

Wolfgang Ludwig

Zum Sozialverhalten des Rothundes (*Cuon alpinus* PALLAS, 1811)
unter Gehegebedingungen:
Strategien von Kohäsion und Suppression

Die vorliegende Arbeit wurde vom Fachbereich Naturwissenschaften der Universität Kassel als Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Biologie (Dr. rer. nat.) angenommen.

Erster Gutachter: Prof. em. Dr. Günter R. Witte

Zweiter Gutachter: PD Dr. Juliane Seger

Tag der mündlichen Prüfung

30. Juni 2006

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar

Zugl.: Kassel, Univ., Diss. 2006

ISBN 978-3-89958-285-7

URN: urn:nbn:de:0002-2854

© 2007, kassel university press GmbH, Kassel

www.upress.uni-kassel.de

Druck und Verarbeitung: Unidruckerei der Universität Kassel
Printed in Germany

INHALT

	Dank	4
	Abkürzungen	5
	Fotonachweis	5
1.	EINLEITUNG	7
1.1	Soziobiologischer Hintergrund	7
1.2	Wodurch sich Caniden auszeichnen	8
1.3	Der Rothund	10
1.3.1	Habitus, Zoogeografie und Systematik	10
1.3.2	Lebensraum, Nahrungserwerb und Schutzstatus	14
1.3.3	Sozialverhalten	16
1.4	Kooperative Caniden	19
1.5	Ziel der Untersuchung	21
1.6	Der Wert von Gehegebeobachtungen	24
2.	MATERIAL UND METHODE	26
2.1	Das Rothund-Rudel des Zoo Dresden	26
2.1.1	Herkunft und Entwicklung des Rudels	26
2.1.2	Verwandschaft zwischen den Rudelmitgliedern	28
2.1.3	Habitus und Identifikation der Tiere	28
2.1.4	Altersklassifizierung	29
2.1.5	Haltungsbedingungen und Gehegenutzung	29
2.1.6	Tagesrhythmus	30
2.2	Methode	31
2.2.1	Vorbereitende Beobachtungen zum Sozialverhalten	31
2.2.2	Datenaufnahme mit Hilfe der Scan Sampling-Methode	31
2.2.3	Auswertung der Daten	32
2.2.4	Statistische Datenauswertung	34
3.	BESCHREIBUNG SOZIALER VERHALTENSWEISEN	35
3.1	Neutrale Interaktionen	35
3.2	Soziopositive Interaktionen	36
3.3	Agonistische Interaktionen	40
3.4	Fortpflanzungsverhalten	47
3.5	Vokalisation	50
4.	GRUNDLEGENDE MERKMALE DER SOZIALSTRUKTUR	55
4.1	Intrasexuelle Konkurrenz	55
4.2	Dominanzhierarchie	57
4.3	Zusammenfassung	61
4.4	Diskussion	62

5.	STRATEGIEN DER KOOPERATION UND KOHÄSION	64
5.1	Problemstellung	64
5.2	Kooperation und Arbeitsteilung	65
5.2.1	Generelle Stimmungsübertragung	65
5.2.2	Meet-Zeremonie	67
5.2.3	Kooperation	68
5.2.4	Arbeitsteilung	72
5.2.5	Zusammenfassung	76
5.3	Vermeiden von Konflikten durch Dominanzverhalten	78
5.3.1	Stabile Dominanzbeziehungen	78
5.3.2	Imponierritual	79
5.3.3	Imponieren in Verbindung mit Welpenpflege	80
5.3.4	Appell	82
5.3.5	Zusammenfassung	83
5.4	Saisonalität der Dominanz- und Bindungsmuster	84
5.4.1	Saisonalität des Dominanzverhaltens	84
5.4.2	Saisonalität soziopositiven Verhaltens	93
5.4.3	Zusammenfassung	98
5.5	Mechanismen der sozialen Bindung und des Spannungsabbaus	100
5.5.1	Erweitertes Begrüßungsritual	100
5.5.2	Attraktivität und Einfluß der Welpen	103
5.5.3	Submissives Nahrungzutragen	103
5.5.4	Soziales Grooming	105
5.5.5	Reconciliation (Versöhnung)	107
5.5.6	Verdrängen durch Submission und Protest	110
5.5.7	Affiliatives Verhalten der Alpha-Fähe	111
5.5.8	Zusammenfassung	112
5.6	Soziales Nahrungsteilen	114
5.7	Diskussion	117
5.7.1	Mechanismen des Dominanzverhaltens	117
5.7.2	Bedeutungswandel dominanzanzeigender Gestik	118
5.7.3	Stabile weibliche Hierarchie	120
5.7.4	Senken der Aggressionsrate und Verschieben von Rangkonflikten	123
5.7.5	Affiliatives Verhalten und der Einfluß sozialer Spannung	124
5.7.6	Affiliative Rituale in der präventiven Konfliktvermeidung	125
5.7.7	Meet-Zeremonie	126
5.7.8	Agonistic Buffering	127
5.7.9	Reconciliation	129
5.7.10	Weibliche Investition in männliche Helfer	130
5.7.11	Vervollkommnung affiliativer Verhaltensmuster	131
5.7.12	Kovariation von Merkmalen	133
5.7.13	Fähigkeiten der sozialen Orientierung	135
5.7.14	Aufgabenteilung und ihre adaptive Bedeutung	137

6.	REPRODUKTIONSSTRATEGIEN	141
6.1	Problemstellung	141
6.2	Reproduktionsparameter	143
6.2.1	Jahreszyklus	143
6.2.2	Weiblicher Sexualzyklus	144
6.2.3	Daten zur Reproduktion	146
6.2.4	Zusammenfassung	148
6.3	Paarbindung	149
6.4	Helfer als Ressource für das Elternpaar	152
6.4.1	Nahrungsweitergabe	152
6.4.2	Brutpflege	153
6.4.3	Alloparentales Säugen	156
6.4.4	Schutz und Verteidigung	157
6.4.5	Zusammenfassung	159
6.5	Muster intrasexueller Konkurrenz	160
6.5.1	Zeitliche Muster intrasexueller Aggression	161
6.5.2	Sexualpartner-Präferenzen	162
6.5.3	Duftmarkieren	165
6.5.4	Sexuelle Interferenz	165
6.5.5	Infantizid	168
6.5.6	Zusammenfassung	170
6.6	Diskussion	171
6.6.1	Monogamie und geschlechtsspezifische Partnerpräferenzen	171
6.6.2	Vernachlässigen der Paarbeziehung als Konsequenz kooperativer Aufzucht	172
6.6.3	Hohe weibliche Investition	173
6.6.4	Bedeutung alloparentaler Hilfe	175
6.6.5	Saisonalität parentalen und alloparentalen Verhaltens	178
6.6.6	Sexuelle Interferenz	179
6.6.7	Infantizid als Möglichkeit der Reproduktions-Suppression bei Säugern	182
6.6.8	Infantizid und das Modell der <i>resource competition</i>	183
6.6.9	Infantizid als ESS	186
6.6.10	Alloparentales Säugen	187
6.6.11	Toleranz reproduktiver Suppression	188
6.6.12	Infantizid als aufgeschobene Reproduktions-Suppression	191
7.	SCHLUSSDISKUSSION	193
7.1	Eine auf kooperative Aufzucht spezialisierte Sozietät	193
7.2	Ursachen der Entstehung von Gruppen bei Caniden	195
7.2.1	Ökologische und soziale Faktoren	195
7.2.2	Sozio-ökologische Modelle	196
7.2.3	Synthese ökologischer Faktoren mit sozialen Prädispositionen	197
7.3	Ein Modell zur Evolution kooperativer Aufzucht bei Rothunden	204
8.	ZUSAMMENFASSUNG	207
9.	LITERATURVERZEICHNIS	210

DANK

Mein besonderer Dank gilt Herrn Professor em. Dr. Günter R. Witte und Frau PD Dr. Juliane Seger (beide Universität Kassel, FB 18) für die Annahme als Doktorand und die zuvorkommende Betreuung im Verlauf der Entstehung dieser Arbeit. Die Aufnahme des Themas in ein Dissertationsprojekt geht auf ihre Anregung zurück.

Wesentlichen Anteil daran, daß diese Studie entstand, hatte ein Besuch 1999 in den äthiopischen Bale-Mountains bei Dr. Claudio Sillero-Zubiri (Wildlife Conservation Research Unit, Oxford University) mit Gesprächen über das außergewöhnliche Sozialverhalten des Äthiopischen Wolfes (*Canis simensis*). Seine Beobachtungen zum Reproduktionsverhalten der Alpha-Weibchen in den Rudeln des Sanetti-Plateaus spornten mich an, nach Ansätzen zu ähnlichem Verhalten im Rothund-Rudel des Dresdener Zoos zu suchen. Für seine freundliche Aufnahme und ansteckende Begeisterung sei ihm an dieser Stelle gedankt.

Besonderer Dank gilt meiner Frau Cathrin Ludwig. Sie führte mich in die Gesellschaft der Rothunde ein und trug wesentlich dazu bei, daß zahlreiche intime Fotos aus dem Rudelleben entstehen konnten.

Meinem Sohn Konrad danke ich für seine Hilfe und seine Tipps beim Digitalisieren und Bearbeiten der Fotos.

Die Beschaffung der dünn gesäten Original-Literatur über Rothunde erforderte einen hohen Aufwand. Für ihre Unterstützung in dieser Hinsicht gebührt den Mitarbeiterinnen der Bibliothek des Instituts für Zoo- und Wildtierforschung Berlin mein Dank.

Für aufschlußreiche Gespräche und Informationen über die Rothunde in ihren zoologischen Einrichtungen standen mir bereitwillig Herr Nick Marx (Howletts & Port Lympne Wild-Animal-Parks), Herr Direktor Dr. Michael Böer (Serengeti Safaripark Hodenhagen), Frau Heike Maisch (Zoo Schwerin), Herr Direktor Dr. Wim Verberkmoes (Safaripark Beekse Bergen), Herr Direktor Jörg Adler und Herr Dr. Dag Encke (beide Allwetterzoo Münster) zur Verfügung. Ihnen allen gilt mein aufrichtiger Dank.

Informationen über das Aussehen und Vorkommen zentralasiatischer und südostasiatischer Rothunde verdanke ich Herrn Dr. Fred Feiler (Kurator i. R., Tierkundemuseum Dresden).

Schließlich gilt mein Dank den Mitarbeitern des Zoo Dresden, die immer wieder mit meinen Anforderungen an besondere Rücksichtnahme gegenüber den scheuen Rothunden konfrontiert wurden.

Oftmals sind es nur kleine Nachfragen und Aufmunterungen, die bei der Arbeit helfen. Dafür, daß ich diese erhalten habe, möchte ich mich bei meinen Eltern und Schwiegereltern, meiner Frau und besonders bei meinen Kolleginnen der Verwaltung des Zoo Dresden bedanken.

ABKÜRZUNGEN:

Alpha-M.: Alpha-Männchen
Alpha-W.: Alpha-Weibchen

AWH: Afrikanische(r) Wildhund(e)

ESS: evolutionsstabile Strategie(n)

IA: Interaktion(en)

M. Männchen

W. Weibchen

FOTONACHWEIS

Sämtliche Fotos: Archiv Wolfgang Ludwig



„... Nur der Wolf, der Rothund und der Afrikanische Wildhund jagen in organisierten Rudeln. Anthropologen und Ethologen haben betont, daß das Studium dieser Jäger mehr zur Kenntnis der biologischen Wurzeln des menschlichen Verhaltens beitragen kann als Feldbeobachtungen an Primaten wie Pavianen und Schimpansen. Letztere sind primär Vegetarier und jagen selten. Aber der Mensch war einst ein Jäger und hat engere Bindungen zum Wolf, als wir uns vorstellen können. Um effektiv in der Gruppe zu jagen, müssen die Tiere eine wirksame Möglichkeit von Kommunikation und einen hohen Grad von Intelligenz entwickeln. ... Mit Waffen – Zähne oder Speere – muß es Regeln geben, um Tötungen zu verhindern und das Risiko von Konflikten innerhalb des Rudels oder der Horde zu reduzieren. ...“

MICHAEL W. FOX (1984)
The Whistling Hunters

1. EINLEITUNG

1.1 Soziobiologischer Hintergrund

Nicht allein morphologische Ähnlichkeiten lassen Schlüsse über phylogenetische Wurzeln zu sondern auch Homologien im Verhalten (TINBERGEN, 1951). Diese Erkenntnis zur Evolution von Verhalten wirft immer wieder Fragen nach dem Zweck, also dem fitness-steigernden Gewinn einer Verhaltensstrategie, auf.

So stellte HAMILTONS (1964) Konzept der *inclusive fitness* Helferverhalten in einem neuen Licht dar. Es stand nicht mehr die Frage im Mittelpunkt, was uneigennütziges (altruistisches) Verhalten ausmacht, sondern welche Vorteile alloparentale Helfer zum Verbleib in der Natalgruppe veranlassen, anstatt die Gruppe zu verlassen, um sich selbst zu reproduzieren. Die Antwort auf die Helferproblematik erklärte die Herkunft altruistischen Verhaltens in sozialen Gruppen: Der Fortpflanzungserfolg eines Individuums besteht nicht nur in seiner individuellen Eignung (*personal fitness*), d.h. in der Zahl seiner Nachkommen, sondern darüber hinaus auch in der Zahl der Nachkommen seiner Verwandten (mit dem Verwandtschaftsgrad multipliziert). Zunächst uneigennütziges Verhalten eines Helfers kann deshalb seiner Gesamteignung, der *inclusive fitness*, dienen.

Die These der *kin selection* (MAYNARD-SMITH 1964, HAMILTON 1964) zeigte, daß kooperative Verhaltensmechanismen am wahrscheinlichsten zwischen nahe verwandten Individuen zu erwarten sind. Die Ausbreitung bestimmter Verhaltensstrategien wird demnach über die Weitergabe von Genen begünstigt.

Gene, die ihre Träger bei der „Verfolgung“ bestimmter fitness-steigernder Verhaltensstrategien unterstützen, breiten sich erfolgreicher aus. Es setzen sich sog. evolutionsstabile Strategien (ESS) durch, deren Grundmuster sich über lange Zeiträume (auf die Entstehung neuer Arten bezogen) kaum verändern. Oft gehört ihnen ritualisiertes Verhalten an (z.B. MAYNARD-SMITH 1976, 1981, DAWKINS & KREBS 1981).

Die programmatischen Modelle der Soziobiologie (insbesondere WILSON, 1975; DAWKINS, 1976) führten zu einem Aufschwung der Analyse der Beziehungen in sozialen Systemen. Vor dem Hintergrund des Modells der *inclusive fitness* konnte gezeigt werden, daß das Zusammenleben in Gruppen einer effektiven Brutpflege und der Verteidigung von Ressourcen dient (z.B. CLUTTON-BROCK & HARVEY 1977, FRAME et al. 1979, JARVIS 1981, BEKOFF & WELLS 1982). Während bei stammesgeschichtlich älteren Taxa eine starke genetische Determination des Sozialverhaltens vorliegt (z.B. ALEXANDER et al. 1991), entwickelte sich bei Vertebraten ein hohes Niveau der Individualisierung (z.B. FOX 1971, RASA 1984, PACKARD et al. 1985, BEKOFF 1989, CHENEY & SEYFARTH 1990, LOTT 1991, ASA 1997). Prägungsprozesse spielen eine wichtige Rolle, Lernprozesse und Tradierung gewinnen aber zunehmend als Werkzeuge der Adaption an Bedeutung (z.B. FISCHBACHER 2002). So wachsen Beziehungen in Sozialverbänden auf der Grundlage individueller Bekanntschaften und aktueller Erfahrungen. Einen Höhepunkt erreichen diese Evolutionstrends bei sozial lebenden Carnivoren und Primaten.

1.2 Wodurch sich Caniden auszeichnen

Der typische Habitus eines Caniden, ein vergleichsweise leicht gebauter Körper mit langen Beinen, zeugt von Anpassungen an schnelles Verfolgen der Beute im offenen Gelände. Die meisten der 36 rezenten Caniden-Spezies (MACDONALD & SILLERO-ZUBIRI 2004) ernähren sich jedoch vielfältig und omnivor von kleinen Wirbeltieren, Aas, Insekten oder Früchten.

Rezente Caniden treten nur unter zwei Bedingungen als reine Fresser von Wirbeltierfleisch auf: (1) Der Äthiopische Wolf (*Canis simensis*) jagt solitär in einem Habitat, das Nahrung in Form der bis zu kaninchengroßen Maulwurfsratten (*Tachyoryctes macrocephalus*) so reichlich bietet, daß ihm dort ein Leben in Rudeln noch möglich ist (SILLERO-ZUBIRI & GOTTELLI 1995). (2) Die Jagd auf große Herbivoren, die weniger Zeit beansprucht und ebenfalls ein Rudel ernähren würde, erfordert kooperative Jagd und soziales Nahrungsteilen - die zweite Bedingung, die eine Spezialisierung auf reine Carnivorie ermöglichte.

Die gemeinsame Attacke und das vielfache Zubeißen und Festhalten an Schwanz, Flanken und Schnauze bringt schließlich auch schwere Huftiere zur Strecke. Die Beute wird nicht am Boden liegend mit Hilfe der Kiefer getötet, sondern sofort angeschnitten (z.B. Fox 1984). Diesen Weg beschritten Grauwolf (*Canis lupus*), Afrikanischer Wildhund (*Lycaon pictus*) und Rothund (Foto 1.2-1). Auch Waldhunde (*Speothos venaticus*) jagen in Rudeln, erbeuten gewöhnlich mittelgroße Nager (z.B. Pacas – *Agouti paca*) und seltener auch erheblich schwerere wie Wasserschweine (*Hydrochaeris hydrochaeris*) und Nandus (*Rhea americana*) (DEFLER 1986, zit in GINSBERG & MACDONALD 1990).

Caniden zeichnen sich des weiteren durch mehrere unter Säugetieren ungewöhnliche Verhaltensmerkmale aus: Ihr vorherrschendes Paarungssystem ist obligatorische Monogamie (KLEIMAN 1968), sie produzieren große Würfe und durchlaufen eine relativ lange Phase postpartaler Unselbständigkeit. Darüber hinaus wird ihr Verhalten von einem hohen Grad intraspezifischer Flexibilität und von Kooperation innerhalb des Sozialverbandes charakterisiert. Sie sind die einzigen Carnivoren, die Gruppenmitglieder durch Regurgitieren versorgen (MOEHLMAN & HOFER 1997).

Bei einigen Canidenspezies bleiben Nachkommen in der Natalgruppe und unterstützen die Eltern im Beschaffen von Nahrung, beim Bewachen der Welpen und bei der Verteidigung des Territoriums. Auch wenn Philopatrie temporär auftritt, ist sie bei den meisten Canidenspezies nicht obligatorisch. Nachkommen bleiben oft nur für eine Fortpflanzungssaison oder emigrieren mit Beginn der nächsten Aufzuchtphase (BEKOFF & WELLS 1982). Voraussetzung für den Verbleib im Natalterritorium sind genügend Nahrung und friedliche Beziehungen zwischen Eltern und Helfern. Gewöhnlich wandern Helfer nach kurzer Zeit wieder ab, so daß das Elternpaar saisonal allein im Revier lebt.

