuum, Sozialsystem und die Populationsdynamik stehen. Dies setzt eine Trennung von dichteabhängigen und -unabhängigen Faktoren voraus. Eine detaillierte Analyse von dichteabhängigen Prozessen in Abhängigkeit von Zeit, Raum und Parametern des Sozialsystems sowohl als auch ihre Vernetzung mit Parametern des Populationssystems tragen dazu bei, Faktoren einer Regulation zu gewichten. Ziel dieser Diskussion ist es daher zu erörtern, inwiefern dichteabhängige soziale Mechanismen in Wechselwirkung mit der Populationsdynamik stehen, und welche exogenen und endogene Faktoren ihnen zugrunde liegen.

1.2.1.1 Bedeutung von dichteabhängigen und dichteunabhängigen Faktoren: Semantische Probleme

Eine der beherrschenden Fragen von Populationsbiologen, Verhaltensökologen und theoretischen Biologen ist der Einfluß von dichteabhängigen und -unabhängigen Faktoren auf die Populationsgröße. Die Persistenz von Populationen wurde von ANDREWARTHA und BIRCH (1954, 1984) und DEN BOER und REDDINGIUS (1996) primär auf dichteunabhängige Faktoren der Umwelt, wie z.B. Klima, Habitatheterogenität oder Futterangebot zurückgeführt. Hiernach werden Populationen je nach Konditionen zwischen einem unteren (ungünstige Bedingungen) und oberen Limit gehalten. Dies mag in stark fluktuierenden Umwelten z.B. mit lang anhaltenden Trockenzeiten in offenen Gebieten (wie z.B. in Australien) durchaus möglich sein. Ein wichtiger

Einwand ist jedoch die von SINCLAIR (1989), SINCLAIR und PECH (1996) getroffene Unterscheidung von limitierenden und regulierenden Faktoren: Limitation ist ein Prozess, der die potentielle Gleichgewichtsdichte bestimmt. Sie wird durch alle Formen der Mortalität und des Reproduktionsverlustes verursacht. Regulation ist die Tendenz der Population, durch dichteabhängige Faktoren zur Gleichgewichtsdichte zurückzukehren, wenn sie gestört wird (LACK 1966, NICHOLSON 1933, 1954 a, b). Die Stärke der Dichteabhängigkeit bestimmt, ob ein stabiles Gleichgewicht, begrenzte Zyklen oder chaotisches Verhalten auftreten. Es ist daher trivial zu fragen, ob ein bestimmter Mortalitätsfaktor die Population limitiert, da alle Mortalitätsfaktoren limitieren. Die eigentlichen Fragen sind: In welchem Maße und wie verändert ein bestimmter Faktor den Gleichgewichtspunkt. Diese Unterscheidung ist insofern wichtig, da viele Evolutionsbiologen und Verhaltensökologen Mortalitätsfaktoren wie z.B. Infantizid (KÜNKELE 1992 b, RÖDEL ET AL. 2008, WOLFF 1997) als Selektionsfaktoren ableiten, die das Fortpflanzungssystem von sozialen Säugetieren bestimmen und damit erst eine intrinsische Regulation ermöglichen. Hierbei wird jedoch nicht unterschieden, in welchem Maß diese Mortalitätsfaktoren oder Verhaltensveränderungen für die Regulation der Dichte eine Rolle spielt. Die Stärke und Existenz von Dichteabhängigkeit stellt einen wichtigen Selektionsdruck dar, der die soziale Organisation, Parameter der Lebensgeschichte, die Habitatwahl etc. formen kann. D.h. Verhaltensökologen und Evolutionsbiologen messen in erster Linie Limitation, ordnen ihnen jedoch keinen Stellenwert innerhalb von demographischer Rückkopplungsprozesse zu, durch die erst eine angemessene Einschätzung der evolutiven Bedeutung von Verhaltensweisen und Mortalitätsfaktoren für ein Sozialsystem ermöglicht wird.

Im Gegensatz führt die reine Bestimmung von Dichteabhängigkeit durch Populationsbiologen, sei sie direkt oder indirekt (zeitversetzt), nicht über eine Oberbeflächenbeschreibung der Populationsdynamik von Tieren hinaus. Sie hat im letzten Jahrzehnt durch die Anwendung neuer nichtlinearer statistischer Methoden einen Aufschwung erlebt, kann aber, wie KREBS (1991) richtig bemerkt, nicht zwischen Ursache und Wirkung der Regulation unterscheiden, da sie rein korrelativ und *a posterori* ist.

Zahlreiche Reviews machen auf diesen Mangel von Forschungsansätzen aufmerksam (u.a. COCKBURN 1988, LEATHER ET AL. 1994, SIBLY & SMITH 1985, STRIER 1997, SUTHERLAND 1996, WATSON 1969). Sie sind am besten im Zitat von MAY und SEEGER (1986) zusammengefasst (eigene Übersetzung): „Es besteht eine Notwendigkeit für Verhaltensökologen, sich zu den Konsequenzen des Verhaltens für die Populationen hochzuarbeiten und für Populationsbiologen, sich zu dem individuellen Verhalten hinunterzuarbeiten, durch die Populationsparameter bestimmt

werden.“ Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit versucht diese Lücke zu schließen; die folgende Diskussion wird dabei auf verschiedenen Ebenen geführt.

1.2.1.2 Zeitlicher Maßstab der Bestimmung von Dichteabhängigkeit

Diskutiert man dichteunabhängige und dichteabhängige Faktoren als Selektionsmechanismen, darf man nicht vergessen, in welchem zeitlichen Rahmen man sich bewegt. Sie können in der jeweiligen Entstehungszeit der Art anders gewichtet gewesen sein, als sie sich heute darstellen. Heute haben wir jedoch einen evolutionsstabilen Zustand, der auf jeden Fall sich innerhalb einer unabhängigen Population oder Metapopulation (wenn einzelne Populationen voneinander wechselseitig abhängig sind, aber im gesamten als Metapopulation unabhängig sind) gegenüber meßbaren dichteabhängigen und dichteunabhängigen Selektionsmechanismen bewährt. So verwerfen DEN BOER und REDDINGIUS (1996), mit die wichtigsten Populationsbiologen, alle Regulationshypothesen, indem sie z.B. über den Zeitraum, über den die Dichteabhängigkeit bestimmt wird, mit der Frage: Wie lang ist lang ? polemisieren.

Der beste Nachweise einer Populationsregulation ist jedoch die über einen längeren Zeitraum anhaltende stationären Wahrscheinlichkeitsverteilung von Populationsdichten (CHESSON 1982, DENNIS und TAPER 1994; MAY 1973, ROYAMA 1977, TURCHIN 1995). Das Schlüsselwort ist hierbei stationär und dessen Abhängigkeit vom zeitlichen Maßstab. Dies impliziert eine (hypothetische) Durchschnittsdichte, um die eine regulierte Population in einem bestimmten Zeitraum fluktuiert. TURCHIN (1995) ordnet (0 = ein Jahr und weniger; 1 = eine Dekade; 2 = ein Jahrhundert und mehr) dem Einfluß von Umweltveränderungen Werte einer Skala von 0-2 zu. Auf der Skala 0 sollten Umweltfluktuationen explizit als stochastische Komponenten modelliert werden. Veränderungen auf der Skala 2 verlaufen so langsam, dass man sie vernachlässigen kann. Umweltveränderungen der Skala 1 sind jedoch problematisch, da sie nicht langsam genug sind, um sie ignorieren zu können, aber auch nicht schnell genug sind, um sie als Rauschen modellieren zu können. Da die Populationsveränderungen der hier untersuchten Wildkaninchenpopulation über knapp zwei Dekaden durchgeführt wurden, können Umwelteinflüsse vernachlässigt werden. Setzt man eine relative stabile Umwelt voraus, erscheint mir zudem zur Bestimmung des zeitlichen Rahmens die Lebenszeit der untersuchten Tierart und der Verlauf des Generationsaustausches im jeweiligen Sozialsystem ein weit wichtigerer Faktor. So können z.B. demographische Regulationsmechanismen bei langlebigen Primaten selten in einem Zeitraum von weniger als einige Dekaden gemessen werden (siehe STRIER 1997). Selbst bei einem kurzlebigeren Tier wie dem Wildkaninchen mit einem Durchschnittsalter von 2,5 Jahren (ab Geschlechtsreife) konnten aufgrund der Variabilität der Lebenserwartung in Wechselwirkung mit der Dichte und dem sozialen Umfeld ein Zyklus der Dichtevariationen erst über 10 Jahre festgestellt werden. Bei noch

kurzlebigeren Kleinsäugern wie z.B. Wühlmäusen erfolgt der dichteabhängige Massenwechsel erst über die Anreicherung in bestimmten auf die jeweiligen Jahreszeiten angepaßten Sozialsysteme (MADISON 1990, ZÖPHEL 1994, GETZ et al. 1997).

Eine weitere Voraussetzung einer Populationsregulation ist, dass sich die Dichte im Zeitverlauf nicht zunehmend weiter von der Durchschnittsdichte entfernt. Genau dies ist der Fall bei der untersuchten Wildkaninchenpopulation: Die Adulttierdichte bewegt sich innerhalb eines Zeitraumes von 16 Jahren um eine Durchschnittsdichte von 52 adulten Tieren mit einer Standardabweichung von +/- 20,2 Adulten. Setzt man die Adulttierdichte der enorm hohen Anzahl geborener Jungtiere gegenüber, ist die Fluktuation der Adulttierdichte vernachlässigbar gering. Parameter der Adulttierpopulation, wie Dichte, Geschlechterverhältnis und Altersstruktur wirken sich jedoch maßgeblich auf die Anzahl überlebender Jungtiere aus.

1.2.1.3 Direkte und indirekte (zeitverzögerte) Dichteabhängigkeit

Wie bereits erwähnt, steht die Sterblichkeitsrate der Einjährigen mit der Dichte der Mehrjährigen in Beziehung, allerdings nicht direkt, sondern zeitversetzt. Zeitverzögerte Dichteabhängigkeiten können schon bei einer Verzögerung von nur 9 Monaten einen stabilen Zyklus mit einer Periodenlänge von 3 – 4 Jahren hervorrufen (erster theoretischer Nachweis MAY 1976). TURCHIN (1990) wies bei 7 von 9 Insektenpopulationen zeitversetzte Dichteabhängigkeiten nach; direkte Dichteabhängigkeit konnte in keiner dieser Population nachgewiesen werden. Er wirft den Tierökologen vor, sie hätten die große Bedeutung von Zeitverzögerung übersehen. Aufgrund des Mangels an mechanistischen Erklärungen für Zeitverzögerungen hinterfragt STENSETH (1977, 1985) ihre biologische Bedeutung für Wühlmauszyklen. Die Oberflächenanalyse der Zeitserien von Dichteschwankungen führt auch meiner Meinung nicht über einen korrelativen Nachweis von direkter und indirekter Dichteabhängigkeit hinaus. Sie ist jedoch ein wichtiger Hinweis darauf, in welchem Zeitfenster man nach Mechanismen suchen sollte.

Anhand von Lebenstafelanalysen gewonnene Ergebnisse der Mortalität und Fekundität erbringen keinerlei Hinweise, ob eine Population zeitversetzt dichteabhängig reguliert wird oder nicht (Turchin 1990). Ein dichteabhängiger Mechanismus, der an einem Lebensstadium ansetzt, garantiert keine Regulation der gesamten Population, wenn er an einem zeitversetzten dichteabhängigen Mechanismus an einem anderen Lebensstadium rückgekoppelt wird. So vernachlässigen die von COWAN (1987 c) gewonnenen Lebenszeittafeln an Wildkaninchen und hieraus modellierten Populationsfluktuationen statusabhängige Lebenszeitdynamiken. Diese stehen - wie an dieser Studie - erstmalig gezeigt werden konnte - in Wechselbeziehung mit dem Sozialsystem sowie mit den Populationsparametern und können nicht anhand von einfachen Lebenszeittafeln gewonnen werden. Die von SMITH & TROUT 1994 anhand von Leslie Matrizen getroffenen Vor-

aussagen von Populationsdynamiken von Wildkaninchen basieren auf gemittelten Überlebens- und Sterblichkeitsrate aus Lebenstafeln von COWAN (1987 C) sowie auf Reproduktionsraten, die auf der Wurfgrößen im Uterus erlegter Wildkaninchen gewonnen wurden (TROUT & SMITH 1995). Diese entbehren jeglicher Grundlage nicht nur weil sie, wie die Autoren richtig bemerken, dichteabhängige Faktoren vernachlässigen, sondern weil die Anzahl überlebender Jungtieren in zeitverzögerter Wechselwirkung mit dem Zustand des Sozialsystems und einer variablen Altersstruktur der Population steht.

Eine Vielzahl von Studien schließen anhand der von geschossenen Wildkaninchen *in utero* gewonnenen Fruchtbarkeitssdaten auf eine direkte dichteabhängige Reproduktionssuppression, die sich auf die Populationsdynamik auswirken soll (GIBB ET 1985, BOYD & MYHILL, BRAMBELL 1944, LLOYD 1963, TROUT & SMITH 1995). Dies ist aber nicht zulässig, da die Anzahl der Embryonen im Uterus keinerlei Rückschlüsse auf die tatsächlich jährlich geborenen Wildkaninchen und deren Überlebensrate zulässt. Die jährliche Geburtenrate pro Weibchen dieser Studie unterlagen keineswegs einer direkten oder indirekten dichteabhängigen Regulation, obwohl direkte dichteabhängigen Reproduktionssupressionen zu Beginn der Reproduktionsperiode zu verzeichnen waren. Auch weisen TROUT UND SMITH (1995, 1998) explizit darauf hin, dass alle dichteabhängigen Mechanismen in Wildkanichenpopulationen mit intermediären Dichten auf ausschließlich veränderte Mortalitätsraten bei unveränderten Wurfgrößen zurückzuführen sind. So wirkt die Strukturierung in viele einzelne Gruppen bei Populationszunahme einer statusabhängigen Reproduktionssupression entgegen und ist damit dichteunabhängig.

In der Bayreuther Kaninchenpopulation waren die Sterblichkeitsrate der Adulttiere sowie die Produktion von Jungtieren direkt dichteabhängig. Hierbei ist wichtig nicht die Geburtenrate mit der Produktion von Jungen zu verwechseln. Die Geburtenrate (Anzahl der geborenen Jungtiere pro Weibchen) war dichteunabhängig. Die Sterblichkeit der Adulttiere und Produktion von Jungtieren standen in keinerlei unmittelbaren Beziehung miteinander. Die Rekrutierung von Jungtieren erfolgte jedoch zeitverzögert und war nicht direkt dichteabhängig: Nicht die Anzahl geborener Jungtiere ist somit für die Fluktuationen der Populationen verantwortlich (da selbst bei niedriger Dichte die hohe Produktion von Jungtiere ausreichen würde, um eine dramatische Erhöhung der Population zu jedem Zeitpunkt gewährleisten zu können), sondern deren Rekrutierung in Wechselbeziehung mit der altersabhängigen sozialen Stabilität der Adulttierpopulation. Die Dynamik der altersabhängigen sozialen Stabiltät der Adulttierpopulation kann jedoch nur über die Wechselwirkung der Lebensgeschichte von Individuen mit der Demographie begriffen werden.

Neben den schon angedeuteten zeitverzögernden intrinsischen Mechanismen durch endogene Faktoren des Sozialssystem könnten auch extrinsischen Mechanismen, wie Prädation, Klima und Nahrung an der Populationsdynamik beteiligt sein, die im folgenden diskutiert werden sollen.

1.2.1.3.1 Zeitverzögerte Regulation durch Prädation

Zeitverzögerte Dichteabhängigkeit wurde mit der Regulation von Schneeschuhhasen (*Lepus americanus*) durch Luchse (*Lynx canadensis*) (TROSTEL ET AL. 1987), bei *Elchen (Alces alces*) durch Wölfe (*Canis lupus*) (MESSIER 1991) und auf Neuseeland bei Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) durch Marderartige (*Musteliden*) und verwilderten Hauskatzen (*Felis familaris*) (GIBB 1979, 1981 a,b) in Verbindung gebracht. Die direkte oder zeitverzögerte Synchronizität von Prädatoren- und Beutetierdichten beschreibt die Limitation von Beutetiere durch Prädatoren, aber nicht notwendigerweise deren Regulation. Vielmehr lässt sie auch den Umkehrschluß zu: Prädatoren werden durch die Dichte von Beutetiere reguliert. Darauf weisen zahlreiche Befunde hin, die zwischen dem Einfluß von opportunistischen und spezialisierten Prädatoren auf die Beutetierdichte unterscheiden. Demnach sollen opportunistische Prädatoren (oder Generalisten) eine direkte Dichteabhängigkeit induzieren, indem sie den Beutetieren mit den höchsten Dichten folgen bzw. mit Abwanderung auf die Verteilung von Beutetiere antworten (BJØRNSTAD ET AL.1995, HASSEL UND MAY 1986, STENSETH 2000). Hingegen sollten spezialisierte Räuber eine zeitverzögerte Dichteabhängigkeit der Beutetiere hervorrufen (HANSKI ET AL. 1991, 1993; HÖRNFELDT 1994, HANSKI UND KORPIMÄKI 1995).

Abhängig von der Populationsdichte von Wildkaninchen in Australien konnten NEWSOME ET AL (1989) und PECH ET AL (1992) (und für Hausmäuse und andere Prädatoren PECH ET AL 1995; SINCLAIR ET AL. 1990) experimentell nachweisen, dass Füchse Wildkaninchenpopulationen bei niedriger Dichte regulieren können, bei hoher Dichte jedoch nicht. Füchse waren in unsere Studie keine relevanten Prädatoren. Die Dichte der Bayreuther Wildkaninchenpopulation überschritten zu jedem Zeitpunkt die von NEWSOME ET AL. 1989 und PECH ET AL 1992 angegebenen Werte einer niedrigen Dichte von 13 bis 15 Kaninchen längs eines Kilometers um ein Vielfaches. Einflüsse der Altersstruktur und des Sozialsystems, die in unserer Studie die Dichte über mehre Jahre auf einem niedrigen Niveau hielten, blieben in der Studie von PECH ET AL. 1992 unberücksichtigt. Sie könnten aber möglicherweise aufgrund der stark fluktuierenden Einflüße der klimatischen Verhältnisse in Australien vernachlässigbar sein.

Auf Wildkaninchen spezialisierte Räuber können nach Modellen von SINCLAIR (1989) sowie SINCLAIR UND PECH (1996) bei niedrigen Dichten eine Population nahe zur Extinktion treiben. Die Bayreuther Wildkaninchenpopulation befand sich zwar niemals in einem Zustand mit den in Australien vergleichbaren niedrigen Populationsdichten, aber auch die Bayreuther Population

konnte in der Nichtreproduktionsperiode durchaus durch einen spezialisierten Räuber, wie in unserem Fall einen Uhu, dramatisch dezimiert werden. Im speziellen betraf die Prädation nicht nur Jungtiere, sondern auch Adulttiere, wodurch die dichteabhängige Sterblichkeitsrate der Adulttiere erhöht wurde. Ohne Einfluß des Uhus wäre nach den Ergebnissen dieser Studie eine allmähliche Abnahme der Adulttierpopulation mit gleichzeitigen geringen Überlebensrate der Jungtiere, zu erwarten gewesen. Die Reduktion der Adulttiere durch Prädation veränderte die Alterstruktur sowie die Gruppenstrukturen der Population. Infolgedessen überlebten im darauf folgenden Jahr ein Großteil der nur relativ wenigen geborenen Jungtiere, was zu einer unmittelbaren Erhöhung der Populationsdichte führte. Dies steht in Einklang mit den von SINCLAIR (1989) und SINCLAIR UND PECH ET AL (1996) postulierten synergistischen und antagonistischen Effekten von Prädatoren, wonach durch Modifkation der Größen von intrinsischen Faktoren die Struktur und Dynamik der Population verändert wird. Dies schließt allerdings nicht aus, dass die Prädation auf sozial ungebundene oder ausgestoßene Individuen selektiv wirkte, wie an Wildkaninchen in Spanien (DONAZAR UND CEBALLOS 1989) und an Präriehunden (*Cynomys parvidens*) in Amerika gezeigt wurde (HOOGLAND ET AL 2006).

1.2.1.3.2 Zeitverzögerung durch Klima

Auch abiotische Faktoren wie das Wetter werden für Zeitverzögerungen der Populationsdynamik verantwortlich gemacht. So werden z.B. kontrovers zu der zeitverzögerten dichteabhängigen Regulation der Elche (*Alces alces*) und Weißwedelhirsche (*Odocoileus virginianus*) durch den Prädator Wolf (*Canis lupus*) (MESSIER 1991, 1995) der Einfluß von kumulative negativen Effekten der Schneedicke im Winter (MCROBERTS ET AL. 1995, MECH ET AL. 1987) und von globalen klimatischen Fluktuationen (POST UND STENSETH 1998) diskutiert. Aufgrund ihre kürzeren Gestation und ihre Reproduktionsweise müssen Wildkaninchen allerdings nicht wie Ungulaten klimatische härtere Perioden im trächtigen Zustand überdauern. Der Beginn ihrer Reproduktionszeit richtet sich nach dem Vegetationszustand und direkten klimatischen Faktoren (RÖDEL ET AL. 2005). Der Beginn richtet sich zudem auch nach dem Gehalt der Nahrung (GROBNER ET AL. 1987, LOSERT 1998), daher kann sich selbst in unseren Breiten eine klimatische Veränderung auf die Reproduktivität auswirken. Klimatische Faktoren sind in unseren Breiten jedoch nicht durch extreme Trockenzeiten wie in Australien oder vielleicht auch Spanien gekennzeichnet und kommen daher als limitierende Faktoren für Langzeitschwankungen nicht in Frage. Jedoch könnte man sich durchaus vorstellen, dass klimatische Faktoren sich auf die Überlebensrate von Jungtieren und die Mortalitätsrate von Adulttiere auswirkt. Dies war aber wider Erwarten nicht der Fall: So konnte in einem extrem milden Winter eine kontinuierliche Abnahme der Population beobachtet werden, ohne das die Überlebensrate der Jungtiere erhöht war. Auch weist die Exaktheit

des Zyklus der Wachstumsrate der Populationdichte darauf hin, dass die Mortalitätsrate der Adulttiere in Abhängigkeit von der sozialen Instabiltät durch die Zuwachsrate von Jungtieren kompensiert - wahrscheinlich sogar überkompensiert - wurde. Wie intensiv der Austausch von Generationen stattfindet, scheint jedoch durch das Klima beeinflusst zu werden (siehe hierzu RÖDEL ET AL 2004).

1.2.1.3. 3 Regulation durch Prädation und Nahrung (in Abhängigkeit vom Landschaftstyp)

Man könnte sich vorstellen, dass eine Veränderung der Vegetation zu einer verminderten Überlebensrate führte, die mit einer Abnahme der gesamten Populationsdichte einherging. Sollte eine Degradierung der Vegetation durch ein zweimalig dichte Besiedlung (z.B. 1989 u. 1990 oder 1994 und 1995 mit ca. jeweils 100 Adultiere mit einer immensen Anzahl von Nachkommen) die nachfolgenden kontinuierlich abnehmenden Populationsdichte bewirkt haben, wäre zu erwarten gewesen, dass bei der Reduktion durch den Uhu die Population nicht in dem darauf folgenden Jahr gleich wieder in solch einem Ausmaß ansteigt. Allein aus der Wachstumsrate der Population lässt sich kein unmittelbarer Einfluß der Vegetation auf die Populationsdynamik ablesen. Zwar veränderte sich die Vegetation durchaus (Teilbereiche wuchsen zu einheitlichen Distelbeständen, die aber als Nahrung genutzt wurden), erholte sich aber in den darauf folgenden Jahren wieder. Andererseits mußten selbst bei größeren Populationsbeständen zur besseren Einsicht der Tiere die Vegetation mindestens zweimal im Jahr gemäht werden, was gegen den von KREBS ET AL (1969) bei Microtus festgestellten „fence effekt“ spricht. Wildkaninchen scheinen zumindest in unseren Breiten nicht in der Lage, die Vegetation so niedrig zu halten, dass es auf Dauer zu Degradationsschäden kommt. In Steppen oder Halbwüsten, in denen die Vegetationsschicht ohnehin ziemlich dünn ist, könnte jedoch eine Populationsregulation an eine klimatisch bedingte Vegetationsfolge gebunden sein. Von einem wie in Australien oder in Neuseeland geschilderten Verhungern durch Zerstörung der Vegetation kann in unserem Projekt nicht im Entferntesten die Rede sein. Im Winter wurde dem Versterben durch Nahrungsverknappung in den kältesten Monaten Januar und Februar bei dicker Schneedecke durch Zufütterung von Heu vorgebeugt. Die Sterblichkeit der Adulttiere ist zwar im Winter erhöht; welche und wieviele Tiere (Adulte oder Jungtiere) während der Wintermonate überleben oder sterben, scheint jedoch nicht vom Nahrungsangebot abzuhängen, sondern vielmehr vom sozialen Gefüge und der Überalterung der Population bestimmt zu werden. MYERS ET AL. (1994) stellen die Mortalitätsrate und Produktionsrate von Wildkaninchen innerhalb ihrer Gehege als irrelevante Parameter für die im Freiland gefundene Regulation dar. Ihrer Meinung nach kann hierbei nur entschieden werden, wer stirbt aber nicht wieviele. Sie führen dagegen größere Abwanderungmöglichkeiten im Freiland und den Vergleich der in verschiedenen klimatischen Zonen unterschiedlichen festgestellten Produk-

tivitäten an. Diese Ergebnisse beschreiben jedoch lediglich die Limitation unterschiedlicher Populationen durch jeweils unterschiedliche Landschaftstypen, können aber nicht zur Erklärung der Regulation innerhalb eines Habitats herangezogen werden. So konnte COWAN & GARSON (1985) zeigen, dass innerhalb unterschiedlicher Habitate wie Kalk- oder Sandböden das Sozialsystem der Wildkaninchen unterschiedlich ausgeprägt war, was eine unterschiedliche Populationsdynamik zur Folge hatte. Die Ausbildung und Veränderungen der sozialen Beziehungen sowie deren Geschichte im jeweiligen Habitat scheinen demnach sehr wohl eine wichtige Rolle zu spielen, wieviele - und nicht nur welche - Tiere überleben oder sterben. Gerade an den Fluktuationen der Population innerhalb eines Geheges kann der soziale Anteil an einer Populationsregulation innerhalb eines Habitats simuliert werden. Dafür spricht auch, dass zumindest in Deutschland Wildkaninchenpopulationen voneinander isoliert vorkommen und nicht kontinuierlich über die ganze Bundesrepublik verteilt sind. Das Argument der Abwanderung kann demnach für fragmentierte Habitate durchaus mit Exitus gleichgesetzt werden und wird für die weiten einheitlichen Ebenen Australiens anders gewichtet sein, als in den fragmentierten Landschaftstypen Europas, Neuseelands, Spaniens oder in Teilbereichen Australiens. In Habitaten der steppenähnlichen Gebieten Australiens können soziale Faktoren eventuell den klimatischen Faktoren untergeordnet sein, da sich Wildkaninchen opportunistisch nach den Vegetations- und klimatischen Bedingungen fortpflanzen.

Integrationsprozesse sind nach BORA & V. HOLST (1997) und KHASCHEI ET AL. (1993) an eine Lebensphase von 5 – 6 Monaten gebunden, die bei uns mit Einbruch des Winters einhergeht. Die Geschlechtsreife von Wildkaninchen in klimatischen günstigeren Gebieten Spaniens und Australiens wird noch im Geburtsjahr mit einem Alter von 4 - 5 Monaten (SORIGUER 1981, MYERS ET AL. 1994) erreicht, während in unserer Population Jungtiere erst mit Beginn des auf den Geburtstermines folgenden Frühjahres mit einem Alter von 8-12 Monaten geschlechtsreif werden; das stimmt mit den durchschnittlichen Werten Frankreichs aber auch Teilbereichen Australiens überein (ARTHUR 1980, ROGERS ET AL. 1994, MYERS ET AL. 1981, 1994). Die Unterschiede der Geschlechtsreife und der Integration bewirken eine Populationsdynamik, die in weiten Bereichen nicht vergleichbar zu sein scheinen. Ergebnisse von GIBB 1993 und GIBB & WILLIAMS 1994 zeigen aber, dass in Neuseeland durchaus stabile selbst regulierende Populationen bestehen, die aber vielleicht auch nur Ausdruck des Landschaftstyps, sind in dem soziale Regulation stärker bzw. unmittelbarer greift, als in den Steppengebieten Australiens.

In Populationen, in denen die Altersstruktur jedoch ständig durch Prädatoren umgebrochen wird, kommt es möglicherweise gar nicht zur Ausbildung von stabilen Gruppen, in denen eine soziale Regulation greifen kann. Vielmehr wird die Population ständig niedrig gehalten. Entkommt die

Population durch klimatisch günstigere Bedingungen wieder dem Prädatorendruck, müßte aber auf einem höheren Dichteniveau eine soziale Regulation wieder feststellbar sein.

Nach KREBS ET AL (1995) und STENSETH (1995) wird der Zyklus der Schneeschuhhasen durch die Interaktion von Trophienstufen wie Nahrung und unterschiedlichen funktionelle Antworten von Prädatoren wie Kojote, Luchs und Eulen (BOUTIN ET AL. 1995, O'DONOGHUE ET AL. 1998) bewirkt. Die hierzu unternommenen experimentellen Studien zeigen, dass im Vergleich zu Kontrollgruppen eine Futterzugabe einen zweifachen, ein Prädatorenauschluß ebenfalls einen zweifachen und Futterzugabe mit Prädatorenausschluß einen zehnfachen Anstieg der Dichte bewirken. Obwohl diese Experimente demonstrieren, dass einzelne extrinsische Faktoren nicht additiv wirken, ist damit noch nicht geklärt, inwiefern diese zur Ursache der Zyklizität beitragen. Selbst Modelle von HIK (1995) demonstrieren lediglich, wie durch extrinsische Faktoren die Zyklizität des Schneeschuhasen verstärkt wird, da allen verglichenen Populationen eine Zyklizität (jedoch mit verzögerten Phasen) gemein war. Die Ergebnisse des Ausschluß von extrinsischen Faktoren demonstrieren meiner Meinung lediglich, dass die Populationen auf unterschiedliche Dichteniveaus reguliert werden.