Ausgestattet mit diesen familientypischen Merkmalen, bildeten einige wenige der 36 rezenten Spezies einmalige Sozialstrukturen heraus: Die hochsozialen Caniden Afrikanischer Wildhund, Rothund, Waldhund, Äthiopischer Wolf und (unter bestimmten Voraussetzungen) Grauwolf leben in permanenten Gruppen, in denen Individuen in relativ festen Dominanzhierarchien interagieren. Ihr Sozialsystem weist einen herausragend hohen Grad an kooperativem Verhalten auf, das von kooperativer Jagd (Ausnahme: Äthiopischer Wolf) und Nahrungsweitergabe bis zu kooperativer Aufzucht reicht.



a) Grauwolf



b) Äthiopischer Wolf



c) Rothund



d) Afrikanischer Wildhund



e) Waldhund



f) Mähnenwolf

Foto 1.2-1 a-f: Fünf Mitglieder der Familie Canidae (a – e) leben in Rudeln und zeichnen sich durch kooperative Aufzucht und Rudeljagd aus. Von ihnen jagt lediglich der Äthiopische Wolf (b) für gewöhnlich solitär. Der Mähnenwolf (f), obwohl ein Großcanide, jagt solitär und zieht seine Jungen ohne alloparentale Hilfe auf.

a = *Canis lupus*, Drohhaltung, Zoo Basel; b = *Canis simensis* bei der Nahrungssuche, Bale Mountains/ Äthiopien; c = *Cuon alpinus*, trächtige Alpha-Fähe, Zoo Dresden; d = *Lycaon pictus*, Fähe in Paarungsaufforderung, dahinter Rüde, Zoo Schwerin; e = *Speothos venaticus*, Alpha-Paar, Jardin des Plantes/ Menagerie Paris; f = *Chrysocyon brachyurus*, Zoo Dresden.

1.3 Der Rothund

1.3.1 Habitus, Zoogeografie und Systematik

Körpergröße (Schulterhöhe um 50 cm)⁸ und Färbung des Rothundes (*Cuon alpinus*, auch Asiatischer Wildhund, Dhole, Chennai) variieren regional (GINSBERG & MACDONALD 1990). Körpermassen der Weibchen werden mit 10-17 kg, die der Männchen mit 15-21 kg angegeben (SOZNOWSKI 1967; TUN YIN 1967, DAVIDAR 1975, GINSBERG & MACDONALD 1990).

Sein Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Nordchina bis nach Java und von Kaschmir im Westen bis nach Vietnam im Osten (Abb. 1.3-1). Ob es im Norden und Nordwesten noch Reste der ehemaligen Populationen gibt, ist nicht mit Sicherheit geklärt (STEWART 1993). Weder aus dem Fernen Osten (Amur-Region) noch aus anderen Regionen der ehemaligen Sowjetunion kamen in den letzten Jahrzehnten Hinweise auf Vorkommen. Lediglich aus Tibet und der Mongolei liegen positive Berichte über die vermutlich nördlichsten Populationen vor (MACDONALD & SILLERO-ZUBIRI 2004). Selbst in russischen Jagdjournals wird heute die Existenz des Rothundes auf dem Gebiet der ehemaligen Sowjetunion angezweifelt (ANONYMUS 2003).

Fossile Funde belegen, daß *Cuon* unter den kühlen Klimabedingungen des Pleistozän in Europa und Asien verbreitet war (MATTHES 1962).

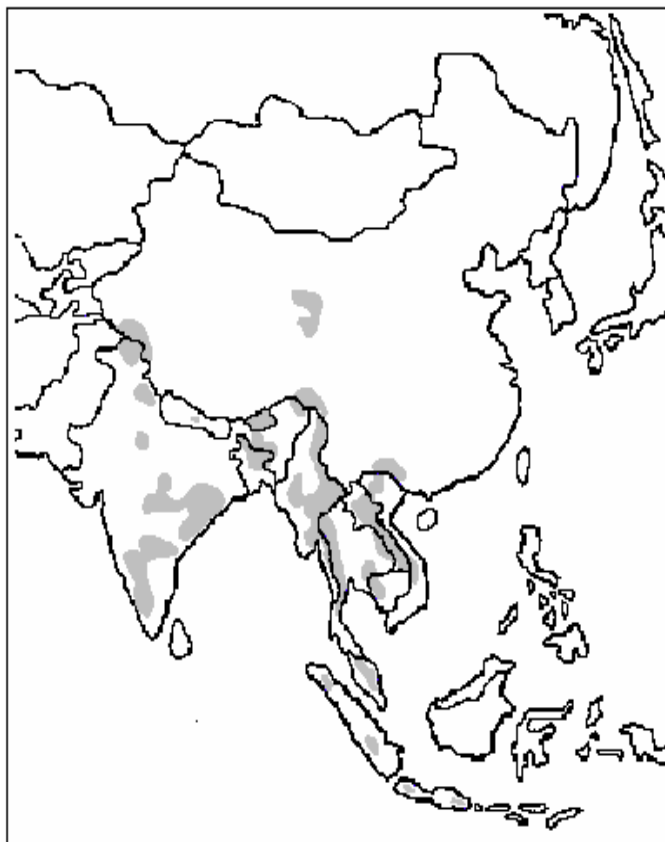


Abb. 1.3-1: Verbreitung von *Cuon alpinus*, zusammengestellt nach Angaben aus ANONYMUS (1999), CHOUNDHURY (1998), CORBETT & HILL (1992), Durbin et al. (2004), HEPTNER & NAUMOV (1974), ISTIADI et al. (1991), LI (1989), Red Data Book Vietnam (1992), RABINOWITZ & KHAING (1998), ROBERTS (1977), STEWART (1993) und VENKATARAMAN & JOHNSINGH (2004). Die ehemals nördlichsten Vorkommen in Russland sind heute erloschen und Vorkommen in der Mongolei äußerst fraglich (HEPTNER & NAUMOV 1974, ANONYMUS 2003, DURBIN et al. 2004, VENKATARAMAN & JOHNSINGH 2004). Als erloschen gelten ebenfalls die Vorkommen der zentralasiatischen Gebirgszüge (ehemalige Sowjetunion) (HEPTNER & NAUMOV 1974, ANONYMUS 2003, FEILER pers. Mitt.).



Foto 1.3-1: Die Alpha-Fähe des Dresdener Rudels wenige Tage vor ihrer ersten Geburt im April 1998. Entlang der verkahlten Milchleisten sind sieben Zitzenpaare sichtbar.

Gleich anderen Caniden dienen dem Rothund Zwischenzehendrüsen, Schweißdrüsen in der Ballenhaut sowie Drüsen der Analregion bei der Kommunikation mit Duftsignalen (FOX 1984). Auf der Schwanzoberseite trägt er, wie alle anderen Caniden, eine Violdrüse. Die Ohren sind abgerundet und die Ohrmuschel ist innen kräftig behaart. Fähen weisen 12-14 (FOX 1984) Zitzen auf (Foto 1.3-1; zum Vergleich: *Canis lupus* 10 Zitzen).

Das typische Reißzahnpaar der Carnivoren wird vom Prämolare 4 des Oberkiefers (P^4) und Molare 1 des Unterkiefers (M_1) gebildet. Gewöhnlich liegt der proximale Teil (Talonid) des M_1 bei Caniden tiefer als die eigentliche Schneidekante und ist flächig ausgebildet. Diese Architektur ermöglicht es M_1 im Gegenspiel mit M^1 auch Nahrung zu zerquetschen. Beim Rothund ist diese proximale Kaufläche des M_1 auf einen einzelnen, kantigen Höcker (Hypoconid) reduziert und zum Schneiden geeignet (Foto 1.3-2). Diese Eigenschaft teilt der Rothund nur noch mit AWH und Waldhund (SIMPSON 1945 zit. in VENKATARAMAN & JOHNSINGH 2004). Lange Zeit waren diese beiden Spezies auf Grund ihrer abweichenden Zahnanatomie in einer gemeinsamen Subfamilie *Simocyoninae* vereint (SIMPSON 1945). Die Verlängerung der Schneidekante durch Einschluß des Taloniden ist jedoch innerhalb der Caniden in phylogenetischen Zeiträumen mehrmals unabhängig voneinander in Anpassung an hypercarnivore Ernährung entstanden (WANG et al. 2004).

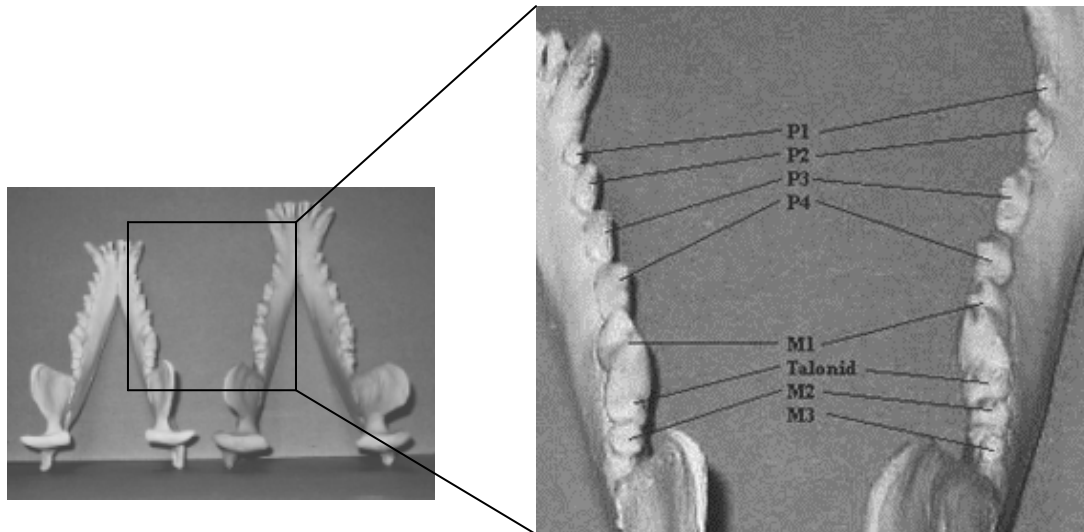


Foto 1.3-2: Der Unterkiefer des Rothundes (jeweils links in beiden Fotos) unterscheidet sich durch charakteristische Merkmale von jenem der *Canis*-Spezies (jeweils rechts: *Canis lupus*): Rothunde besitzen auch im Unterkiefer nur zwei Molare. Darüberhinaus ist der Talonid des M₁ im Gegensatz zu *Canis*-Spezies schmaler und kantig ausgebildet.

Zoologische Systematik und Taxonomie reflektieren nicht nur den Stand der phylogenetischen Forschung, sondern implizieren gewissermaßen auch unser Verständnis der Ökologie und der Evolution der Organismen. So kommt verwandtschaftlichen Beziehungen auch unter dem Blickwinkel sozio-ökologischer Fragestellungen und des „*comparative approach*“ (DAVIS & KREBS 1981) Bedeutung zu. Folgt man der Klassifikation der Caniden nach CLUTTEN-BROCK et al. (1976, zit. in GINSBERG & MACDONALD 1990), so ist der Rothund das einzige Mitglied seiner Gattung. Aktuelle Prüfungen phylogenetischer Beziehungen innerhalb der *Canidae*, die neben morphologischen, entwicklungsbiologischen, zoogeografischen und sozio-ökologischen Daten auch zytogenetische und molekulare Charakteristika einfließen ließen, platzierten den Rothund einheitlich in den engeren Kreis der *Canis*-Verwandtschaft (z.B. RICANKOVA & ZRZAVY 2001, WAYNE & VILA 2003, WANG et al. 2004). Die resultierenden Kladogramme zeigen, mit Ausnahme von *Canis adustus* (Streifenschakal), alle *Canis*-Spezies, gemeinsam mit *Cuon alpinus*, in einer monophyletischen Gruppe. *Canis adustus* und *Lycaon pictus* (Afrikanischer Wildhund) bilden dagegen die nächstverwandten Schwestertaxa dieser Gruppe.

Einige der bekannten Subspezies des Rothundes wurden auf der Grundlage nur einzelner oder weniger Exemplare beschrieben. Auch ihre geographische Zuordnung vermittelt einen eher zufälligen Eindruck. Neben riesigen Überlappungen von „Subspezies“ sind andere Vorkommen (wie in Bangladesh und Assam) ohne taxonomische Zuordnung geblieben. Es ist HEPTNER & NAUMOV (1974) zuzustimmen, die die Anzahl der beschriebenen Subspezies für wissenschaftlich unbelegt und ihre

Unterscheidungsmerkmale für zu dürftig halten. Die Berichte von weiten Wanderungen und plötzlich in jahrelang verwaisten Gebieten wieder auftauchenden Rudeln (z.B. HEPTNER & NAUMOV 1974, STEWART 1993) weisen auf einen möglichen Genaustausch zwischen weit entfernt lebenden Populationen hin. So schlagen HEPTNER & NAUMOV (1974) beispielsweise vor, *C. a. laniger* und *hesperius* zu vereinen. Auch die Vorkommen auf dem südostasiatischen Festland, die zumindest in vorhistorischer Zeit Kontakt miteinander hatten, verkörpern mit hoher Wahrscheinlichkeit einen einheitlichen Typus.

Im folgenden eine Zusammenstellung von 11 Subspezies nach DURBIN (1997-99) und HEPTNER & NAUMOV (1974):

- *alpinus* PALLAS 1811; vom Sajan-Gebirge in Westsibirien bis Amur; Mongolei; Nordost- und Ost-China
- *hesperius* AFANASJEV & ZOLOTAREV 1935; vom Altai im Norden bis Pamir und angrenzende Gebirgsregionen in China; Kunlun bis Kukunor in Qing-Hai
- *laniger* POCKOCK 1936; Kaschmir bis Süd-Tibet
- *primaevus* HODGSON 1833; Kumaon, Nepal, Sikkim, Bhutan
- *dukhunensis* SYKES 1931; Indien südlich des Ganges
- *fumosus* POCKOCK 1936; West-Szechuan über Qing-Hai bis Mongolei
- *adustus* POCKOCK 1941; Ober-Burma, Indochina
- *infuscus* POCKOCK 1936; Tenasserim (Unter-Burma), Malaysia, Thailand, Vietnam
- *lepturus* HEUDE 1892; China südlich des Jangtsekiang (von Yunnan ostwärts)
- *sumatrensis* HARDWICKE 1821; Sumatra
- *javanicus* DESM. 1820; Java

Prinzipiell nehmen Haarlänge und -dichte nach Norden hin zu, und Gelb- und Brauntöne ersetzen immer mehr das kräftige Rot und Braun im Fell der Inselformen. An Präparaten von *C.a. sumatrensis* und *javanicus* des Tierkundemuseums in Dresden konnten die leuchtend weißen oder gelblichen Gliedmaßen-Innenseiten, wie sie z.B. *C. a. lepturus* im Zoo Dresden aufweist und die typisch für andere Subspezies sind, nicht entdeckt werden. Ferner zeigte sich, daß beide Insel-Subspezies neben leuchtend ziegelroten auch bräunliche Exemplare hervorbringen. Über die große Variabilität in der Färbung der Mitglieder einer Population wurde bereits aus verschiedenen Regionen des Verbreitungsgebietes von *Cuon alpinus* berichtet (HEPTNER & NAUMOV 1974, TUN YIN 1967).

1.3.2 Lebensraum, Nahrungserwerb und Schutzstatus

Cuon besiedelt generell Waldhabitats. Dazu gehören so verschiedene Lebensräume wie winterkalte Mischwälder, Regenwälder in Kambodscha oder Feuchtwälder in Süd-Indien. In Tibet und Ladhak sollen Rothunde jedoch offene Landschaften bewohnen (DAVIDAR 1975). Beuteverfügbarkeit und Ungestörtheit haben wohl dazu geführt, daß der Rothund stellenweise auch in den offenen Weiten der innerasiatischen Hochgebirge jagt. Sichtungen von Rudeln in offenen Habitats könnten ihre Ursache auch im Migrationsverhalten von *Cuon* haben (DAVIDAR 1975). Im allgemeinen wählt er seine Habitats nach folgenden Eigenschaften: Deckungsreiche Wälder mit ungestörten Rückzugsgebieten und Lichtungen, Zugang zu einem Gewässer, reiche Beuteverfügbarkeit und Angebot von Wurfhöhlen. Als Konsequenz dieser Bedürfnisse wird der Rothund in Zukunft höchstens noch in Schutzgebieten überleben können (GINSBERG & MACDONALD 1990).

Obwohl das Verbreitungsgebiet des Rothundes teilweise mit dem des Grauwolfes überlappt, sind keine Berichte bekannt, die auf Sympatry beider Großcaniden hinweisen (JOHNSING 1982).

Trotz seines riesigen Verbreitungsgebiets in Asien weist der Rothund erhebliche Vorkommenslücken auf. Zum einen sind die natürlichen ökologischen Voraussetzungen in rothundfreien Habitats für ihn nicht erfüllt, zum anderen liefern zunehmend anthropogene Einflüsse die Hauptursache für sein Verschwinden. Hierzu zählen beispielsweise Feuerholzsammeln, direkte Nachstellungen durch Bauern oder durch Arbeiten an Staudamm-Projekten. Selbst aus großflächigen Nationalparks, wie dem Chitwan in Nepal, der bis in die 70er Jahre hinein mehrere Rudel beherbergte, ist der Rothund inzwischen verschwunden (STEWART 1993).

Vor allem die Ausdehnung der Feld- und Weidewirtschaft hat den Rothund aus großen Teilen seines ehemals geschlosseneren Verbreitungsgebietes verdrängt.

Gegenwärtig wird davon ausgegangen, daß der Rothund in bewaldeten Regionen des tropischen und subtropischen Süd- und Südost-Asien in isolierten Populationen überlebt. Die nördlichen Ausläufer des Nilgiri-Gebirges Süd-Indiens beherbergen eine der dichtesten Populationen (bis zu 0.13 Tiere/qkm) (VENKATARAMAN & BABU 2001). Populationsdichte bzw. Überlebensrate hängen entschieden von der Beutetierdichte, der Dichte konkurrierender Großprädatoren und von Konflikten mit der menschlichen Bevölkerung ab.

Von der IUCN wird *Cuon alpinus* als *vulnerable* eingestuft (*Category Vu 2a*), d.h., daß bei anhaltendem Druck gegen die Art mit ihrem völligen Verschwinden gerechnet werden muß. Bis heute existieren jedoch keinerlei Schätzungen zum Umfang der derzeitigen Gesamt-Populationen der Rothundunterarten.