Da in keinem der angeführten Experimente eine Populationsabnahme verhindert werden konnte, liegt es nahe, dass intrinsische demographische (soziale) Faktoren der Regulation bzw. der Zykliziät zugrundeliegen dürften (BOONSTRA ET AL. 1998). So weist O'DONOGHUE & KREBS (1992) in einer früheren Arbeit darauf hin, dass sehr wohl soziale Faktoren, wie Dominanz und Rekrutierung für den Schneeschuhhasen eine Rolle spielen könnten (BOUTIN 1984, GRAF 1985, SINCLAIR 1986). Auch könnten unterschiedliche Genotypen des Schneeschuhhasens synergistisch mit extrinsischen Ursachen wirken (SINCLAIR ET AL 2003). Allerdings werden in keiner dieser groß angelegten Studien die sozialen auch verwandtschaftlichen Faktoren (BURTON & KREBS 2003) und deren Einfluß auf demographische Faktoren wie Altersstruktur oder Geschlechterverhältnis Bezug berücksichtigt.

Ebenso wie bei den Schneeschuhhasen führen GIBB ET AL. (1979) auch Nahrung und Prädation als Ursache für die Populationsfluktutationen bei Wildkaninchen an. Doch auch hier blieben demographische Aspekte wie Altersstruktur und Geschlechterverhältnis der Population unberücksichtigt.

1.2.1.3.4. Dichteabhängige Zeitverzögerung durch Alterstruktur

Korrelative Beziehungen oder einfache Populationsmodelle, die auf eindimensionalen dichteabhängigen Differentialgleichungsmodellen (MAY 1974, 1976, MAY UND OSTER 1978) basieren, zeigen, dass Dichteabhängigkeit komplexe Dynamiken wie gedämpfte Oszillationen, limitierte Zyklen und Chaos produzieren können. Wie bereits erwähnt wurde (s. oben), können zeitverzö-

gerte Dichteabhängigkeit durch trophische Interaktionen wie Räuber-Beute oder Wirt-Parasiten verursacht werden (HUTCHINSON 1948, BERRYMAN 1978, ROYAMA 1981, MAY 1999). So wurde die Feststellung statistischer Dichtabhängigkeiten in Populationtrajektoren als einen Beleg der Hypothese interpretiert, dass Prädatorenspezialisten den Zyklus von Fluktuationen bestimmen (HANSKI ET AL 1991, 1993, TURCHIN 1993). Obwohl anerkannt ist, dass zeitverzögerte Dichteabhängigkeit zwischen verschiedenen Segmenten einer strukturierten Population in Abhängigkeit von Alter, Physiologie oder Raum vorkommen kann (HASTINGS 1984, 1997, HIGGINS ET AL 1997, ROYAMA 1991, TURCHIN & TAYLOR 1992), scheinen jedoch die meisten Autoren (COCKBURN 1988, STENSETH & LOMNICKI 1990, WARKOWSKA-DRATNAL & STENSETH 1985) mit STENSETH & IMS (1993) übereinzustimmen, dass „social and intinsic mechanisms seem unlikely to generate regular density cycles“ und weiter „none of the hypotheses has survived closer theoretical evaluation, nor a closer empirical scrutiny of the underlying premises“. Weniger die empirische Falsifikation als der Mangel an formalisierten Modellen, denen intrinsische Faktoren zugrundeliegen, haben nach MATTHIOPOULOS ET AL. (1998) zu dieser Ansicht beigetragen. Ohne die Analyse der Alterstrukur sowie des Geschlechterverhältnisses und ihren Wechselwirkungen mit den Dichteschwankungen lassen Oberflächenanalysen von Zeitserien von Populationsschwankungen jedoch intrinsische Faktoren unberücksichtigt.

Bemerkenswerterweise wich die sonst direkt dichteabhängige Sterblichkeitsrate von Adulttieren unserer Population im Winter innerhalb von 16 Jahren in nur zwei Jahren von einer fast linearen Beziehung ab: In einem Jahr (1990) bewirkte die Verjüngung der gesamten Population bei hoher Dichte eine Erniedrigung der sonst direkt dichteabhängigen Sterblichkeitsrate um 50 %, und 1996 war durch den Einfluß eines Prädators die Sterblichkeitsrate der Adultiere trotz Verjüngung der gesamten Population erhöht, was eine erhöhte Überlebensrate der Jungtiere im nächsten Jahr zur Folge hatte.

Für die Rekrutierungsrate konnte eine zeitverzögerte indirekte Dichteabhängigkeit mit einer LAG-Phase von 2 Jahren festgestellt werden. Der Verlauf der Dichtefluktuationen war hierbei nahezu identisch mit der an einer in Neuseeland über 10 Jahre gehaltenen Population für die GIBB ET AL. (1979) als dichteabhängige Faktoren Nahrung und Prädatoren angibt. Hingegen wurde für die vergleichbar verlaufenden Dichtefluktuationen einer Wildkaninchenpopulation in Australien über einem Zeitraum von 6 Jahren als ausschlaggebender regulierender Mechanismus jedoch das soziale Umfeld angeben (MYKYTOWYCZ & FULLAGAR 1973). Andere vorgeschlagene Mechanismen der zeitverzögerten Dichteabhängigkeit sind phäno- und genotypische Unterschiede zwischen Individuen der unterschiedlichen Phasen von Populationszyklen (CHARNOV &

FINERTY 1980, CHITTY 1960, 1967; 1996; CHRISTIAN 1950, 1980; HESTBECK 1982, KREBS 1978, KREBS & MYERS 1974; STENSETH 1977, 1981, 1986).

Dichteabhängigkeiten, die die Alterstruktur einbeziehen, blieben in einer Vielzahl von Populationsstudien in Australien unberücksichtigt. Sie können aber, wie an folgender Studie gezeigt werden konnte, erst über einen längeren Zeitraum, der zeitverzögerte dichteabhängigen Generationswechsel mit einbezieht, erkannt werden. Lag – Phasen blieben in den von MYERS (1971); MYERS UND GILBERT (1981); MYERS ET AL (1994;) GILBERT ET AL (1987) generierten Modellen der Populationsdynamik an Wildkaninchen in unterschiedliche Habitaten unberücksichtigt. Ihre Aussagen basieren auf jährliche Zyklen der Trächtigkeiten und der Wurfgrößen *in utero*, die mit Überlebenskurven in Beziehung gesetzt wurden. Hierbei wird eine von Jahr zu Jahr gleiche Alterszusammensetzung suggeriert, die aber in den jeweiligen Habitaten dichteabhängigen Zyklen unterliegen könnten. So stellt die Alterszusammensetzung nach WILLIAMS UND ROBSON (1985) einen wichtigen Faktor für die Stabilität von Wildkaninchenpopulation in Neuseeland dar (instabile Population: Übergewicht an Jungtieren; stabile Population: wenig Jungtiere). Australische Arbeiten (MYERS 1971, PARER 1977, KING ET AL 1983, WHEELER UND KING 1985, WOOD 1980, COOKE 1987, GILBERT ET AL 1987, PARER UND LIBKE 1991) stellen zwar alle über die Jahre variable Alterszusammensetzungen fest, diese wurden jedoch zur Erfassung jahreszeitlicher Schwankungen auf Monatsmittel gepoolt und sind daher nicht vergleichbar. Arbeiten von KING ET AL (1983), PARER (1977) und DUNSMORE (1974) zeigen entsprechende Schwankungen in der Alterszusammensetzungen über mehre Jahre, können aber nur mit Einschränkungen mit unseren Fluktuationen verglichen werden, da die einzelnen Populationen teilweise mit Giften und Myxomatose bekämpft wurden. Ein Vergleich der Beziehung von Dichte und Alterzusammensetzung ist daher mit unserer Population nur bedingt zu treffen. Interessanterweise scheinen jedoch in den von PARER (1977) untersuchten Subpopulationen, die nur einige 100 Meter voneinander lagen und in Austausch miteinander standen, jede einzelne ähnliche Schwankungen in der Alterszusammensetzung zu durchlaufen wie unsere Population: Die gesamte Population hebt die Variabilitäten der Subpopulationen in etwa auf und weist eine normal verteilte Altersverteilung auf. Dies weist daraufhin, dass einzelne Subpopulationen miteinander interagieren und als Metapopulation verstanden werden können, die Unterschiede der einzelnen Subpopulationen in der Alterzusammensetzung ausgleichen.

Die Anzahl der geborenen Jungtieren hing in unserer Studie von der Anzahl adulter Weibchen ab; die Reproduktionsrate pro Weibchen war hingegen dichteunabhängig. Die Überlebensrate der Jungtiere wiederum stand in Wechselwirkung mit der Sterblichkeitsrate der Mehrjährigen im Folgejahr, aber nicht mit der Sterblichkeitsrate im allgemeinen (mehrjährige und einjährige Tie-

re). Australische und neuseeländische Populationsmodelle (MYERS ET AL. 1994, GIBB ET AL. 1985, GIBB 1993) spiegeln daher vielleicht in übertriebenen Maße den Einfluß von dichteunabhängigen Faktoren unterschiedlicher Habitate wider, da sie indirekte dichteabhängige Rückkopplungsmechanismen der Alterszusammensetzung, die erst über einen längeren Zeitraum von 6 – 8 Jahren erfasst werden können, nicht berücksichtigen. Vernachlässigt man Umweltfaktoren wie Prädatoren, Nahrung und Klima und legt nur dichteabhängige Rekrutierung und Alterszusammensetzung den Populationsschwankungen zugrunde, ist die Länge der Periode der Oszillation nach Modellen von RICKER (1954) allgemein doppelt so lange wie das Durchschnittsalter der Adulttiere (bzw. durchschnittliche Generationszeit). Dies entspricht bei einem Durchschnittsalter des Wildkaninchen von ca. 2,5 Jahren einer Periode von 5 Jahren. Kleine Veränderungen von Lebensgeschichtsparametern, wie z.B. die Variabilität der Sterblichkeitsrate oder die Stärke der Dichteabhängigkeit, können jedoch dieser Länge der Periode verlängern oder verkürzen, wie an der Populationsdynamik von Dungeness Krabben (*Cancer magister*) nachgewiesen werden konnte (HIGGINS ET AL. 1997). Grundlage des Modells von RICKER (1954) und HIGGINS ET AL. (1997) sind eine dichteunabhängige Überlebensrate von Adulten, eine dichteabhängige Rekrutierung von Jungtieren und ein festgelegter Zeitraum bis zur Geschlechtstreife. Nur die Annahme einer festgelegten Zeitspanne bis zur Geschlechtsreife stimmt mit den Bedingungen in unserer Population überein. Jedoch war weder war die Rekrutierung von Jungtieren direkt dichteabhängig, noch war die Überlebensrate der Adulttiere konstant. Vielmehr stand die Überlebensrate von Jungtieren in Beziehung mit der Sterblichkeitsrate der Mehrjährigen des Folgejahres: Eine Feststellung der zeitversetzten dichteabhängigen Rekrutierung aufgrund der Altersstruktur muß somit andere Parameter berücksichtigen: im Falle der Kaninchen die Variabilität der Lebenserwartung und des Verhaltens in Abhängigkeit mit dem sozialen Status.

Wichtig dabei ist, dass - im Gegensatz zu der vorausgesetzten dichteabhängigen Rekrutierung logistischer Wachstumsformeln - positive Rückkopplungsprozesse einbezogen werden müssen, die sich vor allem im Verhalten dominanter Tieren und der Ausbildung von geschlechtsspezifischen und zwischengeschlechtlichen stabilen Beziehung ausdrücken und der Rekrutierung von Jungtieren entgegenwirken.

1.2.1.3.5. Dichte, Altersstruktur und Geschlechterverhältnis

Neben den Wechselbeziehungen zwischen Dichte und Altersstruktur wird in den wenigsten populationsbiologischen Studien auf die Beziehung von Alterstruktur, Geschlechterverhältnis und Dichte eingegangen. Das Geschlechterverhältnis ist jedoch ein wichtiger Faktor für die geschlechtsspezifische Konkurrenz sowie auch die zwischengeschlechtlichen Bindungen der Individuen innerhalb einer Population (DUNBAR 1985, STRIER 1997). So bestimmen altersspezifische

Unterschiede im räumlichen Verhalten von Männchen und Weibchen wesentlich die Strukturierung der Population in Gruppen und sind somit ein Charakteristikum der Dynamik einer Population.

Das Geschlechterverhältnis der Tiere unserer Population liegt bei Geburt bei 1:1 (V. HOLST ET AL. 1999); dies steht mit allen sonstigen Untersuchungen an Wildkaninchen in Einklang (BRAMBELL 1942, 1944, MYKYTOWYCZ, BOYD 1985, BOYD & MYHILL 1987). Das Geschlechterverhältnis der erwachsenen Tiere der Population fluktuierte hingegen um ein Geschlechterverhältnis von Männchen zu Weibchen mit 1: 1,9 (+/- 0,7). Dies steht in Einklang mit den Daten einer Vielzahl von Gehegepopulationen als auch von Populationen im Freiland (Gehege: My MYERS AND POOLE 1963, GIBB ET AL 1978; Mykytowycz 1959. 1960, PARER 1977; Freiland: MYERS ET AL. 1994, DUNSMORE 1974). Großflächige Abschußergebnisse demonstrieren zwar in einigen Gebieten Australiens und Neuseelands eine Verschiebung zugunsten von Männchen (BOYD & MYHILL 1987, GIBB ET AL. 1985, SHEPERD ET AL. 1981). Inwiefern diese Ergebnisse auf klimatisch bedingte fluktuierende Besiedlungen der Gebiete durch Wildkaninchen beruht, bleibt unklar; auch eine Beeinflussung der Sex-ratio der Abschussraten, bedingt durch die größere räumliche Verteilung von Männchen bzw. der von der Population ausgestoßenen Männchen, wird von den entsprechenden Autoren diskutiert.

Zu – und Abnahme der Dichte der Population waren von einer entsprechenden Zu- und Abnahme des Geschlechterverhältnisses sowie einer Verjüngung der Population begleitet. Der geschlechtsspezifische Ausgleich von mehrjährigen durch einjährige Männchen und Weibchen, gebunden an die Fluktuationen, erfolgte jedoch unterschiedlich. Bei einer Zunahme der Population vervierfacht sich die Anzahl der Männchen, während sich die Weibchenzahl nur verdoppelt. Hierdurch verschiebt sich das Geschlechterverhältnis zugunsten der Männchen und es kommt zu Neubildungen von Gruppen, sowohl durch Gruppenabspaltungen als auch durch Abwanderungen von Männchen und Weibchen. Neubildungen von Gruppen gehen mit einem Ersatz von älteren Männchen sowie auch einer Verkleinerung von Revieren ältere etablierten Gruppen einher. Da bei einer Erhöhung der Populationsdichte keine stabile Territorien ausgebildet sind, kann angenommen werden, dass sich keine festen (stabilen) Beziehungen zwischen Männchen und Weibchen sowie Weibchen und Weibchen ausbilden.

In der Folge überleben mehr einjährige Männchen als Weibchen, sodass bei gleichbleibender hoher Dichte im darauffolgenden Jahr wieder mehr weibliche als männliche Jungtiere überleben. Auch hier bleibt ein relativ ausgeglichenes Geschlechterverhältnis bewahrt. Die Verdopplung der Dichte durch eine „scrambled“ betonten Konkurrenz führt bei Erreichung der Kapazitätsgrenze (hierbei ist eine soziale Tragfähigkeitsgrenze gemeint) zu einer fast völligen Ablösung der älte-

ren Tiere und einer Verdoppelung der Anzahl Gruppen. Danach stabilisiert sich das System und es setzt eine „contest“ betonte Konkurrenz ein, wobei im Verlauf von 2-3 Jahren die Dichte kontinuierlich abnimmt, die Population im Mittel zunehmend älter wird, das Geschlechterverhältnis sich zugunsten der Weibchen verschiebt und die Größe und Anzahl der Gruppen abnimmt.
Dieser Befund steht im Gegensatz zu den Annahmen der Autoren australischer, niederländischer und neuseeländischer Studien, nach denen kein Faktor das Anwachsen einer Population nahe der Kapazitätsgrenze aufhalten soll. Spontane Dichteausbrüche von Populationen werden hierbei allein auf günstige klimatische und Nahrungsbedingungen sowie niedrigen Prädatorendruck zurückgeführt (GIBB ET AL. 1978; WALLAGE-DRESS 1986).
Unsere Studie zeigt eindeutig, dass klimatische Einflüße und Prädatoren für eine Regulation zumindest in unseren Breiten nur eine geringfügige Rolle spielen. Dichte, Geschlechterverhältnis und Altersstruktur bestimmen die Stabilität von Gruppen, die über mehrere Jahre die Dichte weit unterhalb der Kapazitätsgrenze regulieren können. Prädatoren, die diesen Zusammenhang nur einmalig störten, konnten die Dichte nur kurzfristig reduzieren, führten zu einer sofortigen Erhöhung der Dichte im darauffolgenden Jahr. Wildkaninchen können bei ihrer hohen Reproduktionsleistung ihre Populationsdichte innerhalb kürzester Zeit theoretisch vervielfachen (siehe Besiedlung Australiens). Diese Möglichkeit besteht jedoch nicht für die Regulation einer Interaktionspopulation innerhalb ihres Habitats. Alle mit immensen Aufwand getriebenen Studien in Australien, Neuseeland und Niederlande geben daher weniger Hinweise auf die Mechanismen einer Populationsregulation innerhalb eines Habitats, als auf ihre Ausbreitungsmechanismen. Wildkaninchen sind aufgrund ihrer hohen Reproduktionsleistung an unvorhersehbare klimatischen Einflüße stark angepaßte Tiere, die ohne eine intrinsische Regulation ihre Umwelt und sich selbst schon längst vernichtet hätten, zumal sie ortstreu sind und keine größere Wanderungen unternehmen; sie müssen sich daher mit ihrer innerartlichen Umwelt auseinandersetzen. Es ist daher höchst unwahrscheinlich, dass ihr Verhalten, nur als eine auf die extrinsische Umwelt reagierende Antwort zu verstehen ist, wie von GIBB ET AL (1978) vermutet wird.

1.3. Grundlage der Sozialstruktur

Eine Sozialstruktur lässt sich erst verstehen, wenn man ihre einzelnen Komponenten, wie die wechselseitige Beziehung von räumlichen Verteilungs- und Verhaltensmustern, analysiert. In dieser Arbeit wurden die räumlichen Verteilungsmuster als Grundlage für die Definition einer Wildkaninchengruppe herangezogen. Tiere, die sich zu mehr als 50 % in ihren Aufenthaltsgebieten überlappten, wurden einer Gruppe zugeordnet. Im Fall der Kaninchen handelt es sich hierbei in der Regel um Orte, die durch die lokale Konkurrenz innerhalb von Dominanzhierarchien der Weibchen um Wurf- und Wohnbauten sowie die territoriale Konkurrenz der Männchen um

Weibchen räumlich festgelegt sind. Nach COWAN (1987, 1991) spielt hierbei das Habitat wie die Beschaffenheit des Bodens und damit die Möglichkeit Wurfbaue zu graben eine prägende Rolle für die Ausbildung des Sozialsystems. In unserem Gehege wurde dem Rechnung getragen, indem den Kaninchen neben den selbst angelegten Wurfbausystemen künstliche Komplexbauten zur Verfügung gestellt wurden. Diese wurden vorrangig von dominanten Weibchen monopolisiert. Zum Großteil bestimmt die Nähe der Wurfbaue zueinander, wie viele Weibchen sich innerhalb einer Gruppe organiseren und damit auch die Anzahl der Weibchen, die ein oder mehrere Männchen monopolisieren können. Hierbei gilt aber auch der „aktive" Umkehrschluß: Je mehr Weibchen sich in ihren Aufenthaltsgebieten überlappen, desto größer ist das gemeinsame Territorium, das in Dominanzhierarchien organisierte Männchen verteidigen – bis hin zu der Bildung von territorialen Weibchenuntergruppen. Untergruppenbildung wurde bislang nur von SURRIDGE ET AL. 1999 beschrieben und unter genetischen Verwandtschaftskritieren analysiert sowie diskutiert. Sie sind aber auch Ausdruck dafür, dass die Anzahl der Weibchen innerhalb einer Rangordnung wahrscheinlich grundsätzlich limitiert ist, da Weibchen nach Reviervergrößerung durch ein Männchen und Übernahme einer weiteren Weibchengruppe gegeneinander Territorialverhalten zeigten. Ein Muster (Struktur) wird also erst dann verständlich, wenn man die sozialen Mechanismen kennt, die zu diesem Muster geführt haben. D.h.: Die Population hat eine Struktur, aber die Struktur des Sozialsystem lässt sich erst als Ordnung der raum-zeitlichen Prozesse verstehen, die in der Sozial- und der Populationsdynamik realisiert werden.

Außer anhand ihrer räumlichen Verteilungsmuster lassen sich die Tiere genauso gut über die Verhaltensverteilung als auch die Häufigkeitsverteilung der Individualdistanzen als Interaktionsgruppen unterscheiden und definieren. Somit kann das Sozialsystem als ein polygynes Paarungssystem mit geschlechtsspezifischen territorialen Rangordnungen angesprochen werden, wie schon von einer Vielzahl von Forschern festgestellt wurde (MYKYTOWYCZ 1958, 1959, 1960; MYERS & POOLE 1959, 1961; LOCKLEY 1964; MYKYTOWYCZ & FULLAGAR 1973; PARER 1977; GIBB ET AL 1978; BELL 1983; COWAN UND GARSON 1985; COWAN 1987 A-B; GIBB 1993). Zwischen den Gruppenterritorien können sich jedoch sogenannte „floaters" bzw. Satellitentiere aufhalten (MYERS & POOLE 1961, MYERS & SCHNEIDER 1964). Darüber hinaus können erstaunerlicherweise Männchen auch räumlich voneinander getrennte Territorien verteidigen. Dies war sowohl bei abnehmender als auch zunehmender Dichte zu beobachten.

1.3.1. Einfluß der Saisonalität und Dichte

Jahresgänge wurden in allen Parametern der räumlichen Verteilung, der Mobilität, der sozialen Distanzen, der Verhaltensweisen aus dem agonistischen und territorialen Bereichs und dem Werbe- und Hüteverhalten festgestellt (s.a. SCHÖNHEITER 1992). Soziale Gruppen sind hierbei an

ihrem Verhalten am deutlichsten zu Beginn der Reproduktionsperiode auszumachen, bleiben aber auch in der Nichtreproduktionsperiode bestehen. Insbesondere konnte in dieser Arbeit erstmals gezeigt werden, dass Gruppen in der Nichtreproduktionsperiode am besten anhand der sozialen Distanzen auszumachen sind, obwohl sie in dieser Zeit auch Fremdgebiete hinsichtlich sozialer Freiräume und Nahrung explorieren. Allgemein kann die Individualdistanz als ca.1 m angegeben werden, wobei jahres-, rang- und dichteabhängige Unterschiede berücksichtigt werden müssen. Nähere Abstände, wie Körperkontakt konnten nur zwischen Weibchen einer Gruppe oder Männchen und Weibchen einer Gruppe, aber nicht zwischen Gruppenmännchen beobachtet werden.

Unter Berücksichtigung der saisonalen Variationen waren nahezu alle strukturbildende Verhaltensweisen dichteabhängig. Dies ist insofern erstaunlich, da sich die Population bei Dichteabnahme aus annähernd denselben Individuen derselben Altersklasse zusammensetzte. Die Tiere nutzten bei abnehmender Dichte fast alle den freiwerdenden Raum, was sich in den folgenden Parameter niederschlägt: Vergrößerung der Aufenthaltsgebiete, Zunahme der Mobilität, Zunahme des Abstandes der Mütter zu ihren Wurfbauen, rangabhängige Abnahme des häufigen Beisammensitzens, sowie des Aggressions- und des Hüteverhaltens. Da bei abnehmender Dichte sich auch das Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen verschob, blieb das Territorial- und Werbeverhalten einzelner Männchen konstant. Das heißt: Das Spannungsnetz zwischen territorialen Gruppen der Population bleibt bei abnehmender Dichte erhalten; nur innerhalb der Gruppen - insbesondere den Weibchenhierarchien – nimmt die soziale Spannung ab. Entsprechend bleibt auch bei Dichtezunahme die Aggression gleich, variiert aber auf Systemebene rangabhängig je nach Gruppenzusammensetzung (SCHÖNHEITER 1992). Allgemein ist mit Beginn der Reproduktionsperiode rangabhängig die Aggression am höchsten ist und nimmt nach Klärung der Dominanzbeziehungen noch während der Reproduktionsperiode ab.

1.3.2 Gruppenstruktur und Verhalten bei veränderten Populationsparameter

Mit zunehmender Dichte 1988 – 1990 veränderte sich das Geschlechterverhältnis von 1: 3,1 zu 1: 1,4 (Männchen pro Weibchen) und wurde im Winter 1990 nahezu ausgeglichen. Bei abnehmender Dichte bis 1992 verschob sich das Geschlechterverhältnis wieder zugunsten der Weibchen, sodass von einer asymmetrischen Konkurrenz der Geschlechter ausgegangen werden kann. Mit den verschobenen Populationsparameter nahm die Anzahl und Größe der Gruppen zu und dann wieder ab. Die Gruppe kann somit als ein Mediator der in der Population herrschenden Konkurrenz verstanden werden. Diese wird über ein Vielzahl von Prozessen, wie Revierübernahme, Rangstürze, Untergruppenbildungen, Gruppenbildungen und Reviergrößerungen regu-

liert und bezieht sich auf Art und Geschichte der Beziehungen der Individuen. Es macht daher keinen Sinn, bei Dichtezunahme mit einer allgemeinen erhöhten Aggression zu rechnen, da diese durch strukturbildende Faktoren abgepuffert wird. Hierzu müsste das Sozialsystem der Wildkaninchen zusammenbrechen und sich keine über längere Zeiträume intakten Gruppen mehr ausbilden, was nur bei einem ausgeglichenem Geschlechterverhältnis von 1: 1 und einer Altersstruktur von alt und jung von 1:1 der Fall war. In diesem Falle sind häufige Rangumbrüche bei rapider Populationsabnahme, wie von KHASCHEI (2000) von unserer Population beschrieben, die Tagesordnung. Aber auch hier können erst auf der Systemebene des sozialen Ranges Veränderungen festgestellt werden. Nur von GIBB ET AL (1978) wurden ähnliche Populationsumbrüche beobachtet – allerdings wurde von den Autoren weder das Geschlechterverhältnis noch das Verhalten der Tiere berücksichtigt. So kommen die Autoren zu dem Schluß, dass diese Umbrüche allein auf Nahrungsmangel zurückzuführen sind. In unserer Studie kamen solche Zusammenbrüche ohne Nahrungsmangel zustande und können aufgrund der Populationsstruktur und – zusammensetzung erklärt werden.

Auf der Systemebene war die Aggression der Weibchen abhängig von ihrem Rang, der Populationsdichte und der Gruppengröße: Hochrangige Weibchen müssen sich somit in großen Gruppen mit mehr aggressiven Verhalten wie Jagen gegenüber rangniedrigeren Weibchen behaupten. Da große Gruppen über 4 Weibchen bei hoher Dichte häufiger waren und kleine Gruppen weniger Raum einnahmen als bei niedriger Dichte, spielt Aggression zweifellos bei der Dichteregulation eine Rolle.

Komplexer ist die Situation bei den Männchen, da sie zwischen dem Verhältnis von Hüteverhalten gegenüber Weibchen sowie aggressivem und territorialen Verhaltensweisen gegenüber Männchen abwägen müssen. Zwar steigt die Häufigkeit des Hüteverhaltens der Männchen mit der Anzahl der Weibchen, wird aber gegenläufig durch die Männchenanzahl beeinflusst. Subdominante Männchen werden hierbei durch aggressives Verhalten wie Jagen an die Peripherie des Reviers gedrängt und so gezwungen, das Revier mit zu verteidigen. Andrerseits können subdominanten Männchen sich nahe subdominanter Weibchen aufhalten und sich gelegentlich auch mit ihnen reproduzieren (ZÖBELEIN 1996, BORA 2001). Aber auch hier spielt die rang- und dichteabhängige Aggression der Männchen eine wichtige Rolle.

1.3.3. Bedeutung der Bildung sozialer Hierarchien als Bewältigungsmechansimus

Um abzuschätzen, inwiefern soziale Kräfte die Population regulieren, müssen die gesamten sozialen Prozesse und ihre topologischen Vektoren, wie Veränderung von Aufenthaltsgebieten, Wechsel und Anwachsen der Anzahl von Sozial- und Interaktionspartner über die Lebenszeit ausgemacht werden. Erst hieraus ergibt sich Sinn und Wirkung der beobachten Muster als mög-

liche Konfliktlösungsmechanismen, die im Spannungsnetzwerk einer Population realisiert werden und / oder auch nur realisierbar sind. Die Etablierung von Dominanzhierarchien per se wird hierbei als eine Konfliktlösung verstanden, da sie mit einer gewissen Akzeptanz und Toleranz mehrer Individuen innerhalb eines gemeinsamen Aufenthaltsgebietes einhergeht. Innerhalb und zwischen den Hierarchien kann es jedoch zu vollständig unterschiedlichen Ausprägungen der Konfliktlösung kommen, die erst auf die Lebenszeit der Beziehungen bezogen von einer Herausforderung, einer Konfliktvermeidung und / oder von Kompromissen bis hin zur Konsensbildung reichen können. Mit anderen Worten, wie DE WAAL (1986, 1996) und HAND (1986) richtig bemerken: Es sollte nicht vergessen werden, dass Hierarchienbildung auch einen Bindungsaspekt beinhaltet, wie z.B. die Vorhersagbarkeit des Verhaltens der Sozialpartner (bei Einhalten einer Individualdistanz !) und so soziale Sicherheit vermittelt. Darüber hinaus wird in dieser Arbeit auch die alleinige Beanspruchung eines Ortes oder einer Weibchenhierarchie von Männchen als Dominanz verstanden, die bei wachsender Sicherheit keine weiteren gleichgeschlechtlichen Sozialpartner im Revier duldet. Gegenseitiges ritualisiertes Territorialverhalten wie Parallellaufen an den Reviergrenzen kann hierbei als Konsensbildung benachbarter Weibchen oder Männchen gelten, das gegenseitige Information vermittelt, inwiefern sich eine Ausweitung des Aufenthaltgebietes lohnt oder nicht.

Diese Kommunikation kann auch als Wiedergabe von Erregungsmuster innerhalb der Gruppe verstanden werden. Sind z.B. die Dominanzbeziehungen herausgefordert, kommt es zu häufigen Jagen, sodass das Männchen zur Kontrolle über seine Weibchen diesen mehr folgen muss und so häufiger an die Reviergrenzen gelangt. Diesen Mechanismus kann man auch als einen Stresscrossover bzw. eine Erregungsübertragung verstehen, die sich dann weiter fortsetzt in größerer Intensität und Frequenz von Territorialverhalten zweier oder mehrer männlichen Reviernachbarn. Bei niedriger Dichte hingegen kann aber schon die Präsens eines Männchens ausreichen, um ein Revier zu verteidigen – d.h. die Erregungswellen machen schon vor der Reviergrenze halt; zumal Männchen oder Weibchen auch in ihrer Kapazität begrenzt sind, größere Aufenthaltsgebiete aktiv zu verteidigen.

Die meisten entsprechenden Untersuchungen, die Bewältigungsmechanismen und deren Sozialdynamik berücksichtigen, wurden an Primaten in Großgruppen durchgeführt (DE WAAL 1986, 1996, AURELI & DE WAAL 2000, WILLIAMS ET AL 2002). Sie vernachlässigen in der Regel aber demographische Zwänge sowie Wechselwirkungen zwischen Gruppen innerhalb einer Population, die erst über einen längeren Zeitraum und größere Räumlichkeiten messbar sind (siehe aber MITANI ET AL 2002, THIERRY ET AL. 2004, MITANI 2006).

So verwerfen JUDGE & DE WAAL (1997) und DE WAAL ET AL. (2000) anhand ihrer gefundenen Bewältigungsmechanismen voreilig die Ergebnisse CALHOUNS (1962, 1963) der Überbevölkerung und dem damit einhergehenden Zusammenbruch des Sozialsystems. Gerade Calhoun (1962, 1963) machte darauf aufmerksam, was zwischen und innerhalb von Gruppen geschieht, wenn bei Überbevölkerung auf längere Dauer die Bewältigungsmechanismen nicht mehr ausreichen (für eine Interpretation aus sozial-ökonomischer Sicht siehe MOORE 1999). Seine Versuche wurden in großen Gehegen gemacht und waren so struktuiert, dass mehrere Gruppen in Wechselwirkung miteinander standen, über die sich auf längeren Zeitraum eine „Source“ und ein „Sink“ des Sozialsystems ausbilden konnte.

Selbst GOODALL (1986) und WILLIAMS (2000) konnten bei Schimpansen erst durch langjährige Beobachtungen kriegsähnliche Überfälle an der Grenze eines Reviers zwischen Großgruppen beobachten, die den friedfertigen postulierten Bewältigungsmechanismen von de WAAL ET AL (2000) widersprechen. Innerhalb von 4000 Beobachtungsstunden konnte jedoch tatsächlich nur einmal ein Todesfall eines Kaninchenmännchens durch unmittelbare Gewalteinwirkung beobachtet werden. Dies war der Fall bei einer Revierüberschreitung, wobei das revierüberschreitende Männchen an den Hinterläufen schon teilweise gelähmt war und keine Flucht- oder Verteidigungsmöglichkeit hatte. Innerhalb von sozial intakten Gruppe müssen selbstverständlich Copingmechanismen via Aggression und Befriedung bestehen (DE WAAL 2000), die Dominanzhierarchien aufrechterhalten. Aber auch hier wirkt sich der Bewältigungsmechanismus der Unterordnung bei Wildkaninchen innerhalb einer Population über einen längeren Zeitraum auf die Lebenszeitfitness aus (VON HOLST ET AL. 1999, 2002). Überbevölkerung hat somit einen regulativen rangabhängigen Effekt, der jedoch je nach Geschlechterverhältnis asymmetrisch wirkt oder sich komplementieren kann.

1.4.1. Operative Netzwerkdynamik

Was determiniert die soziale Tragfähigkeitskapazität für territoriale Arten ? Diese Frage ist überraschenderweise bis heute unbeantwortet, trotz der der fundamentalen Wichtigkeit des Tragfähigkeitskonzept für die Ökologie und für die Regulation einer Population (LOPEZ-SEPULCRE & KOKKO 2005) sowie der großen Verbreitung der Territorialität im Tierreich, wie z.B. bei Spinnen (RIECHERT 1981), Insekten (BAKER 1983), Fischen (TITUS 1990, BARLOW 1983, BALSHINE ET AL. 2001), Reptilien (PHILBOSIAN 1975), Vögeln (BROWN 1969; NEWTON 1992, 1998) und Säugetieren (WOLFF 1997). In polygynen Arten muß hierzu die asymmetrische geschlechtspezifische Konkurrenz ebenso wie ihre Komplementarität beachtet werden (LINDSTRÖM & KOKKO 1998, RANTA ET AL. 1999, KOKKO & RANKIN 2006). In dieser Arbeit wurde für die Rekrutierung von Jungtieren eine maximale Austauschdichte von 70 Individuen als Kapazitätsdichte mit einer al-

tersbedingten Zeitversetzung von ca. 2 Jahren berücksichtigt. Darüber hinaus ist die soziale Tragfähigkeit auch an das territoriale Geschlecht gebunden. In der Regel verteidigen bei Wildkaninchen die Männchen die Territorien. So waren in den ersten zehn Jahren die Austauschdichte abhängig von der Anzahl der Männchen. Hierbei waren die Dichtefluktuationen von einer Zunahme und Abnahme der Anzahl der Gruppen begleitet, während in den letzten sechs Jahren die Population fast nur noch über die Größe der Gruppen reguliert wurde. Dies kann zum einem an den geschlechtspezifischen Dominanzstrukturen sowie den Männchen-Weibchenbeziehungen und zum anderen an den damit ausgebildeten Netzwerktypen gelegen haben. Stabile altersabhängige Dominanzhierarchien beider Geschlechter kamen möglicherweise erst durch Dezentralisierungs-, Zentralisierungs- und Austauschprozesse innerhalb des sozialen Netzes im Verlauf von 10 Jahren zustande.

Setzt sich die Population jedoch fast nur aus etwa gleichaltrigen einjährigen Weibchen zusammen (wie im Jahr 1990), ist die dichteabhängige Mortalitätsrate reduziert – zugleich wird trotz einer immens hohen Reproduktionsrate von mehr als 500 Jungtiere pro Jahr nur eine sehr geringe Anzahl von Jungtieren von 5 – 6 Individuen pro Jahr rekrutiert bzw. ausgetauscht. In der weiteren Folge von drei Jahren wurde die Population über positive Rückkopplungsprozesse der Dominanz weit unter ihrer ökologischen Tragfähigkeit reduziert, bis die Tiere gealtert waren und sich wieder neue Beziehungen ausbilden konnten. Dies setzt ein Gleichgewicht der sozialen Spannungen der Konkurrenz zwischen und innerhalb der Gruppen voraus. Bei abnehmender Dichte können daher die operativen Prozesse und Mechanismen studiert werden, die das Gleichgewicht der Konkurrenz zwischen und innerhalb der Gruppen unter Berücksichtung der zwischengeschlechtlichen Bindungen aufrechterhalten.

Individuen, die bis zu ihrem zweiten Lebensjahr einen hohen Rang (bei Männchen den ersten Rang und bei Weibchen den ersten oder zweiten Rang) erreichten, hatten eine höhere Lebenserwartung als rangniedrige Individuen. Die Population wurde also in Abhängigkeit von dem Rang durch eine Wettbewerbskonkurrenz reguliert. Wie erreichen Männchen und Weibchen einen hohen Rang und welche Konfliktlösungen werden bei Dichteabnahme realisiert ?

80 % der dominanten Männchen behielten ihre Position bei. Nur in einem Fall wurde ein dominantes Männchen über den Verlauf eines Jahres subdominant und konnte danach seinen Status wiedergewinnen. Von 12 subdominanten Männchen wurden 5 durch Abwanderung und Revierübernahme dominant und konnten somit ihre Lebenserwartung steigern. Dominante Männchen versuchten ständig ihre Gebiete zu erweitern und patroullierten täglich ihre Reviere. Bei Dichteabnahme und Gebietsvergrößerung waren ihnen jedoch hierbei Grenzen gesetzt. Dies wird bestätigt durch synchrone Gebietserweiterung und darauf folgende synchrone Reduzierung zweier

dominanter Männchen. Territoriumsgrenzen können daher auch als Kompromisse zwischen dominanten Männchen verstanden werden, die jedem dominanten Männchen den Zugang zu einer etwa gleichen Anzahl Weibchen ermöglichen. Zudem war die Anzahl der Männchen innerhalb einer Gruppe abhängig von der Anzahl der Weibchen, die sich in einer linearen Rangordnung organisierten.

Reviervergrößerung durch Übernahme benachbarter Territorien nach Tod der Revierbesitzer können als positive Rückkopplung des Selbstvertrauens durch Dominanz gewertet werden; während nur 40 % der subdominanten Männchen ein vakantes Revier übernahmen und dominant wurden. So besetzten und verteidigten dominante Männchen sogar räumlich getrennte Reviere. Jede soziale Veränderung des sozialen Umfeldes wie Reviervergrößerung oder Revierübernahme gingen jedoch selbst bei dominanten Individuen mit einer zeitweisen Erhöhung der Nebennierenrindenaktivität, was auf soziale Unsicherheit hinweist. Nach erfolgter Revierübernahme oder Reviervergrößerung stabilisierten sich die Werte wieder auf ihr Ausgangsniveau.

Bei abnehmender Dichte verteidigten Männchen, obwohl sich ihre Reviergröße verdoppelte, aktiv nur eine konstante Länge von 100 Metern. Entweder langte bei niedriger Dichte die alleinige Präsens der Männchen aus, um ein Revier zu verteidigen oder sie waren in ihrer Kapazität begrenzt. Darüber hinaus geben langzeitige Männchen-Weibchenbeziehungen den dominanten Männchen vielleicht erst den nötigen Rückhalt, ihre Reviere zu vergrößern.

Bei Dichteabnahme fällt bei Reviervergrößerung dominanter Männchen in der Regel das Territorialverhalten auf die vormals räumlich getrennten weiblichen Dominanzhierarchien zurück. Damit ist aber nicht gemeint, dass Weibchen die Aufgaben von Männchen übernehmen. Vielmehr zeigt es, dass Weibchen einen einmal erreichten hohen sozialen Status nur selten aufgeben und sich nicht so leicht in größere Weibchenhierarchien organisieren. So spaltete sich bei niedriger Dichte eine große Hierarchie von 7 Weibchen in territoriale Untergruppen von je 3 und 4 Weibchen innerhalb eines Männchenreviers auf. Die räumliche Segegration der Weibchen erlaubte es hierbei erst einem Nachbarmännchen (mit nur einem einzelnen Weibchen), durch Reviererweiterung eine der Untergruppen zu übernehmen. Bei Dichtezunahme komplementierten sich in der Regel die geschlechtsspezifischen Dominanzhierarchien in einheitliche Gruppen. Ein Grund hierfür kann die gleich hohe geschlechtsspezifische Anzahl der rekrutieren Jungtiere sein. Die Wechselwirkung von Geschlechterverhältnis mit der Alterstruktur spielen für die soziale Tragfähigkeitskapazität der Population demnach eine tragende Rolle: Sie bestimmen, wie viele und wie große Gruppen sich ausbilden.

Unklar bleibt, inwiefern für Weibchen die Bindung zu Männchen auch sozialen Rückhalt gewährt, um ihren Status zu sichern oder zu bewahren. Abwanderung oder Exitus des Revierbesit-

zers bedeutete für vereinzelte Weibchen die Integration in eine benachbarte Hierarchie. In nur einem Fall konnte hierbei ein Rangaufstieg beobachtet werden. Dies war begleitet von einem intensiven Umwerben des Revierbesitzers seitens des eingewanderten Weibchens. Ein weiteres Indiz für einen solchen Zusammenhang (oder Koinzidenz ?) kann in dem Folgen der Weibchen eines Männchens in seine räumlich getrennten Reviere gesehen werden. Dafür spricht auch, dass in der Regel die Männchen die Weibchen umwerben, hüten und bei Rangstreitigkeiten den Weibchen folgen.

1.4.2. Vom operativen Netzwerk zum poly- und topozentrischen Netzwerk

Wenngleich die sozialen operativen Prozesse den Blickwinkel für die sozialen Kräfte, die im Netzwerk wirken, öffnen, wird das Netzwerk durch Gleichgewichtskräfte beherrscht, die kontinuierlich die Spannung im Netzwerk aufrechterhalten. So lassen sich die Gleichgewichtskräfte der Geschlechter am besten durch Thiessenpolygone (MITHEN ET AL. 1984) erfassen, die die Kräfte als ausbalancierte lokale Konkurrenz der Weibchen um Wurfbaue und der lokalen Konkurrenz der Männchen um Weibchen transparent machen. Die Abstände der Wurfbaue zueinander können als Gruppenkohäsionskräfte der Sicherheit der Weibchen begriffen werden. Bei räumlicher Nähe der Wurfbaue und Wurfsynchronisation steigen Aggression der Weibchen und Territorialität der Männchen an, was sich in der Bildung eines poly- und topozentrischen Netzwerk ausdrückt.

So war bei hoher Dichte das Territorialverhalten der dominanten Männchen mit dem Werbe- und Hüteverhalten pro Weibchen korreliert, während bei niedriger Dichte die Summe des Werbe- und Hüteverhalten mit dem Verhalten pro Weibchen korreliert war und nicht mehr mit dem Territorialverhalten der dominanten Männchen per se. Setzt man jedoch die Summe des Territorialverhalten und des aggressiven Verhalten der Männchen mit der Summe des Hüte und Werbeverhalten in Beziehung, drücken sich die Zug- und Druckkräfte der Gruppen in einer deutlichen Korrelation aus. Dies lässt sich auch geometrisch als Kräfteparallelograme der sozialen Spannung mit sozialen Kräftewinkel darstellen (MCBRIDE ET AL. 1963, LEWIS 2002).

Die Spannung ergibt sich hierbei aus der Motivation eines Individuums, sein Verhalten zu verändern oder nur aufrechtzuerhalten. Wird bei den Weibchen ein Rang herausgefordert, geschieht das weniger durch unmittelbare Kämpfe als durch häufiges Durchschreiten der Individualdistanz. Das herausgeforderte Tier antwortet mit einer höheren Aggression sowie - begleitend hierzu - mit einer ansteigenden NNR-Aktivität was entgegengesetzt verläuft zu Weibchendominanzhierarchien, bei denen der Rang akzeptiert wird und soziale Distanzen eingehalten werden.

Allgemein lässt sich das Sozialgefüge der Wildkaninchen als eine zirkuläre Geschlossenheit einer Aggressiondistanzregulation (*modus operandi* siehe Abb. 173), aus der die Dominanz- und Territorialstruktur als Konfliktlösungsmechanismen emergieren. Hierbei spiegelt die soziale Distanz sowie die damit korrelierte Aggression das Maß der Sicherheit bzw. Unsicherheit und der damit einhergehenden Copingmechanismen als zirkuläre Austauschreaktionen wider. Aus ihr ergibt sich als Folge die zentral räumliche Stellung der dominanten Tiere. Die räumliche Zentralität sozialer Dominanz beruhen auch nach Modellen von HEMELRIJK (2000, 2004) auf Prozesse der Selbstorganisation einer Aggressionsdistanzregulation, wobei KÜPPERS (1996) allgemein als Mechanismus den Umgang (Bewältigungsmechanismen) mit sozialer Unsicherheit für die Selbstorganisation und Schließung einer sozialen Einheit annimmt.

Selektion greift daher an der Fähigkeit, Koalitionen in Form von stabilen Dominanzhierarchien auszubilden, an. Hierbei spielt der Raum eine tragende Rolle, da bei hoher Dichte sich die Tiere weniger aus dem Weg gehen können und somit ihre Individualdistanzen häufiger durchschritten werden, was mit einer höheren Aggression beantwortet wird. Damit einhergehend werden bei hoher Dichte die Ränge sowie auch ihr räumliches Gefüge stärker exprimiert als bei niedriger Dichte. Limitierend wirkt sich hierbei das Territorialgefüge der Männchen aus, die sich in Dominanzhierarchien zusammenfinden und durch attraktives Verhalten die Weibchenhierarchien an sich binden und sie voneinander räumlich isolieren.

Nach Modellen von VEHRENCAMP (1983) und HEMELRIJK (1999) spielt allein die Intensität der Aggression die tragende Rolle, welche sozial räumlichen Muster - von despotischen bis hin zu egalitären sozialen Organisation - daraus emergieren. Hierbei setzt HEMELRJIK (2000) einen selbst verstärkenden Mechanismus von Gewinner und Verlierer innerhalb von Dominanzhierarchien voraus, der nach ihr im Tierreich weit verbreitet anzutreffen ist: Damit ist gemeint, dass Individuen, die einmal einen Wettstreit durch Aggression gewonnen haben, mit zunehmender Wahrscheinlichkeit im nächsten Wettstreit gewinnen werden. Auch bei Wildkaninchen behielten dominanten Männchen bei Neubildung von Hierarchien (z.B. Reviervergrößerung) ihren hohen sozialen Status bei, während bei Weibchen dies nur bei ortstreuen dominanten Weibchen der Fall war. Zunehmende Selbstsicherheit und Erwartungshaltungen spielen in diesen Fällen sicherlich eine tragende Rolle.

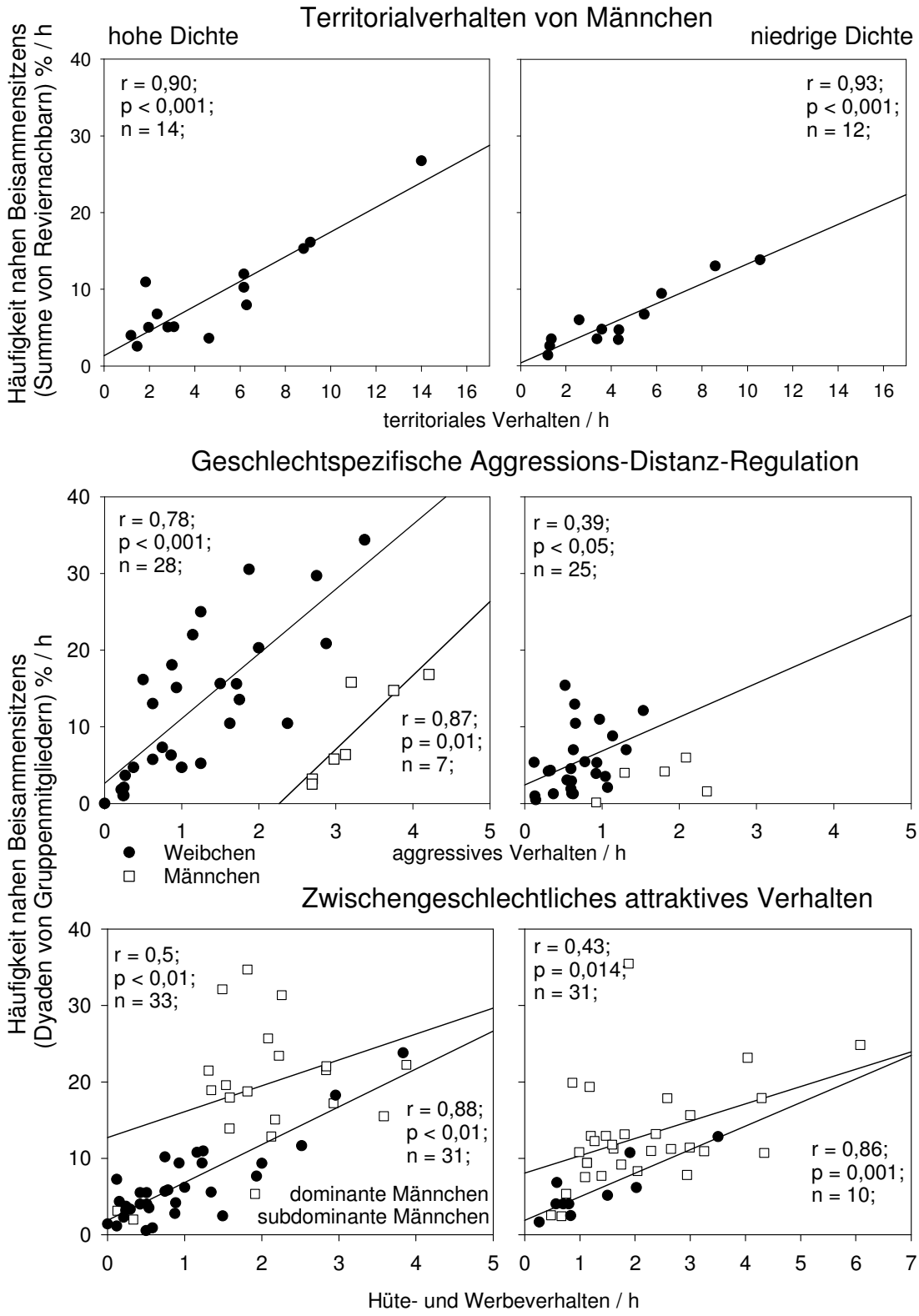


Abb. 173: Dichteabhängige Aggressionsdistanzregulation (*modus operandi*) und Hüte- und Werbeverhalten (attraktives Verhalten) sowie nahes Beisammensitzen dominanter und subdominanter Männchen mit Gruppenweibchen: Pearson Korrelationen

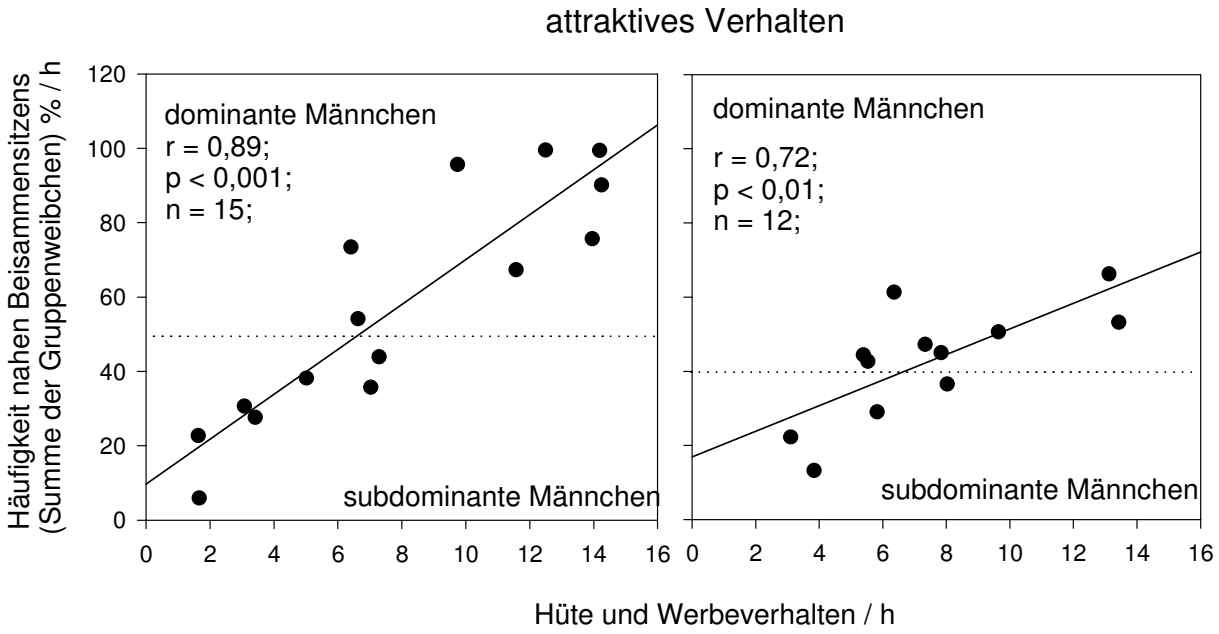


Abb. 174: Hüte- und Werbeverhalten (attraktives Verhalten) sowie nahes Beisammensitzen dominanter und subdominanter Männchen mit Gruppenweibchen: Pearson Korrelation gestrichelte Linie trennt die Werte dominanter Männchen von den Werten subdominanter.

Inwieweit Aggression allgemein als Eigenschaft von dominanten Individuen zu verstehen ist, stellt FRANCIS (1988) zur Diskussion. Innerhalb der Hierarchien waren in der Regel die dominanten Individuen älter als die unterlegenen, wobei bei Indivdiduen derselben Generation der Geburtzeitpunkt entscheidend war. Es bestimmt daher vielleicht weniger das Maß der Aggression welche Tiere dominant werden, sondern der Gebutrszeitpunkt, wer am ehesten einen freien Raum (bzw. Ressource) besetzt, der (die) dann durch Aggression verteidigt wird.

Nach HEMELRIJK (2000) müssen strukturelle und funktionale Aspekte unterschieden werden, die zur Bildung von Rangordnungen führen: Einerseits garantiert ein hoher Rang einen optimalen Zugang zu Ressourcen, und deshalb sollten Individuen jede Gelegenheit ergreifen, um einen hohen Rang zu erreichen (POPP & DEVORE 1979, DATTA & BEAUCHAMP 1991). Andrerseits vermutet man (BARNARD & BURK 1979; JACKSON 1991, PAGEL & DAWKINS 1997), dass die Bildung von Dominanzhierarchien dazu dient, die Kosten der Aggression zu reduzieren, indem Individuen Konflikte vermeiden, sobald die Beziehungen geklärt sind.

Letzteres kann bestätigt werden: Die Aggression fällt nach Beginn der Reproduktionsperiode mit der Klärung der Beziehung rapide ab. Weitgehend können ihre Modelle (HEMELRIJK 2000) bestätigt werden, insbesondere was den räumlichen zentralen Aspekt der Dominanz als Emergenz betrifft. Hierbei handelt es sich aber weniger um einen absoluten Raum, als um das Einhalten einer Individualdistanz. Innerhalb eines Territoriums können sich somit dominante Tiere freier bewegen als unterlegene.

Demnach hat das Netzwerk eine polyzentrische Struktur, in der die Spannungen der Gruppen über das Territorialgefüge der Männchen global vernetzt sind. Lokal bzw. topozentrisch lösen sich die Kräfte der Individuen jedoch in unterschiedlich großen und zusammengesetzten Gruppen in entsprechend unterschiedlichen Spannungsfeldern auf. Individuelle Variation der Dominanz entsteht nach HEMELRIJK & WANTIA (2005) via Selbstorganisation, über die Wechselwirkung der Intensität der Aggression mit der Kohäsion des Gruppenverhaltens. Dies könnte die stärkere Exprimierung der Ränge bei hoher Dichte erklären. Der soziale Rang kann aber durch Erfahrung und Lernen nur noch als ein Rollenverhalten dienen, sodass ein gemeinsames Territorium oder Aufenthaltsgebiet optimal genutzt werden kann (STAMPS & KRISHNAN 1999, 2001; KOKKO ET AL. 2006).

Innerhalb eines Territoriums kann der Ort der Gruppenmitglieder als soziales Spannungsfeld verstanden werden und ist topischer Natur, während benachbarte Gruppenmitglieder über ein polyzentrisches Netzwerk durch Ausschluß des Raumes zu begreifen sind. Dies kann auch geometrisch aufgelöst werden: Zentripetale geschlechtspezifische Kräfte der Sicherheit von Dominanzhierarchien sowie der zwischengeschlechtlichen attraktive Kräfe (Hüte- und Werbeverhalten) halten die Gruppe zusammen, während zentrifugale Kräfte der Konkurrenz niederrangige Individuen an den Rand der Gruppe drängen. Ehemalige dominante Weibchen benötigen bei einer Fusion doppelt soviel Raum, wie wohl etablierte harmonische Dominanzhierarchien. Nach einem Modell von MASON (2004) kann man demnach von einer Systemselektion der internen Harmonie quasi kohärenter funktionaler Systeme sprechen. So reproduzieren sich in harmonischen Gruppen fast alle Weibchen gleich gut und haben eine längere Lebenszeit. Dies ist aber in der Regel nur der Fall, wenn der abgrenzende Aspekt der Territorien der Männchen erhalten bleibt, der die Weibchen an der Dispersion hindert, aber auch Schutz gegenüber gruppenfremden Weibchen bietet.

Je nach Größe der Weibcheneinheit (Dominanzhierarchie) variiert die Anzahl der Männchen, die sich in Hierarchien über eine Aggressionsdistanzregulation räumlich selbstorganisieren. Im Gegensatz zu den weiblichen Dominanzhierarchien liegt die Aggression bei den Männchen doppelt so hoch, wodurch subdominante Männchen am Zugang zu Weibchen gehindert werden. Je nach Stellung im Netz variiert die Anzahl der Reviernachbarn und damit die Frequenz des Territorialverhaltens mit der Häufigkeit des Zusammentreffens derselbigen. Für Männchen, deren Reviere eine zentrale Stellung im Netz einnehmen, ist die Spannung daher am größten, da ihre Reviere nicht durch Gehegegrenzen (Zaun) geschützt werden. Zug- (Hüte- und Werbeverhalten) und Druckkräfte (aggressives und Territorialverhalten) halten sich hierbei die Waage und variieren mit der Stellung im Netz.