Eine Besonderheit des Rothundes stellen seine kurzen Kiefer dar, die von den relativ stärksten Muskeln unter den Caniden bewegt werden. Für die kurzen, starken Kiefer sind engstehende Molaren charakteristisch. Da der dritte Unterkiefermolar (im Gegensatz zu anderen Caniden) nicht ausgebildet wird (s. Foto 1.3-2), besitzt *Cuon* nur 40 Zähne (FOX 1984), das heißt weniger als die anderen *Canis*-Verwandten. Der besondere Bau seiner Kiefer befähigt den Rothund, seine Beute sicher zu halten und selbst starke Knochen zu zerbeißen. Ein schnelles Töten großer Tiere erlauben diese Kiefer jedoch nicht. Ähnlich Afrikanischen Wildhunden schwächen Rothunde ihre Opfer durch Hetzjagd sowie durch Attacken und bringen sie durch beharrliches

Festhalten zu Boden. Unmittelbar nach dem Fall wird das Beutetier angeschnitten, oft, bevor es tot ist (FOX 1984). Ob in Sibirien die Jagd auf Rentiere (*Rangifer tarandus*) oder in Tibet auf Wildschafe (*Ovis ammon*) beobachtet wurde, überall überwältigen Rothunde gemeinsam Großwild (z.B. FOX 1984, HEPTNER & NAUMOV 1974). Aber auch Kleinsäuger (vor allem Hasen, *Lepus nigricollis*) stellen unter Umständen einen großen Anteil der Beute dar (COHEN 1980, FOX 1984).

Wenn anhaltendes Verfolgen eines starken Beutetieres (z.B. eines Sambar-Hirsches, *Cervus unicolor*) zur Ermüdung der Jäger führt, findet ein Wechsel in der Führung des jagenden Rudels statt. Andere Rudelmitglieder springen dann ein, und diejenigen, die eben noch dicht an der Beute liefen, halten sich nun im weiteren Umkreis des Geschehens auf und beobachten die Umgebung (z.B. GEE 1964).

Bemerkenswert ist die unverminderte Angriffsbereitschaft beim Überwältigen besonders großer Beutetiere wie Gaur (*Bos gaurus*) oder Banteng (*Bos javanicus*) sowie bei Attacken auf wehrhafte Beutekonkurrenten wie Leopard (*Panthera pardus*) und Tiger (*Panthera tigris*) (FOX 1984). Rothund-Rudel und Großkatzen begegnen sich nicht zufällig am Riß. Es kommt vielmehr bereits beim Aufspüren und bei der Jagd auf die Beute zu Konkurrenzsituationen, die mit dem Vertreiben kleiner Wildhund-Rudel enden können (KARANTH & SUNQUIST 1995, 2000). Kopfstarke Rudel verteidigen ihre Beute erfolgreicher als kleine oder nehmen sie ihrerseits stärkeren Konkurrenten wie dem Leoparden erfolgreich ab (VENKATARAMAN 1995). Bei derartigen Situationen können Tiger im Extremfall tödlich verletzt werden (z.B. BURTON 1940, zit. in TUN YIN 1967; GEE 1963). Die Mitglieder eines Rothund-Rudels kooperieren, wenn sie Leoparden oder andere konkurrierende Großprädatoren attackieren. Rudel von fünf oder mehr Tieren sind dabei offensichtlich im Vorteil gegenüber kleineren Verbänden (VENKATARAMAN & JOHNSINGH 2004).

Töten von Rothunden durch Tiger und Leoparden im Zusammenhang mit der Übernahme von Beute wurde aus den Nationalparks Nagarahole und Bandipur berichtet (JOHNSINGH 1992; KARANTH & SUNQUIST 1995, 2000).

Feldbeobachter berichten einstimmig, daß Rothunde lediglich einmal und nur an frisch erlegter Beute fressen. Stoßen sie auf einen Kadaver, der erste Anzeichen von Verwesung aufweist, wird dieser wieder verlassen (z.B. PEACOCK 1933, zit. in TUN YIN 1967).

Während Tiger und Leopard in Indien auch die Dunkelheit der Nacht für die Jagd nutzen, gehen Rothunde des gleichen Habitats in der Regel bei Tageslicht auf Beutesuche; häufig in die Morgen- oder Abendstunden verschoben (DAVIDAR 1975, VENKATARAMAN et al. 1995). Unter den Großprädatoren des indischen Dschungels jagt als einziger der Rothund auch am Nachmittag. So ereigneten sich im Nagarahole Nationalpark die meisten Risse am Morgen (62 %) und am Nachmittag (17 %) (KARANTH & SUNQUIST 2000).

Rudel verlassen gelegentlich ihre angestammten Territorien und wandern über viele hundert Kilometer (HEPTNER & NAUMOV 1974, STEWART 1993). Die Ursache für das Abwandern aus einem Streifgebiet ist vermutlich im Zurückgehen der Beutedichte begründet. In diesem Zusammenhang wurde beobachtet, daß Rothunde ihrem bevorzugten Wild folgen und so ihre ehemaligen Streifgebiete verlassen (TUN YIN 1967).

1.3.3 Sozialverhalten

Der Rothund nimmt innerhalb der Caniden in vielerlei Hinsicht eine Sonderstellung ein, wobei einige morphologische und etho-ökologische Merkmale Parallelen zum Wolf (vgl. FOX 1971, BIBIKOW 1988) und zum AWH aufweisen (vgl. JOHNSINGH 1982, FRAME et al. 1979, MOEHLMAN 1989). Wie letzterer leben Rothunde ganzjährig in einem sozialen Verband. Das Rudel stellt dabei die primäre soziale Ebene der Rothundgesellschaft dar (FOX 1984), die auf familiären Bindungen und individueller Bekanntschaft beruht. Jagdberichte belegen den starken Zusammenhalt der Rudel. So schreibt DAVIDAR (1975, S. 117): „*They are either bold or plain stupid, as otherwise they would not stand around and allow hunters to kill two or more of their numbers before bolting.*“

Die Mitglieder des Rudels bilden eine Jagd- und Fortpflanzungsgemeinschaft. Verwandtschaftliche Beziehungen und individuelle Bekanntschaft können jedoch über die Grenzen des Rudels hinweg existieren. Sie umfassen eine größere und flexible Sozietät - den Clan. FOX (1984) vermutet, daß ein Clan in Abhängigkeit vom Reproduktionszyklus und den Anforderungen an den Beuteerwerb entsteht oder zerfällt. Seinem Modell zufolge ist deshalb zwischen einer Jagdgemeinschaft, dem Rudel, und einer größeren Sozietät, die durch eine *fusion-fission*-Struktur gekennzeichnet sein soll, dem Clan, zu unterscheiden.

Bis in die 90er Jahre blieb die Existenz einer sozialen Hierarchie bei *Cuon* umstritten. Weder JOHNSINGH (1982) noch FOX (1984) erbrachten Beweise für eine Dominanzhierarchische Strukturierung des Rudels. Angaben zu Dominanz-Beziehungen innerhalb einer Gruppe fanden sich erstmals 1998 bei VENKATARAMAN für ein Rudel des Mudumalai-Schutzgebietes (Nilgiri-Ausläufer). Während er in der Männchen-Klasse eine lineare Dominanzhierarchie nachwies, konnte er hinsichtlich der weiblichen Hierarchie auf Grund ausbleibender Interaktionen keine Aussagen treffen. Wenig später folgten erste Details zur Bedeutung von Dominanz-Signalen bei Rothunden und zum Aufbau der sozialen Hierarchie eines *Gehege*-Rudels (LUDWIG & LUDWIG 2000). Auf eine Differenzierung der Daten in Relation zum Reproduktions-Zyklus wurde bisher nie geachtet.

Rothunde auf Beutesuche wurden meist in kleinen Einheiten von ein bis zehn Tieren gesichtet (FOX 1984); die Anzahl der adulten Tiere in einem Rudel schwankte zwischen 4 und 15 (JOHNSINGH 1982, VENKATARAMAN et al. 1995). Große Verbände sind heute selten stärker als 30 Mitglieder. Die größte zuverlässig beobachtete Gruppe umfaßte 40 Tiere (COHEN 1980). Kopfstarke Gruppen wurden vor allem an beliebten Lagerplätzen oder in deren Nähe angetroffen, wenn die einzelnen Rudel nach der Jagd wieder zusammenkamen, wenn sie ruhten oder sozial interagierten. Über eine Dispersion großer Rudel bzw. Clans existieren lediglich ungenaue Angaben. Ein vorübergehendes *Splitting* scheint während der Beutesuche am Morgen möglich zu sein. Größere Jagdgruppen (Clans?) zerfallen mitunter durch Emigrationen im Oktober bis November, vermutlich auf Grund von Spannungen während der Werbe- und Paarungsperiode im Rudel oder aber in Abhängigkeit vom Beutetyp (JOHNSINGH 1982).

Eine sehr hohe Dichte an Beutetieren, die jene von Wolfshabitaten übertrifft (JOHNSINGH 1982) und für die entspannte Territorialität verantwortlich zu sein scheint, könnte ein fördernder Umstand für das sogenannte *claning* (sensu FOX 1984) sein. Über die Dynamik der Dispersion des Nachwuchses gibt es lediglich Vermutungen. Auch, wie der Austausch und die Territorialität zwischen den Clans aussieht, welche Auslöser

und Verhaltensweisen für die Verkleinerung der Rudel und die Fusion zu Clans verantwortlich sind, bleibt weitgehend unklar, da bislang auch die Alters- und Geschlechtszugehörigkeit der Emigranten unbekannt ist. Herangewachsener Nachwuchs kann im Rudel verbleiben und bei der Jagd und Aufzucht assistieren, möglicherweise aber auch in andere Familieneinheiten eines Clans wechseln und sich der dortigen Nachkommenschaft anschließen. Da es laut FOX (1984) keine Hinweise auf Territorialität zwischen den Rudeln gibt, steigt die Möglichkeit für exogame Paarungen. Diese Offenheit der Familieneinheiten fördert vermutlich die Clanbildung.

Das Geschlechterverhältnis unter den adulten Gruppenmitgliedern in freier Wildbahn ist durchschnittlich mit etwa 2:1 auf die Seite der Männchen verschoben (JOHNSINGH 1982, VENKATARAMAN 1998).

Immer wieder zitierte alte Berichte von Sichtungen mehrerer Fähen an Wurfarealen und FOX' (1984) Vorstellungen von großen Clans führten zu der Vermutung, daß mehrere Weibchen gemeinsam ihre Jungen aufziehen. Diese Vermutung fand auch Einzug in enzyklopädische Werke (z.B. PRATER 1980, SHELDON 1992) und verursachte einige Verwirrung um die Frage, ob der Rothund - anders als Grauwolf und Afrikanischer Wildhund - mehrere Würfe nebeneinander im Rudel aufzieht. JOHNSINGH favorisierte bereits 1982 die Vorstellung, daß sich im Rothundrudel, wie bei Wölfen, nur ein Weibchen fortpflanzt, deren Welpen gemeinsam vom Rudel aufgezogen werden. Inzwischen konnten weitere Freilandbeobachtungen diese Vermutung bestätigen (VENKATARAMAN 1998).

JOHNSINGH (1982) beobachtete weibliche Emigranten, die kein Territorium fanden bzw. ohne Gelegenheit blieben, ein Rudel zu gründen. Sie nomadisierten durch unzulängliche Habitate und waren einer hohen Mortalität unterworfen. Ein solitäres Weibchen, das seine Jungen ohne männliche Hilfe aufzog, verlor dabei 60 % ihres Wurfs (JOHNSINGH 1982).

Paare sind hingegen in der Lage, ein Rudel zu gründen: VENKATARAMAN (1998) beobachtete sowohl ein Paar, das keinen einzigen seiner drei Welpen erfolgreich aufzog, als auch eines, das elf Junge bis zur Selbständigkeit versorgte.

Ein glaubwürdiger Bericht von *zwei* laktierenden Weibchen eines 12-köpfigen Rudels stammt von DAVIDAR (1974, zit. in JOHNSINGH 1982). Leider handelt es sich auch hier nur um eine anekdotische Beobachtung. Außerdem standen die Rothunde dieses Gebiets unter anhaltendem Jagddruck durch sog. „sportsmen“.

In Süd-Indien finden die meisten Geburten im Dezember statt, während im Norden die Geburtssaison bis in den März hinein verschoben ist (DAVIDAR 1975). Laut JOHNSINGH erstreckt sich die Paarungszeit in Indien von September bis Dezember. Die Trächtigkeit dauert 60 bis 70 Tage (SOZNOWSKI 1967, SCHILO et al. 1994). Bis zu 12 Welpen wurden aus einzelnen Wurfhöhlen geholt (DAVIDAR 1975) und bis zu elf Junge stammten einem Jagdbericht zufolge nachweislich aus dem Wurf einer einzelnen Fähe (TUN YIN 1967). Große Würfe sind keine Seltenheit und korrespondieren mit den 14 Zitzen der Fähen (DAVIDAR 1975).

Laktierende Weibchen und Welpen werden von verschiedenen Mitgliedern ihres Rudels mit hervorgewürgtem Fleisch versorgt. JOHNSINGH (1982) beobachtete unter adulten Rudelmitgliedern ausschließlich laktierende Weibchen beim Futterbetteln. So, wie die genetische Verwandtschaft innerhalb der beobachteten Freiland-Rudel unbekannt blieb, konnten auch keine Aussagen zu verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Wächtern am Bau und der laktierenden Fähe oder den Welpen gemacht

werden. Angaben darüber, daß kein Rudelmitglied außer der laktierenden Fähe am Bau zurückblieb (z.B. DAVIDAR 1975), könnten daher rühren, daß die Wächter etwas abseits des Baus lagen (JOHNSINGH 1982). Die Mutterfähe reagierte bei den leichtesten Anzeichen von Gefahr unruhig. Bei Störungen trug das Rudel die Welpen gemeinsam in einen Ersatzbau (JOHNSINGH 1982).

Als erstem war es JOHNSINGH geglückt, einen besiedelten Bau zu finden und die Aufzucht der Welpen über längere Zeit (vom etwa 20. Tag bis zum Verlassen des Baus 51 Tage später), zu verfolgen. Nachfolgend einige ausgewählte Daten zur Jungtierentwicklung im Freiland (aus JOHNSINGH 1982):

- 28. Tag: Erste Fleischaufnahme
- 56. Tag: Fähe säugt Welpen noch freiwillig
- 70. Tag (bzw. 80. Tag): Welpen verlassen mit dem Rudel das Wurflager
- 82. Tag: Welpen begleiten das Rudel bei der Beutesuche

Aufgabenteilung konnte sowohl während der Aufzucht als auch während der Jagdzüge oder beim Bewachen der Beute beobachtet werden (COHEN 1980, FOX 1984). Resultate über Mechanismen der Kooperation und Aufgabenteilung (z.B. Bindung an ein Geschlecht oder an das Lebensalter) lieferten Freilandstudien bisher nicht.

Aggressionen zwischen Adulten bleiben auf einer vergleichsweise niedrigen Ebene (JOHNSINGH 1982, VENKATARAMAN 1998). Höhere Aggressionspegel liegen dagegen bei Juvenilen und Subadulten vor. Am Riß herrscht insgesamt Toleranz bei lediglich wenigen aggressiven Interaktionen (DAVIDAR 1975, JOHNSINGH 1982).

Laut FOX (1984) gibt es keinerlei Hinweise auf Territorialität zwischen den Rudeln. Jedoch stellte JOHNSINGH (1982) im *Bandipur Tiger Reserve*, Karnataka, fest, daß sich die Aufenthaltsgebiete der Rudel überlappten, wobei allerdings bestimmte Areale durch fremde Rudel nicht betreten wurden (*core areas*). Er folgerte hieraus, daß sich Rothunde innerhalb dieser Kernreviere territorial verhalten müßten. Das von JOHNSINGH (1982) beobachtete Bandipur-Rudel (5 – 10 Adulte) beanspruchte ein *home range* von 40 qkm mit einem *core area* von 20 qkm. Während der Aufzucht nutzte das Rudel ein reduziertes Jagdgebiet von etwa 11 qkm in der Nähe des Baues.

Im *Mudumalai Sanctuari* von Tamil Nadu nutzten die beobachteten Rothund-Rudel ihre Territorien in einer Art Rotationsprinzip: Ein Rudel zog immer dann in ein anderes, beutereiches Gebiet seines Territoriums weiter, wenn die Beutetiere eines Jagdgebietes zu wachsam und vorsichtig geworden waren und der Jagderfolg infolgedessen zurückgegangen war. Während die Größe der Rudel von Jahr zu Jahr stark schwanken konnte, änderte sich die Größe der Territorien, die allein von der Verteilung der Beute bestimmt wurde, nicht. Wenn alle geeigneten Nischen besetzt waren, wanderte der Nachwuchs nicht mehr ab, sondern blieb im Geburtsrudel. Es setzte ein natürliches demografisches Regulativ ein: Mit abnehmender Nahrungsmenge pro Wildhund sank die Aufzuchttrate (VENKATARAMAN et al. 1995).

Reviermarkierung scheint wenig entwickelt zu sein. Fox (1984) konnte keine Beweise für eine Duftmarkierung der Wechsel finden. Vielmehr werden kommunale Latrinen angelegt, die oft auf Wechseln liegen. Räumliche oder zeitliche Muster ergaben sich bei der Nutzung dieser Latrinen bisher nicht (FOX 1984, JOHNSING 1982). Weder die Bedeutung von Duftsignalen für das bewohnte Territorium noch die der weittragenden Laute innerhalb der akustischen Kommunikation konnten bisher schlüssig geklärt werden.

1.4 Kooperative Caniden

Gemeinschaftlich Junge aufziehende Spezies werden in *plural breeders* und *singular breeders* klassifiziert, womit gleichzeitig die Pole eines weiten Spektrums an Reproduktionsstrategien gekennzeichnet sind. *Plural breeders* leben in „egalitären“ Sozietäten, in denen sich die meisten oder alle Weibchen reproduzieren und *kommunale* Aufzucht typisch ist: Wechselseitige Unterstützung zwischen reproduzierenden Weibchen.

Singular breeders hingegen sind in „despotischen“ Sozietäten (sensu VEHRENCAMP 1983) organisiert, mit lediglich einem züchtenden Weibchen, das Subordinate reproduktiv suprimiert. Dort, wo nichtreproduktive subordinate Gruppenmitglieder die Aufzucht des dominanten Paares unterstützen, wird von *kooperativer* Aufzucht (sensu SOLOMON & FRENCH 1997, DOOLAN & MACDONALD 1997) gesprochen.

Mit zunehmender Körpermasse gebären Säugetier-Spezies gewöhnlich relativ schwerere und weiter entwickelte Neonate als kleinere Spezies. Eine allometrische Analyse ausgewählter Merkmale offenbarte allerdings, daß große Caniden-Spezies in Relation zu ihrer Körpermasse leichtere und weniger entwickelte Junge gebären, so daß größere Würfe möglich sind (MOEHLMAN 1989). Dieser *gegenläufige* Trend innerhalb der Canidae ist dadurch gekennzeichnet, daß steigende Körpermasse mit relativer Wurfmasse positiv korreliert und mit der Entstehung einer ungewöhnlichen weiblichen Fortpflanzungsstrategie bei großen Caniden verbunden scheint. Anstelle mit zunehmender Körpermasse auch schwerere Welpen zu gebären, nimmt die Zahl der Jungen weiter zu, d.h. die Neugeborenen werden im Verhältnis zu kleineren Caniden-Spezies leichter und unentwickelter geboren. Untrennbarer Bestandteil dieses Trends zu kopfstärkeren und schwereren Würfen ist die zwangsläufig hohe postpartale Investition in den Nachwuchs, die neben der Nahrung auch männliche Helfer zu einer wichtigen Ressource für das Weibchen macht, um seine Jungen erfolgreich aufzuziehen (MOEHLMAN 1989). Überdies implizieren unentwickelter geborene Jungtiere eine verlängerte Aufzuchtspanne bei verlängerter Lernphase, was gerade im Falle sozialer Spezies nicht übersehen werden darf.