Somit kann der Raum als polyzentrisches Netz verstanden werden, in dem durch Zusammenschluß von Individuen in Gruppen Sicherheit gewonnen wird und andere Individuen ausgrenzt werden (Territorialität) oder auch als topische Felder, in denen sich Individuen der Dominanzhierarchien aufgrund sozialer Unsicherheit selbstorganisieren (Bildung von Spannungsfeldern der Aggressionsdistanzregulation). In der Regel müssen meiner Meinung beide Sichtweisen in einem semitopischen Hybridmodell integriert werden, um das Wirken innerhalb und zwischen Dominanzhierarchien zu fassen. Während die operative Sozialsystemtheorie (PARSONS 1951, 1968; LUHMANN 1984) die Zeit über den Raum erhebt und daher nur diachrone Kommunikationsketten bzw. das Nacheinander berücksichtigt, gibt die semitopische Netz- und Feldbetrachung Aufschluß über Veränderungen des Nebeneinander, die aus simultaner Differenz resultieren (Synchronie) (LATKA 2003).

1.4.3. Polykontexturelles Netzwerk

Neben den selbstorganisierenden Kräften von Dominanzhierarchien werden die Verwandtschaftsbeziehungen als ein wichtiger Faktor der Gruppenbildung diskutiert (HAMILTON 1963, 1964). Nach CHARNOV & FINERTY (1985) sollten darüber hinaus Populationsdichteschwankungen mit den Verwandtschaftsverhältnissen korrelieren. Hohe Dichte sollte mit einer größeren Nichtverwandtschaft und höheren Aggressionsniveaus einhergehen, während bei niedriger Dichte die Tiere näher miteinander verwandt sind und sich daher weniger aggressiv zueinander verhalten. Dies wurde auch beim schottischen Moorschneehühnern nachgewiesen (WATSON ET AL. 1994; MATTHIOPOULUS ET AL. 1998). Ebenso leben bei der Townsend Wühlmaus (*Microtus townsendi*) nahe verwandte Weibchen näher beieinander als nicht Verwandte und überleben einen Populationsrückgang besser als Weibchen mit nicht verwandten Nachbarn (LAMBIN & KREBS 1993, LAMBIN & YOCCOZ 1998; LAMBIN ET AL. 2001).

In unserer Studie waren unabhängig von den Dichteschwankungen innerhalb der Gruppen praktisch keine Männchen und Weibchen nur sehr selten (< 20%) miteinander verwandt. Insbesondere waren sowohl Zwillingsschwester als auch Mütter und Töchter in verschiedenen Gruppen vorzufinden, was auf eine allgemeine Verwandtschaftskonkurrenz schließen lässt. In philopatrischen und abgewanderten Weibchengruppen nahmen jeweils die älteren Weibchen eines Geburtsjahrganges einen hohen Rang ein. Daher liegt die Vermutung nahe, dass Weibchen, die zuerst einen Ort erreichen mit dem Ort vertrauter sind und so einen hohen Rang erreichen. Zudem wandern Männchen weiter ab als Weibchen, was der Inzuchtvermeidung dient (KÜNKELE & V. HOLST (1996). Die Zusammensetzung der Population bestimmt, ob der Nachwuchs von der Geburtsgruppe abgegrenzt werden kann. So wachsen die Ursprungsgruppen bei zunehmender Dich-

te zunächst an und destabilisieren ältere Dominanzbeziehungen. Auch hier bestimmen die poly- und topozentrische pfadabhängigen Stellungen im Netz, ob sich neue Gruppen ausbilden. So wurden in der Folge 33 % der rekrutierten Weibchen durch Männchen von den Ursprungsgruppen abgegrenzt. Dies führt zu einer erhöhten Konkurrenz der inzwischen verdoppelten Anzahl von Gruppen, die im darauffolgenden Jahr dazu führte, dass fast alle Weibchen durch die nachfolgende Generation ersetzt wurden.

D.h. Mütter-Töchterbeziehungen innerhalb von Gruppen sind von vernachlässigbarer Bedeutung. Entscheidend ist jedoch, dass der Nachkommenschaft von jetzt 66 % in reinen Peergruppen (gleichaltriger einjähriger) zusammenlebender Weibchen vielleicht diskreter Gruppenraum vorgebildet wurde, der u.a auch von territorialen Männchenkoalitionen frei gehalten wird. Dies resultiert in einer stern- und maschenförmigen vernetzten Territorialstruktur. Mit anderen Worten: Die Populationsentwicklung beinhaltet wahrscheinlich eine historische und topologische Komponente, die bestimmt was für ein Netzwerktyp sich entwickelt, und wie sich die Jungtiere auf die Gruppen verteilen oder zur Bildung von neuen Gruppen beitragen. Populationsfluktationen waren in den ersten 10 Jahren von einem Zuwachs und einer Abnahme von Gruppen begleitet. Sie sind gebunden an einen Alters- und Geschlechterkonflikt, der erst nach Aufbau eines ringförmigen Netzwerktypus sich nur noch im Zuwachs der Gruppengröße äußert. Dies wird begleitet und unterstützt von langjährigen Männchen-Weibchenbindungen, die über Weibenuntergruppengrenzen beibehalten wurden.

Die Transformation von einem sternförmigen zu einem mehr ringförmigen Netzwerk setzt eine Umschichtung der Territorialgrenzen voraus, die meiner Meinung nach durch den Symmetriebruch eines Geschlechter- und Alterskonflikt herbeigeführt wurde. Hierbei wird erst der Freiraum zum Aufbau eines Netzwerktypus geschaffen, der die Territorialität der Weibchen mit in eine zentrale Stellung eines ringförmigen Netzes rückt. Zudem kann die Reduzierung der Population durch einen Uhu erst den Freiraum für langjährige und feste Bindungen zwischen Weibchen sowie Männchen und Weibchen gegeben haben, die einer Neubildung von Gruppen entgegenwirkte. Generell muß hierzu gesagt werden, dass Prädation immer vorhanden ist (Marder, Krähen, Raubvögel), die für die Populationsdynamik aber keine Bedeutung haben. Der Uhu stellt aber ein Problem dar, da er zu Winterende und kurz vor Beginn der Reproduktionsperiode eingriff und hier die Population auf ein „eingestelltes“ Reproduktionsniveau traf. Zwar war der Uhu nur auf Durchzug, erlegte jedoch innerhalb dieser 3 Wochen täglich ein Kaninchen.

Segregation bzw. die Bildung neuer Gruppen stehen der Integration von Jungtieren in bestehende Hierarchien gegenüber und können als heterarchische Prozesse begriffen werden, da sie schon bestehende Hierarchien in ihrer Ausdehnung einschränken. Bei einem Geschlechterverhältnis

von 1: 1 und einer Alterszusammensetzung von 1: 1 (Mehrjährigen : Einjährigen) konnten keine stabile Dominanzhierarchien mehr ausgebildet werden, bis die Population soweit dezimiert war, dass altersstrukturierte Dominanzhierarchien sich durch selbstorganisierende Prozesse genügend ausdehnen konnten. Alte Männchen, die von jungen Männchen in ihrem Rang herausgefordert und gestürzt wurden, gingen hierbei mit allen Anzeichen eines postraumatischen Stresssyndrom ein (VON HOLST 2008). Ständige Rang- und Gruppenwechsel wurden auch bei Steppenpavianen gefunden und in allgemeinen Populationsmodellen formalisiert (ALBERTS ET AL. 2003 für Steppenpavianen: allgemeine Modelle: KOKKO & JOHNSTONE 1999, KOKKO & EKMAN 2002). Diese Prozesse sind an die Kontextur der Population - einer gleichmäßigen Altersstruktur und ausgeglichenen Geschlechterverhältnis innerhalb der Gruppen - gebunden, die durch allmähliche Diffussions- und Austauschprozesse wie Ein- und Auswanderung über 3 Jahre entstanden war. Zentrifugale und zentripetale Effekte reichten nicht mehr aus bzw. verhinderten ein Wachstum in die Mitte des Netzes und löschten zentral stehende Gruppen aus. Globale Vernetzungstypen können daher je nach Kontextur des Netzes aufgrund lokaler Kräfte und Zusammensetzung der Population dezentral oder zentral wirken. Oder allgemein gesprochen: Die Population sucht nach immer neueren Raumzeitordnungen, die aufgrund unterschiedlicher Verteilung der sozialen Spannungen und Akzeptanz innerhalb von sozialen Beziehungen realisiert werden können.

1.4.4. Komplexität, Selbstorganisation und Selbstregulation durch sozialen Stress

Die Musterbildung eines Netzes setzt nach MEINHARDT (1997) Aktivatoren und Inhibitoren voraus, wobei in unserem Fall als Inhibitoren die Männchen verstanden werden können, die durch Territorialität die Weibchen an der Ausbreitung hindern, indem sie ihnen Raum zur erfolgreichen bieten Reproduktion bieten. Dies setzt eine geschlechtsspezifische Fähigkeit je nach Weibchendichte voraus, unterschiedlich große Hierarchien zu bilden. Je näher man an einem hohen Rang ist, desto größerer ist die Wahrscheinlichkeit, dass man langfristig weiter im Rang aufsteigt. Um zu einem Netz zu gelangen braucht es aber eine dritte Komponente der Rückverknüpfung, die der Jungtiere bzw. Einjährigen, die je nach Stabilität in der Gruppe aufgenommen oder abgestoßen werden, abwandern und / oder neue Hierarchien bilden. Entscheidend für die Dauerhaftigkeit der Gruppenstrukturen der Population ist, in welchem Zeitfenster die Individuen einen hohen Rang erreichen, aber auch in welchem Maße sie durch Rekrutierung ihre Gruppengröße selbst verstärken können. Es ist daher vielleicht auch ein Wettlauf der Geschlechter, wer die größeren stabilen Hierarchien aufbauen kann, um mit anderen Gruppen konkurrieren zu können. In Hierarchien mit über 2 Tiere steigt aber die Komplexität sprunghaft an, da sich a) niederrangige Tiere miteinander verbünden können z.B., indem sie sich gegenseitig nicht jagen (HAND 1986,

CHASE ET AL 2002, LEWIS 2002), b) sich Tiere eine immer größere Anzahl von Beziehungen merken müssen und c) sich die Interferenzräume von hochrangigen und niederrangigen Tieren mehr oder weniger überlappen. Weibchenhierarchien überstiegen daher selten die Größe von 5 Tieren mit 10 möglichen Beziehungen innerhalb ihrer Gruppen. Eine lineare Rangordnung wirkt komplexitätsreduzierend, wenn genügend Raum besteht, dass sich die Tiere aus dem Weg gehen können. Zudem lässt sich durch eine hohe Anzahl von Individuen der Zugang von weiteren Weibchen besser verhindern als in kleinen Gruppen (social blocking siehe WHITE & HARARY 2001, MOODY & WHITE 2003).

Entsprechend zu den Weibchen haben Männchen jedoch durch die Nachbarschaft von territorialen Männchen viele Beziehungen. Aufgrund des höheren Raumanspruchs von großen Weibchenhierarchien können sich aber innerhalb eines Territoriums auch mehrer Männchen in einer lineare Rangordnung organisieren. Synchronisieren Weibchen verschiedener Gruppen ihre Wurftermine (Weibchen werden postpartum gedeckt), induziert dies aber auch ungleich hohe Spannungen zwischen den Männchen und löst größere Territorialität aus, was zu einer verstärkten Vernetzung der Männchen führt. Bei Populationsabnahme synchronisierten die Weibchen allgemein ihre Reproduktion und waren weniger gestresst (abnehmender Corticosterontiter), während die Männchen annähernd dieselben Corticosterontiter behielten. Reproduktionssynchronisation kann somit als eine evolutionsstabile Strategie verstanden werden, die Männchen selektiert, die sich a) in einer Dominanzhierarchie organisieren und behaupten können und b) einen genügend großen Raum verteidigen oder c) kleinere Weibcheneinheiten verteidigt wurden. Während Männchen Weibchen selektieren, die auf kleinem Raum große stabile Hierarchien ausbilden können. So gehen bei Reviervergrößerung dominante Männchen die energetischen Kosten der Neubildung einer Männchenhierarchie ein, um sich den Zugang zu einem oder mehreren weiteren Weibchen zu sichern. Dies ist nicht einfach, weil die Weibchenhierarchien räumlich getrennte Wurfbaukomplexe benutzen, sodass rangniedrige Männchen bei Präferenzbildung zu Weibchen durchaus Fortpflanzungserfolg haben können (ZÖBELEIN 1996, BORA 2001: genetische Vaterschaftsnachweise).

Die Elastizität der Population wird maßgeblich durch die Bindungsfähigkeit des Netzes bestimmt, dem seinerseits auf der Populationsebene drei aporetische Konflikte: a) alt und jung b) Männchen und Weibchen und c) Individuum und Gruppe zugrunde liegen. Die reziproke Integration von jungen Männchen und Weibchen zu der bestehenden geschlechtsspezifische Verteilung der Adulttiere spiegelt den verschränkten Alters- und Geschlechterkonflikt wider, dessen Oszillationen wiederum die Fusionen und Spaltungen der Gruppen anzeigt.

Operative Austausch- und Verteilungsprozesse (Abwanderung von subdominante Männchen und Weibchen, Revierübernahme, Reviervergrößerung und Untergruppenbildung von Weibchen) halten bei Populationsabnahme die Integrität des Netzes aufrecht, sodass der Raum geschaffen wird, dass sich neue Generationen in Dominanzhierarchien etablieren können. Die Kopplung der Männchen- und Weibchenhierarchien ist in der Regel linear, während der Aufbau und Abbau der Hierarchien in der Regel nichtlinear über Selbstorganisationsmechanismen der Aggressionsdistanzregulation erfolgt. Hieraus emergiert ein polytopozentrisches Netzwerk. Die Geometrie des Netzwerkes beinhaltet daher eine historisch pfadabhängige Komponente, wie sich das Netzwerk weiterentwickelt und wie die Spannungen zwischen und innerhalb der Gruppen verteilt sind.
Auf der Populationsebene werden daher Dichteschwankungen durch die Zwänge eines verschränkten Alters- und Geschlechterkonfliktes gedämpft und gebunden. Durch kollaterale Verwandtschaftskonkurrenz kann dies bei Dichtezunahme in ein polykontexturelles Netzwerk übergehen, indem Peergroups von Einjährigen und gealterter Dominanzhierarchien miteinander alternieren. Die Dynamik des Systems kann daher als eine kontinuierliche Suche nach Ordnungszuständen des Gleichgewichtes von Spannung und Akzeptanz verstanden werden. Sie sind nicht rein dichteabhängig, sondern beruhen auf der Zusammensetzung bzw. der Demographie der Population. Daher sollte man statt von einer hohen Populationsdichte besser von einer kritischen sozialen Dichte (CHRISTIAN.1962; CALHOUN 1963, VON HOLST 1977, 1998) und / oder Überalterung (BOONSTRA 1994) sprechen. Stabilität und Instabilität sind hierbei unabdingbare Attribute der Musterbildung und –veränderung. Selektion von Zuständen geschieht via Instabilität.
Populationsfluktuationen sind ein Zeichen dynamischer Stabilität und Instabilität gekoppelter geschlechtsspezifischer Dominanzsysteme. Fluktuationen testen die Stabilität von Zuständen und erlauben dem System neue Gleichgewichtszustände von Akzeptanz und Spannung via Selbstorganisation aufzuspüren. Rangabhängige Lebengeschichtsprozesse selbstregulieren als zeitverzögerten Rückkopplungsmechanismen den Auf- und Abbau eines sozialen Netzes über die zirkuläre Schließung von hierarchischen und heterarchischen Prozessen. Diese werden initiiert und beeinflusst durch die Alters und Geschlechterzusammensetzung der Population.

Selbstorganisation durch Kopplung komplementärer geschlechtspezifischer Dominanzhierarchien:

Die Stärke der Kopplung geschlechtsspezifischer Dominanzhierarchien reguliert die Populationsdichte in Abhängigkeit der Alters- und Geschlechterzusammensetzung des Netzwerkes. Sie spiegeln sich in der relativen oder absoluten Koordination kollektiven Verhaltens durch Prozesse wie Gruppenbildung, Reviererweiterung. Gruppenabspaltung und Abwanderung innerhalb

eines Netzwerkes wider. Die Kräfte individueller emotionaler Energien affektiven Gewahrseins (wie Furcht, Panik, Wut und Begehren, siehe PANKSEPP 1998, AURELI & SMUCNY 2000, LEWIS & GRANIC 2000, AURELI & SCHINO 2004) werden innerhalb gekoppelter Dominanzhierarchien gebündelt: Dies drückt sich in unterschiedlichen Aggressionsdistanzregulation der Dominanzhierachien sowohl dem attraktiven Verhalten (Hüte- und Werbeverhalten und den sozialen Distanzen aus. Dies summiert sich zu einer mehr oder weniger zentralisierten oder dezentralisierten Netzwerkspannung der Männchen auf. Innerhalb der Weibchenhierarchien isolieren sich Individuen zu einem bestimmten Maße selber. Dies kann als eine semantische Schließung individueller Erfahrung und Sicherheit als lokale Abwärtskontrolle interaktiver Individuen, die die Anzahl der Hierarchienmitglieder auf 2-5 Individuen begrenzt, begriffen werden. Dies kann zu einer Gruppenspaltung und / oder zu einer gemeinsamen räumlichen Verteidigung innerhalb eines Männchenterritoriums führen.

Selbstregulation durch strukturelle Prozesse beinhaltet zudem die Fähigkeit und Entwicklung lokaler Selbststabilisierung und endogener Harmonisierung durch soziale Differenzierung in Gruppen und der strukturellen und funktionalen Integration (Topologie) innerhalb eines globalen Netzwerkes. Die soziale Dynamik des Netzwerkes in Bezug auf Größe, Verknüpfung und Zusammensetzung sind das Produkt der Arbeitsteilung geschlechtspezifischer Hierarchien sowie der gebündelten Aktivitäten inter- und intrasexueller Netzwerke wie geschlechtsspezifischer Spannungssysteme, Orts- und Sozialbindungen.

Dies führt uns zu einer veränderten Sichtweise der Territorialität und Dominanz als Attribut individueller physischer Stärke (wie z.B. Körpergewicht) oder Ähnlichkeit (CHASE ET AL. 2002, 2003). Vielmehr wird offensichtlich, dass Dominanz sowie Territorialität emergente Eigenschaften privater und kollektiver Konfliktlösungen darstellen (WIESER 2001, CHASE ET AL 2002, 2003). Diese werden durch die dynamische Abhängigkeit von Bewältigungsmechanismen sozialer Unsicherheit von Individuen konstituiert. Selektion greift hierbei nicht nur am Individum an, da Verhalten nur im sozialen Kontext zu verstehen ist und nach MOORE ET AL. (1997) nicht an direkten genetischen Effekten sozialer Interaktionen angreift. Damit kann nach HEMELRIJK (2002) von Gruppenselektion via Selbstorganisation gesprochen werden. Emotionale und kognitive Faktoren, die die soziale Identität verstärken oder herausfordern, können hierbei als Faktoren der Gruppenkohäsion verstanden werden. So versterben ältere Tiere, deren Erwartungshaltung einen hohen sozialen Status beizubehalten in Frage gestellt wird, kurz nach ihrem Rangsturz und verhalten sich wie „outcasts“, indem sie nicht mehr am Gruppenleben teilnehmen (KHASCHEI 2001, VON HOLST 2001, 2008). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass dominan-

te Weibchen mit instabilen Beziehung auf ihre Lebenszeit gemessen höhere Corticosteronwerte hatten, als Weibchen mit stabilen Dominanzbeziehungen.

Dichteabhängige Selbstregulation einer Population kann hierbei als alternierender Äquilibrierungsprozess aporetischer Alters- und Geschlechterkonflikte verstanden werden. Dieser wechselt zwischen einer Gruppenbildungsphase und der Ablösung gealterter Dominanzhierarchien in einer scrambled (Gedränge)Konkurrenz und einer rangabhängigen Gruppenabbauphase der Wettbewerbskonkurrenz. Entsprechend der Stabilität der Gruppenaufbauphase konvergieren geschlechtspezifische Abwanderungsraten bis ein Gleichgewicht der Konkurrenz zwischen den Gruppen erreicht wird, während sie bei Gruppenabbau divergieren und abnehmen.

1.5. Populationsmodelle

1.5.1. Simulation der Populationsfluktuationen

Die Diskussion der vorliegenden Ergebnisse sollte zeigen, dass allein durch die Wechselwirkungen der demographischen Parameter: Dichte, Alterstruktur, Geschlechterverhältnis und Populationsstruktur unter Ausschluß extrinsischer Faktoren die Fluktuationen unserer Wildkanichenpopulation erklärt werden können.

Dieser Zusammenhang konnte anhand der Simulation der Vernetzung dieser Populationsparameter und Voraussage der Anzahl der rekrutierten Jungtiere sowie der Überlebensrate der Einjährigen belegt werden.

Im Gegensatz zu bisherigen populationsbiologischen Modellen zu Erklärung der Zyklen von Säugetieren berücksichtigen diese Formeln Systemparameter wie Wechselwirkung geschlechtsspezifischer phänotypischer Plastizität. Zeitverzögerungen kommen hierbei erst durch die Ausbildung sozialer Beziehungen zustande. Ohne detaillierte Verhaltensbeobachtungen und der Zuordnung der Überlebensrate mit der Systemstruktur bleiben selbst in den besten populationsbiologischen Modellen relevante Regulationsmechanismen unbekannt.

Eine Populationsbiologie polygyn lebender Tiere muß daher die geschlechtsspezifische phänotypische Plastizität der jeweiligen Spezies mit berücksichtigen. Die meisten populationsbiologischen Untersuchungen an territorialen Tieren beziehen sich jedoch auf Vögel. Asymmetrische Rückkopplungsprozesse blieben hierbei vernachlässigt. Dies ist möglicherweise zulässig, da bei den überwiegend monogam lebenden Vogelarten das gewählte Habitat vermutlich viel mehr im Vordergrund steht als bei in Gruppen lebenden Säugetierpopulationen.

Das bestehende Modell stellt zunächst eine Beschreibung systemhafter demographischer Prozesse dar. Es zeigt, dass die Bedeutung einer stabilen Altersverteilung in sexuellen Fortpflanzungsgemeinschaften erst durch die Vernetzung von Alters und Geschlechterkonflikt zu erkennen ist.

D.h. es müssen bergangsmatrizen in Leslie Matrizen erarbeitet werden, die diese Zusammenhänge integrieren. Stabilitätskonzepte innerhalb der Populationsbiologie müssen daher hinsichtlich asymmetrischer geschlechtspezifischer Eigenschaften hinterfragt werden.

Voraussetzung für eine Regulation allein durch intrinsische Faktoren ist entweder a) die Festsetzung der Kapazitätsgrenze auf einen konstanten Wert oder b) die Variabilität der Kapazitätsgrenze durch demographische Parameter, die auf sozialen Faktoren, wie die Vernetzung von Geschlechterverhältnis und Altersstruktur beruhen.

Seit 1954 (RICKER 1954 a,b) haben zahlreiche Autoren erkannt, dass die durchschnittliche Generationszeit ein wichtiger Faktor ist, der die Dauer des Zyklus einer Art bestimmt: Die Periode ist in etwa doppelt so lange wie die durchschnittliche Generationszeit. Selbst einfache altersstrukturierte Modelle bringen hierbei das gesamte Spektrum an Populationsdynamik (Gleichgewicht, Zyklen und Chaos) hervor, wie sie von nicht alterstruktuierten, eindimensionalen Modellen erzeugt werden (GUCKENHEIMER ET AL 1977).

Nach dem ursprünglichen Modell von RICKER (1954 a,b) mit biologischen wichtigen Parametern „reproduktiven Zeitverzögerung“ und „Adulten-Überlebensrate“ folgt die Populationsdynamik von Adulten folgender Formel:

(1) $$n(t) = n(t-1)\ddot{U}_a + R(t-d)$$

Die Grundannahmen des Modells sind eine konstante Überlebensrate von Adulten ($\ddot{U}_a$) und eine zeitverzögerte dichteabhängige Rekrutierung *R(t-d)* aufgrund der festgelegten Entwicklungszeit (Zeit von der Geburt bis zur Geschlechtsreife).

Ein modifiziertes altersstrukturiertes Ricker Modell wurde in dieser Untersuchung erreicht, indem man nach HIGGINS ET AL (1997) *R(t-d)* als eine Funktion der dichteabhängigen Rekrutierung annimmt:

(2) $$R(t) = n(t-d)\, e^{r(1-n(t-d)/k)}$$

Gleichung (2) beinhaltet im Unterschied zu dem orginalen Modell von Ricker Gleichung (1) eine Zeitverzögerung (*d*) von 2 Jahren zwischen Geburt bis zur Dominanz bzw. bis zur Ausbildung von stabilen Beziehungen anstatt der Dauer von der Geburt bis zur Geschlechtsreife. Zudem gibt *r (Wachstumrate)* das Maß der Dichtabhängigkeit an, und *k* verursacht die Dichteabhängigkeit. Als Anzahl der reproduzierende Tiere wurde nicht die Populationsanzahl (Männchen und Weibchen), sondern die Anzahl reproduzierender Weibchen zugrunde gelegt

(3) $$R(t) = w(t-d)\, e^{r(1-n(t-d)/(k-m(t-d))}$$

Im Unterschied zu den Modellanalysen von RICKER (1954) an Fischen sowie HIGGINS ET AL. (1997) an Krebsen wurden in unserem Fall die einzelnen Parameter folgendermaßen besetzt:

d = 2 Jahre: festgestellte Zeitverzögerung von der Geburt bis zur Dominanz bzw. Ausbildung stabiler Beziehungen.

r = 2,5: intrinsische Wachstumsrate (da die Population in Bezug zur Weibchendichte sich mehr als verdoppelt, wenn die Population überaltert ist);

k = 70 (maximale soziale Austauschdichte aufgrund von Konkurrenz und Gruppenbildung) minus der Anzahl territorialer Männchen.

Anhand dieses Modells kann die Gesamtanzahl der rekrutierten Jungtiere durch die Ausgangswerte der Population zwei Jahre im voraus mit erstaunlicher Präzision auf wenige Jungtiere genau vorhergesagt werden.

Es besteht also ein erstaunlich enger Zusammenhang zwischen der Alterszusammensetzung der Population und der Rekrutierung der Jungtiere, die auf einer geschlechtspezifischen Rekrutierung und Ungleichgewichte unterschiedlicher Altersklassen beruht.

Zudem ist die geschlechtsspezifische Überlebensrate der Einjährige reziprok zum rekrutierten anderen Geschlecht und kann ebenfalls ein Jahr mit erstaunlicher Präzision vorhergesagt werden.

(1) $M2_{(t)} = MS_{(t-1)} * M1_{(t-1)} / (MS_{(t-1)} + W1_{(t-1)})$

(1) $W2_{(t)} = WS_{(t-1)} * W1_{(t-1)} / (WS_{(t-1)} + M1_{(t-1)})$

M2 und W2 sind rekrutierte zweijährige Männchen und Weibchen. MS und WS sind jeweils die Summen aller Männchen und Weibchen. M1 und W1 sind einjährige Männchen und Weibchen.

Anmerkung: Hierbei wurden folgende drei Voraussetzungen festgelegt:

1) Besteht im Verhältnis zur Gleichgewichtsdichte der Weibchen eine hohe Männchendichte können sich keine neuen stabile Gruppen ausbilden; dies reduziert die Rekrutierung von weiblichen Jungtieren.

2) Die geschlechtsspezifische Gleichgewichtsdichte steht in Beziehung zur Gesamtdichte der Population: Bei einer geringen Gesamtdichte können selbst bei einem niedrigen Geschlechterverhältnis neue Gruppen gebildet werden, d.h. es werden relativ viel Weibchen rekrutiert.

3) Die Zeitverzögerung von zwei Jahren beruht darauf, dass Tiere bis zu ihrem zweiten Lebensjahr um einen hohen Rang konkurrieren und damit ihre Lebenserwartung modifizieren können: Adulte Männchen, die bis zu ihrem zweiten Lebensjahr einen 1. Rang und adulte Weibchen einen 1. oder 2. Rang erreichen, leben im Mittel etwa 50 % länger als niederrangige Artgenossen.

1.5.2 Populationszyklen und Populationsmodell

Über mathematische Modelle lassen sich generell Populationszyklen auf eine Vielzahl indirekt dichteabhängiger Wechselwirkungen der bisher genannten extrinischen Faktoren, wie Prädatoren, Klima oder Nahrung zurückführen. Die Masse der Veröffentlichungen der letzten Jahre zeigt aber nur, dass fast jeder Faktor im Zusammenhang mit einer Zyklizität koreliert. Eine der interessantesten Ergebnisse der Populationsmathematiker der letzten Jahre war die Entdeckung, dass Populationszyklen von Wühlmausartigen in ihrer Länge und Periodizität in Zusammenhang mit dem Breitengrad stehen (STENSETH 1999). Einfachere Modelle mehrer Autoren (in THOMPSON & KING 1994), die die unterschiedliche Reproduktionsdauer von Wildkaninchen in unterschiedlichen Breitengrade einbeziehen, zeigen allerdings keinen Zusammenhang zwischen Reproduktionsdauer und Ausprägung von Zyklizität. Die unterschiedlichen Reproduktionslängen wurden in diesen Studien als statistische Schwankungen innerhalb des Jahres berücksichtigt und als gleichbleibend vorausgesetzt. (BRAMBELL 1944, STEPHENS 1952 und LLOYD 1963). Alle Autoren wiesen hierbei ausdrücklich auf einem möglichen dichteabhängigen Zusammenhang von Dauer der Reproduktionsperiode und Anteil absorbierter Jungtiere hin. Wie die vorliegende Studie zeigt, haben Dauer und Beginn der Reproduktionsperiode ebenso wie die Anzahl der Resorptionen keine Auswirkung darauf, wie viele Jungtiere eines Jahres überleben. Wesentlich für die Überlebensrate der Jungtiere und die Zyklizität der Population sind nach unseren Befunden Dichte, Altersstruktur und Geschlechterverhältnis der Adulttierpopulation. Diese könnten allerdings meiner Meinung nach in unterschiedlichen Habitaten und Breitengraden über längere Zeiträume Populationszyklen unterschiedlich prägen (bzw. auch verschieden gewichtet sein).

Ein wichtiges Kriterium ist daher, dass der festgestellte Populationszyklus in Bayreuth von einer Saisonalität geprägt ist, die eine Geschlechtsreife erst mit einem Alter von 9 – 12 Monaten erlaubt. Unabhängig von einer an den Breitengrad gebundenen Saisonalität der Reproduktion ist die hohe Überlebensrate von erst- oder frühgeborenen Jungtieren des jeweiligen Jahres (COWAN 1987 C, MYERS & POOLE 1961ET AL; MYKYOTWYCZ 1960, 1961; WEBB 1993, WOOD 1980). Dies setzt eine sozial bedingte Rekrutierung der Jungtiere voraus, die bei uns in die Nichtreproduktionsperiode - den Winter - fällt und sich zu Beginn der Reproduktionsperiode im März in Abhängigkeit der Populationsparammeter mehr oder weniger endgültig manifestiert.

1.5.3 Populationszyklen: von deterministischen Populationsmodellen zu auf Individualverhalten und Physiologie gegründeten Modellen

Versteht man Populationen als eine Ansammlung von interagierenden Individuen und nicht nur als Kontinuum unterschiedlicher Dichten, verändert spezifische and generelle theoretische Vor-

hersagen der Populationsdynamik. Wie und in welchem Maße das Individualverhalten die Populationsdynamik beeinflusst, wird von folgenden Autoren hinterfragt (MCCAULEY ET AL. 1996, GRÜNBAUM 1998, FAHSE ET AL. 1998, HASSEL UND MAY 1985, GOSS–CUSTARD ET AL. 1995 A, B; WILSON 1998) ? In den klassischen Populationsmodellen wie den logistischen Gleichungen (Wachstumsformeln) wird in keiner Weise auf Verhalten oder Physiologie der Tiere Bezug genommen. Diese Modelle waren jedoch erfolgreich, um wichtige Konzepte wie Dichteabhängigkeit oder intra- und interspezifische Konkurrenz zu entwickeln. Modelle, die auf Individualverhalten (IVM) gründen, beginnen auf der Grundebene der Populationsökologie, der Individualebene. Den meisten IVM fehlt jedoch detailliertes Wissen über das Verhalten und der Physiologie von Individuen. Dies macht es schwierig oder fast unmöglich, IVMs vom zeitlichen (sehr kurzen und variablen) Maßstab des Verhaltens zum zeitlichen (langen und sich sehr langsam verändernden) Maßstab der Population zu extrapolieren.

In theoretischen Arbeiten, die Verhalten und räumliche Verteilung von Individuen mit Populationsfluktuationen verknüpfen, haben sich drei Ansätze herausgebildet:

1.) Ökonomische Modelle, die Optimierungsmethoden benutzen, um individuelles Verhalten voraussagen und auf Muster der Populationsebene zu extrapolieren (DAVIES 1992, SUTHERLAND 1996).

2.) Projektionen von beobachteten Individualverhalten auf die Populationsebene (z.B. Effekte der Nachbarn auf Wachstum oder Rekrutierung: FAHSE ET AL 1998, GORDON 1991, 1995).

3.) Hypothetische Beschreibungen von Individualverhalten, anhand derer versucht wird, beobachtete Populationsfluktutuationen zu modellieren (TURCHIN 1991, WHITE 1996).

Keinerlei Modelle wurden jedoch entwickelt, die eine Beziehung von Individualverhalten, Physiologie und Sozietät mit den Populationsfluktuationen herstellen, obwohl zahlreiche Übersichtsartikel und experimentelle Studien auf einen solchen Zusammenhang hinweisen (CHRISTIAN 1975, 1978, LEE & MCDONALD 1985, MYERS ET AL 1971, NOWELL 1980, SNYDER 1968).

Im Falle der Wildkaninchen bildet die soziale Gruppe die Schnittstelle vom Individuum zur Population. So verdoppelte sich die Anzahl der Gruppen mit Zunahme der Populationsdichte. Zudem vergrößerte sich die Gruppengröße. Während die Mechanismen für die Zunahme der Gruppen mit der Populationsdichte allgemein auf das natürliche Wachstum einer Population zurückgeführt werden, blieben soziale Mechanismen der Ab- und Zunahme weitestgehend ungenannt oder werden allein auf extrinsische Faktoren zurückgeführt (siehe GIBB ET AL. 1978, MYERS ET AL 1994). In unserer Untersuchung ließen sich neben der Abnahme der der Anzahl Gruppen, wesentliche Veränderungen der Gruppenzusammensetzungen als auch ihrer Struktur verzeichnen, die für eine Regulation der Population durch soziale Mechanismen sprechen.

1.5.4. IVM- Modell der Populationsregulation der Wildkaninchen in Bayreuth (Abb. 175)

Die Zusammenhänge der einzelnen Ergebnisse dieser Studie sind in einem Modell der Populationsregulation vom Individuum bis zur Population in einem Flußdiagramm zusammengefaßt. Zwischen den Ebenen des Individuums und der Population wirkt die Gruppe als Mediator der Konkurrenz und der Affinität von Individuen, die sich in der Struktur der sozialen Organisation (Gruppengröße = Anzahl der Individuen, Gruppenzusammensetzung = Geschlechter- und Alterszusammensetzung der Gruppe und Gruppenstruktur = räumliche Verteilung der Individuen einer Gruppe wie Untergruppenbildung) ausdrückt. Die Struktur der sozialen Organisation steht in Wechselwirkung mit ihren funktionellen Aspekten (Aufzuchtssystem, Paarungssystem und Ressourcennutzung) und bildet im Sozialsystem eine strukturell-funktionelle Einheit. Diese strukturellen-funktionellen Einheiten stehen im zeitlichen Verlauf wiederum in Wechselwirkung mit den Populationsfluktuationen (Dichte, Geschlechterverhältnis und Altersaufbau) und bilden als Einheit mit ihrer effektiven Umwelt (endogene und exogene Umwelt = Faktoren) das Populationssystem.

Umweltfaktoren beeinflussen die Populationsdichte nicht direkt, sondern modifizieren mentale, soziale und demographische Prozesse (z.B. Sicherheit, Unsicherheit, Abwanderung, Gruppenbildung, Reproduktion, Mortalität, etc), die letztendlich in einer Ab- oder Zunahme der Populationsdichte resultieren. Prozesse können hierbei Werte von Faktoren eines Populationssystems verändern (Faktor–Prozess–Effekt Konzept: z.B: BERRYMAN 1981; SHAROV 1991). Dadurch wird die Darstellung von Rückkopplungsmechanismen (z.B. positive und negative für die Stabilität von Beziehungen, Lebenszeit von Adulttieren und der Überlebensrate von Jungtieren) erst möglich. Im Gegensatz hierzu behaupten Vertreter des Faktor-Effekt-Konzepts (z.B. ANDREWARTHA BIRCH 1984), dass Umweltfaktoren die Populationsdichte direkt beeinflussen. Der Vorteil des letzteren Ansatzes ist die kausale Erklärung von Populationsveränderungen. Er ist jedoch nur nützlich für einstufige Effekte und wird verwirrend, wenn ein Effekt zu gleicher Zeit auch Faktor ist (z.B. Dichte, Geschlechterverhältnis, Altersaufbau oder Gruppenzusammensetzung) oder wenn innerhalb des Effekts Zeitverzögerungen auftreten.

Die Dynamik des Populationssystems wirkt in dem hier vorgeschlagenen Modell (Abb. 175) auf verschiedenen Ebenen - der Individuen (der sozialen Beziehungen), der Gruppen (dem Gruppengefüge) und der Population (Anzahl und Strukturierung der Population in unterschiedliche Anzahl von Gruppen). Struktur in räumlich zeitlicher Sicht schließt Funktion und damit Organisation, innerern Zustand und Umweltbeziehungen ein. Die Struktur des dynamischen Systems beinhaltet hierbei die räumlich-zeitliche Ordnung von Prozessen. Individuen steuern hierbei die Funktion der Organisation (sichtbar im Verhalten: Sozialverhalten, Distanzen und räumlicher

Verteilung) und werden von dieser in ihrer Autonomie eingeschränkt. Die Autonomie des Individuums (Individualität) wird nach diesem Modell zum Großteil vom ZNS bestimmt, das als Organ der Signalaufnahme (Perzeption), Informationsverarbeitung und Bewertung (kognitiv, emotional und epigenetisch) die Motivation bildet. Die Motivationslage führt hierbei in Wechselwirkung des Individuums (individualspezifisch) mit seiner sozialen Umwelt (situationsspezifisch) unter Einfluß der endogenen und exogenen Faktoren zu einer motivationsspezifischen Reaktion. Die Wechselwirkung von Individuen bzw. der Untersysteme (Männchen-Männchen, Weibchen-Weibchen, Männchen-Weibchen) bewirkt eine Rückkopplung der Mikrozustände der Teilsysteme und dem letztlich durch diese definierten Makrozustand des Sozial- und Populationssystems (Dichte, Geschlechterverhältnis, Altersstruktur).

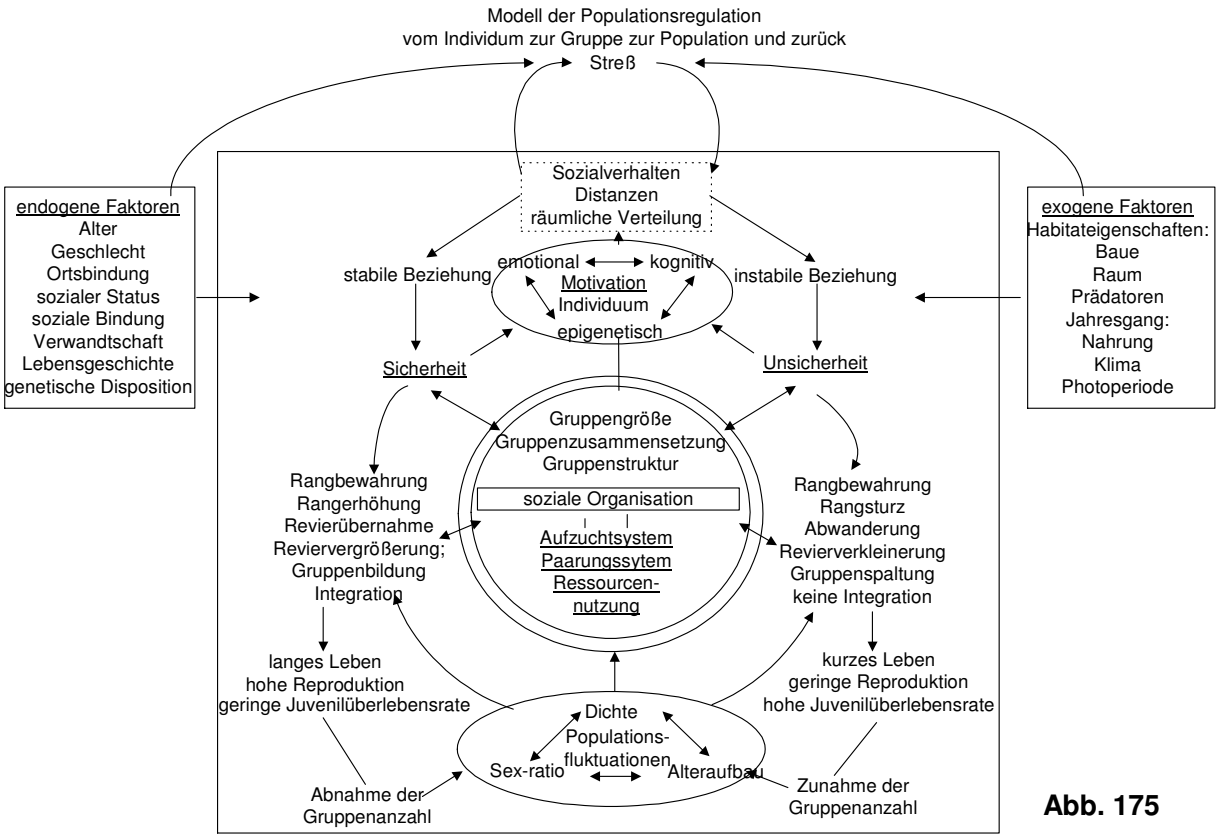


Abb. 175

Auf der Individualebene wirken hierbei mentale Rückkopplungskreise. Die Stabilität von Dominanz- und affilativen Beziehungen ist abhängig von der Intensität und Häufigkeit von Wechselwirkungen von Individuen (der räumlichen Begegnung, Distanzen und Verhaltensweisen), die sich auf den Grad der Befindlichkeiten beziehen und sich physiologisch nachweisen lassen (Corticosteronwerte). Sicherheit steht aber auch in Wechselwirkung mit dem Gruppenwirkungsgefüge, das als Produkt der unterschiedlichen Interessenslagen von Männchen und Weibchen und der geschlechtsspezifische Konkurrenz und Bindungen zu verstehen ist. Der Grad der Organisation wird durch die Intensität der Lebensprozesse und der Qualität ihrer Regulation bestimmt. Regu-

lation der Selbsterhaltung und Selbstreproduktion kann jedoch nur aus der Lebensgeschichte von Individuen abgleitet werden. Die Lebensgeschichten von Individuen lassen sich aber nicht aus vereinfachten Lebenstafeln ableiten, die nicht die Wechselwirkung von demographischen und sozialen Ereignissen berücksichtigen.

1.6. Ausblick: adaptives und effektives komplexes Netzwerk

Die Ausbildung eines Netzwerkes erlaubt die effektive Besetzung eines Raumes. Selektion und Antworten werden auf verschiedenen Ebenen erreicht. Falls eine Antwort auf einer höheren Ebene der Integration erreicht wird, muß eine alternative Antwort als mögliches und unterscheidbares Muster in dem System existieren. Solche unterscheidbaren Muster stellen vielleicht die unterschiedlich großen Weibchen- und Männchenhierarchien dar, die einen Raum mehr oder weniger gut nutzen, um in der Zukunft für die Nachkommenschaft genügend Raum zur Verfügung zu stellen. Eine Selbstverstärkung der sozialen Sicherheit bzw. Unsicherheit einhergehend mit einer höheren oder niedrigeren Aggressionsdistanzregulation stellt via Selbstorganisation mehr oder weniger Raum für die Nachkommenschaft zur Verfügung. Damit einhergehend müssten unterschiedliche Angsttypen selektiert werden, sofern bei Kaninchen tatsächlich eine genetische Grundlage der Dominanz besteht. Doch ist dies mehr als unwahrscheinlich. HEMELRIJK (1999, 2000) nimmt jedoch in ihren Modellen auf obligate bzw. zweifelnde Angreifer Bezug, die man als unterschiedliche Angsttypen betrachten könnte. Realistischerweise stehen aber jedem Individum je nach Kontext und Erfahrung beide Strategien frei – sonst gäbe es überhaupt keine Rangwechsel, Abwanderung, Gruppenwechsel etc.

Hierarchisches Aufspüren von Unterschieden (oder auch Kontrolle) und die Bildung unterschiedlicher großer und komplexer Aggregationen (Hierarchien und Gruppen) führen zur globalen Regulation und Homeostase. Die Stärke der Kopplung der geschlechtsspezifischen Hierarchien innerhalb des Netzwerkes resultiert in einer absoluten und relativen sozialen Verhaltenskoordination der Individuen innerhalb und zwischen Gruppen. Individuen gliedern sich in Hierarchien ein, um Unsicherheit zu bewältigen und vielleicht auch Fehler zu vermeiden. Die Bildung únterschiedlich großer Hierarchien und Gruppen streut vielleicht auch das Risiko, Unvorhersagbarkeit der sozialen als auch abiotischen Umwelt zu bewältigen und hat den Effekt Ressourcen zu erhalten ?

Schafft eine größere „Urbanisation“ der Wurf- und Wohnbaue, die erst über Jahre entsteht mehr Schutz gegenüber Prädatoren und klimatischen Unbillen? Tatsächlich ist die soziale Organisation der Mischeinheit der Wildkaninchen eine der komplexesten im Tierreich und hat sich sonst nur bei wenigen Affen- und Raubtierarten entwickelt (HENDRICHS 1978). Aber warum ? Das ist tatsächlich die Frage, da gemeinsames Anlegen von komplexen Wurfbauen selbst bei anderen

seßhaften Lagomorphen wie den Pfeifhasen (*Ochotonidae*) nicht die Regel ist und selbst bei Wildkaninchen nicht notwendig zu sein scheint .

V. Zusammenfassung

Wahrend einer Populationsstudie von europäischen Wildkaninchen innerhalb eines 22000 m^2 großen Freigeheges wurden strukturelle und demographische Parameter über 16 Jahre aufgenommen.

1. Populationsdynamik: Trotz einer jährlichen Produktion von 258-1080 Jungtieren verblieb die Adulttierdichte stabil und schwankte nur um etwa 50 Tiere. Die Mortalitätsrate der Adulttiere ist direkt dichteabhängig, während die Rekrutierungsrate der Jungtiere mit einer Zeitverzögerung von 2 Jahren indirekt dichteabhängig ist. Zudem ist die Überlebensrate der Jungtiere abhängig von der Sterblichkeitsrate der Mehrjährigen im Folgejahr. Der Austausch von Jung- und Alttieren erfolgt in Intervallen von 3 Jahren. Dies führt zu Oszillationen im Geschlechterverhältnis und zu periodischen Schwankungen im Altersaufbau der Population. Die Populationsgröße wird in Abhängigkeit von ihrer Dichte und Altersaufbau reguliert, was ihren Ausdruck in einem Zyklus der jahresspezifischen intrinsischen Wachstumsrate mit einer Periode von ca. 5 Jahren findet. Die Periodendauer kann durch den Einfluß spezialisierter Prädatoren (hier Uhu) verkürzt werden. Klimatische Faktoren spielen hierbei nur eine untergeordnete Rolle, können sich aber auf das Niveau der Amplitude (bzw. Intensität des Austausches von Alt- und Jungtieren) auswirken.

2. Sozialstruktur: Im Frühjahr können über a) die räumlichen Verteilung von Individuen, b) soziale Verhaltenweisen, wie agonistisches, territoriales, werbendes und hütendes Verhalten sowie c) soziale Distanzen (gemeinsames Beisammensitzen) strukturbildende soziale Beziehungen erfasst werden. Demnach leben Wildkaninchen in Mischeinheiten mit geschlechtsspezifischen linearen Dominanzhierarchien, die durch das Territorialverhalten von Männchen voneinander isoliert sind. Innerhalb von Männchenterritorien können Weibchen territoriale Untergruppen mit räumlich getrennten Rangordnungen bilden.

3. Einfluß jahreszeitlicher populationsdynamischer Faktoren auf strukturbildende Verhaltensweisen:

a) Jahreszeit: In der Nichtreproduktionszeit bleiben strukturbildende Verhaltensweisen erhalten. Bestehende Gruppen können anhand der räumlichen Verteilung (Aufenthaltsgebiete und gemeinsames Beisammensitzen) sogar besser charakterisiert werden, als in der Reproduktionsperiode. Aufenthalte in gruppenfremden Gebieten werden in der Nichtreproduktionsperiode stärker toleriert als in der Reproduktionsperiode.

b) Dichte: Mobilität und strukturbildende Verhaltensweisen, wie rangabhängiges nahes Beisammensitzen, aggressives Verhalten und Hüteverhalten sind mit Ausnahme des

Werbeverhaltens dichteabhängig. Bei niedriger Dichte vergrößern die Tiere ihre Aufenthaltsgebiete.

c) Geschlechterverhältnis und Dichte: Verschiebungen im Geschlechterverhältnis bei abnehmender Dichte verändern Struktur, Zusammensetzung und Größe der Gruppen. Dies führt in Gruppen mit abnehmender Anzahl von Männchen zu erhöhten Territorialverhalten. Reviervergrößerungen von Männchen und komplementär hierzu die Bildung von Weibchenuntergruppen führt zur Territorialbildung von Weibchen. Bei sehr niedriger Dichte fusionieren ursprünglich getrennte Weibchen und bilden neue einheitliche Gruppen aus.

d) Gruppengröße und Zusammensetzung: Die Größe des gemeinsamen Aufenthaltgebietes steigt mit der Anzahl der Weibchen einer Gruppe. Dichte- und rangabhängiges aggressives Verhalten der Weibchen steigen linear mit der Gruppengröße. Die individuelle Lebensgeschichte der Weibchen einer Gruppe (etabliert, eingewandert, ortstreu) sowie Dauer und Art der Beziehungen (Statusunterschiede) wirken sich gegenläufig oder auch verstärkend zum Faktor Gruppengröße auf die quantitative Verteilung der rangabhängigen Aggression der Weibchen aus.

4. Sozialdynamik (soziale Prozesse): In Abhängigkeit von Geschlechterverhältnis und der Populationsdichte variiert die Anzahl der Gruppen von 8-13 Männchen-Weibchen Gruppen und 9-15 Weibcheneinheiten (räumlich getrennte Dominanzhierarchien). Folgende Mechanismen regulieren und stabilisieren die Gruppengröße und –zusammensetzung während der Abnahme der Populationsdichte:

a) Männchen: Dominante Männchen vergrößern ihre Reviere; subdominante Männchen wandern in Gruppen mit vielen Weibchen ab und / oder ersetzen verstorbene dominante Männchen. Subdominante Männchen pendeln zwischen zwei Revieren. Revierbesitzer hüten ihre Weibchen, um ihre Abwanderung zu verhindern. Reviere werden zusätzlich zu den dominanten Männchen auch von subdominanten Männchen verteidigt.

b) Weibchen: Weibchen aus Gruppen mit wenig Raum wandern in Gruppen mit mehr Raum ab. Weibchen großer Gruppen wandern in kleine Gruppen ab. Weibchen erhalten ihre kleine Gruppengröße durch Territorialverhalten. Weibchen vergrößern ihre Aufenthaltsgebiete (Auflösung von Untergruppen). Weibchen großer Gruppen spalten sich und bilden Untergruppen.

c) Männchen und Weibchen: Individuelle Bindungen können bei Mangel an Männchen beobachtet werden. Weibchen folgten ihrem dominanten Männchen in seine räumlich getrennten Reviere.

Folgende Mechanismen destabilisieren das System und können zu einer Erhöhung der Populationsdichte führen.

a) Eine begrenzte Kapazität der Männchen, Reviere zu vergrößern und zu verteidigen; b) ein Mangel an Männchen, der zur Neubildung von Weibchengruppen führt, die disharmonisch sind; c) eine Abnahme der Weibchengruppengröße, die zu klein werden, um gegen eine Emigration von Weibchen aus größeren Gruppen verteidigt zu werden.

5. Funktion der Prozesse

a) Strukturell-funktionale Aspekte: Männchen erhöhen bzw. erhalten ihren Zugang zu Weibchen durch Zusammenschluß in Dominanzhierarchien, Verbesserung des sozialen Status sowie durch Vergrößerung ihrer Reviere. Weibchen erhöhen bzw. erhalten ihren Zugang zu Wurfbauten durch Zusammenschluß in Dominanzhierarchien bzw Untergruppen, durch Verbesserung des sozialen Status und Abwanderung in Gruppen mit mehr Raum.

b) Reproduktion: Eine Reproduktionssupression konnte nur auf der individuellen Ebene in Abhängigkeit von der Gruppengröße und dem Rang festgestellt werden. Nur Jungtiere mit einem frühen Geburtstermin (April-Juni) haben eine hohe Überlebenschance. Die Reproduktionssuppression wirkt sich bei hoher Dichte auf die Wurfsynchronisation aus.

c) Verwandtschaft: Eine geringer matrilineare Verwandtschaftsgrad innerhalb der Gruppen wird verursacht durch einen Generationsaustausch (Mütter-Töchter), Abwanderung und Geschwistertrennung. Abwanderung von Männchen sowie Geschwistertrennung bewirken eine Inzuchtvermeidung.

d) Homoöstase (Selbsterhaltung) Die Ausbildung sozial stabiler Beziehungen puffert direkte Konkurrenz ab, was sich in der Erniedrigung der Nebennierenrindenaktivität (NNR) äußert. Soziale Veränderungen bewirken unabhängig vom Rang eine Erhöhung der NNR. Copingstrategien wie Konfrontation (Reviererweiterung, Rangsturz, passive und aktive Herausforderung) bzw. Konfliktvermeidung (Ortstreue, ritualisierte Territorialität, Unterordnung und Abwanderung) können in Sozialbindungen und damit einhergehenden Ortsbindungen resultieren, die sich gegenläufig zu rangabhängigen Corticosteronprofilen (NNR) auswirken. Aufgrund der Komplementarität von Verhalten, sozialen Prozessen und Positionen mit der Lebenserwartung von Tieren können über den Corticosteronspiegel (NNR) Rückschlüsse auf die Befindlichkeit von Tieren, wie Sicher- Unsicherheit und Selbstvertrauen getroffen werden. Ausbildung und Erhalt sozialer Beziehungen über zahlreiche Prozesse haben daher neben der Funktion der erfolgreichen Reproduktion noch ein weiteres Bezugssystem der Selbsterhaltung bzw. Befindlichkeit der Tiere.

6. Struktur-funktionale Vernetzung: Strukturell-funktionale Mechanismen selbstorganisieren die horizontale Vernetzung der Population in unterschiedlich große und zusammengesetzte Gruppen. Funktional ist die Sozialstruktur das Ergebnis der lokalen Konkurrenz der Männchen um Weibchen und der lokalen Konkurrenz der Weibchen um Wurfbaue.

Das Sozialsystem lässt sich aber nicht rein funktionell einem genetisch determinierten Paarungssystem unterordnen bzw. auf die ökonomische Effizienz der Ressourcenausnutzung von Wurfbauen oder Nahrung reduzieren.

Vielmehr bestimmen innerhalb der Population endogene Mechanismen der Sicherheit und Befindlichkeit von Individuen die Selbstorganisation in soziale Gruppen. Sie sind das Ergebnis zentrifugaler Kräfte positiver Rückkopplungsprozesse eines Aggressionsvermeidungssystems sowie der zentripetalen Bindungskräfte von Wurfbauen und Paarungspartnern. Die Geschlossenheit in gemischtgeschlechtlichen Gruppen emergiert aus dem Gleichgewicht der geschlechtsspezifischen Konkurrenz innerhalb und zwischen den Gruppen als auch den Konfliktlösungsmechanismen der Organisation in Hierarchien. Konfliktlösungsmechanismen drücken sich als Zustand in der Unterordnung einer begrenzten Anzahl von subdominanten Tiere aus, die sich zirkumpolar in Abhängigkeit von der Stabilität der Hierarchien räumlich um ranghohe Tiere anordnen. Eine Stabilität sozialer Hierarchien kann als Akzeptanz des Einhaltens eines psychosozialen Abstandes verstanden werden, die sich konkret in topologischen geometrischen Kräftegleichgewichten exprimiert.

Individuelle Unterschiede sozialer Dominanz lassen sich daher nicht als Konkurrenzfähigkeit rein physischer Eigenschaften, wie Körpergewicht oder Konstitution fassen, sondern sind Ausdruck der Selbstkontrolle und Konfliktfähigkeit, die von den Individuen in Interaktionen mit ihrer sozialen Umwelt erworben wird. Die soziale Komplexität wird limitiert durch die Größe der linearen Rangordnungen, in der eine Unterordnung psychisch realisierbar und für die Individuen emotional erträglich ist.

7. Lebensgeschichte, Nebennierenrindenaktivität und Demographie: Dichteabhängige Oszillationen sind gebunden an die Alters- und Geschlechterzusammensetzung der Population. Dies kann als zirkuläre Geschlossenheit von Ursache und Effekt des Auf- und Abbaus eines sozialen Netzwerkes als Regel generierendes (konstitutives) und Regel basierendes (evaluatives) System der Prozesse, die soziale Unsicherheit reduzieren, verstanden werden. Das heißt: Die Sozialstruktur spiegelt nicht die Regeln wider, vielmehr emergiert die beobachtete Sozialstruktur aus der Interaktion zwischen den Regeln und der Demographie als selbstorganisierende Muster.

a) Gruppendynamische Prozesse, die auf Dominanz und Territorialität beruhen, regulieren hierbei die Populationsgröße.

b) Der Hintergrund der Lebensgeschichte entscheidet über die Ausprägung der sozialen Beziehungen, die sich in individuell unterschiedlichen sowie relativen (auf die jeweiligen Beziehungspartner bezogen) rangabhängigen Nebennierenrindenaktivität widerspiegelt.

c) In Abhängigkeit von der Lebensgeschichte steigt mit zunehmenden Alter die Sicherheit dominanter Tiere, die sich in einem abnehmenden Nebennierenrindaktivität und einer um 1-2 Jahre höheren Lebenserwartung als die von subdominanten Tieren ausdrückt.

d) Abwanderungsraten sind nicht dichteabhängig. Vielmehr resultieren asymmetrische geschlechtsspezifische Überlebensraten in voneinander abhängigen Abwanderungsraten im Verhältnis von existierenden und entstehenden Gruppen. Auf der Populationsebene werden die geschlechtsspezifischen Abhängigkeiten der Abwanderungsraten durch den Übergang von einer „scrambled“ zu einer „contest“ betonten Konkurrenz transparent.

e) Während Gleichgewichtsphasen von hoher Dichte (quasistationär) wird die Alterstruktur und das Geschlechterverhältnis durch die Rekrutierung von männlichen und weiblichen Einjährigen kalibriert, bis sich neue stabile Dominanzbeziehungen und zwischengeschlechtliche Beziehungen ausbilden.

f) Die Stabilität von Dominanzbeziehungen sowie von zwischengeschlechtlichen Beziehungen und die damit einhergehende höhere Lebenserwartung verhindert die Integration von Jungtieren und bewirkt eine Populationsabnahme, bis die dominanten Generationen gealtert sind.