Als Folge der räumlichen Nähe steigt die Konkurrenz um begrenzte Ressourcen wie Nahrung und Reproduktionspartner. Gruppenmitglieder werden unwillkürlich zu potentiellen Konkurrenten. In sozialen Gruppen von Caniden sind diese Konkurrenten jedoch i.d.R. Verwandte mit gemeinsamen Genen.

Die Vorteile des Gruppenlebens für einen philopatrischen Nachkommen bestehen zunächst im größeren Erfolg, Beute zu überwältigen und gegen Konkurrenten zu verteidigen sowie darin, vom Schutz der Gruppe zu profitieren und die Risiken der Dispersion zu vermeiden. Darüber hinaus können soziale Erfahrungen gemacht und eventuell Teile des elterlichen Territoriums übernommen werden. Zu den Vorteilen, die den Verbleib in der Natalgruppe als ESS fördern, zählen steigende *inclusive fitness* und die Möglichkeit, Reproduktions-Status zu erreichen (EMLEN 1981 S. 219-221, VEHRENCAMP 1983). Die Nachkommen von Grauwölfen, Äthiopischen Wölfen und Afrikanischen Wildhunden verlassen tatsächlich stark verzögert oder niemals ihr Natalterritorium (LAWICK-GOODAL 1970; MECH 1970, 1990; FRAME et al. 1979, SILLERO-ZUBIRI et al. 1996).

Obwohl bislang für Rothund-Rudel keine Langzeitbeobachtungen über ihre demografische Entwicklung existieren, kann dennoch von philopatrischem Verhalten ausgegangen werden (JONSINGH 1982, FOX 1984, VENKATARAMAN 1998). Auch andere Großcaniden, die nicht in Gruppen jagen, wie beispielsweise Äthiopischer Wolf oder Koyote, bilden permanent oder temporär Gruppen aus, und philopatrische Verwandte dieser Caniden-Spezies unterstützen das Elternpaar bei der Aufzucht der Jungen (MOEHLMAN & HOFER 2001, BEKOFF & WELLS 1982, SILLERO-ZUBIRI et al. 1996).

Die Existenz kooperativer Aufzucht bei Caniden korrespondiert nach MOEHLMAN & HOFER (1997) charakteristisch mit folgenden Merkmalen des Sozialsystems :

- obligatorische Sozialgemeinschaft, der adulte Nachkommen angehören (Philopatrie)
- allopärentale Hilfe
- Reproduktions-Suppression durch das dominante Elternpaar
- Kopfstarke Würfe und wachsende Gruppengröße
- kooperative Jagd auf große Beutetiere

Alle kooperativ jagenden Canidenspezies zeichnen sich durch kooperative Aufzucht ihrer Jungen aus. Obgleich allometrische Vergleiche eine Beziehung zwischen Körpergröße, Wurfgröße und Sozialstruktur bei Caniden nahelegten (MOEHLMAN 1989), wurde von Seiten der Forschung dem weiblichen Reproduktionsverhalten als evolutionärer Triebkraft im Vergleich zum Interesse an der Jagd wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Daß kooperative Jungenaufzucht nicht an Rudeljagd gebunden sein muß, beweist der Äthiopische Wolf: Das aus verwandten Helfern bestehende Rudel zieht kooperativ die Jungen des dominanten Weibchens auf, jedoch jagt jedes Tier solitär die reichlich vorhandenen Riesenmaulwurfsratten (SILLERO-ZUBIRI & MACDONALD 1997).

Überzeugender erscheint eine kausale Beziehung zwischen Philopatrie, kopfstarken Würfen und Nahrungsökologie. Alle Caniden, die kooperativ aufziehen bzw. jagen, weisen eine hohe weibliche Investition in kopfstärke Würfe auf (MOEHLMAN 1989, MOEHLMAN & HOFER 1997). Als Beleg für die Verbindung zwischen der Nahrungsökologie (resp. kooperativer Jagd) und kopfstarken Würfen führt MOEHLMAN (1989) den Mähnenwolf (*Chrysocyon brachyurus*) an – ein Großcanide, der solitär jagt und stets kleine Würfe aufzieht.

Trotz grundsätzlicher Gemeinsamkeiten (z.B. große Würfe, allopärentales Verhalten) zeigen sich die kooperativ aufziehenden Spezies divers in Bezug auf Nahrungsökologie, Habitat, Fortpflanzungsparameter und proximate Mechanismen des Zusammenlebens. Ganz besonders wird dies in ethologischen und ökologischen Studien, die an Grauwölfen und Afrikanischen Wildhunden durchgeführt wurden, belegt (z.B. MECH 1970; ZIMEN 1971; FRAME et al. 1979; CREEL & CREEL 2002). Fehlende Erkenntnisse zu Ökologie und Sozialverhalten des Rothundes und des Waldhundes lassen jedoch bisher keine umfassende Diskussion über allgemeingültige Prinzipien der Evolution von Sozialsystemen kooperativ jagender und Junge aufziehender Caniden zu.

1.5 Ziel der Untersuchung

Für die Sozialsysteme großer Caniden, die sich durch besonders kopfstärke Würfe auszeichnen, sagen MOEHLMAN & HOFER (1997) Reproduktions-Suppression durch ein dominantes Elternpaar und alloparentale Unterstützung durch subordinate Helfer voraus. Die Nachkommen der in Sozialverbänden mit kooperativer Aufzucht und Helfersystem lebenden Caniden wandern stark verzögert oder niemals ab (MOEHLMAN & HOFER 1997). Freilandbeobachtungen bestätigten auch für den Rothund kopfstärke, permanente Sozialverbände mit mehreren Weibchen und Männchen, die kooperative Jagd und Aufzucht ermöglichen (JOHNSINGH 1982). Es können folglich neben dem Elternpaar weitere adulte Rudelmitglieder während der Paarungszeit sozio-sexuelle Beziehungen etablieren und reproduktiv aktiv sein. Unter Grauwölfen, Äthiopischen Wölfen und Afrikanischen Wildhunden kann das Bestreben des Alpha-Paares, die Reproduktion zu monopolisieren, zu heftiger intrasexueller Konkurrenz während der Paarungszeit führen.

Entsprechend den Voraussagen, die für kooperativ Junge aufziehende Caniden gemacht werden (MOEHLMAN & HOFER 1997), ist Reproduktions-Suppression daher auch als Strategie für das Elternpaar in Rothund-Rudeln zu erwarten. Reproduktionsmonopolisierung führt zu einem starken Ungleichgewicht an Fitnessgewinn zu Gunsten des dominanten Elternpaares. Die Rekrutierung von Helfern für die Aufzucht einerseits und die Reproduktions-Suppression gegenüber diesen Helfern andererseits ergeben einander widersprechende Ausgangspunkte für die Etablierung sozialer Beziehungen zwischen dominanten und subordinaten Rudelmitgliedern: Das dominante Paar sollte weitere Paarbindungen im Rudel unterdrücken, um Konkurrenz für den eigenen Nachwuchs zu verhindern, dabei jedoch gleichzeitig Konflikte mit den Helfern minimieren. Wie das dominante Paar innerhalb des Rudels die Fortpflanzung unterdrückt bzw. verhindert ist unbekannt. Sexuelle Interferenz zur Unterbindung sexueller Kontakte subordinater Rudelmitglieder sowie Infantizid an den Welpen subordinater Mütter wurden für Grauwolf und AWH bereits beschrieben (z.B. ALTMANN 1974, FRAME et al. 1979, DERIX et al. 1993, CREEL & CREEL 2002). Wie kann das Elternpaar in einem Rothund-Rudel bei gleichzeitigem Bestreben, Konflikte zu minimieren, eskalierende Partner-Konkurrenz und Verluste der begrenzten Ressourcen verhindern?

Zahlreiche Studien zur Sozialstruktur von Carnivoren beschäftigten sich mit Konkurrenzbeziehungen in den Sozialverbänden (z.B. PACKARD et al. 1985, DERIX et al. 1996, CREEL 1996, SILLERO-ZUBIRI et al. 1996, DOOLAN & MACDONALD 1997, O'RIAN et al. 2000). Wenig Gewicht wurde bisher auf die Suche nach Verhaltensmechanismen gelegt, die adaptive Signifikanz für ein Gleichgewicht zwischen Wettbewerb und Bindungstendenzen in Carnivoren-Gruppen besitzen. Wenn Konkurrenz in permanenten sozialen Gruppen unvermeidlich ist (VEHRENCAMP 1983), dann sollten auch spezifische nondispersive Mechanismen zur Konfliktlösung zu erwarten sein, welche die sozialen Beziehungen und die Gruppenkohäsion erhalten.

Die vorliegende Studie beschreibt die sozialen Kräfte eines stabilen Rothundverbandes mit dem Ziel, die Mechanismen des Zusammenlebens von in Rudeln organisierten Caniden mit Helfersystem, insbesondere jene von *Cuon*, besser zu

verstehen.

Zum Kern der Untersuchung gehört es, zwei scheinbar gegenläufigen Kräfte von Suppression und Kohäsion in der Rothundsozietät nachzuweisen und deren Einfluß auf die kooperative Aufzucht zu untersuchen. Es werden vordergründig wirkende Mechanismen der intrasexuellen Reproduktions-Suppression, die bei Caniden gewöhnlich zur Dispersion des Nachwuchses führen, erwartet. Daneben werden Kräfte vermutet, die das durch die Reproduktionsmonopolisierung hervorgerufene Ungleichgewicht kompensieren: Es sollten Verhaltensmechanismen zum Tragen kommen, die der Dispersion entgegenwirken, also die Rudelkohäsion fördern, und hierdurch die Voraussetzungen für kooperative Aufzucht schaffen.

Konkret versucht die Studie, folgende Thesen an einem Gehegerudel von Rothunden zu überprüfen:

These 1: *Philopatrische Nachkommen der Eltern stellen eine wichtige Ressource für die Aufzucht weiterer Nachkommen des dominanten Elternpaares dar. Die Duldung adulter Nachkommen im Rudel ist den Eltern von Nutzen.*

Rothunde gehören zu jenen Carnivoren, deren Nachkommen stark verzögert oder niemals abwandern. Dieses Verhalten ist typisch für Sozialverbände mit Helfersystem und kooperativer Aufzucht. Wenn Rothund-Weibchen zur Aufzucht ihrer kopfstarken Würfe von einem über das väterliche Investment hinausgehenden postpartalen Investment profitieren, dann sollte das Verhalten des Nachwuchses auch im Gehege Hinweise auf alloparentale Fürsorge, also auf einen Nutzen für die Eltern, geben. In Kapitel 6.4 wird das Verhalten der Helfer unter diesem Aspekt untersucht.

These 2: *In Gruppen von Rothunden, die ganzjährig in sozialen Verbänden leben, gemeinsam jagen und kooperativ den Nachwuchs eines dominanten Paares aufziehen, existieren spezielle Mechanismen, die einer Dispersion entgegenwirken und die Gruppenkohäsion unterstützen. Diese kohäsiven Mechanismen bilden die Voraussetzung für kooperatives Agieren und stützen letztendlich die kooperative Aufzucht.*

Kooperation setzt ereignis-kongruente Koordination von Verhalten voraus. Kapitel 5.2 untersucht Voraussetzungen und Mechanismen des Zusammenwirkens der Rudelmitglieder bei kooperativen Aktionen. Darüber hinaus wird gezeigt, daß die Effizienz kooperativen Verhaltens auf der Entscheidung des Individuums zur aktiven Übernahme bestimmter Aufgaben beruht.

Während Kapitel 5.3 der Frage nachgeht, wie Dominanzverhalten im Rothundrudel als Instrument zur Konfliktvermeidung eingesetzt wird, beschreiben die Kapitel 5.5 und 5.6 Verhaltensmechanismen, die die Kohäsion des Rudels fördern, indem sie Konflikte auf friedliche Weise beenden, soziale Bindungen festigen, Spannung abbauen sowie die Gruppe räumlich vereinen und im Verhalten koordinieren.

These 3: *Verhalten, das die Gruppenkohäsion unterstützt, ist eher eine Funktion der kooperativen Aufzucht als der kooperativen Jagd.*

Um die Bedeutung der Aufzucht des Nachwuchses für die Gruppenkohäsion zu überprüfen, wird das Sozialverhalten im Jahresverlauf untersucht. Wenn kohäsives Verhalten vorwiegend der Jagd dient, sollten dazugehörige Verhaltensmechanismen auf einer nur wenig schwankenden Ebene ganzjährig erkennbar sein. Wird jedoch vor allem

in soziale Beziehungen investiert, um einen optimalen Boden für kooperative Aufzucht zu schaffen, wäre eine saisonale Variation des Sozialverhaltens, die sich am Reproduktionszyklus des Alpha-Weibchens orientiert, vorteilhaft. Auch wenn dieser Aspekt bei allen Fragestellungen der einzelnen Kapitel wieder auftaucht, überprüft Kapitel 5.4 die Saisonalität affiliativer und agonistischer Interaktionen im Überblick.

These 4: *Der Rothund gehört zu den wenigen Caniden-Spezies mit einem außergewöhnlichen, an kooperative Aufzucht angepaßten Sozialsystem. Dieses Sozialsystem zeichnet sich gegenüber kommunal oder paarweise aufziehenden Spezies dadurch aus, daß monogame Paarbindung, Reproduktions-Suppression und alloparentale Investition in die Aufzucht existieren. Die an kooperative Aufzucht angepaßte Sozialstruktur der Rothunde entstand in enger Beziehung zur weiblichen Reproduktionsstrategie. Das dominante Weibchen zeigt eine geschlechtsspezifische Strategie zur Durchsetzung ihres Reproduktionserfolges.*

Muster der Paarbindung und ihr Einfluß auf das Reproduktions-Monopol werden in Kapitel 6.3 untersucht.

Wenn mit dem Alpha-Paar genetisch verwandte Tiere auch nach dem Erreichen ihrer Geschlechtsreife im Natalverband bleiben, stellen sie für das Alpha-Paar Konkurrenten um die Reproduktion und um Ressourcen dar. Kapitel 6.5 geht deshalb folgenden Fragen nach: Inwieweit toleriert das Alpha-Paar die Reproduktion von subordinaten Rudelmitgliedern? In welchen Verhaltensstrategien drückt sich Reproduktions-Konkurrenz aus?

Es wird erwartet, daß beide Alpha-Tiere subordinate Rudelmitglieder ihres Geschlechts reproduktiv unterdrücken und daß Verhaltensmechanismen zum Tragen kommen, die verhindern, daß sich subordinate Rudelmitglieder fortpflanzen. Ziel ist es, das Geflecht ineinandergreifender Interessen und Konflikte zu entwirren und geschlechtsspezifische Komponenten der Reproduktions-Strategien sichtbar zu machen.

Zuvor werden in Kapitel 6.2 allgemeine Reproduktionsparameter vorgestellt.

Die aus der Literatur bekannten fragmentarischen Beobachtungen und unsicheren Aussagen machten es zunächst notwendig, das Sozialverhalten des Dresdener Rudels breitgefächert zu untersuchen, um somit den Boden für die sich anschließenden Kapitel zu bereiten. Zunächst wurde allgemeinen Fragen der Sozialstruktur nachgegangen. Während Kapitel 3 ausgewählte Verhaltensweisen kurz beschreibt, faßt Kapitel 4 Qualität und Muster der sozialen Beziehungen und Prinzipien der Sozialstruktur im beobachteten Rudel zusammen.

1.6 Der Wert von Gehegebeobachtungen

In seinen Überlegungen zur Datenaufnahme für eine Verhaltensanalyse verschiedener Carnivoren-Spezies stellte BEKOFF (1989) fest, daß es unwahrscheinlich sei, daß generelle Trends, die an gefangenen Tieren aufgedeckt wurden, nicht auch auf die natürliche Population der gleichen Spezies anwendbar seien. Unterschiede der Gruppenstruktur und der räumlichen Begrenzung können beispielsweise zu Differenzen der *Frequenz* bestimmter Aktionen führen. „Die Art und Weise, wie gefangene Caniden kommunizieren, kämpfen, sich paaren, spielen oder Beute töten, ist der ihrer Artgenossen in freier Wildbahn sehr ähnlich. Aber in vielen Fällen wäre es unmöglich, derart detaillierte Informationen unter Feldbedingungen zu sammeln“ (BEKOFF 1989 S. 95). Um beispielsweise frühe ontogenetische Entwicklungsschritte bestimmter Verhaltensmuster ausfindig zu machen, bleiben die Möglichkeiten der Identifizierung sozialer Interaktionen in Gehegen die bessere Alternative. Letztendlich ist *jedes* gezeigte Verhalten auf gewisse Weise genetisch determiniert und schließlich (ultimativ) an seine Umwelt angepaßt (cf. FISCHBACHER 2002).

Zweifel am wissenschaftlichen Wert von in Gehegen gewonnenen Daten konnten inzwischen im Hinblick auf verschiedene Verhaltensweisen relativiert oder beseitigt werden (für Meerkatzen-Spezies cf. CHENEY & SEYFARTH 1990).

So belegen auch die vergleichenden Studien von AURELI (1992) zu *post-conflict*-Interaktionen an Javaneraffen (*Macaca fascicularis*), daß Gehegehaltung die Verhaltensstrategien nach Konflikt-Ereignissen nicht verändert und daß *post conflict*-Verhalten für die Regulierung agonistischer Konflikte in Gehegen und im Freiland die gleiche Relevanz für die Sozialgemeinschaft besitzt.

Hinsichtlich der Bemühungen um Erkenntniszuwachs zum Sozialverhalten des Rothundes müssen ganz besondere Schwierigkeiten überwunden werden: Zwar resultiert das gegenwärtige Wissen zur Biologie von *Cuon* aus Freilandbeobachtungen, doch anders als für Grauwolf, Afrikanischen Wildhund oder Goldschakal liegen für den Rothund keine systematischen bzw. Langzeit-Beobachtungen zum Sozialverhalten vor – weder aus dem Freiland noch aus Gehegen.

Im natürlichen Habitat führen Rothunde ein extrem zurückgezogenes und scheues Leben. Mit auffallender Betonung berichten Feldbeobachter übereinstimmend von außergewöhnlich guten Sinnesleistungen der Rothunde, von ihrer sprichwörtlichen „Schlauheit“ und der Fähigkeit, sich unbemerkt im Gelände zu bewegen und unauffindbar zu verstecken (FOX 1984). Die Undurchdringlichkeit des Dschungels, die Unübersichtlichkeit ihres gesamten Lebensraumes und plötzlich einsetzende Migrationen erschweren systematische Untersuchungen im Freiland ungemein.

Eine tragfähige Überprüfung von Ergebnissen und Hypothesen aus Freilandstudien, aber auch die Beantwortung offener Fragen ist durch Langzeitstudien in Gehegen möglich, die auf der Kenntnis der Verwandtschaftsbeziehungen unter den Gruppenmitgliedern und ihrer individuellen Unterscheidung beruhen. Es ist nicht zu erwarten, daß diese Voraussetzungen unter Freilandbedingungen je erfüllt werden könnten.

Die vergleichsweise einfache individuelle Unterscheidung der Gruppenmitglieder und die Übersichtlichkeit des Terrains auch in einem vielfältig strukturierten Zoo-Gehege lassen eine beinahe lückenlose Beobachtung wichtiger Phasen im Leben eines

Rudels zu. Wesentlich klarer als unter den schwierigen Verhältnissen des natürlichen Habitats werden beispielsweise Einzelheiten der Kommunikation erkannt. Die wichtigste Voraussetzung für eine derartige Studie stellt jedoch ein stabiles Rudel in einer Umgebung dar, die diesem scheuen Caniden entspanntes Interagieren gestattet.

Die Gründe, die geplante Studie gerade am Dresdener Rudel durchzuführen, lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Das Rudel wurde lediglich in seltenen Ausnahmefällen durch Eingriffe von außen gestört.
- Es bestanden exzellente Beobachtungsmöglichkeiten in einem gut überschaubaren Gehege. Durch Positionsänderung des Beobachters ließen sich auch gedeckte Bereiche kontrollieren.
- Das Rudel brachte dem Pfleger volles Vertrauen entgegen und zeigte kein Fluchtverhalten. Die Gewöhnung des Rudels an den Beobachter verlief deshalb optimal.
- Die verwandtschaftlichen Beziehungen aller Rudelmitglieder waren bekannt, und sie konnten mit hoher Sicherheit individuell unterschieden werden.
- Nach vorbereitenden Beobachtungen in den ersten Jahren (ab 1995) konnte davon ausgegangen werden, daß das Rudel über mehrere Jahre stabil bleiben und sich reproduzieren würde.
- In ein und demselben Rudel, unter gleichen Bedingungen, konnte das Sozialverhalten zweier Alpha-Weibchen und von zwei Alpha-Männchen verglichen werden.
- Es war möglich, die Entwicklung der Nachkommen mehrerer Würfe (seit 1998) zu verfolgen. Das hatte zur Folge, daß ein Rudel studiert werden konnte, dem *mehrere* fortpflanzungsfähige Weibchen angehörten.
- Der Beobachter war und ist Mitarbeiter des Dresdener Zoos. Dadurch waren kontinuierliche Beobachtungen über Jahre hinweg möglich.

2. MATERIAL UND METHODE

2.1 Das Rothund-Rudel des Zoo Dresden

2.1.1 Herkunft und Entwicklung des Rudels

Die Untersuchung erfolgte an der Rothund-Gruppe des Zoo Dresden. Die Gründertiere dieses Rudels trafen am 23.12.1994 aus dem Assiniboine Park Zoo, Winnipeg/ Kanada, kommend in Dresden ein. Die Gruppe, als *Cuon alpinus lepturus* (Chinesische oder Kiangsi-Rothunde) ausgewiesen, bestand aus 2,1 Geschwistern (geboren am 14.3.1994), die bei ihrer Ankunft neun Monate alt waren, und einem zweiten, siebenjährigen Weibchen (geboren am 21.8.1987), das sich in Winnipeg bereits als Helfer bei der Aufzucht beteiligt, selbst aber noch keine Jungen geboren hatte. Die Vorfahren dieser Rothunde stammen aus dem Zoo Sydney/ Australien. Alle in Dresden gehaltenen Rothunde wurden in menschlicher Obhut geboren.

Name	Sex	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
Wen	F			d63						
Rcd	M							d28.8		
Ing	M						d29.2			
Bbb	F									
	M				*16.4	d14.4				
	M				*16.4	d14.4				
Fer	M				*16.4		d25.7			
Mhh	M				*16.4					
Hrr	M				*16.4					
Rcd	M				*16.4					
Mnn	M					*6.5	d25.7			
Eni	F					*6.5			d5.12	
Wen	F					*6.5			d5.12	
Rnn	M					*6.5				
	F						*25. d4.10			
Fra	F						*25.			
Fab	M						*25.			
Fal	M						*25.			
Bil	F								*25.4	
Jac	M								*25.4	
San	M									*25.4
Mir	F									*25.4

Tab. 2.1-1: Chronologie der Rudelzusammensetzung. Nachkommen, die nicht das Juvenilen-Alter erreichten, sind nicht mit aufgeführt. (* = Geburt; d = Verlassen des Rudels durch Tod oder Abgabe.)

Die Zusammenführung einen Tag nach der Ankunft verlief harmonisch, und Wendy (Wen), das ältere Weibchen, wurde als Rudelführer von den subadulten Wurfgeschwistern akzeptiert.

Im Verlauf der neun Jahre dauernden Beobachtung des Rudels veränderten sich nicht nur seine Größe und Zusammensetzung, sondern es fanden auch Wechsel an der Spitze des Rudels statt. So war es möglich, im gleichen Gehege das Sozialverhalten in einem Rudel mit wechselnden Alpha-Tieren zu beobachten. Bis 1997 führte das Paar Red und Wen das Rudel an. Bab ersetzte anschließend Wen. Als Alphapaar agierten somit Geschwister. Im Sommer 2001 wurde der Alpha-Rüde Red von seinem Sohn Her abgelöst.

Am 15. Februar 1997 wurden die Reste eines Fötus gefunden, der von Wen stammte. Wenige Tage später mußte an ihr eine Uterusextraktion vorgenommen werden, in deren Folge sie ihre Alpha-Position an das jüngere Weibchen Babe (Bab) verlor. Das Männchen Red, das die männliche Alpha-Position neben Wen innehatte, veränderte seinen Status neben der neuen Alpha-Fähe nicht. Nachdem Wen am 6. März 1997 auf Grund von Nierenversagen Sterbehilfe erhalten hatte, bestand das Rudel nur noch aus 2,1 Geschwistern. Am 16. April 1998 brachte Bab, die Alpha-Fähe, einen Wurf von mindestens 5,2 Welpen zur Welt, von denen 5,1 aufkamen und 4,0 als Helfer im Rudel verblieben. Seit 1998 erfolgte in jedem Frühjahr eine Geburt durch die Alpha-Fähe. Bis zum Ende der Untersuchung blieb dieses Weibchen in dieser Position, während Red, der Alpha-Rüde, auf Grund von Krankheit und körperlicher Schwäche im Spätsommer 2001 seinen Rang an den Sohn Her verlor.

Die Rudelzusammensetzung während der verschiedenen Beobachtungszeiten geht aus Tab. 2.1-1 hervor. Seit der Paarungsphase 1996/97 bestand das Rudel stets aus einem fest etablierten Alpha-Paar (ab 1997 Bab und Red, ab 2001 Bab und Her), und seit 1999 gehören ihm ständig verwandte Helfer an.

Als ein *Rudel* bezeichnete FOX (1984) die Fortpflanzungs- und Jagdeinheit des Rothundes. Die Größe des Dresdener Rudels (4 – 14 Tiere) glich jener für das indische Freiland beschriebenen (z.B. JOHNSINGH 1982).

Zur Zeit der letzten Beobachtungen Anfang 2004 setzte sich das Rudel aus folgenden zwölf Mitgliedern zusammen:

- Babe (geb. 14.3.1994), Alpha-Fähe
- Herkules (geb. 16.4.1998), Alpha-Rüde, Sohn von Babe und Red
- Rodrigo (geb. 16.4.1998), Sohn von Babe und Red
- Mahagoni (geb. 16.4.1998), Sohn von Babe und Red
- Ramon (geb. 6.5.1999), Sohn von Babe und Red
- Falko (geb. 2.5.2000), Sohn von Babe und Red
- Fabian (geb. 2.5.2000), Sohn von Babe und Red
- Fränze (geb. 2.5.2000), Tochter von Babe und Red
- Jack (geb. 25.4.2002), Sohn von Babe und Herkules
- Billi (geb. 25.4.2002), Tochter von Babe und Herkules
- Maria (geb. 25.4.2003), Tochter von Babe und Herkules
- Santos (geb. 25.4.2003), Sohn von Babe und Herkules

2.1.2 Verwandtschaft zwischen den Rudelmitgliedern

Nachdem die Fähe Wen 1997 gestorben war, bestand das Rudel in den folgenden Jahren ausschließlich aus eng miteinander verwandten Mitgliedern. Geschwisterverwandtschaft, Mutter-Sohn-Verwandtschaft usw. hatten jedoch keinen erkennbaren Einfluß auf den sozialen Rang und die daraus resultierenden sozialen Beziehungen. Obwohl Her und Mah Wurfgeschwister waren, fanden zwischen beiden heftige Rankämpfe statt. Das Dominanzverhalten zwischen den Rudelmitgliedern ließ gleichfalls keine Rückschlüsse auf Verwandtschaftsverhältnisse zu. Obwohl Red als Alpha-Rüde bis 2002 der alleinige Vater aller Helfer im Rudel blieb, wurde er von seinen Söhnen aus seiner Alpha-Position verdrängt, als er im Jahr 2001 körperliche Schwäche erkennen ließ.

Natale Philopatrie für beide Geschlechter gilt als gewöhnliches Merkmal der sozialen Organisation verschiedener Caniden-Spezies mit Helfersystem. Infolgedessen ereignet sich auch natürliche Inzucht, die durch zahlreiche Freilandbeobachtungen belegt werden kann:

REICH (1981, zit. in SILLERO-ZUBIRI et al. 1996) berichtete von Vater-Tochter- und Bruder-Schwester-Inzucht bei AWH.

Inzest in Rudeln von Grauwölfen ist regional eine häufig auftretende Fortpflanzungskonstellation, wenn die Möglichkeiten der Partnerwahl reduziert sind (PACKARD 2003). In einem Rudel arktischer Wölfe reproduzierte die Tochter mit ihrem Vater, während die Mutter, die ihre Alphaposition an die Tochter verloren hatte, noch im Rudel lebte (MECH 1995 zit. in Packard 2003). Die Mutter war physiologisch allerdings weiterhin in der Lage zu reproduzieren.

In mehreren Rudeln des Äthiopischen Wolfes bestanden die Alpha-Paare bzw. sich reproduzierenden Paare aus Vater-Tochter-, Mutter-Sohn- oder Geschwister-Paaren (SILLERO-ZUBIRI et al. 1996).

BEKOFF & WELLS (1982) berichteten von einer Rudelgründung durch Mutter und Sohn bei Koyoten (*Canis latrans*). Während ihrer Langzeitbeobachtungen stellten BEKOFF & WELLS fest, daß sich das Helfer-Verhalten gegenüber dem Zuchtpaar nicht änderte, gleichgültig, ob Verwandtschaft vorlag oder ob eines der Alpha-Tiere gerade erst immigriert war. Die Versorgung und Verteidigung von Voll- oder Halbgeschwistern durch die Helfer wies keinerlei Unterschiede auf.

Auch bei AWH können Immigranten zu Alpha-Tieren aufsteigen und sind dann mit den residenten Helfern nicht verwandt. MALCOLM (1979, zit. in BEKOFF & WELLS 1982) stellte insgesamt nur sehr geringe Beziehungen zwischen dem individuellen Helfer-Beitrag zur Aufzucht und der genetischen Verwandtschaft zu den Jungen fest. Es scheint so, als ob der Verwandtschaftsgrad keinen oder nur vernachlässigbaren Einfluß auf die Beziehungen zwischen Helfern und Alpha-Tieren sowie zwischen Helfern und folgendem Nachwuchs hat.

Bei der Interpretation der Verhaltensbeobachtungen der vorliegenden Untersuchung spielten daher die Verwandtschaftsverhältnisse im Rudel eine untergeordnete Rolle.

2.1.3 Habitus und Identifikation der Tiere

Besonders im Sommerhaar war eine scharfe Trennung zwischen den weißen Abzeichen und dem Rotbraun der Körperoberseite auffällig. Neben dieser Färbung tauchten

innerhalb eines Wurfes auch dunkler pigmentierte und weniger kontrastreich gefärbte Individuen auf.

Bereits im August beginnt die Bildung des üppigen Winterhaarkleids, das erst im Juni des folgenden Jahres vollständig abgelegt ist. Leithaare am Schwanzende erreichen bis 15 cm, am Hals 9-10 cm und auf Kruppe und Schulter 5-7 cm Länge. Ausgewachsene Rüden wogen im Winter bei normalem Ernährungszustand 22 und 24 kg, die Fähe Wendy 13,2 kg, Welpen eines 7-köpfigen Wurfes erreichten im Alter von 8 Wochen 2,6 bis 3,9 kg (Mittelwert 3,3 kg; $S = 0,49$ kg). 13 fünf Tage alte Welpen wogen 306 bis 438 g (Mittelwert 374 g; $S = 38,7$ g).

Zur Unterscheidung der einzelnen Rudelmitglieder konnten relativ konstante (z.B. Figur, charakteristischer Gang) und saisonal wechselnde (z.B. Färbung, Schwanzform) Merkmale herangezogen werden. Neben diesen Merkmalen lassen sich die meisten Rothunde mehr oder weniger gut an ihrer Schwanzstärke und -farbe, an individueller Mimik, individueller Körperhaltung (Habitus) und individuellem Gang erkennen.

2.1.4 Altersklassifizierung

Auf der Basis folgender äußerer Merkmale und Verhaltensweisen wurden die Tiere in vier Altersklassen aufgeteilt:

- *infantil*: Bis Ende des dritten Lebensmonats, wenn die Milchnahrung eine vernachlässigbare Größe erreicht hat. Freilebende Rudel verlassen jetzt das Wurflager.
- *juvenil*: Vom 4. bis etwa zu Beginn des 9. Lebensmonats; noch deutlich kleiner als Adulte. Werden bis zu diesem Zeitpunkt als Jungtiere oder Welpen bezeichnet.
- *subadult*: Ab neuntem Lebensmonat, wenn erste Kopulationen stattfinden können, bis zu Beginn des zweiten Winters (etwa 20. Monat), wenn die körperliche Entwicklung nahezu abgeschlossen ist. Der Begriff „Jährling“, der auch in der Canidenliteratur zu finden ist (z.B. PACKARD et al. 1985), beinhaltet das zweite Lebensjahr.
- *adult*: Beide Geschlechter sind während der zweiten Paarungssaison fortpflanzungsfähig (20. - 22. Monat). Die körperliche Entwicklung ist mit Ende des zweiten Lebensjahres nahezu abgeschlossen.

2.1.5 Haltungsbedingungen und Gehegenutzung

Die Innenunterkunft liegt in einem separaten Haus und besteht aus einem Raum von 40 qm, der über eine große Glasscheibe für Besucher einsehbar ist, und aus weiteren fünf kleinen Käfigen (je 8,4 qm), die alle über Schieberöffnungen untereinander verbunden sind. Im großen Innenkäfig befinden sich zwei Holzkisten mit einfachem Eingang (Maße: 130x80x50 cm). Eine dritte ebensolche Kiste ist in einen Hügel des Außengeheges eingebaut (vor dem zweiten Wurf wurde eine weitere Wurfkiste im Außengehege installiert). Das vollständig auf Naturboden angelegte, hügelige, etwa 1.120 qm große Außengehege wird vom Gebäude der Innenunterkunft und einem 225 cm hohen Gitterzaun begrenzt, auf dessen Oberkante und in 50 cm Bodenabstand an der

Innenseite jeweils ein E-Draht verläuft. Der Boden ist mit Gras und einigen Bäumen bewachsen. In Nähe der Gehegeperipherie liegen oder stehen große, zurechtgesägte Baumstämme, die den Wildhunden als Beobachtungsplätze dienen. Der Gehegezaun steht auf einem Streifenfundament von 120 cm Tiefe, dem sich nach außen, zur Besucherseite, eine 150 cm breite Vorpflanzung anschließt. Seit seiner Ankunft in Dresden lebt das Rudel in dieser Unterkunft.

Das Rudel hat ständig freie Wahl zwischen Innenunterkunft und Außengehege. Das Außengehege wird deutlich bevorzugt. An seiner östlichen Seite schließt sich ein Takin-Gehege (*Budorcas taxicolor*) an, das optisch durch eine übermannshohe Zwischenpflanzung abgetrennt ist. Die drei anderen Seiten bieten den Besuchern mehr oder weniger gute Einblicke in das Gehege.

Während der Welpenaufzucht finden täglich zwei Fütterungen statt. Davon abgesehen, wird gewöhnlich einmal am Tag gefüttert. Das Futter besteht aus Rindfleischportionen und/oder frishtoten oder aufgetauten Ganzkörpern (Meerschweinchen, Kaninchen). Mitunter werden im Zoo anfallende frische Kadaver von Huftieren verfüttert. Die Reinigung des Außengeheges erfolgt annähernd täglich gegen acht Uhr, ohne daß das Rudel abgesperrt wird. Bei diesen Routinearbeiten betritt, um das Rudel nicht in Panik zu versetzen, stets nur *eine* Person das Gehege.

Die gesamte Gehegefläche wird von den Rothunden vollständig und bis in den letzten Winkel genutzt. Es existiert ein starkes Bedürfnis, die Umgebung von erhöhten Ruhe- bzw. Beobachtungsplätzen aus zu kontrollieren.

2.1.6 Tagesrhythmus

Das Dresdener Rudel ist generell tagaktiv, weist aber einen polyphasischen Aktivitätsrhythmus mit zwei Hauptaktivitätszeiten am Morgen und gegen Abend auf. Während dieser Phasen finden die meisten Aktivitäten und Sozialkontakte statt.

Dieses Verhalten deckt sich mit dem in Indien beobachteten (z.B. DAVIDAR 1975, JOHNSINGH 1982, FOX 1984).

Während seiner Aktivitätsphasen widmet das Dresdner Rudel der gemeinsamen Exploration des Geheges und der Beobachtung der Umgebung besondere Aufmerksamkeit. Darüber hinaus finden in dieser Zeit die meisten Sozialkontakte statt. Besonders während der Fortpflanzungssaison stellt sich am Abend ein starker Anstieg soziopositiver und agonistischer Interaktionen ein. In dieser Zeit treten in hellen Nächten Aktivitäten bis nach Mitternacht auf. Davon abgesehen, wurden die Rothunde nachts ruhend angetroffen.

Die Bereitschaft zu Flucht, Warnen und Verteidigung ist besonders in den Hauptaktivitätszeiten stark, während der Mitte des Tages indessen weniger deutlich ausgeprägt. Von diesen Aktivitäten abgesehen, wird die Tagesmitte vor allem mit Dösen, Komfortverhalten, Futterverstecken und Beobachtungen aus dem Gehege hinaus verbracht. Im allgemeinen liegt ein Bestreben vor, sich zurückzuziehen, ohne den Überblick über das Terrain zu verlieren. Generell richten die Rothunde ihre Aufmerksamkeit während des laufenden Zoobetriebes, zwischen 7.30 und 16 Uhr, verstärkt nach außen, jedoch *nach* 16 Uhr eher nach innen auf soziale Vorgänge in der Gruppe.