Fazit: Rangabhängige Lebensgeschichtsprozesse selbst regulieren die Populationsdichte als ein zeitversetzter Rückkopplungsmechanismus, der das soziale Netzwerk auf- und abbaut. Er ist an die Alters- und Geschlechterzusammensetzung der Population gebunden.

8. Synthese: Die Populationsdynamik der Jungtiere lässt sich allein aus der systemhaften Vernetzung von Populationsparametern formalisieren und vorhersagen. Dies lässt den Schluß zu, dass sich die Population aufgrund von Rückkopplungsprozessen in einem poly- und topozentrischen Netzwerk selbstorganisiert und aufgrund von sozialen Stress durch Ausschluß von Jungtieren selbstreguliert. Selbstregulation schließt die Äquilibrierung aporetischer Konflikte, wie Geschlechter-, Alters- und Gruppenkonflikte ein, und spiegelt sich in der Bindungskapazität der Population wider. Stabilität des Sozialsystems (Plastizität) der Wildkaninchen ist hierbei sowohl Ursache demographischer Prozesse als auch ihr Effekt.

V. Summmary

During a population study of European wild rabbits within an enclosure of 22000m^2 demographic and structural parameters were pursued over 16 years.

1. Populationdynamics: The population fluctuated around 50 adults despite a yearly production of 258 to 1080 offspring. The mortality rate of adults is direct density dependent, while the recruitment rate of juveniles is with a time delay of 2 years indirect density dependent. In addition the survival rate of juveniles depends on the mortality rate of multi-annuals in the following year. The replacement of juveniles and multi-annuals proceeds in intervals of three years. This leads to oscillations in the sex-ratio and to periodic fluctuations in the age distribution of the population. The population size is regulated as a function of their density and its age structure, which is expressed by the cycle of the year specific intrinsic growth rate of five years. The duration of a period can be shortened by the impact of a predator specialist (in this case an eagle owl). Climatic factors play a minor part, however they can affect the level of the amplitude and the intensity of the replacement of multi-annuals by juveniles.

2. Social structure: In spring time structural relationships can be ascertained next to a) their spatial distribution by b) their social behaviour, like agonistic, territorial, courtship and mate guarding behaviour and c) their proximity of distances of sitting together. According to that wild rabbit live in sexual mixed units with sex-specific linear dominance hierarchies, isolated by territorial behaviour of males. However within male territories females can establish territorial subgroups with spatial separated rank orders.

3. Influence of seasonal population dynamical factors on structural behaviour

a) Season: In the non reproduction period structural behaviour is maintained. Existing groups can be characterized by their spatial distribution (like common home ranges and close sitting together) even better than in the reproduction period. However stays in foreign groups are more tolerated in the non-reproduction period than in the reproduction period.

b) Density: Mobility and structural behaviour, like rank dependent sitting in close proximity, rank dependent aggressive behaviour and mate guarding are with the exception of courtship behaviour density dependent. At low density the animals expand their home ranges.

c) Sex-ratio and density: Shifts in the sex-ratio and declining density changes the structure, composition and size of groups. This leads in groups with decreasing number of males to an increase of territorial behaviour by single males. Territory increase of males and complementary hereto the establishment of female subgroups leads to the development of

territories by females. At very low density originally separated females fuse and establish new uniform groups.

d) Group size and composition: The size of the common home ranges increases with the number of females of a group. Density and rank dependent aggressive behaviour increases linear with the size of the group. The individual life history of females of a group (established, immigrant, philopatric) as well the duration and kind of relationship counteracts or reinforces the factor group size in terms of the quantitative distribution of rank dependent aggression.

4. Social dynamics (social processes) Depending on the sex-ratio and density of the population the number of male female groups varied between 8 and 13, while the number of female units (rank orders) varied between 9 and 15. Following mechanisms regulate and stabilize group size and group composition during population decline:

a) Males: Dominant males extend their territories. Subdominant males migrate into groups with many females. Subdominant males replace deceased dominant males. Subdominant males commute between two territories. Territorial males mate guard their females to prevent their dispersal. In addition to the dominant male territories are defended by subdominant males.

b) Females: Females of groups with less space migrate into groups with more space. Females of big groups migrate into small groups. Females sustain their small group size by territorial behaviour. Females extend their home ranges and dissolve subgroups. Females of big groups split and establish subgroups.

c) Males and females: Individual bonds can be observed, when there is a lack of males. In this case females followed their dominant males in his spatially separated territories.

Following mechanisms destabilize the system, which can lead to an increase of population density: a) A limited capacity of males to extend and defend territories. b) A lack of males leads to the establishment of new female hierarchies, which are disharmonic. c) A decrease of female group size, which can't be defended against the emigration of bigger groups.

5. Function of social processes

a) Structural functional aspects: Males increase or sustain their access to females by the consolidation of dominance hierarchies, improvement of social status and territory extension.

Females increase or sustain their access to burrows and dens by consolidation of dominance hierarchies, improvement of social status and by emigration into groups with more space.

b) Reproduction: Reproduction suppression could be ascertained only on an individual level, depending on group size and social status. On the population level reproduction suppression is counteracted by an increase of number of groups. Only juveniles with an early birth date

(April – June) have a high survival chance. At high density rank dependent reproduction suppression affects birth synchronization.

c) Kinship: The low degree of matrilinear kinship within groups is caused by a generation exchange of mother and daughters, emigration and separation of sisters. Emigration of males as well sibling separation causes inbreeding avoidances.

d) Homoeostasis (self-preservation) The establishment of social stable relationships buffers direct competition, expressed by an decrease of adrenal cortex activity. Social changes effect independent of the status an increase of the level of corticosteron. Coping strategies as confrontation (territory extension, passive and active rank challenges) as well as conflict avoidance (site fidelity, ritualized territoriality, subordination and emigration) can result in social bonding and site fidelity, counteracting rank dependent corticosteron profiles. Due to the complementarity of behaviour, social processes and rank positions with the life expectation of animals, it is possible to conclude by the levels of corticosteron their welfare, like certainty, uncertainty and self-confidence. Therefore the establishment and maintenance of social relationships by social processes have next to the function of a successful reproduction the function of self preservation and welfare.

6. Structural-functional network: Structural-functional mechanisms self organize the horizontal networking of the population into groups with different size and composition. Functionally the social structure is the result of the balance of local mate competition of males for females and local resource competition for den-sites. However the social system neither can be reduced to a pure functional genetic determined mating system nor to the economic efficiency of resource exploitation of den-sites or food.

On the contrary within the population endogenous mechanisms of certainty and welfare determine the self-organization of social groups. They are the result of centrifugal forces of positive feedback processes of an aggression-avoidance system as well as of centripetal bonding forces of den-sites and mates. The closure of sexual mixed groups emerges from the balance of sex-specific competition within und between groups and the conflict resolutions within the organization of hierarchies. Conflict resolutions are expressed in the subordination of a limited number of subdominant animals, arranging themselves in relation to the stability of the rank order circumpolar around high ranking animals. Stability of social hierarchies can be understood as the acceptance to adhere to a psychosocial distance, expressed as concrete topological geometric balances of forces.

Therefore individual differences of social dominance can’t be reduced to pure physical competition attributes like body weight or constitution. On the contrary they are the

expression of self control and the ability to deal with conflicts, acquired by individuals through the interaction with their social environment. Complexity is limited by the size of linear rank orders in which subordination can be psychical realized and is emotionally bearable.

7. Life-history, adrenal cortex activity and demography: Density dependent oscillations are bounded by the age and gender composition of the population. This can be understood as a circular closure of cause and effect of a constitution and dismantling of a social network as rule generating (constitutive) and rule based (evaluative) system of processes, reducing social uncertainty. This means the social structure does not reflect rules; on the contrary the observed social structure emerges from the interaction of rules and demography as self organized patterns:

a) Group dynamical process, based on dominance and territoriality, regulate the population density.

b) The background of life-histories decides about the characteristics of social relationships, expressed by individual different as well as relative rank dependent corticosteron concentrations.

c) Depending on their life histories certainty rises with increasing age of dominant animals, reflected by decreasing corticosteron titers and higher life expectations of 1-2 years than subdominant animals.

d) Dispersal rates are not density dependent. Rather asymmetric sex-specific survival rates result in from each other dependent dispersal rates, according to the proportion of existing and developing groups. On the population level the sex-specific dependencies of dispersal rates become transparent by the transition of a scrambled to a contest accentuated competition.

e) During equilibrium stages of high density (quasi stationary) the age structure and the sex ratio become calibrated by the recruitment of yearlings until new stable dominance hierarchies and conspecific relationships develop.

g) The stability of dominance relationships and of conspecific bonds with the accompanying increasing life expectation prevents the integration of juveniles and effects a decline of population density until the leading generation are superannuated.

Conclusion: Rank dependent life history processes self regulate the population density as time delayed feedback mechanism, which builds up and dismantles social networks. The feedback mechanism is bounded by the age and gender composition of the population.

8. Synthesis: The population dynamics of the juveniles can be formalized and predicted precisely alone by the systemic networking of population parameters two years in advance. In

conclusion the population is self organized by time delayed feedback mechanism within a poly- and topocentric network and self regulated by social stress by the exclusion of juveniles. Self-regulation includes the equilibration of aporetic conflicts, like gender, age and group conflicts reflected by the bonding capacity of the population. Stability of the social system (plasticity) of wild rabbits is hereby cause of demographic processes as well as their effect.

VII. LITERATUR

AKCAKAYA, H.R; BURGMAN, M.A.; GINZBURG, L.R. (1999) Applied Population Biology. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts.

ALBERTS, S.C.; WATTS, H.E.; ALTMANN, J. (2003) Queuing and queue-jumping: long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. Animal Behaviour 65, S.821-840

ALTMANN, J. (1974) Observational study of behaviour: Sampling methods. Behaviour 49, S. 227 – 267

ANDREWARTHA, H.G.; BIRCH, L.C. (1954) The distribution and abundance of animals. Univ. Chicago Press. Chicago

ANDREWARTHA, H.G.; BIRCH, L.C. (1984) The Ecological Web. Univ. Chicago Press. Chicago

ARTHUR, C.P. (1980) Demographie du lapin de garenne, (*Oryctolagus cuniculus*, L. 1758, en region parisienne. Bulletin special scientifique et technique de l'Office nationale de la Chasse, December 1980, S. 127 - 161

AURELI, F.; DE WAAL, F.B.M. (2000) Natural Conflict Resolution. University of California Press, London.

AURELI, F.; SMUCNY, D. (2000) The Role of Emotion in Conflicht and Conflict Resolution. In Aureli, F.; de Waal, F.B.M. (eds) Natural Conflict Resolution. University of California Press, London, S. 199-224

AURELI, F.; SCHINO, G. (2004) The role of emotions in social relationships. In Thierry, B.; Singh, M.; Kaumanns, W. (eds.) Macaque Societies, Cambridge University Press, S. 38-56

BAKER, R.R. (1983) Insect territoriality. Annual Review of Entomology 28; 65-89

BAKKER, K. (1971) Some general remarks about population and regulation. In. Dynamics of Populations (den Boers, P.J.; Gradwell, G.R.) Centre for Agricultural Publishing and Documentation (PUDOC), Wageningen, S. 565 – 567

BALDING, D.J., GREEN, N.J.B. (1989) Diffusion-controlled reactions in one dimension: exact solutions and deterministic approximations. Physical Review A 40, S. 4585 - 4592

BALSHINE, S.; LEACH, F.; NEAT, H.; REID, H.; TABORSKY, M.; WERNER, N. (2001) Correlates of group size in a cooperatively breeding cichlid fish (*Neolamprologus pulcher*). Behavioral Ecology and Sociobiology 50, 134-140

BARCHAS, P.R.; MENDOZA S.D. (1984) Emergent hierarchical relationships in rhesus macaques: an application of Chase's model: In: Social hierarchies: Essays Towards a Sociophysiological Perspective (Ed. By P.R. Barchas), S.81-95, Westport, Connecticut: Greenwood Press

BARLOW, G.W. (1993) The puzzling paucity of feeding territories among fres-water fishes. Marine Behaviour and Physiology 23, 155-174

BARNARD, C.J.; BURK, T.E. (1979) Dominance hierarchies and the evolution of 'individual recognition'. Journal of Theoretical Biology, 81, 65-73

BATZLI, G.O. (1992) Dynamics of small mammal populations: a review. McCullough, D.R. & Barrett, R.H. (eds). Wildlife 2001: populations. Elsevier, London: S. 831 – 850

BATZLI, G.O. (1996) Population cycles revisited. Trends and evolution Vol. 11. S. 488 - 489

BEAUGRAND,J.; PAYETTE, D.; GOULET, C. (1996) Conflict outcome in male green swordtail fish dyads (Xiphours hellen): interaction of body size, pror dominance/subordination experience, and prior residency. Behaviour 133, 303-319

BEGON, M.; MORTIMER, M.; THOMPSON, D.J. (1997) Populationsökologie. Spektrum, Heidelberg

BELL, D.J. (1983) Mate choice in the European rabbit. Mate choice (eds. Bateson, P.) Cambridge University Press, Cambridge

BELL, D.J. (1986) Social effects on physiology in the Eurpean rabbit. Mammal Rev. 16, S. 131 - 137

BELLOWS, T.S.; HASSELL, M.P. (1988) The Dynamics of of Age Structured Host Parasitoid Interactions. J.of Anim. Ecol. 57, S. 259 –268

BENGGTSSON, B.O. (1978) Avoiding inbreeding: at what cost ? J. of Theoret. Biology 73, S.439-444

BERTALANFFY, L.V. (1973): General System Theory, Foundations, development, applicatiosn. Harmondsworth; Penguin University Books

BERRYMAN, A.A. (1978) Population cycles of the douglas-fir tussock moth (Lepidptera: Lymantriidae): the time-delay hypothesis. Can. Entomol. 110, S. 513 - 518

BERRYMAN A. A. (1981) Population systems: a general introduction. New York: Plenum Press.

BJØRNSTAD, O.N.; FALCK; STENSETH. N-C. (1995) A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach. Proc. Of the Royal Soc. Of Lond. B, 262, S.127 –133

BOLLINGER, E., K.; HARPER, S.J.; BARRETT, G.W. (1993) Inbreeding avoidance increas dispersal movements in the meadow voel. Ecology 4, S. 1153-1156

BOONSTRA, R. (1994) Population cycles in microtines: the senesence hypothesis. Evolutionary Ecology 8, S. 196 – 219

BOONSTRA, R., HOOG, I. (1988) Friends and strangers: ates of the Charnov Finerty hypotheses. Oeclogia 77, S- 95-100

BOONSTRA, R.; KREBS, C.J.; STENSETH, N.C. (1998) Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase. Ecology 79 (5), S. 1479 - 1488

BORA, A.; V. HOLST, D. (1997) Natal dispersal and socialisation in the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) Advances in Ethology 32, S.98

BORA, A. (2001) Sozialverhalten, Partnerwahl und Reproduktionserfolg bei Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.). Dissertation Bayreuth

BOTH, C.; VISSER, M.E. (2003) Density Dependence, Territoriality, and Divisibility of Resources: From Optimality Models to Population Processes. The American Naturalist Vol. 161, No.2, S.326-336

BOYD, I.L (1985) Investment in growth by pregnant wild rabbits in relation to litter size and sex of the offspring. J.Anim.Ecol. 54, 1985, 137-147.

BOYD, I.L.; MYHILL, D.G. (1987) Seasonal changes in condition, reproduction and fecundity in the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). J. Zool., Lond. 212, S. 223 – 233

BOUTIN, S.A. (1984) The effect of conspecifics on juvenile survival and recruitment of snowshoehares. Oeclogia 62, S. 393 – 400.

BOUTIN, S.A. ET AL. (1995) Population changes of the vertebrate community during a snowshoe cycle in Canadas boreal forest. Oikos 74, S. 69 –80

BRADLEY, B.J. (1999) Levels of selection, alltruism, and primate behavior. Quarterly review of biology Vol.74, No.2, S. 171 - 194

BRAMBELL, F.W.R. (1942) Intra-uterine mortlaity in the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Proc. of the zoological society B, 130, S. 462 - 479

BRAMBELL, F.W.R (1944) The reproduction of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Proc. of the zoological society, London 114, S. 1 – 45

BRAUDE, S. (2000) Dispersal and new colony formation in wild naked mole rats: evidence against inbreeding as the system of mating, Behav. Ecol. Vol.11 No.1, S.7-12

BROWN, „J.L. (1969) Territorial behaviour and population regulation in birds. Wilson Bulletin 81, 293-329

BROWN, „J.L.; EKLUND,A. (1994) Kin recognition and the major histocompatibility complex an integrative review. Am. Nat. 143, S. 435-461

BUNGE, M.; MAHNER, M. (2004) Über die Natur der Dinge. Hirzel Stuttgart, Leipzig.

BURTON, C.; KREBS, C.J. (2003) Influence of relatedness on snowshoe hare spacing behavior. J. of Mamm. 84(3), 1100-1111

CALDWELL, R.L. (1992) Recognition, signalling and reduced aggression between former mates in a stornatopod. Animal Behaviour 44, 11-19

CALHOUN, J.B. (1962) Population density and social pathology. Scientific American 206, S.139-148

CALHOUN, J.B. (1963) The social use of space. In: Physiological Mammalogy, Vol. 1 Mammalian Populations, Mayer, W.V.; van Gelder, R.G. (eds.), Academic Press, New York, S.1-187

CAMAZINE, S.; DENEUBOURG, J.-L.; FRANKS, N.R.; SNEYD, J.; THERAULAZ, G.; BONABEAU, E. (2003) Self-Organization in Biological Systems, Princeton University Press, Princeton

CHARNOV, E.L. ; FINERTY, J.P. (1980) Vole population cycles: a case for kin-selection ? Oecologia 45, S. 1-2

CHASE, I.D. (1985) The sequential analysis of aggressive acts during hierarchy formation: an application of the'jigsaw' puzzle approach. Animal Behaviour 33, 86-100

CHASE, I.D.; BARTOLOMEO, C.; DUGATKIN, L.A (1994) Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning. Anim. Behav. 48, 393-400

CHASE, I.D.; TOVEY, C.; MURCH, P. (2003) Two's company, three's a crowd: differences in dominance relationships in isolated versus socially embedded pairs of fish. Behaviour 140, S- 1193-1217

CHASE, I.D.; TOVEY, C.; SPANGLER-MARTIN, D.; MANFREDONIA, M (2002) Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99, S. 5744-5749

CHESSON (1982) The stabilizing effect of a random environment. J. Math. Biol. 15, S. 1 – 36

CHITTY, D. (1960) Population processes in the vole and the relevance to general theory. Canadian Journal of Zoology 38, S. 99 –113

CHITTY, D. (1967) The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. Proceedings of the Ecological Society of Australia 2, S. 51 –78

CHITTY, D. (1996) Do lemmings commit suicide. Oxford University Press, Oxford

CHRISTIAN, J.J. (1950) The andro–pituitary system and population cycles in small mammals. Journal of Mammalogy 31, S. 247 – 259

CHRISTIAN, J.J. (1975) Hormonal control of population of growth. In Hormonal correlates of behavior (Hg. Eleftheriou, B.E.; Sprott, R.L.), S. 205 – 274. Plenum New York.

CHRISTIAN, J.J. (1978) Neurobehavioral endocrine regulation in small mammal populations. In Populations of small mammals under natural circumstances (ed. Snyder, D.P.), S. 143 – 158. University of Pittsburgh press, Pittsburg.

CHRISTIAN, J.J. (1980) Endocrine factors in population regulation In: Cohen, M.N.; Malpass, R.S.; Klein, H.G. Biosocial Mechanism in Population Regulation. S.55 –115. Yale University Press, New Haven.

CISZEK, D. (2000) New colony formation in the " highly inbred" eusocial naked mole-rat: outbreeding is preferred. Beh. Ecol. Vol11, NO. 1, S.1-6

CLOBERT, J. DANCHIN, E.; DHONDT, A.A.; NICHOLS, J.D. (2001) dispersal. Oxford University Press

CLUTTON-BROCK,T.H. ALBON, S.D. (1985) Competition and population regulation in social mammals In: Behavioural Ecology (Hsg. Sibly, R.M.; Smith, R.H.) S. 557 – 576, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

COCKBURN, A. (1988) Social behaviour in fluctuationg populations. Croom Helm, London

COOKE, B.D. (1983) Changes in age-structure and size of populations of wild rabbits in South Australia, following the introduction of European fleas, Spilopsyllus cuniculi (dale), as vectors of myxomatosis. Australian Wildlife Research 10, S.105 - 120

COWAN, D. P. (1987 a) Aspects of the social organisation of the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). Ethology 75, 197-210

COWAN, D.P. (1987 b) Group living in the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): Mutual benefit or ressource localization ? J. Anim. Ecol. 56; S. 779 - 795

COWAN, D.P. (1987 c) Patterns of mortality in a free-living rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) population. Symp. zool. Soc. Lond. No. 58, S. 59 - 77

COWAN, D.P.; GARSON, P.J. (1985) Variations in the social structure of rabbit populations: causes and demographic consequences. in: Behavioural ecology: Ecology consequences of adaptive behaviour (eds. Sibly, R.M. und Smith,R.H.), Blackwell Scientific Publications Oxford, S. 537-555

CROOK, J.H.; ELLIS, J.E:; GOSS_CUSTARD, J.D. (1976) Mammalian social systems: Structure and Function. Animal Behavior 24, S. 261 - 274

DALTON, C.L. (2000) effects of female kin groups on reproduction and demography in the gray-tailed vole, Microtus canicaudus, Oikos 90, S.153-159

DATTA, S.B.; BEAUCHAMP (1991) Effects of group demography on dominance relationship among female primates. I. Mother-daughter and sister-sister relations. American Naturalist 138, 201-226

DAVIES, N.B.; HOUSTON, A.I. (1981) Owners and satellites the economics of territory defence in the pied wagtail, Motacilla alba. J.Anim. Ecol. 50, S.150 –180

DAVIES, N.B. (1992) Dunnock behaviour and social evolution. Oxford University Press

DE WAAL, F. B.M. (1986) The integration of dominance and social bonding in primates. The Quarterly Review of Biology. Vol. 61, No.4, S. 459-479

DE WAAL, F. B.M. (1996) Good natured. The origins of right and wrong in humans and other animals, Harvard University press

DE WAAL, F.B.M (2000) Primates –A Natural Heritage of Conflict Resolution, Science Vol. 289, S.586-591

DE WAAL, F.B.M.; AURELI, F.; JUDGE, P.G. (2000) Macht gedränge aggressiv ? Spektrum der Wissenschaft, August, S. 78-83

DEN BOER, P.J. (1977) Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. Miscellaneous papers, Langbouwhogeschool Wageningen, 18, Veenman & Zn, Wageningen, S. 213 -222

DEN BOER, P.J.; REDDINGUIS, J. (1996) Regulation and Stabilization paradigms in Population Ecology, Chapman & Hall. London

DENNIS, B.; TAPER (1994) Density dependance in time series observation of natural populations: Estimation and testing. Ecol. Mongr. 64, 205 - 224

DEPEW. D.J.; WEBER, B.H. (1997) Darwinism Evolving, MIT Press, Cambridge (MA)

DITTUS, W.P.J. (1977) The social regulation of population density and age-sex distribution in the toque monkey. Behaviour 63, S. 281- 322

DITTUS, W.P.J. (1979) The evolution of behaviors regulating population density and age-specific sex ratios in a primate population. Behaviour 69, S. 265-301

DOI, M. (1976) Stochastic theory of diffusion-controlled reaction. Journal of physics A 9, S. 1479 - 1495

DONAZAR, J.A.; CEBALLOS, O. (1989) Selective predation by eagle owwls *Bubo Bubo* on rabbits *Oryctolagus cuniculus*: Age and sex preferences. Ornis Scandinavica 20: 117-122

DUNBAR, R.I.M. (1985) Population consequences of social structure. In: Behavioural ecology (Hsg. Sibly, R.M.; Smith, R.H.) S. 507 – 520, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

DUNSMORE (1974) The rabbit in subalpine South-eastern Australia. I. Population structure and productivity. Aust. Wildl. Res. 1, S. 1 –16

DRACK, M.; APPFALTER,W.; POUVREAU (2007) On the making of a system theory of life: Paul A Weiss and Ludwig von Bertalanffy's conceptual connection. the Quarterly Review of Biology, Vol.82, No.4 S.349-370

DRÄXLER, H.; V. HOLST, D. (1993) Effects of different population conditions on reproduction and mortality in wild rabbits. Proc. of the German zoological society 86, S. 243

DRUMMOND, H.; CANALES, C. (1998) Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. Animal Behaviour 55, 1669-1676

EISERMANN, K. (1988) Seasonal and enviromental influences upon the diurnal heart rate pattern in wild rabbits living under seminatural conditions. Physiology & Behavior 43, S. 559 - 565

ELTON, C.S. (1924) Periodic fluctuations in the number of animals: their causes and effects. Brit. J. Exp. Biol. 2: S. 119 -163

EMMECHE,C.; KÖPPE,S.; STJERNFELT (2000) Levels, Emergence and Three Versions of Downward Causation, In Downward Causation (eds. Anderson, P.B:; Emmeche,C.; Finnemann, N.O.; Christiansen, P:V), Aarhus University Press, Oxford. S.13-35

ENGEL, J. (1997) Signifikante Schule der schlichten Statistik. Filander Verlag, Fürth

FAHSE, L.; WISSEL, C.; GRIMM, V. (1998) Reconciling classical and individual based approaches in theoretical population ecology. a protocol for extracting population parameters fron individual-base models. American Naturalist Vol 152, No. 6, S. 838 - 852

FARABOLLINI, F. (1987) Behavioural and endocrine aspects of dominance and submission in male rabbits. Aggr. Behav. 13, S. 247 - 258

FENSKE, M.; FUCHS, E. & PROBST, B. (1982) Corticosteroid, catecholamine and glucose plasma levels in rabbits after repeated exposure to a novel enviroment of adminstration of (1-24) ACTH or insulin. Life Sci. 31(2): 127-132

FRANCIS, R.C. (1988) On the relationship between aggression and social dominance. Ethology 78, 223-237

FREEMAN, W.J. (1975) Mass action in the nervous system: Examination of the neurophysiological basis of adaptive behaviour through the EEG. New York, Academic Press

FRÖHLICH, W.D. (1998) Wörterbuch der Psychologie. Dtv München

FURUYA, Y. (1969) On the fisson of troops of Japanese monkeys, 1. Five fissions and social changes between 1955 and 1966 in the Gagysusan troop. Primates 9, S. 323 - 350

GETZ, L.I.; SIMMS, L.E.; MCGUIRE, B.; SNARSKI, M.E. (1997) Factors affecting life expectancy of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. OIKOS 80, S. 362 – 370

GIBB, J.A. (1979) Factors affecting population density in the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L:) and their relevance to small mammals . In Stonehouse, B.; Perrins, C.M. (eds.) Evolutionary Ecology. McMillan, London

GIBB, J.A. (1981 a) Limits to population density in the rabbit. Myers, K.; MacInnes, C.D. (eds) Proceedings of the World Lagomorph Conference, Univ. of Guelph, Ontarrio. S.654 -663

GIBB, J.A. (1981 b) What determines the number of small herbivorous mammals ? New Zealand Journal of Ecology 4, S. 73 - 77

GIBB, J.A., WARD, C.P.; WARD. G.D. (1978) Natural control of a population of rabbits *Oryctolagus cuniculus (L.)* for ten years in the Kourarau enclosure. New Zealand Department of Scientific and Industral Research. DSIR Bullettin 223, Wellington.

GIBB, J.A.; WHITE, A.J.; WARD, C.P. (1985) Population ecology of rabbits in the Wairarapa, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology 8, S. 55 - 83

GIBB, J.A. (1993) Sociality, time and space in sparse population of rabbits (Oryctulagus cuniculus). J.Zool., Lond. 229, S. 581 – 607

GIBB, J.A.; WILLIAMS, M.J. (1994) The rabbit in New Zealand In Thompson, H.V.; King, C.M. (eds) The European rabbit. S. 158 – 205 Oxford Univ. Press, Oxford.

GILBERT, N.; MYERS, K. (1981) Comparative dynamics of the Australian rabbit. Myers, K.; MacInnes, C.D. (eds) Proceedings of the World Lagomorph Conference 1979, S. 648 - 653; Univ. of Guelph, Ontarrio.