2.2 Methode

2.2.1 Vorbereitende Beobachtungen zum Sozialverhalten

Die gezielte und regelmäßige Beobachtung zum Erfassen grundlegender Merkmale des Sozialverhaltens begann im November 1995. Zunächst handelte es sich um vorbereitende Verhaltensbeobachtungen, deren Ziel es war, im beobachteten Verhalten bestimmte Elemente abzugrenzen und sich ihrer Bindung an bestimmte Situationen und Funktionen klar zu werden. Als nächster Schritt sollte mit Hilfe der erworbenen Kenntnisse die soziale Hierarchie im Rudel untersucht werden. Diese Phase war 1999 abgeschlossen. Ab April 2001 begann die *quantitative* Datenaufnahme.

Regelmäßige Beobachtungen fanden zu den diurnalen Hauptaktivitätszeiten des Rudels statt, zwischen 6.30 und 9 Uhr sowie 16 und 20 Uhr. Eine Verschiebung in Richtung Tagesmitte machte sich während der kürzesten Tage des Jahres notwendig.

Die Beobachtungszeitspannen wurden über den gesamten Beobachtungszeitraum hinweg eingehalten. In Zeiten besonderer Aktivitäten des Rudels (z.B. Östrus, Welpenaufzucht) wurde annähernd täglich aufgezeichnet, sporadische Beobachtungen fanden auch zu allen übrigen Tagesstunden statt. In jedem Beobachtungsjahr gab es zwei bis drei längere Aufzeichnungspausen, die drei Wochen nie überstiegen.

Ein Ethogramm für *Cuon* liegt bislang nicht vor. Die Interpretation der Verhaltensbeobachtungen baute zunächst auf den Kenntnissen auf, die bei der Haltung anderer Wildcaniden (Grauwolf, Goldschakal, Mähnenwolf) im Zoo Dresden erworben wurden. Das umfangreiche und oft nur dezent eingesetzte Ausdrucksverhalten der Rothunde konnte darüberhinaus nur noch mit den unvollständigen Aufzählungen von JOHNSINGH (1982) und FOX (1984) verglichen werden.

Dort, wo es offensichtliche Homologien zu Grauwolf und AWH gab, wurden geläufige Bezeichnungen übernommen. Andere Verhaltensweisen wurden neu benannt (s. Kap. 3). Es ist nicht Ziel dieser Untersuchung, ein Ethogramm des Rothundes aufzustellen. Kapitel 3 enthält deshalb lediglich Beschreibungen des für die Ergebnisdarstellung wichtigen oder des bislang unbekannten Verhaltens.

Die Datenerhebung von November 1995 bis Februar 2001 erfolgte vorwiegend nach der *Ad-Libitum-Sampling* Methode (ALTMANN 1974), wobei kontinuierliche Niederschriften mit Hilfe eines Kürzelsystems angefertigt wurden.

Für die Untersuchung ausgewählter Verhaltensweisen (z.B. Imponierverhalten, Kopulation) wurden die *Sequenze-Sampling*- und die *All-Occurence-Sampling*-Methode (ALTMANN 1974) angewandt.

2.2.2 Datenaufnahme mit Hilfe der Scan Sampling-Methode

Um die Hypothesen zur vorliegende Untersuchung quantitativ zu prüfen, wurden von April 2001 bis Februar 2004 bestimmte Verhaltensweisen quantitativ mit Hilfe von *Scan-Sampling*-Protokollen (sensu MARTIN & BATESON 1986) erfaßt. Ähnlich anderen Carnivoren ist der Tagesablauf rudeljagender Caniden von langen Ruhephasen und vergleichsweise kurzen Aktivitätszeiten gekennzeichnet (z.B. VENKATARAMAN 1998,

CREEL & CREEL 2002). Erwartungsgemäß ruhte das beobachtete Rudel regelmäßig während der Tagesmitte, so daß die Frequenzen sozialer Interaktionen dann bei Null lagen. Die Datenerfassung für eine quantitative Auswertung beschränkte sich deshalb auf die Hauptaktivitätszeiten, in denen alle Rudelmitglieder sichtbar waren. Interaktionsraten basieren daher auf den aktiven Stunden des Tages (cf. z.B. CREEL & CREEL 2002 für AWH).

Da die Untersuchungen der ersten Jahre gezeigt hatten, daß das Sozialverhalten des Rudels einer bestimmten jahresrhythmischen Dynamik unterliegt, die in Beziehung zur Reproduktion zu stehen scheint, wurden die Beobachtungen in Anlehnung an diesen Rhythmus in Blöcke geteilt und bestimmten Phasen zugeordnet:

- Phase 1: Paarungsphase. Sie umfaßt die Zeit von Proöstrus und Östrus der Fähen von Mitte November bis Ende Februar.
- Phase 2: Aufzuchtphase. Sie umfaßt die Zeit zunehmender Einstimmung des Rudels auf Geburt und Aufzucht ab der zweiten Hälfte der Gravidität bis in die 11. Aufzuchtwoche. Die Ausdehnung der Phase 2 bis zum 75. Aufzuchttag orientiert sich an der sog. *denning period* (Bau-Periode) des Freilandes. Um den 70. bis 75. Tag verlassen indische Rudel (JOHNSINGH 1982) gemeinsam mit den Welpen erstmals das Höhlenareal, um nicht wieder zurückzukehren. Die Rudel geben ihre Seßhaftigkeit auf, und der Übergang zur Aufnahme fester Nahrung ist bei den Welpen abgeschlossen. Bei der zeitlichen Begrenzung der Phase 2 wurde davon ausgegangen, daß im Freiland mit dem Verlassen des Aufzuchtareals und dem Abschluß der Seßhaftigkeit die Aufzucht im engeren Sinne und die Laktationsphase beendet sind. Als ein glücklicher Zufall bei der Überprüfung des Einflusses der Welpen auf kohäsionsfördernde Verhaltensmechanismen erwies sich der frühe Abbruch der Aufzucht im Jahre 2001. Damit war es möglich, „Aufzuchtphasen“ *mit* und *ohne* Nachwuchs innerhalb der untersuchten Rothundgruppe zu vergleichen.
- Phase 3: Nach der Aufzucht. Sie schließt sich unmittelbar an die Aufzuchtphase im engern Sinn an. Sie umfaßt die Zeit von Ende Juli bis Ende September.

2.2.3 Auswertung der Daten

Jedes beobachtete Verhalten wurde im jeweiligen *Scan* wie ein Ereignis registriert. Das betraf auch alle Verhaltensweisen, die einen *Zustand* kennzeichneten (z.B. Allogrooming, Wachehalten, Körperkontakt).

Bestimmte *Ereignisse*, die nur einmal stattfanden, sich jedoch über mehrere *Scans* erstreckten, wurden für die quantitative Auswertung nur einmal gezählt. Dazu gehörten:

- Meet-Zeremonie
- alle Formen des Grüßens und aktive Submission
- alle aggressiven Interaktionen

Fand beispielsweise eine aggressive Verfolgung über mehrere *Scans* statt, blieb es bei *einer* Registrierung für die Auswertung. Dagegen wurden anhaltende Körperkontakte nicht nur in jedem *Scan* von neuem registriert sondern in der Auswertung auch entsprechend gezählt.

Jedes an einer dyadischen IA beteiligte Individuum wurde einmal registriert. Anders erfolgte die Auswertung von IA, an denen mehr als zwei Tiere gleichzeitig beteiligt waren (erweiterte Begrüßung und Meet-Zeremonie): Jedes teilnehmende Individuum bzw. jede vom Beobachter „isolierte“ Dyade wurde einmal gezählt, unabhängig davon, wie lange die Aktion dauerte. Kamen z.B. vier Individuen während eines erweiterten Begrüßungsrituals zusammen, entstanden sechs Dyaden. Bei aktiver Teilnahme aller vier Tiere konnten 12 soziopositive Kontakte registriert werden: pro Teilnehmer drei. Auch wenn sich die erweiterte Begrüßung über zwei *Scans* erstreckte und mehrmals wechselseitig freundliche Kontakte zwischen zwei Tieren ausgetauscht wurden, blieb es bei 12 soziopositiven Kontakten in der Auswertung.

Grooming-Interaktionen flossen nur dann in die Auswertung ein, wenn sie dyadisch und außerhalb von erweiterter Begrüßung und Meet-Zeremonie auftraten. Die einzelnen Dyaden innerhalb der Gruppen-Zeremonien waren nicht sicher einzelnen Individuen zuzuordnen, außerdem werden Grooming-Aktivitäten als obligatorisch für diese Verhaltensweisen betrachtet (s. Kap. 5.2.2 und 5.5.1).

Da es sich beim *Scan-Sampling* um eine Moment-Aufzeichnung in 1-min-Intervallen handelt (*Instantaneous Sampling*), also nicht um ein exaktes *Continuous Recording* (sensu MARTIN & BATESON 1986), beziehen sich Angaben zu Frequenzen von Verhaltensweisen immer auf die Anzahl der zugrunde liegenden *Scans*. Der Vergleich von IA pro Tier und Stunde bezieht sich deshalb auf 60 Scans und nicht auf die wirkliche (kontinuierliche) Zeit von 60 min.

Da von Jahr zu Jahr (*Scan-Sampling* von 2001 bis 2004) die gleiche Beobachtungszeit und -methode angewandt wurden, waren Frequenzen und absolute Häufigkeiten von Gruppenereignissen gut zwischen den Beobachtungsblöcken und Klassen vergleichbar. Für diese Vergleiche wurden die registrierten Verhaltensweisen in drei Gruppen zusammengefaßt: aggressive IA, aktive Submission, soziopositive IA. Kontakte mit infantilen und juvenilen Tieren blieben bei der Auswertung, wenn nicht anders angegeben, unberücksichtigt.

Aggressive Interaktionen

- Alle Körpersignale des Imponierens inkl. Vorderbein-Stemmen. Nicht gezählt wurde ungerichtetes Imponieren, beispielsweise bei Appell oder während der meet-Zeremonie.
- Knurren, Beißintention, Drohstarren, Rempeln, Verdrängen, Schlagintention
- Beißen, Verfolgen, Vorderbeinschlag, Vorderbeinstemmen auf den Am-Boden-Liegenden

Aktive Submission

- alle Formen aktiver Submission wie Grüßen, vorbeugende Beschwichtigung und Betteln
- Submission als Reaktion auf Appell

Soziopositive Interaktionen:

Alle Verhaltensweisen, die submissive Elemente aufweisen und nicht als Reaktion auf Imponieren oder andere aggressive Signale ausgeführt wurden. Dazu gehören:

- Verhaltensweisen, die unter aktive Submission zusammengefaßt sind

- Körperkontakt (aber nicht im Zusammenhang mit Nahrungsaufnahme und Reproduktionsverhalten)
- soziales Grooming
- wechselseitiges Grüßen
- erweitertes Begrüßungsritual
- Meet-Zeremonie

2.2.4 Statistische Datenauswertung

Schwerpunkte der Datenauswertung liegen neben den Veränderungen des Sozialverhaltens von Phase zu Phase (s. 2.2.2) besonderes auf Differenzen zwischen Individuen, Altersklassen und Geschlechtsklassen.

Beziehungen zwischen einzelnen Variablen wurden mit Hilfe des Spearman-Rang-Koeffizienten dargestellt.

Statistische Überprüfungen erfolgten mit Hilfe nonparametrischer Tests für den Vergleich zweier Stichproben (Chi-Quadrat-Test, Fisher-Test, Mann-Whitney U-Test), mit dem Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest als Einstichprobentest sowie mit dem t-Test nach STUDENT als parametrischen Test bei gegebener Normalverteilung. In der Durchführung der Testverfahren wurde sich nach Angaben aus CLAUB & EBNER (1989) und LAMPRECHT (1992) gerichtet.

Als Signifikanzniveau wurde eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,05$ festgelegt.

Für die statistische Auswertung und die Erstellung von Diagrammen kam das Programm MS EXCEL zum Einsatz.

Auf Grund kleiner Ausgangsstichproben (z.B. subadulte weibliche Helfer) wurde in diesen Fällen auf eine statistische Auswertung für bestimmte Altersklassen verzichtet, so daß eine Reihe von Hypothesen statistisch nicht absicherbar blieben. Um Trends erkennbar zu machen, fand für einige dieser Hypothesen dennoch eine statistische Überprüfung statt.

3. BESCHREIBUNG SOZIALER VERHALTENSWEISEN

Das folgende Kapitel stellt Verhaltensweisen vor, die für die Datenaufnahme und Fragestellung relevant sowie für das Verständnis der Ergebnisdarstellung notwendig sind. Hier nicht beschriebenes Verhalten aus den Funktionskreisen Schutzverhalten, sexuelle Interferenz und Welpenpflege wird in Verbindung mit der Ergebnisdarstellung vorgestellt.

Wenn möglich, erfolgte die Bezeichnung des Verhaltens mit geläufigen Begriffen des homologen Verhaltens anderer Caniden. Verhaltensweisen, für die keine bekannte Homologie vorlag, wurden neu benannt. Hinter der deutschen Bezeichnung finden sich in Klammern geläufigere Äquivalente aus dem Englischen. Ein Buchstabe in Klammern hinter der Bezeichnung des Verhaltens gibt wichtige Quellen für den Begriff des beschriebenen Verhaltens an:

- (C) = CREEL & CREEL (2002, AWH)
- (F) = FOX (1971, Grauwolf, Koyote, Schakale)
- (K) = KINGDON (1977, AWH)
- (N&B) = Nel & Bester (1983, Löffelhund)
- (S) = Schenkel (1947, Grauwolf)
- (T) = TEMBROCK (1957, Rotfuchs)
- (Z) = ZIMEN (1971, Grauwolf)

3.1 Neutrale Interaktionen

3.1.1 Schnauzenkontakt und Ins-Fell-Stoßen (Z)

Das Tier berührt mit seiner Nase die entsprechende Körperregion oder die Nase. Es bleibt einige Millimeter von der zu prüfenden Oberfläche entfernt, um Gerüche aufzunehmen. Oft wird die betreffende Region beleckt. Am häufigsten werden Schnauzen- und Anogenitalregion inspiziert. Zeigt der Akteur submissive Signale und stubst im Schnauzenbereich und/oder zeigt der Rezipient Imponiersignale, handelt es sich um eine Grußgeste.

Kontext:

Findet bei der ersten Kontaktaufnahme statt, bevor weitere Interaktionen folgen. Es ist eine bedeutende Möglichkeit des aktiven Informationsgewinns über die Gruppenmitglieder.

3.1.2 Zurückblicken

Der Akteur läuft in eine bestimmte Richtung, wobei er ein anderes Tier hinter sich läßt. Er stoppt und blickt sich nach dem zurückgelassenen Tier um. Dabei kann leises, einsilbiges Winseln emittiert werden.

Kontext:

- (1) Es wird einem Partner signalisiert, daß ein Aufenthaltsareal gewechselt wird. Die Aufforderung zum Folgen ist eventuell eingeschlossen.
- (2) Der Akteur lenkt die Aufmerksamkeit anderer auf sich und sein nachfolgendes

Verhalten. Die Alpha-Fähe zeigte dieses Verhalten gegenüber dem Alpha-Rüden vor der *Raised Leg Urination*.

3.1.3 Folgen (Z)

Ein Tier oder mehrere laufen einem Tier oder mehreren nach, ohne sie zu jagen. Häufig treten dabei Körperkontakte auf.

Kontext:

- (1) Tritt beim Wechsel von Inaktivität zu Aktivität, der meist mit Explorationsverhalten beginnt, auf. Das Verhalten überträgt sich auf andere Gruppenmitglieder (*mood synchronisation*). Es besteht die Appetenz, in der Gruppe zu agieren.
- (2) Tritt bei Unruhe, Aufregung oder Angst bestimmter Tiere auf.

3.2 Soziopositive Interaktionen

3.2.1 Aufenthalt in Reichweite

Ein Tier sitzt, steht oder liegt so weit vom anderen entfernt, daß es Kontakt mit seiner Nase oder den Gliedmaßen aufnehmen könnte (Foto 3.2-1).

3.2.2 Körperkontakt

Mehrere Tiere sitzen, stehen, liegen oder laufen mit Körperkontakt (s. 3.2.12 Allomarkieren als besondere Form des Körperkontaktes).

3.2.3 Fell-Lecken, Beknabbern, *social grooming*, *allogrooming*

Dem Partner wird ein bestimmtes Areal des Körpers geleckt und/oder mit den Incisivi beknabbert. Gesicht und Hals sind die bevorzugten Areale.

Kontext:

- (1) Bei längerem Aufenthalt in Kontakt
- (2) Wundpflege nach Verletzungen
- (3) Typisches Verhalten bei kohäsiven Ritualen wie erweitertes Begrüßungsritual und Meet-Zeremonie (3.2.7 und 3.2.8)



Foto 3.2-1: Aufenthalt in Reichweite: Rod streckt sich neben Mah (August 1999).



Foto 3.2-2: Aktive Submission bzw. Grüßen: Her und Fer stoßen und lecken die Lippen des Alpha-Rüden Red (September 1999).



Foto 3.2-3: Von rechts nähert sich Rod mit submissiver Gestik: Kopf tief gehalten, Mundwinkel zurückgezogen, Ohren zur Seite gedrückt. Der Empfänger (vorn links) droht defensiv: Kopf hoch gehalten, Mundwinkel nach vorn geschoben, Ohren nach hinten gedreht.

3.2.4 Futterbetteln, aktive Submission/ Unterwerfung (Z), einseitiges Grüßen, Rückversichern/ reassurement (F), Vorbeugende Beschwichtigung (Z)

Es handelt sich um ritualisiertes Verhalten, das canidentypische Elemente des sozio-infantilen Verhaltens (Mundwinkel stubsen und lecken, Winseln, Schwanzwedeln) und der Beschwichtigung (Beine einknicken, Mundwinkel und Ohren nach hinten ziehen) vereint. Der Rezipient regurgitiert Nahrung oder bleibt neutral, er imponiert oder wehrt defensiv drohend ab. Antwortet der Empfänger mit Submission, wird von gegenseitiger Begrüßung (3.2.6) gesprochen. Futterbetteln findet auch vom dominanten Tier ausgehend in Richtung des Subordinaten statt.

Aktive Submission, Futterbetteln und Rückversichern (auch in Verbindung mit Versöhnung) waren nicht in ihrer Ausführung zu unterscheiden, sondern, wenn überhaupt, nur im Kontext (Fotos 3.2-2, 3.2-3).

3.2.5 Kurzes Grüßen

Kurzes Grüßen findet im Vorübergehen statt und dauert etwa ein bis drei Sekunden. Das Grüßen wird i.d.R. erwidert. Dabei werden schwache submissive Gesten ausgetauscht, inklusive leisen Winselns. Oft finden Nase-Schnauze- oder Nase-Körper-Kontakte, aber

kein wechselseitiges Schnauzenlecken statt. Dominante Tiere initiieren intrasexuell kein kurzes Grüßen, können jedoch zur Zeit der Aufzucht, wenn sie begrüßt werden, schwach submissiv reagieren. In der Regel erwidert der Dominante das Grüßen nicht, sondern bleibt neutral oder imponiert schwach.

3.2.6 Grüßen, Begrüßung, wechselseitiges Grüßen

Mindestens zwei Individuen tauschen untereinander submissive Gesten aus, wobei alle Verhaltenselemente, wie unter aktiver Submission beschrieben, auftreten können. Es handelt sich dabei nicht um ein kurzes Grüßen im Vorbeigehen. Zeigt nur *ein* Tier der Dyade Grußverhalten, wird von Futterbetteln, aktiver Submission oder Rückversicherung (s. 3.2.4) gesprochen. Körperreiben, Liegen und Wälzen finden selten und höchstens sehr kurz statt. Ranghohe Tiere brechen i.d.R. den Kontakt aktiv ab. Wenn eines der ranghöchsten Tiere eine Begrüßung initiiert, dann im Rahmen einer Versöhnung oder um eine erweiterte Begrüßung oder Meet-Zeremonie zu initiieren.

3.2.7 Erweitertes Begrüßungsritual

Wahrscheinlich ist es dem „Freundlichen Umeinanderlaufen“ (Z) bzw. dem *ceremonially mob* (F) der Wölfe homolog (s. auch Kapitel 5.5.1). Es treten Verhaltenselemente wie bei aktiver Submission und Begrüßung auf. Am erweiterten Begrüßungsritual, das i.d.R. länger als zehn Sekunden und mitunter bis über eine Minute dauert, nehmen oft mehr als zwei Tiere teil.

Soziales Grooming, Aneinanderschmiegen und Unter-der-Kehle-Durchlaufen treten häufig auf. Am-Boden-Wälzen ist obligatorisch und geht oft in Kontaktliegen über. Dominante Tiere (i.d.R. die Alpha-Tiere) können den Mittelpunkt des Rituals bilden, also aktive Submission empfangen. Sie bleiben dann sitzen oder stehen und nehmen i.d.R. anschließend an der Kuschelgruppe teil. Die Interaktionen zwischen Alpha-Tier und Subordinaten sind in diesem Fall nicht frei von Statusbezug und gelten deshalb aus Sicht des Subordinaten auch als Rückversicherung.



Foto 3.2-4: Erregtes Umeinander-Laufen während einer *Meet-Zeremonie*.



Foto 3.2-5: Drei subordinate Rudelmitglieder bei stürmischen und intensiven Schnauzenkontakten während einer *Meet*-Zeremonie.

3.2.8 *Meet*-Zeremonie, *meet* (K), *social rally* (C)

Es handelt sich um ein kohäsives Ritual, welches das gesamte Rudel zusammenführt und in Aktionsbereitschaft versetzt (s. Kapitel 5.2.2). Die *Meet*-Zeremonie startet, ähnlich einer exzessiven Begrüßung, mit lautem Winseln. Es schließen sich intensive submissive Körperkontakte und Grooming-Aktivitäten an. Das gesamte Rudel ist dabei in einer oder in mehreren Gruppen vereint (Fotos 3.2-4, 3.2-5).

In Anlehnung an die bei KINGDON (1977) für AWH beschriebenen Zeremonie mit ähnlichem Aufbau wird die ritualisierte Gruppenverschmelzung der Rothunde hier ebenfalls "*Meet*" genannt. Es besteht große Ähnlichkeit im Verhaltensablauf der *Meet*-Zeremonien beider Canidenarten.

3.2.9 Zusammenlaufen nach „Glockenlaut“

Nach der Vokalisation des Glockenlautes (sensu Kühme 1965, „*whistling*“ sensu Fox 1984), laufen die Rudelmitglieder in Richtung der Vokalisationsquelle zusammen. Wachposten bleiben zurück.

Kontext:

Der Glockenlaut wird als weittragender Hilferuf oder Sammelruf verstanden.

3.2.10 Spielaufforderung (Z), Initialspiel (Z)

Es handelt sich um ein Verhalten, das auf den potentiellen Spielpartner gerichtet ist. Dazu gehören spielerisch angedeutete Verhaltensweisen des Angriffs, der Flucht, der Unterwerfung und des Imponierens (Details unter ZIMEN 1971: S. 71-73).

3.2.11 Nahrungzutragen, Regurgitieren

Der Akteur trägt Nahrungsstücke im Maul gezielt zum Empfänger und legt sie in dessen Reichweite ab.

Regurgitieren von Nahrung erfolgt i.d.R. nach dem Empfang von Bettelsignalen, kann aber auch spontan einsetzen. Der Kopf ist dabei nach vorn unten gestreckt, der Rücken nach oben gewölbt. Vorwürgen wurde mit und ohne Bauchpresse beobachtet, so daß möglicherweise beide Formen des Vorwürgens, Vomititus und Regurgitieren, auftreten.

3.2.12 Allomarkieren

Allomarkieren, die Weitergabe von Düften an Rudelmitglieder, findet durch direkten Körperkontakt statt. Harnspritzen, wie von FOX (1984) auch für den Rothund beschrieben, konnte nicht beobachtet werden.

Offensichtlich existiert eine enge Beziehung zwischen Automarkieren (das Imprägnieren von Wangen, Hals, Schulter und Rücken in Harn- und Kotstellen) und anschließenden Körperkontakten mit Rudelmitgliedern (soziales Markieren, Begrüßung, Partnerwerbung usw.), bei welchen die zuvor imprägnierten Körperregionen am Körper des Partners gerieben werden.

Während der Paarungszeit traten zwischen dem Alpha-Paar Automarkieren und anschließendes gemeinsames Körperreiben (Allomarkieren) oft in enger zeitlicher Nachbarschaft auf. Gemeinsames Wälzen und Kopfreiben gehören zu den soziopositiven Interaktionen der Paarbindungsphase des Alphapaares.



Foto 3.3-1: Passive Submission der trächtigen Alpha-Fähe bei der Annäherung des Alpha-Rüden. (aus LUDWIG & LUDWIG 2000)

3.3 Agonistische Interaktionen

Agonistisches Verhalten wird in der vorliegenden Arbeit als ein Oberbegriff verstanden, der sich auf Aggressionsverhalten im weitesten Sinne und sog. „Fluchtverhalten“ (jedwede Reaktion des Verlierers einer Konfliktsituation) bezieht (sensu IMMELMANN 1979: S. 130). Der Begriff vereint beide Seiten einer konfliktbesetzten Interaktion und umschließt alle dabei auftretenden Verhaltenselemente.

3.3.1 Gerichtetes Imponieren und Vorderbein-Stemmen, Imponierhaltung (Z), Vorderbeinstoßen (Z)

Der imponierende Dominante bewegt sich mit angespannter Muskulatur, etwas steifbeinig oder auch nur auffällig federnd auf den Empfänger zu. Der Rücken ist leicht gebuckelt. Vor dem Empfänger hebt er kurz mit den Vorderbeinen vom Boden ab, wobei die Gliedmaßen gestreckt bleiben, und setzt dann steif wieder auf (= Vorderbein-Stemmen). Die Intensität des Vorderbein-Stemmens variiert und kann lediglich durch steifes Stehen angedeutet sein (Abb. 3.3-1, 3.3-2). Das wölfische Vorderbeinstoßen

erreicht nicht die Intensität des Vorderbein-Stemmens der Rothunde. Dennoch ähneln Imponierhaltung und Vorderbein-Stemmen der Rothunde den von ZIMEN (1971) für Wölfe beschriebenen Verhaltensweisen. Folgende Ausdruckselemente zeigen Rothunde beim Imponieren:

- Steifbeiniges Laufen oder Stehen,
- Vorderbein-Stemmen,
- Kopfanheben und Ohren nach vorn richten,
- Waagerechter oder schräg nach oben zeigender Schwanz oder Bogenschwanz (Schwanzspitze zeigt schräg nach unten),
- Blick am Empfänger vorbei.

Mit steigender Aggression treten weitere Drohelemente auf:

- Blick auf Empfänger gerichtet,
- Fellsträuben,
- Buckeln,
- gehemmtes Zuschnappen,
- Vorderbein-Stemmen auf dem am Boden Liegenden.

Gerichtetes Imponieren führte i.d.R. zu reaktiver Submission des Empfängers in canidentypischer Manier (s. 3.3.20).

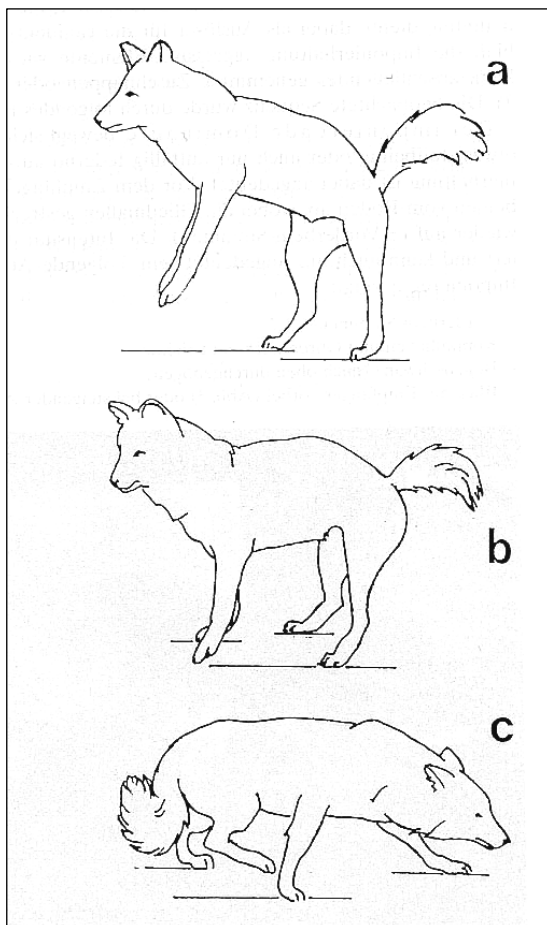


Abb. 3.3-1: Gerichtetes Imponieren mit Vorderbein-Stemmen (a, b): Der Vorderkörper hebt mit gestreckten Vorderbeinen kurz vom Boden ab (a) und setzt steif wieder auf (b). Zusätzliche Drohelemente: Anstarren, Buckelrücken, Bogenschwanz (b). Der Receptor reagiert mit Submission und kann schließlich den dominanten Konfliktpartner in submissiv geduckter Haltung verlassen (c). (aus LUDWIG & LUDWIG 2000)

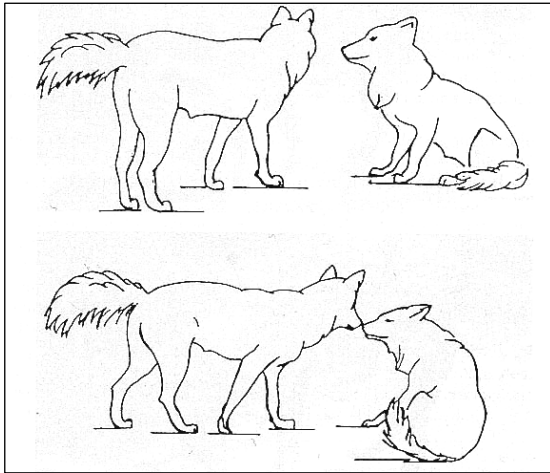


Abb. 3.3-2: Schwaches Imponieren des Alpha-Rüden vor einem subordinaten Rüden. Drohelemente wie Anstarren und Buckeln fehlen. Die Hinterbeine des Subordinaten knicken stärker als seine Vorderbeine ein, so daß eine submissive Sitzhaltung entsteht. (aus LUDWIG & LUDWIG 2000)

3.3.2 Appell

Der Alpha-Rüde läuft oder steht in Imponierhaltung (ungerichtet). Appell löst bei subordinaten Individuen gerichtetes Zulaufen und aktive Submission aus (s. Kap. 5.3.3).

3.3.3 Imponierlauf (Z)

Der Akteur läuft mit angespannter Muskulatur, etwas steifbeinig oder auch nur auffällig federnd. Der Rücken ist leicht gebuckelt.

Kontext:

- (1) Ungerichtetes Imponieren
- (2) Teil des Appells des Alpha-Männchens
- (3) Demonstratives Nahrungstragen
- (4) Im Rahmen kurzer, aggressiver Verfolgungen
- (5) Teil der Partnerwerbung der Männchen

3.3.4 Hüten

Ein dominanter Rüde kontrolliert die Aktivitäten der Alpha-Fähe oder eines anderen Weibchens, hält sich in ihrer Nähe auf und treibt die Fähe aus bestimmten Arealen durch Imponieren heraus. Er meidet die Nähe männlicher Konkurrenten.

Hüten ereignet sich lediglich während Proöstrus und Östrus, wobei verschiedene aggressive Verhaltensweisen zum Einsatz kommen: Rempeln, Imponieren, Vorderbeinstemmen vor der Fähe, Imponierlauf, Schwanzbeißen (Foto 3.3-2).

3.3.5 *Raised leg-urination* = RLU (N&B), Spritzharnen (Z)

Während des Harnens wird ein Hinterbein vom Boden abgehoben, mehr oder weniger stark angewinkelt. Der Harn wird in einem oder mehreren kurzen Intervallen ausgestoßen (= Spritzharnen). RLU wird ausschließlich während der Paarungszeit und lediglich in Ausnahmefällen von anderen Individuen als den Alpha-Tieren (Männchen und Weibchen) ausgeführt.

Harnen mehrere Tiere des gleichen Geschlechts in einem Rudel in *Raised Leg Urination*, kann dies als Hinweis auf unklare Dominanzverhältnisse zwischen diesen Tieren gewertet werden.



Foto 3.3-2: Der Alpha-Rüde drückt die Alpha-Fähe durch Vorderbein-Stemmen zu Boden. Geschlechtsübergreifendes Imponieren mit anschließendem Zu-Boden-Drücken ereignete sich nur während des Östrus und war Ausdruck des männlichen Hüteverhaltens (Februar 2000).

3.3.6 Handstandharnen

Beide Hinterbeine stoßen mit Schwung vom Boden nach oben ab, so daß das Tier für kurze Zeit im Handstand steht und besonders hoch spritzharnt. Nur das Alpha-Weibchen führt im Rothundrudel Handstandharnen aus (Foto 3.3-6) . NEL & BESTER (1983) zählen Handstandharnen zu RLU.

3.3.7 Beißintention (S)

Der Akteur reißt in Abwehr oder drohend sein Maul auf, schnappt in die Luft oder umfaßt kraftlos Körperteile. Beißintention tritt als Beißdrohung und in der Abwehr auf.

3.3.8 Rempeln

Der Akteur stößt und schiebt mit seinem Schulterbereich oder der ganzen Körperbreite.

3.3.9 Verdrängen

Ein Tier wird verdrängt, wenn es seinen Platz bei der Annäherung eines anderen Tieres verläßt, gleichgültig ob sich dieses Tier in freundlicher, submissiver, neutraler oder aggressiver Stimmung nähert. Oder ein Tier wird durch körperlichen Kontakt, z.B. Rempeln, zum Verlassen des Platzes bewegt.

3.3.10 Mobbing

In der vorliegenden Untersuchung wird von Mobbing gesprochen, wenn mindestens zwei Individuen ein anderes durch aggressive Signale aus der Distanz oder durch körperliche Attacken belästigen. Der Übergang von Spielverhalten zu Mobbing ist fließend. Im Mobbing kommen Koalitionen gegen Konkurrenten zum Tragen.

Während des Mobbing kann die gesamte Palette milder und offensiver Aggressionen zum Einsatz kommen (Foto 3.3-3).

Kontext:

- (1) Explorativ und spielerisch insbesondere von jungen Rudelmitgliedern
- (2) Koalitionen bei Rangauseinandersetzungen



Foto 3.3-3: Zwei Jährlinge mobben in Imponiergestik einen ihrer Brüder (submissiv sitzend) (August 1999). (aus LUDWIG & LUDWIG 2000)

3.3.11 Schwanzbeißen

Es handelt sich gewöhnlich um gehemmtes Zubeißen in den Schwanz oder das Schwanzhaar, wobei der Akteur zusätzlich ziehen kann. Schwanzbeißen ist ein aggressives Element, das unabhängig von der Dominanz-Hierarchie sowie geschlechtsübergreifend eingesetzt wird.

Kontext:

- (1) Spiel
- (2) Soziales Explorieren
- (3) Mobbing
- (4) Verdrängen
- (5) Hüten

3.3.12 Protestverhalten (Z)

Es handelt sich um defensives agonistisches Verhalten (s. Kap. 5.5.6) mit überdeckten Elementen submissiven Verhaltens (aktiv und passiv) und Elementen der Abwehr (Winseln und Defensivdrohen). Protestverhalten, wie es in der vorliegenden Untersuchung an Rothunden beobachtet wurde, steht für eine milde Form des Defensivdrohens, die jedoch fließend in aktive Verteidigung übergehen kann.

3.3.13 Abwehdrohen (Z), Defensivdrohen (Z)

Es sind fließende Übergänge zwischen Submission und Drohen erkennbar. Elementen der reaktiven Submission (s. 3.3.20) werden durch Drohelemente wie Knurren, Buckeln, Maulöffnen (Foto 3.3-4) überlagert. Defensivdrohen tritt als unmittelbare Reaktion auf einen dominanzhierarchisch nicht sofort lösbaren Konflikt auf. Derartige Situationen ereignen sich bei Rothunden, anders als bei Wölfen, sehr selten. Von Rangauseinandersetzungen abgesehen, wird auf offensives Drohen gewöhnlich mit Submission reagiert und nicht mit Defensivdrohen.

3.3.14 Milde Aggression

Es handelt sich um dominanzanzeigende Signale sowie Signale, denen schwache Drohung innewohnt: Imponiergestik inklusive Vorderbeinstemmen, Anstarren,

Maulöffnen, Buckeln, Fellsträuben, Verdrängen, Rempeln, gehemmtes Schwanzbeißen, Hüten, *Raised Leg Urination*.



Foto 3.3-4: Ausdrucksverhalten beim offensiven Knurren: Die Mundwinkel sind nach vorn geschoben und die Oberlippe ist leicht angehoben, so daß die oberen Canini sichtbar sein können. Der Kopf bleibt erhoben und die Ohren sind nach vorn gerichtet. Die Intensität des wölfischen Gesichtsausdrucks (weiter vorgeschobene Mundwinkel, *pucker face* und Zähneblecken) wird von *Cuon* nicht erreicht. (aus LUDWIG & LUDWIG 2000)

3.3.15 Offene/ Offensive Aggression, overt/ intensive aggression

Als offensive Aggressionen werden Verhaltensweisen zusammengefaßt, die den Empfänger direkt physisch beeinträchtigen oder die Absicht dazu signalisieren und die im Zusammenhang mit Beschädigungskämpfen auftreten. Das sind Jagen/Verfolgen nach vorangegangener Aggression, Stemmen auf dem am Boden Liegenden, Beißen (inkl. Beißschütteln), Pfotenschlagen.

3.3.16 Stemmen auf dem am Boden Liegenden, Runterdrücken (Z)

Teil der Imponiergestik ist das Strecken der Vordergliedmaßen und deren Abheben vom Boden, was den Ausführer größer erscheinen läßt. Diese Gestik kann ausgeführt werden, wobei die Vordergliedmaßen auf dem submissiv am Boden liegenden Empfänger aufsetzen (Foto 3.3-5).