GILBERT, N.; MYERS, K.; COOKE, B..D.; DUNSMORE, J.D.; FULLAGAR, P.; GIBB, J.A.; KING, D.R.; PARER, I.; WHEELER, S.H.; WOOD, D.H. (1987) Comparative dynamics of Australasian rabbit populations. Australian Journal of Wildlife Research 14, 491 – 503

GOODALL, J. (1986) The chimpanzees of Gombe. Cambridge (MA): Harvard University Press

GORDON, D.M. (1991) Behavioral flexibilty and the foraging ecology of seed-eating ants. American Naturalist 138, S. 379 - 411

GORDON, D.M. (1995) The development of an ant colony‘s foraging range. Animal Behaviour 49, S. 649 - 659

GOSS-CUSTARD, J.D.; CALDOW, R.W.G., CLARKE, S.E., DURELL, A. LE V.; SUTHERLAND, W.J. (1995 A) Deriving population parameters from individual variation in foraging behaviour. I. Empircal game theory distribution model of oyster catchers *Hamatopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. Journal of Animal ecology 64, S. 265 – 276

GOSS-CUSTARD, J.D.; CALDOW, R.W.G., CLARKE, R.T.; WEST, A.D. (1995 B) Deriving population parameters from individual variations in foraging behavior. II. Model tests and population parameters. Journal of Animal Ecology 64, S. 277 - 289

GRAF, R.P. (1985) The social organization of snowshoe hares. Can. J.of Zoology 63, S. 468 - 474

GREENWOOD, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal Behaviour 28 28, S.1140-1162

GREENWOOD, P.J. (1983) Mating systems and the evolutionary consequences of dispersal, in I.R. Swingland and P.J. Greenwood (eds.) The ecology of animal movement), S. 116 - 131

GRÜNBAUM, D. (1998) Using spatially explicit models to characterize foraging performance in heterogeneous landscapes. American Naturalist 151, S. 97 – 115

HAMILTON, W.D. (1963) The evolution of altruistic behaviour. The American Naturalist 97, S. 354-356

HAMILTON, W.D. (1964) The evolution of social behaviour. Journal of Theoretical Biology 7, 1-52

HAMILTON, W.D.; MAY, R.M. (1977) Dispersal in stable habitats, Nature Vol. 269, S. 578-581

HAND, J.L. (1986) Resolution of social conflicts: Dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. The Quarterly Review of Biology. Vol. 61, No.2, 201-220

HANNON, B.; RUTH, M. (1997) Modelling Dynamic Biological Systems. Springer, New York

HANSKI, I.A.; GILPIN, M.E. (1997) Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution. Academic Press, London

HANSKI, I.; KORPIMÄKI, E. (1995) Microtine rodent dynamics in northern Europe: parameteriized models for predator-prey interaction. Ecology 76, S. 840 –850

HANSKI, I.; HANSSON, L.; HENTTONEN, H. (1991) Specialist predators, generalist predators, and the microtine cycle. Journal of Animal Ecology 60, S. 353 – 367

HANSKI, I.; TURCHIN, P.; KORPIMAKI, E:; HENTTONEN, H. (1993) Population oscillations of boreal rodents: Regulation by mustelid predators leads to chaos. Nature 364. S.232 - 235

HASSEL, M.P.; LAWTON, J.H.; MAY, R.M. (1976) Patterns of Dynamical Behaviour in Single Species Populations. J. of Anim.Ecol. 45, S. 471 -486

HASSEL; M.P.; MAY, R.M. (1985) From individual behaviour to population dynamics. In: Behavioural Ecology (Hsg. Sibly, R.M.; Smith, R.H.) S. 3 – 32. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

HASSEL, M.P.; MAY, R.M. (1986) Generalist and specialist natural enemies in insect predator-prey interactions. Journal of Animal Ecology 55, S. 923 – 940

HARE, J. & MURIE, J. (1996) Ground squirrel society and the quest for the holy grail: does kinship influence behavioral discrimination by juvenlie Columbian ground squirrel. Behav. Ecol. Vol. 7, S.76-81

HASTINGS, A. (1984) Age-dependent predation is not a simple process. II. Wolves, ungulates and a discrete time modl for predation on juveniles with a stabizing tail. Theor. Population Biology 26, S. 271 – 282.

HASTINGS, A. (1997) Population Biology. Concepts and Models. Springer, New York.

HELBING; D. (1996) Stochastische Methoden, nichtlineare Dynamik und quantitative Modelle sozialer Prozesse. Shaker Verlag, Aachen.

HEMELRIJK, C. K. (1999) An individual-orientated model on the emergence of despotic and egalitarian societies. Proceedings of the Royal Society of London B, 266, S. 361-369

HEMELRIJK, C. K, (2000) Towards the integration of social dominance and spatial structure. Animal Behaviour 59, S. 1035-1048

Hemelrijk, C.K. (2002) Self-organization and Natural Selection in the Evolution of Complex Despotic Societies. Bio. Bull. 202, S. 283-288

HEMELRIJK, C. K. (2004) The use of artifical-life models for the study of social organization. In Thierry, B.; Singh, M.; Kaumanns, W. (eds.) Macaque Societies, Cambridge University Press, S. 295-313

HEMELRIJK, C. K.; WANTIA, J. (2005) Individual variation by self-organisation. Neuroscience and Biobehavioral 29, 125-136

HENDRICHS, H. (1978): Die soziale Organisation von Säugetierpopulationen. Säugetierkundliche Mitteilung, 26 Jhg. , Heft 2, S. 81 –116

HESTBECK, J. (1982) Population regulation of cyclic small mammals : The fence hypothesis. Oikos 70, S. 435 – 444

HESTBECK, J. (1986) Multiple regulation states in populations of the California vole, Microtus californicus. Ecol. Monogr. 56, S. 161 – 181

HIGGINS, K.; HASTINGS, A. BOTSFORD, L.W. (1997) Density dependence and age structure: nonlinear dynamics and population behaviour. American Naturalist Vol. 149. No.2; S. 247 – 269

HIK, D.S. (1995) Does risk of predation influence population dynamics ? Evidence from the cylic decline of snowshoe hares. Wildlife Research 22, S. 115 - 129

HILBORN, R.; STEARNS, S.C. (1982) On interference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. Acta Biotheor. 31, S. 145 –164

HIXON, M.A.; PACALA, S.W.; STUART, S.A. (2002) Popultion regulation: Historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. Ecology 83(6), S. 1490-1508

HÖRNFELDT, B. (1994) Delayed density dependence as a determinant of vole cycles. Ecology 75, S. 791 – 806

HOFFMAN, A.A. (1990) The influence of age and experience with conspecifics on territorial behaviour in *Drosophila melongaster*. Journal of Insect Behavior 3, 1-12

HOFFMEYER, J. (2008) Biosemiotics 2, A Legacy for Living Systems. Springer, New York

HOOGLAND, J.L.; CANNON, K.E.; DEBARBIERI, L.M.; MANNO, T.G. (2006) Natural History Miscellany Selective Predation on Utah Prairie Dogs. Am. Nat Vol. 168 No.4; S-546-552

HSU, Y.; WOLF, L.L. (1999) The winner and loser effect: integrating multiple experiences. Animal Behaviour 57, 903-910

HUMPHREY, N. (1997) Varieties of altruism – and the common ground between them. Social Research Vol.2. Summer, S.199 - 210

HUTZELMEYER, H.-D.; SCHÖNHEITER, R.; ZÖBELEIN, H.; VON HOLST, D. (1993) Jahresgang ethologischer und physiologischer Parameter europäischer Wildkaninchen. Verh. Dtsch Zool. Ges. 86, S. 247

IMS, R.A.; HJERMANN D.O. (2001) Condition-dependent dispersal. In: Dispersal (eds.: Clobert, J.; Danchin,E.; Dhondt,A.A:; Nichols,J.D.) Oxford University Press, Oxford, S. 203 - 217

JABLONKA, E.; LAMB, M.J. (2005) Evolution in Foour Dimensions. MIT press, Cambridge (MA)

JACKSON, W. (1991) Why do winners keep winning? Behavioral Ecology and Sociobiology 28, 271-276

JACOBS, D.S.; KUIPER, S. (2000) Individual recognition in the Damraland mole-rat, Crptomys damraensis (Rodentia: Bathyergidae), J.Zool. Lond. 251, S. 411-415

JUDGE, P.G.; DE WAAL, F.B.M. (1997) Rhesus monkey behaviour under diverse populations densities: coping with long-term crowding. Animal Behaviour 54, 643-662

KAETZKE P.; NIEDERMEIER, J.; MASSETTI, M. (2003) Das europäische Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*). Handbuch der Säugetiere Europas (ed. Krapp, H.) S. 187-291, Aula Verlag, Wiesbaden

KAETZKE, P.; V. HOLST, D. (1993) Social organization and group processes in the European wild rabbit. Proc. of the German zoological society 86, S. 249

KAETZKE, P.; V. HOLST, D. (1995) Regulation of the group-organization in the population of the European wild rabbit. Proc. of the German zoological society 88, S. 37

KAETZKE, P.; V. HOLST, D. (1997) Density regulation by group-mechanisms within a confined wild rabbit population. Advances in Ethology 32, S. 266

KAETZKE, P.; V. HOLST, D. (2000) Sex-specific Life history strategies of the European rabbit (Oryctolagus cuniculus L.) Migrate or wait and see ? Zoology, Supplement III, S.29

KANG, K.; REDNER, S. (1985) Fluctuation-dominated kinetics in diffusion-controlled reactions. Physical Review A 32, S. 435 - 447

KARAVANICH, C.; ATEMA,J. (1998) Individual recognition and memory in lobster dominance. Animal Behaviour 56, 1553-1560

KAUFFMAN. S. (1998) Der Öltropfen im Wasser. Piper, München.

KELLER,L. (1999) Levels of Selection in Evolution. Princeton (NJ): Princeton University Press

KELSO, J.A.S. (1999) Dynamic Patterns, MIT press, Cambridge (MA)

KELSO, J.A.S.; ENGSTRÖM, D.A. (2006) The Complementary Nature, MIT press, Cambridge (MA)

KHASCHEI, M. (2001) Untersuchungen zur Lebensgeschichte von Wildkaninchen, Dissertation Universität Bayreuth.

KHASCHEI, M.; HUTZELMEYER, H.D.; V. HOLST, D. (1993) Social integration: a condition for survival in young European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) Proc. of the German Zoological Society 86, S. 253

KING, D.R.; WHEELER, S.H.; SCHMIDT, G.L. (1983) Population fluctuations and Reproduktion of rabbits in a pastoral area of the Coast North of Carnarvon, W.A. Aust. Wildl. Res. 10, S. 97 – 104

KOKKO, H.; EKMAN, J. (2002) Delayed Dispersal as a Route to Breeding: Territorial Inheritance, Safe Havens and Ecological Constraints. American Naturalist Vol. 160, S.468-484

KOKKO, H; JOHNSTONE, R.A. (1999) Social queuing in animal societies: a dynamic model of reproductive skew. Proc. R. Soc. Lond B 266, S. 571-578

KOKKO, H.; RANKIN, D.J. (2006) Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. Phil. Trans. R. Soc B 361, 319-334

KOKKO, H.; LOPEZ-SEPULCRE, A.; MORRELL, L.J. (2006) From Hawks and Doves to Self-consistent Games of Territorial Behavior. Am Nat. Vol. 167, 901-912

KRAFT. H. (1976) Vergleichende Verhaltensstudie an Haus- und Wildkaninchen; Dissertation, Universität Erlangen Nürnberg

KREBS, C.J. (1978) A review of the Chitty hypothesis of population regulation. Canadian Journal of Zoology 56, S.2463 – 2480

KREBS, C.J. (1986) Are lagomorphs similar to other small mammals in their population ecology ? Mammal Rev. Vol. 16, Nos 3 / 4, S.187 – 194

KREBS, C.J. (1991) The experimental paradigm and longterm population studies. Ibis 133 (suppl.), 3 - 8

KREBS, C.J. (1996) Populations cycles revisited. Journal of Mammalogy 77 (1): 8 –24

KREBS, C.J:; MYERS, J.H. (1974) Population cycles in small mammals. Advances in Ecological Research 8, S. 267 – 299

KREBS, C.J.; KELLER, B.L.; TAMARIN, R.H. (1969) *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. Ecology 50: 587-607

KREBS, C.J.; BOUTIN, S.; BOONSTRA, R.; SINCLAIR, A.R.E.; SMITH, J.N.M.; DALE, M.R.T.; MARTIN, K.; TURKINGTON, R. (1995) Impact of food and predation on the snowshow hare cycle. Science Vol. 265, S. 1112 – 1114

KÜNKELE, J. (1992 a) Das Abwanderungsverhalten des Europäischen Wildkaninchens (*Oryctolagus cuniculus*); Dissertation, Universität Bayreuth

KÜNKELE, J. (1992 b) Infanticide in wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Journal of Mammalogy Vol. 73; S. 317 – 320

KÜNKELE, J.; VON HOLST; D. (1996) Natal dispersal in the European wild rabbit. Anim. Behav. 51, 1047-1059.

KÜPPERS; G. (1996) Chaos und Ordnung, Reclam Stuttgart

KUMMER, H. (1970) : Immediate causes of primate social structure. Proc. 3rd internat. Congr. Primat. Zürich 3, 1 – 11

LACK, D. (1966) Populations studies of birds. Oxford Univ. Press, Oxford.

LAMBIN, X. (1994) Natal philopatry, competition for resources and inbreeding avoidance in Townsend's vloe populations in spring. Ecology 75, S.224-235

LAMBIN, X. & KREBS, C. (1993) Influence of female relatedness on the demography of Townsend's vole populations in spring. J. Anim. Ecol. 62, S.5356-550

LAMBIN, X., YOCCOZ, N.G. (1998) The impact of population kin-structure on nestling survival in Townsend's voles Microtus townsendii. J. Anim. Ecol.67, S. 1-16

LAMBIN; X.; AARS, J.; PIERTNEY (2001) Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. In: Dispersal (eds.: Clobert, J.; Danchin,E.; Dhondt,A.A:; Nichols,J.D.) Oxford University Press, Oxford, S. 110 -123

LATKA, T. (2003) Topisches Sozialystem. Carl Auer-Systeme Verlag, Heidelberg.

LEATHER, S.R.; WATT, A.D.; MILLS, N.J.; WALTERS, K.F.A. (1994) Individuals, populations and patterns in ecology. Intercept, Andover, Hampshire.

LEE, A.K.; MCDONALD, I.R. (1985) Stress and population regulation in small mammals. Oxford Rev. Reprod. Biol. 7, S. 261 – 304

LEWIN, K. (1963) Feldtheorie in den Sozialwissenschaften. Verlag Hans Huber Bern und Stuttgart

LEWIS, M.D.; GRANIC, I. (2000) Emotion, Development, and Self-Organization. Dynamic Systems Approaches to Emotional Development. Cambridge University Press

LEWIS, R.J. (2002) Beyond dominance: the importance of leverage. The Quarterly review of Biology Vol. 77 No.2, 149-164

LIDICKER, W.Z. (1988) Solving the enigma of microtines „cycles“. J. Mamm. 69, S. 225 - 235

LINDSTRÖM, J.; KOKKO. H. (1998) Sexual reproduction and population dynamics: the role of polygyny and demographic sex differences. Proc.R.Soc. London B 265, 483-488

LLOYD, H.G. (1963) Intra-uterine mortality in the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in population of low density. J.anim. Ecol 32, S. 549 - 563

LLOYD, H.G. (1970) Reproduction and seasonal variation: Variation and adaption in reproductive performance. in: Variation in mammalian populations. Symposia of the zoological society of London Nr. 26, S. 165 – 189 (Hg.: Berry, R.J.; Southern, H.N.), Academic Press, London.

LOCKLEY, R. M. (1964) The private life of the rabbits. London (Andre Deutsch Ltd)

LOHMANN, R.; DRÄXLER, H. V. HOLST, D. (1993) Sozialer Status und Reproduktionserfolg weiblicher Wildkaninchen. Verh. D. Zool. Ges 86.1, S. 260

LOMNICKI, A. (1982) Individual heterogenity and population regulation. Current Problems in Sociobiology (Hsg.: King's College Sociobiology Group.) S. 153 – 167. Cambridge University Press, Cambridge.

LOPEZ-SEPULCRE, A.; KOKKO, H. (2005) Territorial defense, territory size, and population regulation. The American Naturalist Vol. 166 No.1 317-329

LOSERT, A. (1998) Mortalität und saisonale Aktivität einer Population von europäischen Wildkaninchen (Oryctolagus cuniculus L.) unter Ausschluß der Faktoren Prädation und Nahrungsmangel. Diplomarbeit Bayreuth

LUHMANN, N. (1984) Soziale Systeme: Grundriß einer allgemeinen Theorie. Suhrkamp, Frankfurt

MAHNER, M.; BUNGE, M. (2000) Philosophische Grundlagen der Biologie, Springer, Berlin Heidelberg

MARTIN, P. & BATESON, P. (1986) Measuring behaviour. Cambridge: Cambridge University Press.

MASON, W.A. (2004) Proximate behaviours and natural selection. In Thierry, B.; Singh, M.; Kaumanns, W. (eds.) Macaque Societies, Cambridge University Press, S. 313-318

MATTHIOPOULUS, J.; MOSS, R.; LAMBIN, X. (1998) Models of red grouse cycles. A familar affair ? Oikos 82, S. 574 – 590

MAY, R.M (1974) Biological Populations with Non-Overlapping generations: Stable Points, Stable Cycles and Chaos. Science 186, S. 645 –647

MAY, R.M (1976) Simple Mathematical Models with Very Complicated Dynamics. Nature 261, S. 459 - 467

MAY, R.M.; OSTER, G.F. (1976) Bifurcations and Dynamic Complexity in Simple Ecology Models. American Naturalist 110, S.573 –599

MAY, R.M.; SEEGER, J. (1986) Ideas in ecology. American Science 74, 256 –267

MAYNARD SMITH, J. (1964) Group selection and kin selection. Nature 201: 1145-1146

MAYNARD SMITH, J.; SZATHMARY, E. (1995) The Major Transitions in Evolution. New York: W.H. Freeman / Spektrum

MAYR, E.: (1998) Das ist Biologie. Spektrum, Heidelberg, Berlin

MAZUR, A. (1985) A biosocial model of status in face-to-face primate groups. Social Forces 64, 377-402

MCBRIDE, G.; JAMES, J.W.; SHOFFNER, R.N. (1963) Social forces determining spacing and head orientation in a flock of domestic hens. Nature Vol. 197, No. 4874, S. 1272-1273

MCCAULEY, E.; WILSON, W.G.; DE ROOS, A.M. (1996) Dynamics of age-structured predator-prey populations in space: asyymetrical effects of mobility in juvenile and adult predators. Oikos 76, S. 485 - 497

MCROBERTS, R.E; MECH, L. D.,.; PETERSON, R.O. (1995) The cumulative effect of consectutive winter`snow depth on moose and deer population on moose and deer populations: a defence. Journal of Animal Ecology 64, S. 131 -135

MECH, L. D., MCROBERTS, R.E.; PETERSON, R.O, PAGE, R.E. (1987) Relationship of deer and moose populations to previous winters´snow. Journal of Animal Ecology 56, S. 615 - 627

MEINHARDT (1997) Wie Schnecken sich in Schale werfen. Springer, Berlin Heidelberg.

MENDOZA, S.D.; BARCHAS, P.R. (1983) Behavioural processes leading to linear status hierarchies following group formation in rhesus macaques. Journal of Human Evolution 12, 185-192

MESSIER, F. (1991) The significance of limiting and regulationg on the demography of moose and white-tailede deer. J.Anim. Ecol. 60, S. 377 – 393

MESSIER, F. (1995) Is there evidence for a cumulative effect of snow on moose and deer populations. Journal of Animal Ecology 64, ,S.36 -140

MITANI, J.C. (2006) Demographic influences on the behavior of chimpanzees. Primates 47, S.6-13

MITANI, J.C.; WATTS, D.P.; PEPPER, J.W.; MERRIWETHER, D.A. (2002) Demographic and social constraints on male chimpanzee behaviour. Animal behaviour 64, 727-737

MITHEN, R.; HARPER, J.L.; WEINER, J. (1984) Growth and mortality of individual plants as a function of 'available area'. Oecolgia 62, S.57-60

MOODY, J.; WHITE, D.R. (2003) Structural cohesion and embeddednes: A hierarchial concept of social groups. American Sociological Review Vol. 68 (February: 103-127)

MOORE, J. (1999) Population Density, Social Pathology, and Behavioral Ecology. Primates 40 (1), S.1-22

MOORE, A.J.; BRODIE III, E.D.; WOLF (1997) Interacting phenotypes and the evolutionary process: 1. Direct and indirect genetic effects of social interactions. Evolution 51 (5), S. 1352-1362.

MOTRO, U. (1991) Avoiding inbreeding and sibling competition: the evolution of sexual dimorphism for dispersal . American Naturalist 144, S.108-115

MOTRO, U. (1994) Evolutionary and continuous stability in assymmetric games with continous strategy sets: the parental investment conflict as an example. Am. Naturalist 144, S. 229-241

MURDOCH, W.W. (1994) Population regulation in theory and practice. Ecology 75:271-287

MURRAY, B.G. (1999) Can the population regulation controversy be buried and forgotten ? Oikos 84: 148-152

MYERS. K. (1971) The rabbit in Australia In den Boer, P.J.; Gradwell, G.R. (eds.) Proceddings of the advanced study institute on `Dynamics of Numbers in Populations` Oosterbeek 1970; S. 478 – 506; Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.

MYERS,K. & POOLE, W. E. (1960) A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in confined populations II. The effect of season and population increase on behaviour; C.S.I.R.O. Wildl. Res. 4, S. 14-26

MYERS,K. & POOLE, W. E. (1961) A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). in confined populations III. Reproduction. Austr. J. Zool. 10: S. 225 - 267

MYERS, K. & POOLE, W.E. (1963) A sudy of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in confined populations. V. Population dynamics. CSIRO Wildlife Research, 8, S. 166 - 203

MYERS, K.; HALE, C.S.; MYKOTWYCZ, R.; HUGHES, R.L. (1971) The effects of varying density and space on socialty and health in mammals, with special reference to the wild rabbit. In. Behaviour and Enviroment. Plenum Press, New York. S.148-187

MYERS, K.; BULTS, H.G.; GILBERT, N. (1981) Stress in the rabbit. In Proc. of the world lagomorph conference) (ed. Myers, K.; MacInnes, C.D.). S. 103 – 136, University of Guelph, Ontario.

MYERS, K.; PARER, I.; WOOD, D.; COOKE, B.D. (1994) The rabbit in Australia. In Thompson, H.V.; King, C.M. (eds) The European rabbit. S. S. 108 –157; Oxford Univ. Press, Oxford.

MYKYTOWYZ, R. (1958) Social behaviour of an experimental colony of wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* L., I. Establishment of the colony. C.S.I.R.O. Wildl. Res. 3, S. 7 - 25

MYKYTOWYZ, R. (1959) Social behaviour of an experimental colony of wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* L., II. First breeding season. C.S.I.R.O. Wildl. Res. 4, S. 1 - 13

MYKYTOWYZ, R. (1960) Social behaviour of an experimental colony of wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* L., III. Second breeding season. C.S.I.R.O. Wildl. Res. 5, S. 1 - 20

MYKYTOWYZ, R. (1961) Social behaviour of an experimental colony of wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* L., IV. Conclusion: outbreak of myxomatosis, third breeding season, and starvation. C.S.I.R.O. Wildl. Res. 6, S.142 - 155

MYKYTOWYZ, R. (1964) Territoriality in rabbit populations. The Australian Natural History Vol. XIV No: 10 326-329

MYKYTOWYZ, R. & HESTERMANN, E. R. (1975) An experimental study of aggression in captive European rabbits *Oryctolagus cuniculus*. Behaviour 52: 104-123

MYKYTOWYCZ , R.; FULLAGAR, P.J. (1973) Effect of social enviroment on reproduction in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) J. Reprod. Fert., Suppl. 19, S. 503 – 522

NEWTON, I. (1992) Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. Biological Reviews of the Cambridge Philosophicla Society 67, 129-173

NEWTON, I. (1998) Population limitation in birds. Academic Press, San Diego, CA.

NICHOLSON, A.J. (1933) The balance of animal populations. J.Anim. Ecol. 2 : 132 – 178

NICHOLSON, A.J. (1954 a) Compensatory Reactions of Populations to Stress and their Evolutionary Significance. Australian Journal of Zoology, Vol. 2, S. 1 – 8

NICHOLSON, A.J. (1954 b) An Outline of the Dynamics of Animal Populations Australian. Journal of Zoology, Vol. 2, S. 9 - 65

NICHOLSON, A.J. (1957) The self-adjustment of populations to change Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology 22: 153-172

NOVELL, N.W. (1980) Adrenocortical function in relation to mammalian population densities and heriarchies. In: General, comparative and clinical endocrinology of the adrenal cortex (H.g. Chester Jones,I.; Henderson, I.W.), Vol. 3, S. 349- 393. Academic press, London

O'DONOGHUE, M.; KREBS, C.J. (1992) Effects of supplemental food on snowshoehare Reproduktion and juvenile growth at a cyclic population peak. Journal of Animal Ecology 61, S. 631 – 641

O'DONOGHUE, M.; BOUTIN. S.; KREBS, C.J.; ZULETA, G.; MURRAY, D.; HOFER, E.J. (1998) Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoehare cycle. Ecology 79 (4), S. 1193 - 1208

ORESKES, N.; SHRADER-FRTECHETTE, K.; BELITZ, K. (1994) Verification, validation and confirmation of numerical models in the earth sciences. Science 263, S.641-646

O'RIAIN, M.J.; BRAUDE,S. (2001) Inbreeding versus outbreeding in captive and wild populations of naked mole-rats. In: Dispersal (eds.: Clobert, J.; Danchin,E.; Dhondt,A.A:; Nichols,J.D.) Oxford University Press, Oxford; S. 143-155

O'RIAIN, M.J.; JARVIS, J.U.M. (1997) Colony member recognition and xenophobia in the naked mole-rat. Animal Behaviour 53, S.487-498

OSTFELD, R.S. (1985) Limiting resources and territorialty in microtines rodents. Am. Nat. 126, S.1-15

OSTFELD, R.S. (1994) The fence effect reconsidered. Oikos 70:340-348

OSTFELD, R:S.; CANHAM, C.D: (1995) Density-dependent processes in meadow voles: An experimental approach. Ecology 76(2) S.521-532

OSTFELD, R.S.; CANHAM, C.D.; PUGH, S.R. (1993) Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. Nature Vol. 366; S. 259-261

PAGEL, M.; DAWKINS, M.S. (1997) Peck orders and group size in laying hens 'future contracts' for non-aggression. Behavioural Processes 40, 13-25.

PANKSEPP, J. (1998) Affective Neuroscience. The foundation of human and animal emotions. Oxford University Press

PARER, I. (1977) The population ecology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in a Mediterranean-type climate in New South Wales. Aust. Wildl. Res. 4, S. 171 - 205

PARER, I.; LIBKE, J.A. (1991) Biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in the Southern tablelands of New South Wales. Wildl. Res, 18, S. 327 - 341

PARKER, G. (1983) Mate quality and mating decisions, In: Mate choice (ed. P.P.G. Bateson), Cambridge University Press, Cambridge, S.141-164

PARSONS, T. (1951) The Social System. New York; London

PARSONS. T. (1968) The Structure of Social Action. New York

PATTEE, H.H. (1978) The complementary principle in biological and social structures. Journal of social and biological structures 1, S.191 – 200

PATTEE, H.H. (1995) Evolving self-reference: matter, symbols, and semantic closure. Communication and Cognition – Artifical Intelligence, 12 (1-2), S. 9 – 28

PATTEE, H.H. (2000) Causation, Control and The Evolution of Complexity. In Downward Causation (eds. Anderson, P.B:; Emmeche,C.; Finnemann, N.O.; Christiansen, P:V), Aarhus University Press, Oxford, S.63-79

PECH, R.P., SINCLAIR, A.R.E.; NEWSOME, A.E. (1995) Predation models for primary and secondary prey species. Wildl. Res. 22; S.55 - 64

PECH, R.P.; SINCLAIR, A.R.E.; NEWSOME, A.E.; CATLING, P.C. (1992) Limits to predator regulation of rabbits in Australia: evidence from predator-removal experiments. Oecologia 89, S. 102 - 112

PERRIN, N.; MAZALOV,V. (1999) Dispersal and inbreeding avoidance. Am Naturalsit Vol.154 No.3, S. 282-292

PERRIN, N.; MAZALOV,V. (2000) Local competition, inbreeding and the evolution of sex-biased dispersal. Am. Naturalist Vol. 155, No.1, S. 116-127

PHILIBOSIAN, R. (1975) Territorial behaviour and population regulation in lizards, *Anolis acutus* and *Anolis cristatellus*. Copeia 3; 428-444

POPP, J.L.; DEVORE, I. (1979) Aggressive competition and social dominance theory: synopsis. In: the Great Apes (ed. By A. Hamburg & E.R. McCown), S. 317-338. Menlo Park: Benjamin Cummings

POST, E.; STENSETH, N.C. (1998) Large-scale climatic fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer. Journal of Animal Ecology 67, S.537 – 543

PUGH, S.R., TAMARIN, R.H. (1990) A test of the Charnov Finerty hypotheses of poulation regulation in meadow voles. In Tamarin, R.H., Ostfeld, R.S., Pugh, S.R. Bujalska, G. (eds.) Social systems and population cycles in voles. Birkhäuser, Berlin, S. 111-120.

PUSENIUS, J.; VIITALA, J., MARIENBERG, T., RITVANEN (1998) Matrilineal kin clusters and their effect on reproductive success in the field vole, Microtus agrestis. Behav. Ecol. 9, S-85-92

RANTA, E.; KAITALA, V.; LINDSTRÖM, J. (1999) Sex in space: population dynamic consequences. Pro.R.Soc.Lond. B 266, 1155-1160

RICKER, W.E. (1954 a) Stock and recruitment. Journal of Fisheries Research Board of Canada 11, S. 559 – 623

RICKER, W.E. (1954 b) Recruitment variabiity and age structure in harvested animal populations. Mathematical Biosciences 65, S. 239 - 268

RIECHERT, S.E. (1981) The consequences of being territorial: spiders a case study. American Naturalist 117, 871-892

ROBERTS, S.C. (1987) Group-living and consortships in two populations of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). J.Mamm., 68 (1), S. 28 -38

RÖDEL, H.G.; BORA, A.; KAISER,J.; KAETZKE, P.; KHASCHEI;M.; VON HOLST, D. (2004 A) Density-dependent reproduction in the European rabbit: a consequence of individual response and age-dependent reproductive performance. Oikos 104, S.529-539

RÖDEL, H.G.; BORA, A.; KAETZKE, P.; KHASCHEI;M.; HUTZELMEYER, H.D.; VON HOLST, D. (2004 B) Over-winter survival in subadult European rabbits: weather effects, density-dependence, and the impact of individual characteristics. Oecologia, 140, 566-576.

RÖDEL, H.G.; BORA, A.; KAETZKE, P.; KHASCHEI;M.; HUTZELMEYER, H.D.; ZAPKA, M.; VON HOLST, D. (2005) Timing of breeding and reproductive performance of female European rabbits in response to winter temperature and body mass. Can. J. Zool. 83, S. 935-942

RÖDEL, H.G.; STARKLOFF, A.; BAUTISTA, A.; FRIEDRCH, A.-C.; V. HOLST, D. (2008) Infanticide and Maternal Offspring Defence in European Rabbits under Natural Breeding Conditions. Ehology 114, S. 22-31

ROGERS, P.M., ARTHUR, C.P.; SORIGUER, R.C. (1994) The rabbit in continental Europe. In: The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer. Oxford Univ. Press, Oxford (eds. Thompson, H.V.; King, C.M.) S. 22 - 64

ROTTMAN, S.J.; SNOWDON, C.T. (1972) Demonstration and analysis of an alarm pheromone in mice. J.Comp. Physiolo. Psychol. 81; S.483 – 490-

ROYAMA, T. (1977) Population persistence and density dependence. Ecol. Monogr. 47, S. 1 – 35

ROYAMA. T. (1981) Fudamental concepts and methodology for the analysis of animal population dynamics with particular reference to univoltine species. Ecol. Monogr. 54, S. 429 –462-

ROYAMA, T. (1992) Analytical population dynamics. Chapman and Hall, London.

SAPOLSKY, R.M.; KREY, L.C.; MCEWEN, B.S. (1986) The Neuroendocrinology of Stress and Aging: The Glucocorticoid Cascade Hypothesis. Endocrine Reviews Vol. 7, No. 3, S.284 – 301

SACHS, L. (1984) Angewandte Statistik. Springer Berlin

SCHÖNHEITER, R. (1992) Der Einfluß von Jahreszeit, Geschlecht und sozialen Faktoren auf Verhalten und physiologischen Parameter bei adulten europäischen Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.), Dissertation Universität Bayreuth

SCHÖNHEITER, R.; EISERMANN,K.; DRÄXLER,H.; V. HOLST,D. (1993) Social status and stress in the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) Proc. of the German Zoological Society 86, S. 272.

SCHUETT, G.W. (1997) Body size and agonistic experience affect dominance and mating success in male copperheads. Animal Behaviour 54, 213-224

SERA, W.E. & GAINES, M.S. (1994) The effect of relatedness on spacing beahvoor and fitness of female prairie voles. Ecology 75, S. 1560-1566

SHAROV, A. A. (1992). Life-system approach: a system paradigm in population ecology. Oikos 63: 485-494.

SHEPERD, R.C.H.; EDMONDS, J.W.; NOLAN, I.F. (1981) Observations on variations in the sex ratios of wild rabbits, Oryctolagus cuniculus (L.), in Victoria. Aust. Wildl. 8, S. §61 – 367

SIBLY, R.M; SMITH, R.H. (1985) Behavioural ecology, Ecological consequences of adaptive behaviour. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

SIEGEL, S. (1985) Nichtparametrische statistische Methoden. Eschborn

SILK, J.B. (1983) Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities. American Naturalist 121, S. 56 -66

SINCLAIR, A.R.E.; (1986) Testing multi-factor causes of population limitation: an illustration using snowshoe hares. Oikos 47, S. 360 -364

SINCLAIR, A.R.E.; (1989) Population regulation in animals In: Cherrett, J.M. (ed.), Ecological concepts. Blackwell, Oxford S. 197 – 241

SINCLAIR, A.R.E.; PECH, R.P. (1996) Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. Oikos 75: 164 – 173

SINCLAIR, A.R.E.; OLSEN, P.D.; REDHEAD, T.D. (1990) Can predators regulate small mammal populations ? Evidence from house mouse outbreaks in Australia. Oikos 59, S.382 – 392

SINCLAIR, A.R.E.; CHITTY, D.; STEFAN, C.I.; KREBS, C.J. (2003) Mammal population cycles: evidence for intrinsic differences during snowshoe hare cycles. Can.J. Zool. 81, 216-220.

SMITH, G.C.; TROUT, R.C. (1994) Using Leslie matrices to determine wild rabbit population growth ant the potential for control. Journal of applied ecology 31, S. 223 - 230

SNYDER, R.L. (1968) Reproduktion and population pressures. Prog. Physiol. Psychol. 2, S. 119-160

SOBER, E.; WILSON, D.S: (1998) Unto others: The Evolution and Psychology of Unselfisch Behavior. Cambridge (MA): Harvard University Press

SOUTHERN, H.N. (1948) Sexual and aggressive behaviiour in the wild rabbit. Behavoiur 1; S. 173 - 194

SORIGUER, R.C. (1981) Biologia y dinamica de una poblacion de conejos (*Oryctolagus cuniculs*, L.) en Andalucia Occidental. Donana Acta Vertebrata (Vol. Especial) 8, S. 1 - 379

SOUTHERN, H. N. (1948) Sexual and aggressive behaviour in the wild rabbit. Behaviour 1: 173-194

STAMPS, J.A.; KRISHNAN, V.V. (1999) A learning-based model of territory establishment: The Quarterly review of biology. Vol. 74, No.3, 291-318

STAMPS, J.A.; KRISHNAN, V.V. (2001) How territorial animals compete for divisible space: a learning based model with unequal competitors. American Naturalist Vol. 157, No.2, 154-169

STEARNS, S.C. (1992) The Evolution of Life Histories. Oxford Univ. Press, Oxford.

STENSETH, N.C. (1977) Evoloutionary aspects of demographic cycles: the relevance of some models of cycles for microtine fluctuations. Oikos 29, S. 525 –538

STENSETH, N.C-(1985) Mathematical models of microtines cycles. Acta Zoologica Fennica 173, S. 7 –12

STENSETH, N.C.-(1986) on the interaction between stabilizing social factors and destabilizing trophic factors in small rodent populations . Theoretical Population Biology 90, S. 365 - 384

STENSETH, N.C.-(1995) Snowshoe hare populations: Squeezed from below and above. Science Vol. 269, S. 1061 - 1062

STENSETH, N.C.-(1999) Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. Oikos 87, 427-461

STENSETH, N.C.; IMS, R.A. (1993) Population dynamics of lemminmgs: temporal and spatial variation – an introduction In: Stenseth, N.C. & Ims, R.A. (Hsg.) The biology of lemming, Linnean Society of London, London, S. 61 –96.

STENSETH, N.C.; LOMINICKI, A. (1990) On the Charnov-Finerty hypothesis: the unproblematic transition from docile to aggressive and the problematic transition from aggressive to docile. Oikos 58, S. 234 -238

STEPHENS, M.N. (1952) Seasonal observations on the wild rabbit Oryctolagus cuniculus) in west Wales. Proc. zool. Soc. Lond. 122, S. 417 - 434

STERCK, E. H.M.; WATTS, D.P.; V.SCHAIK, C.P. (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. Behav. Ecol. Sociobiol. 41, S.291 – 309

STERN, K.; MCCLINTOCK, M.K. (1998): Regulation of ovulation by human pheromones. Nature Vol. 392; S. 177 - 179

STRIER, K.B. (1997) Behavioral Ecology and Conservation Biolog of Primates and Other Animals. In Slater, P.J.B., et al (eds), Advances in the study of Behavior. Vol 26: S. 101 – 158. Academic Press, San Diego

SUGIHARA, G.; MAY, R.M. (1990) Nonlinear Forecasting as a Way of Distinguishing Chaos from Measurment Error in a Time Series. Nature 344, S. 734 – 741

SUTHERLAND, W..J. (1996) From Individual Behavior to Population Biology. Oxford Univ. Press , Oxford

TAITT, M.J. & KREBS, C.J. (1985) Population dynamics and cycles. in: Biology of New World Microtus (Hg.: Tamarin). Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. 8; S. 567 - 620

TAMARIN, R.H. (1978) A defense of single-factor models of population regulation. In: Populations of small mammals under natural conditions (Hg.: Snyder, D.P.). Spec. Pub. Serr., Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh 5, S. 159 - 162

THERAULAZ, G.; GERVET,J:; THON, B.; PRATTE,M.; SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, S. (1992) The dynamics of colony organization in the primitively eusocial wasp Polistes dominulus (Christ). Ethology 91, 177-202

THIERRY, B.; SINGH, M.; KAUMANNS, W. (2004) Macaque Societies, Cambridge University Press

THOPMPSON, H.V.; KING, C.M. (1994) The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer. Oxford Univ. Press, Oxford

TITUS, R.G. (1990) Territorial behavior and its role in population regulation of young brown trout (*Salmo trutta*): new perspectives. Annales Zoologici Fennici 27, 119-130

TROSTEL, P; SINCLAIR, A.R.E.; WALTERS, C.J.; KREBS, C.J. (1987) Can predation cause the 10 year hare cycle ? Oecologia 74, S.185 - 192

TRUNE, D:R.; SLOBODCHIKOFF, C.N. (1976) Social effects of rooting on the metabolism of the pallid bat. *Anthrozous pallidus*. J. Mammal 57, S.656 – 663.

TURCHIN, P. (1990) Rarity of density dependence or population regulation with lags ? Nature 344, S. 660 – 663

TURCHIN, P. (1991) Translationg foraging movemnets in heterogeneous enviroments into the spatial distribution of foragers. Ecology 72, S. 1253 - 1266

TURCHIN, P. (1993) Chaos and stabiltiy in rodent population dynamics: evidence from non-linear time-series. Oikos 68, S. 167-172

TURCHIN, P. (1995) Population Regulation: Old Arguments and a New Synthesis. In Cappucino, N. & Price, P. W. (eds.) Population Dynamics: New Approaches and Synthesis. S. 19 – 37. Academic Press, San Diego

TURCHIN, P. (1999) Population regulation a synthetic view. OIkos 84: S.153-159

TURCHIN, P. TAYLOR, A.D. (1992) Complex dynamics in ecological time series. Ecology 73, S. 289 -305

TROUT, R.C.; SMITH, G.C. (1995) The reproductive productivity of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in southern Engalnd on sites with different soils. J.Zool., Lond. 237, S. 411 – 422

TROUT, R.C.; SMITH, G.C. (1998) Long-term study of litter size in relation to population density in rabbits (Oryctolagus cuniculus) in Lincolnshire , England. J. Zool. Lond. 246, S. 347 - 350

TYNDALE-BISCOE, C.M.; WILLIAMS, R.M. (1955) A study of natural mortality in a wild population of the rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.) New Zealand J. of Science and Technology B 36, S. 561-580

VAN DE POLL, N.E.; DE JONGE, F.; VAN OYEN, H.G.; VAN PETT, J. (1982) Aggressive behaviour in rats: effects of winning and losing on subsequent aggressive interaractions. Behavioural Processes 7, S.143-155

VEHRENCAMP, S.L. (1983) A model for the evolution of despotic and egalitarian societies. Animal Behaviour 31, S. 667-682

VODERMAYER, T. (1989) Wechselwirkungen von Photoperiode, Pheromonen und östrische Korrelaten bei weiblichen Kaninchen, Dissertation, Universität München

VON HOLST, D. (1998) The concept of stress and ist relevance for animal behaviour. Advances in the study of behavior Vol. 17, S. 1 - 131, Academic Press, San Diego

VON HOLST, D. (2001) Social stress in wild mammals in their natural habitat. In: Coping with Challenge: Welfare in Animals including Humans, Dahlem University Press, S. 317 - 335

VON HOLST, D. (2008) Soziale Umwelt und ihr Einfluß auf Gesundheit und Wohlbefinden von Säugetieren. In Uexküll Psychosomatische Medizin. Urban & Fischer. 6. Auflage, S.65-89.

VON HOLST, D.; PROBST,E.; FUCHS, E. (1993) Stress in a field population of European wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) Proc. of the German Zoological Society 86, S. 246

VON HOLST, D.; HUTZELMEYER,H.; KAETZKE, P.; KHASCHEI, M.; SCHÖNHEITER,R. (1999) Social rank, stress, fitness and life expectancey in wild rabbits. Naturwissenschaften 36, S. 388-393

VON HOLST, D.; HUTZELMEYER, H; KAETZKE, P.; KHASCHEI, M.; RÖDEL, H.; SCHRUTKA, H. (2002) Social rank, fecundity and lifetime reproductive success in wild European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) Behavioural Ecology and Sociobiology, S. 245-254

WALLAGE-DREES, J. M. (1986) Seasonal changes in the condition of rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in a coastal sand dune habitat; Z. Säugetierkunde 51: 26 - 36

WARD, C. P. (1971) Gestation periods and body Weights of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in captivity. N. Z. J.Sci. 14(1): 9-17

WARKOWSKAL-DRATNAL & STENSETH (1985) Dispersal and the microtine cylce: comparison of two hypotheses. Oecologia 65, S. 468 -477

WASER, P.M.; AUSTAD, S.N.; KEANE, B. (1986) When should animals tolerate inbreeding? Am. Nat. 128, S.529-537

WATSON, A. (1970) Animal Populations in relation to their food resources. A Symposium of the british ecological society, BLackwell Scientific Publications, Oxford & Edinburgh

WATSON, A.; MOSS, R.; PARR, M.; MOUNTFORD, M.D.; ROHTERY, P. (1994) Kin landownership, differential aggression between kin and non-kin, and population fluctuations in red grouse. Journal of Animal Ecology 63, S.39 - 50

WEBB, N.J. (1993) Growth and mortality in juvenile European rabbits (Oryctolagus cuniculus). J.Zool.,Lond 230, 1993, 655-677

WEST-EBERHARD, M.J. (2003) Developmental Plasticity and Evolution. Oxford University Press, Oxford

WHEELER, S.H.; KING, D.R. (1985) The European rabbit in south-western Australia. III. Survival. Australian Wildlife Research 12, S.213 – 226

WHITE, D.R. (2004) Network Analysis and Social Dynamics. Cybernetics and Systems. 35(2-3), S. 173-192

WHITE, D.R.; HARARY, F. (2001) The Cohesiveness of Blocks in Social Networks: Node Connectivity and Conditional Density. Sociological Methodology 31, 305-359.

WHITE, K.A. (1996) A model for wolf-pack territory formation and maintenance. J. Theor.Biol. 178, S. 29 - 43

WHITEHOUSE, M.E.A. (1997) Experience influences male-male contests in the spider *Argyrodes anitpodiana* (Theridiidae: Araneae). Animal Behaviour 53, S.913-923

WICKLER, W. (1976) The ethological analysis of attachment. Z. Tierpsychol. 42, S. 12 –28

WIESER, W. (1998) Die Erfindung der Individualität oder die zwei Gesichter der Evolution. Spektrum Heidelberg

WIESER, W. (2001) Private and collective interests; conflicts and resolutions: the central theme of current thinking in evolutionary biology. Zoology 104: 184-191

WIESER, W: (2007) Gehirn und Genom, C.H. Beck, München.

WILLIAMS, G.C. (1966) Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought. Priceton (NJ): Princeton University Press.

WILLIAMS, G.C. (1992) Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges. New York: Oxford University Press

WILLIAMS, J.M.; ROBSON, D.L. (1985) Rabbit ecology and management in the Western Pest Destruction Board: a report and managemnet recommendations based on studies between 1978 and 1983. New Zealand MAF Research Division, Christchurch, New Zealand

WILLIAMS, J.M. (2000) Female strategies and the reasons for territoriality in chimpanzees: lessons from three decades of research at Gombe. Ph.D. thesis, University of Minnesota

WILLIAMS, J.M.; PUSEY, A.E.; CARLIS, J.V.; FARM, B.P.; GOODALL, J. (2002) Femal competition and male territorial behaviour influence female chimpanzees' ranging patterns. Animal Behaviour 63, 347-360

WILSON, D.S.; WILSON, E.O. (2007) Rethinking the theoretical Foundation of Sociobiology: The Quarterly Review of Biology; Vol. 82; No. 4, S. 327-348

WILSON, W.G. (1998) Resolving Discrepancies between deterministic population models and individual-based simulations. American Naturalist Vol. 151, No.2, S. 116 - 134

WOLLF, J.O., EDGE, W.D., BENTLEY, R. (1994) Reproductive and behavioral biology of the gray tailed vole. J. Mammolgy 75, S. 873-879

WOLFF, J.O. (1997) Population regulation in mammals: an evolutionary perspective. Journal of Animal Ecology 66, S. 1 – 13

WOOD, D.H. (1980) The demography of a rabbit population in an arid region of New South Wales, Australia. Journal of animal ecology 49, S. 55 –79

WYNNE-EDWARDS, V.C. (1962) Animal Dispersion in Relation to Socialo Beahviour. Edingburgh (UK): oliver and Boyd

WYNNE-EDWARDS, V.C. (1986) Evolution through Groups Selection. Boston (MA): Blackwell Scientific

YLÖNEN, H., MAPPES, T. VIITALA, J. (1990) Different demography of friends and strangers: an experiment on the impact of kinship and familarity in *Clethrionomy glareolus*. Oeclogia 83, S. 333-337

ZIMEN, E. (1976) On the regulation of pack size in wolves. Zeitschrift für Tierpsychologie 40, S. 300 - 341

ZÖBELEIN, H. (1996) Sozialer Rang, Reproduktionserfolg und Fitness männlicherr Europäischer Wildkaninchen Oryctolagus cuniculus. Dissertation Bayreuth

ZÖPHEL, U. (1994) Populations- und ethoökologische Untersuchungen an der Steppenwühlmaus *Microtus brandti (*Radde, 1861) in der Mongolei. Dissertation Universität Halle

VIII: Appendix

Männchenprozesse

Okt 90 - 91 Status	keine Revier-größerung	Reviervergröß-erung	Abwanderung	Integration	Summe
dominant	2	5	1		8
subdominant	4	1	9	1	16

Okt 91 - 92 Status	keine Revier-größerung	Reviervergröß-erung	Abwanderung	Integration	Summe
dominant	3	5			8
subdominant	1	1	1	2	5

Okt 90 - 92 Status	keine Revier-größerung	Reviervergröß-erung	Abwanderung	Integration	Summe
dominant	2	9	1		12
subdominant	4	1	10	3	18

Weibchenprozesse

Okt 90 - 91 Status	keine Unter-gruppenbildung	Untergruppen-bildung	Abwanderung	Integration	Summe
dominant	6	9			15
subdominant	11	10	3	4	28

Okt 91 - 92 Status	keine Unter-gruppenbildung	Untergruppen-bildung	Abwanderung	Integration	Summe
dominant	3	8	2		13
subdominant	6	8	2	3	19

Okt 90 - 92 Status	keine Unter-gruppenbildung	Untergruppen-bildung	Abwanderung	Integration	Summe
dominant	2	14	2		18
subdominant	5	15	5	7	32

Tab. 1: Männchen- und Weibchenprozesse unter Berücksichtigung der Gruppenstruktur: Prozesse wurden pro Individum des jeweiligen sozialen Status und gewählten Zeitraumes nur einmal gewertet. Die Prozesse wurden weiterhin hierarchisch gewichtet: Integration > Abwanderung > Reviererweiterung / Untergruppenbildung > keine Reviererweiterung bzw. Untergruppenbildung.

Männchenprozesse

Okt 90 - 91	Rangbewahrung				Rangerhöhung				Rangerniedrigung				
Rang	Summe	keine Erweiterung (Ortstreue)	Gebiets-erweiterung	Abwander-ung	Summe	Auf-rücken	Kampf	Abwander-ung	Summe	Kampf	Einwander-ung	Abwander-ung	Gesamt-summe
1	6		5	1					1		1		7
2	9	4	2	3	5	1		4	1	1			15
3	1			1	5	3	1	1					6
Summe	16	4	7	5	1	4	1	5	2	1	1		28
Prozent	57,1	14,3	25,0	17,9	35,7	14,3	3,6	17,9	7,1	3,6	3,6		100,0

Okt 91 - 92	Rangbewahrung				Rangerhöhung				Rangerniedrigung				
Rang	Summe	keine Erweiterung (Ortstreue	Gebiets-erweiterung	Abwander-ung	Summe	Auf-rücken	Kampf	Abwander-ung	Summe	Kampf	Einwander-ung	Abwander-ung	Gesamt-summe
1	9	3	5	1									9
2	5	2	2	1	2	2							7
3													
Summe	14	5	7	2	2	2							16
Prozent	87,5	31,3	43,8	12,5	12,5	12,5							100,0

Okt 90 - 92	Rangbewahrung				Rangerhöhung				Rangerniedrigung				
Rang	Summe	keine Erweiterung (Ortstreue	Gebiets-erweiterung	Abwander-ung	Summe	Auf-rücken	Kampf	Abwander-ung	Summe	Kampf	Einwander-ung	Abwander-ung	Gesamt-summe
1	13	2	9	1					1		1		14
2	11	4	3	4	7	3		4	1	1			19
3	1			1	5	3	1	1					6
Summe	25	6	12	7	12	6	1	5	2	1	1		39
Prozent	64,1	15,4	3,8	17,9	3,8	15,4	2,6	12,8	5,1	2,6	2,6		100,0

Tab. 2: Tabellarische quantitative Darstellung der rangabhängigen Prozesse der Männchen

Weibchenprozesse

Okt 90 - 91	Rangbewahrung				Rangerhöhung				Rangerniedrigung				
Rang	Summe	keine Erweiterung (Ortstreue	Gebiets-erweiterung	Abwander-ung	Summe	Auf-rücken	Kampf	Abwander-ung	Summe	Kampf	Einwander-ung	Abwander-ung	Gesamt-summe
1	11	11											11
2	1	1			4	4			2	1		1	16
3	5	4		1	5	3	1	1	1		1		11
4	2	2			4	3		1					6
5	2	2											2
6					1			1					1
Summe	3	29		1	14	1	1	3	3	1	1	1	47
Prozent	63,8	61,7		2,1	29,8	21,3	2,1	6,4	6,4	2,1	2,1	2,1	100,0

Okt 91 - 92	Rangbewahrung				Rangerhöhung				Rangerniedrigung				
Rang	Summe	keine Erweiterung (Ortstreue	Gebiets-erweiterung	Abwander-ung	Summe	Auf-rücken	Kampf	Abwander-ung	Summe	Kampf	Einwander-ung	Abwander-ung	Gesamt-summe
1	8	3	4	1					3		1	2	11
2	3	1	2		7	7			2	1		1	12
3	1		1		6	5	1						7
4					4	3		1					4
5					3	3							3
6					1	1							1
Summe	12	4	7	1	21	19	1	1	5	1	1	3	38
Prozent	31,6	1,5	18,4	2,6	55,3	5,0	2,6	2,6	13,2	2,6	2,6	7,9	100,0

Okt 90 - 92	Rangbewahrung				Rangerhöhung				Rangerniedrigung				
Rang	Summe	keine Erweiterung (Ortstreue	Gebiets-erweiterung	Abwander-ung	Summe	Auf-rücken	Kampf	Abwander-ung	Summe	Kampf	Einwander-ung	Abwander-ung	Gesamt-summe
1	12	7	4	1					3		1	2	15
2	6	4	2		11	11			4	2		2	21
3	3	1	1	1	11	8	2	1	1		1		15
4					8	6		2					8
5					3	3							3
6					2	1		1					2
Summe	21	12	7	2	35	29	2	4	8	2	2	4	64
Prozent	32,8	18,8	1,9	3,1	54,7	45,3	3,1	6,3	12,5	3,1	3,1	6,3	100,0

Tab. 3: Tabellarische quantitative Darstellung der rangabhängigen Prozesse der Weibchen

Monate	Männchen	r	p	n
Jan	Feb	0,74	***	18
Feb	Mrz	0,44	p= 0,05	19
Mrz	Apr	0,64	**	16
Apr	Mai	0,47	p=0,07	15
Mai	Jun	0,62	*	14
Jun	Jul	0,79	***	12
Jul	Aug	0,87	**	11
Aug	Sep	0,91	***	12
Sep	Okt	0,81	**	12
Okt	Nov	0,76	*	9
Nov	Dez	0,71	*	9
Dez	Jan	0,58	p=0,07	10
Jan	Feb	0,51	p=0,1	11
Feb	Mrz	0,76	**	10
Mrz	Apr	0,9	*	5
Apr	Mai	0,65	p= 0,15	6
Mai	Jun	0,81	**	9
Jun	Jul	0,65	p= 0,16	6
Jul	Aug	0,9	*	5
Aug	Sep	0,8	0,2	4

Jan 91	Jan 92	0,69	*	11
Feb 91	Feb 92	0,47		10
Mrz 91	Mrz 92	0,78	*	7

Monate	Weibchen	r	p	n
Jan	Feb	0,79	***	37
Feb	Mrz	0,72	***	31
Mrz	Apr	0,2	n.s	30
Apr	Mai	0,64	***	28
Mai	Jun	0,59	**	30
Jun	Jul	0,52	*	27
Jul	Aug	0,53	**	28
Aug	Sep	0,57	***	25
Sep	Okt	0,71	***	23
Okt	Nov	0,74	**	19
Nov	Dez	0,67	***	25
Dez	Jan	0,82	***	24
Jan	Feb	0,9	***	20
Feb	Mrz	0,42	*	23
Mrz	Apr	0,37	p=0,09	21
Apr	Mai	0,3	p=0,27	15
Mai	Jun	0,5	*	18
Jun	Jul	0,4	**	11
Jul	Aug	0,6	p=0,06	10
Aug	Sep	0,5	p=0,39	5

Jan 91	Jan 92	0,63	**	22
Feb 91	Feb 92	0,68	**	18
Mrz 91	Mrz 92	0,48	*	22

Tab. 4 Intraindividuelle -Stabilität der Corticosteronwerte im Jahresverlauf: Pearson Korrelationen:

Danksagung

An erster Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. Dietrich von Holst danken, der es zuließ, dass ich Teil des Kaninchenuniversums wurde. Dank seiner Begeisterungsfähigkeit und der unersetzlichen Gespräche hat diese Arbeit diese Ausmaße angenommen.. Mein besonderer Dank gilt aber auch dafür, dass er mich bis auf die Hormonbestimmung (wofür ich in der Retrospektive besonders dankbar bin) die Freiheit gelassen hat, das zu machen was mir Spaß macht, nämlich Verhaltensforschung im Freiland.

All along the watchtower oder Bauwagenfriends forever:
Dr. Ronny Schönheiter und vor allem Dipl. Biologin Hannelore Schrutka, den beiden Pionieren des Kaninchengeländes haben den Grundstein gelegt für diese Arbeit und für den Umgang mit Wildkaninchen. Vielen Dank.
Dem Evolutionsbiologen und Punk Dr. Dscho Künkele dem der Hippie der letzte Beweis noch aussteht, daß Säugetiere so fühlen wie wir und daher Freunde und Feinde werden können. Vielen Dank für die zahlreichen Kontroversen.
Den Forschern, Biologen und Freunden Dr. Martin Khaschei und Dr. Heiko Rödel haben immer wieder das Klima geschaffen Forschung zu leben und haben mich nicht nur wissenschaftlich, sondern auch menschlich geerdet.
Frau Diplombiologin Sabine Weber (einer der besten TierbeobachterInnen) und Thomas Kappauf (dem Kaninchendarmpionier), die mir geholfen haben das Kaninchensheraton und das Ritz in B5cd und F4cd zu betreuen auch wenn sie mich vielleicht für meine Schnappsidee verflucht haben. Vielen Dank für die angenehme Zeit auf dem Kaninchengelände.
Dr Walter Köckenberger danke ich für die Progammierei von Karnickl 2.0. an die ich fast schon nicht mehr geglaubt hätte, der mich aber auch immer wieder getröstet hat: „Alles wird gut“
Diplombiologe Beppo Niedermeier danke ich dafür, dass er sich manche Kaninchenstory angehört hat und mit mir gefreut hat. Dr. Rüdiger Beer, der mir gezeigt hat, dass selbst in Kellerräumen ein Universum existiert, danke ich, dass er sein Universum in endlosen Diskussionen mit mir geteilt hat.
Frau Inge Zerenner Fritzsche danke ich für die zuverlässige Bestimmung der Corticosteronwerte und Karl-Heinz, Kurt und Nadja danke ich ohne deren Hilfe es am Kaninchengelände und im Keller nicht gegangen wäre. Auch danke ich Antje Halwas, Monika Painter, Wolfgang Stöhr, Manfred Kaib und Andrea Berger für ihren immerwährenden Zuspruch.

Nicht zuletzt danke ich meinen nähesten Freunden Dr. Monika Körner, Mirko Bögner, Andy Eichel, Stefan Witty, und Sigi Weisel und meiner geliebten Schwester Vivian Christlein ohne deren finanziellen und mentalen Unterstützung eine solche Mammutarbeit nicht zu leisten gewesen wäre.
Meiner Exfrau Diplombiologin Alexandra Kaetzke danke ich für das Korrekturlesen, den anregenden Diskussionen, ihren Pragmatismus und ihre Zuversicht - ohne die ich es nie soweit gebracht hätte.
Und der letzte Gruß gilt meiner geliebten Mutter Anita, der ich diese Arbeit aufs Grab legen sollte.

Die Arbeit wurde gefördert durch das interdisziplinäre Graduiertenkolleg: „Pflanzen-Herbivorensysteme“.

Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.
Ich habe weder diese noch eine gleichartige Doktorprüfung an einer anderen Hochschule endgültig nicht bestanden.

Bayreuth, den 14 Juli 2011

Paul. E. Kaetzke

Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.
Ich habe weder diese noch eine gleichartige Doktorprüfung an einer anderen Hochschule endgültig nicht bestanden.

Bayreuth, den 14 Juli 2011

Paul. E. Kaetzke