Foto 3.3-5: Vorderbeinstemmen auf dem am Boden Liegenden: Das subordinate Individuum wälzt sich auf die Seite oder den Rücken und pfötelt abwehrend (Januar 1996). (aus LUDWIG & LUDWIG 2000)



Foto 3.3-6: Das Alpha-Paar beim wechselseitigen Urinieren: Zuerst spritzharnt das Alpha-W. im Handstand. Das Alpha-M. schaut abwartend zu, um danach die Markierung zu überdecken (Proöstrus, Dezember 1995).

3.3.17 Pfotenschlagen

Pfotenschlagen findet bei Abwehr oder Angriff mit den Vorderpfoten statt. Der Akteur kann dabei kurzzeitig auf den Hinterbeinen stehen, in Abwehr auch auf der Seite oder dem Rücken liegen.

3.3.18 Beißen (Z)

Dazu zählen beißen ohne Beschädigungsabsicht und Beschädigungsbisse.

3.3.19 Verfolgen (Z), Jagen

Ein Konfliktpartner wird in aggressiver Absicht verfolgt. Gewöhnlich geht der Verfolgung Imponieren voraus. Verharrt der Empfänger daraufhin nicht submissiv, sondern flieht, kann es zur Jagd kommen. Weitere Rudelmitglieder können sich dem Verfolger anschließen und gemeinsam mit ihm den Verfolgten attackieren.

3.3.20 Reaktive Submission, Passive Unterwerfung (Z), Beschwichtigung nach Konflikten, *appeasement* (F)

Es handelt sich um ritualisiertes Verhalten, das sozio-infantile Elemente, Elemente des Welpenverhaltens, der Abwehr und der Beschwichtigung enthält (Foto 3.3-1). Auf gerichtetes Imponieren folgt durch den Rezipienten i.d.R. reaktive Submission. Der subordinate Rezipient läuft zunächst auf den Imponierenden zu oder unterwirft sich unmittelbar, wenn direkt neben ihm imponiert wird. Reaktive Submission setzt sich aus folgenden Elementen zusammen:

- Ohren horizontal oder bei weiterer Steigerung angelegt
- submissives Grinsen (zurückgezogene Lippen)
- Winseln
- Schwanz tief halten
- Ducken (= Einknicken der Gliedmaßen)
- Kopfsenken und bei drohendem Fixieren Kopfabwenden
- Bauchpräsentieren durch Rollen auf die Seite oder als Steigerung auf den Rücken und abwehrendes Pföteln mit allen vier Extremitäten

In reiner Form unterscheidet sich reaktive von aktiver Submission folgendermaßen: Blickmeidung, Kopfsenken, kein Lippenstupsen, Schwanz an den Körper drücken, Ohren an den Kopf legen, auf den Rücken rollen, Pföteln.

Zwischen reaktiver und aktiver Submission finden fließende Übergänge statt. Das Vorherrschen bestimmter Ausdruckselemente hängt nicht nur von der Reaktion des Empfängers ab, sondern ebenfalls von der Intensität der vorangegangenen Drohung.

3.3.21 Submissives Sitzen

Bei mäßig stark ausgeführter reaktiver Submission vor einem imponierenden dominanten Tier knicken die Hinterbeine stärker als die Vorderbeine ein, so daß eine submissive Sitzhaltung entsteht. Der Schwanz wird dabei um die Hinterpfoten geschlungen (Abb. 3.3-2, Foto 3.3-3).

3.4. Fortpflanzungsverhalten

3.4.1 Imponierlauf

Der Imponierlauf ist Teil der männlichen Partnerwerbung (s. auch 3.3.3). Der Alpha-Rüde passiert die Fähe im Imponierlauf ohne ersichtliches Ziel und zwingt sie damit immer wieder, ihre Aufmerksamkeit auf ihn zu richten. Während des Imponierlaufs wird mitunter für alle Rudelmitglieder sichtbar Nahrung im Maul getragen.

Der Imponierlauf kann auch als Teil des Hüteverhaltens betrachtet werden.

3.4.2 Hüten Siehe 3.3.4.

3.4.3 Genitalinspektion

Die weibliche Anogenitalregion wird von seitlich hinten unter dem mehr oder weniger stark angehobenem Schwanz berochen. Beide Tiere stehen bei dieser IA. Die Genitalinspektion kann von Weibchen zu Weibchen und von Männchen zu Weibchen ganzjährig beobachtet werden (Foto 3.4-1).

Das männliche Genitale wird von seitlich oder seitlich vorn berochen. Beide Tiere stehen bei dieser IA. Beinanheben findet nicht statt. Wie bei Weibchen führen beide Geschlechter Genitalinspektion bei Männchen ganzjährig durch.

Während der Werbe- und Paarungszeit herrscht als die überwiegende Form der Genitalinspektion die Kontrolle der Weibchen durch dominante Männchen vor.

Die Häufigkeit, mit der Weibchen genital kontrolliert werden, korreliert mit ihrem Rang.

Lediglich intrasexuell findet Genitalinspektion durch das dominante Tier am submissiv *liegenden* Tier statt.

Während der Paarungszeit ereignet sich anogenitales Inspizieren mitunter im Anschluß an die Miktion einer Fähe. Dabei führt der Rüde mit seinen Kiefern Knabber- und Kaubewegungen aus, die noch anhalten, wenn er anschließend den Kopf hebt. Auch Mähnenwölfe, Goldschakale und Grauwölfe prüfen so den Harn der Weibchen (eig. Beob.). Da Caniden das felidentypische Flehmen fehlt (cf. EWER 1973), dient diese Knabberbewegung vermutlich dem gleichen Ziel wie das Flehmen. Die Prüfung des Harns durch anogenitale Inspektion konnte allein am Alpha-Rüden festgestellt werden.



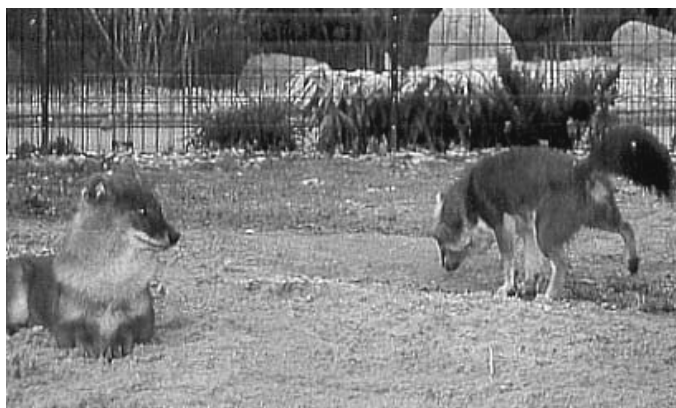
Foto 3.4-1: Ano-Genital-Inspektion des Alpha-Rüden im Anschluß an die Miktion der Alpha-Fähe. Im Gegensatz zum Präsentieren bei Paarungs-Bereitschaft buckelt die Fähe (Proöstrus, Dezember 1995).



a)



b)



c)

Foto 3.4-2: Sequenz des Überdeckens einer Urinmarke: Während die Alpha-Fähe sitzharnt (a), steht der Alpha-Rüde abwartend hinter ihr, um anschließend ihren Urin zu prüfen (b) und ihn in *Raised Leg Urination* zu überdecken (c) (Östrus, Februar 2000).

3.4.4 Präsentieren

Nur Weibchen präsentieren aktiv ihre Genitalregion. Präsentieren findet ausschließlich während Proöstrus und Östrus statt.

Beim Präsentieren nähert sich ein Weibchen aktiv dem Männchen, läuft an ihm vorbei, um danach vor ihm stehenzubleiben, oder es stellt sich quer. Die Entfernung kann dabei mehr als einen Meter betragen. Das Weibchen steht meist in schwacher Lordosehaltung, in jedem Falle zeigt das Abdomen des Weibchens zur Nase des Männchens und der Schwanz ist leicht abgewinkelt.

Oft geht Präsentieren einer Genitalinspektion voraus. Der Rücken des Weibchens weist bei einer Inspektion nach Präsentieren keine Beugung oder lediglich eine leichte Lordose auf. Dagegen ist der Rücken des Weibchens leicht gebuckelt, wenn Genitalinspektion nach Miktion, also ohne direkte Aufforderung durch das Weibchen stattfindet.

3.4.5. Überdecken der Urinmarke

Das sofortige Überdecken der Urinmarke des Alpha-W. durch das Alpha-M. tritt nur während Proöstrus und Östrus im Zusammenhang mit Hüteverhalten auf. Während das Weibchen gewöhnlich sitzharnt, selten handstandharnt, überdeckt das Männchen stets in *Raised Leg Urination* (Foto 3.4-2).



Foto 3.4-3: Kopfauflegen als werbende Geste des Alpha-Rüden vor der Begattung. Die Alpha-Fähe steht paarungsbereit in Lordosehaltung mit abgestelltem Schwanz (Östrus, Februar 2000).

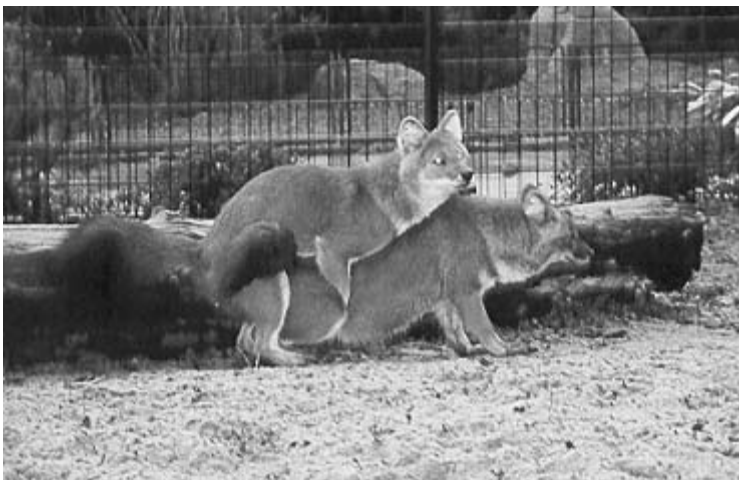


Foto 3.4-4: Typische Kopulations-Stellung: Die Fähe steht in Lordosehaltung mit eingeknickten Hinterbeinen (Östrus, Februar 2000).

3.4.6 Kopfauflegen

Kopfauflegen ist Teil der Partnerwerbung des Alpha-Rüden gegenüber der Alpha-Fähe. Seltener interagiert eine subordinaten Fähe auf diese Weise gegenüber einem Rüden. Besonders häufig ereignet sich Kopfauflegen durch den Alpha-Rüden, wenn Kopulationen an den östrischen Tagen mit der Alpha-Fähe erfolgen (Foto 3.4-3).

3.4.7 Aufreiten

Ein Tier reitet mehr oder weniger von der Seite oder von hinten auf ein anderes auf und nimmt dessen Rumpf zwischen seine Vorderbeine, die Brust liegt auf dem Rücken auf. Außerhalb der Paarungszeit tritt dieses Verhalten sehr selten auf und wird dann nicht von adulten Tieren gezeigt.

Aufreiten wurde während der Untersuchung für beide Geschlechter als Indiz der Sexualpartnerwerbung angesehen. Darüberhinaus war Aufreiten einleitender Teil der Kopulation.

3.4.8 Begattung/ Kopulation

Das Männchen reitet von hinten auf das Weibchen auf. Gleichzeitig knickt das Weibchen mit den Hinterbeinen ein und senkt den Rücken in Lordosehaltung, so daß der Bauch fast den Boden berührt. Der Schwanz liegt seitlich, die Vorderbeine des Weibchens bleiben gestreckt. Das Männchen legt, während es hinter dem Weibchen steht, zeitweise seinen Kopf auf den Rücken des Weibchens, seine Vorderbeine umfassen es an den Lenden und drücken gegen dessen Knie (Foto 3.4-4).

Von erfolgreicher Kopulation wird gesprochen, wenn Friktionsbewegungen zu beobachten sind *und* die Partner sich nach dem Absteigen des Männchens nicht sofort trennen können, also hängen.

Hängende Partner legen sich normalerweise ab und liegen dabei auf der Seite. Das dominante Paar bildet dabei einen spitzen Winkel und kann sich anschauen.

3.5 Vokalisation

Rothunde sind außerordentlich stimmfreudig. Während sich das Rudel aktiv im Gehege bewegt, kommunizieren seine Mitglieder ständig über hochfrequente Winsel- und Fieplaute miteinander. Von diesen Lauttypen wird der Hauptteil der Kommunikation getragen.

Die Rothunde des Dresdener Rudels variieren Klang und Lautstärke ihrer akustischen Signale und setzen sie entsprechend variabel ein. Differenziert eingesetztes Ausdrucksverhalten trägt darüberhinaus zur Veränderung einer vokalen Botschaft bei. So konnten sechs verschiedene Vokalisationen unterschieden werden, denen jeweils Knurr-Laute angehören.

FOX (1984) stellte als Erster eine Liste der im Freiland wahrgenommenen Laute des Rothundes zusammen. Dabei beschrieb er acht *Sound-Typen*, denen er Kontext und Funktion zuordnete.

Die geringe räumliche Distanz zwischen Rothund und Beobachter ermöglichte am Dresdener Rudel eine weitere Differenzierung und Ergänzung der Lauttypen des Rothundes.

Obwohl Sonogramme unersetzbar für eine detaillierte Differenzierung zwischen Lauten und zwischen Spezies bleiben, entsprechen phonetische Beschreibungen viel eher dem sinnlich-akustisch erlebbaren Signal. Mit Hilfe eines begrifflichen Codes läßt sich auch auf dieser Ebene ein einheitlicher Standard erzielen:

SCHASSBURGER (1993), der die detaillierteste Beschreibung des Lautrepertoires von *Canis lupus* lieferte (HARRINGTON & ASA 2003), teilte seine Soundtypen in zwei Gruppen, denen er ihren sozialen Kontext zugrunde legte:

- (1) freundlicher und submissiver Kontext (= *harmonic sounds*),
- (2) aggressiver und dominanzhierarchischer Kontext (= *noisy sounds*).

Nur einer der neun Soundtypen des Grauwolfes, *Moan* (Stöhnlaute), tritt intermediär und variabel auf. HARRINGTON & ASA (2003) griffen in ihrem Review zum Lautrepertoire des Grauwolfes das beschreibende System von SCHASSBURGER wieder auf und stellten fest, daß spezifische Ruftypen bei Säugern generell breit variieren. Die Variationen innerhalb der Soundtypen resultieren aus individuellen Differenzen sowie aus dem jeweiligen Kontext und machen eine klare Differenzierung extrem schwierig. Caniden sind in der Lage, die gesamte Breite der Variabilität ihrer akustischen Signale in der Nahkommunikation zu nutzen. Variabilität entsteht bei ein und demselben Soundtyp durch subtile Stimmungsdifferenzen, Dämpfungen oder Verzerrungen.

Der nachfolgenden Beschreibung der wichtigsten im Dresdener Rudel wahrgenommenen Lautäußerungen liegt die Zweiteilung nach SCHASSBURGER (1993) zugrunde. Es werden, so weit wie möglich die von TEMBROCK (1976) verwandten deutschen Laut-Begriffe eingesetzt. Mit Hilfe einer Kontextbeschreibung schließt sich eine Bewertung des Lauttyps im Hinblick auf die Funktion an (pragmatischer Aspekt sensu TEMBROCK 1976). Unter der Bezeichnung „FOX 1984“ befinden sich die entsprechenden Mitteilungen aus dem Freiland.

Harmonic Sounds

Kontakt-Winseln, Kontakt-Laut, Fiepen: kurze Silben (< 1 Sec); leiser als Lock-Winseln; nur wenige Wiederholungen; deutlich abgehackt; sehr hochfrequente Anteile

Kontext: leichte Erregung; Rudel ist in Bewegung; Rudelreaktion auf einen Schrecklaut

Funktion: Kontakt halten zwischen Rudelmitgliedern; Stimmführung; beruhigen

Fox 1984: Nicht aufgeführt

Lock-Winseln: lange Reihe von kurzen Wiederholungen (< 1 sec); leiser als Submissives Winseln

Kontext: wird auf den Empfänger gerichtet emittiert; bevor ein Tier außer Sichtweite geht (Haus); Rüde bringt Futter zum Wurflager

Funktion: auf sich aufmerksam machen; locken; Signal für freundliche Annäherung

Fox 1984: Nicht aufgeführt

Submissives Winseln: laut; variable Silbenlänge, doch länger als Kontaktlaut

Kontext: freundliches Annähern; Betteln; auf einen Empfänger gerichtet; soziale Unsicherheit (Verlassensein)

Funktion: Signal für Submission; heranlocken von Rudelmitgliedern; auf sich aufmerksam machen; ermöglicht Annäherung

Fox 1984: "whine, whimper"; betteln; Angst; freundliche Annäherung; Gefahr wittern

Schrei-Winseln: sehr laut; langgezogene Silben (1- 3 sec)

Kontext: Mutter oder Welpen betteln um Futter; demonstratives Unterwerfen in kohäsiven Ritualen wie *Meet-Zeremonie*

Funktion: Aggression hemmen; Submission signalisieren; Annähern ermöglichen; auslösen der Fütterung oder des Regurgitierens

Fox 1984: entspricht "whine, whimper"

Schmerz-Schrei: kurzer Einzellaute (< 1 sec)

Kontext: Spiel; Kampf

Funktion: signalisiert Schmerz und Unterwerfung; Abbruch der Interaktion

Fox 1984: nicht aufgeführt

Glocken-Laut: hohes zweisilbiges huu huu; ähnlich dem Glockenlaut von *Lycaon*; sehr selten langgezogenes (2-3 sec) einsilbiges Heulen, das anschließend in den gewöhnlichen zweisilbigen Glockenlaut übergeht

Kontext: von isoliertem Rudelmitglied emittiert; Rudel kann antworten; Fähe kurz vor der Geburt allein am Lager; Welpen allein im hohen Gras; der einsilbige langgezogene Laut in völliger Dunkelheit

Funktion: Verlassenheitslaut; weittragender Kontaktruf nach dem Rudel (*long distance call*); wird von Rudelmitgliedern emittiert, wenn ein Tier das Rudel verlassen hat

Fox 1984: "repeated whistle"; für Koordination bei der Jagd; Sammelruf nach dem Zerstreuen; Kontakt halten, Kontakt suchen

Heulen: hochfrequenter als der Glockenlaut; wiederholt zweisilbig; sehr laut; nicht langgezogen; ähnelt dem Schakal-Heulen; 5-15 Sekunden lange Periode

Kontext: nach Kopulation; nach Rangstreitigkeiten; Umherlaufen; kein Körperkontakt; alle beteiligt

Funktion: Signal an alle Gruppenmitglieder über ein außergewöhnliches soziales Ereignis; Aufforderung zur Aufmerksamkeit

Fox 1984: "yapping howls"; Gruppenaktivität; Gruppenvereinigung oder territoriale Funktion?

Noisy Sounds

Kläff-Knurren: leiser als Kecker-Bellen; mehrsilbig auf-und abschwellend

Kontext: in unmittelbarer Nähe einer bedrohlich wirkenden Person

Funktion: drohen überlagert mit Alarmieren; Hilfe holen; offensiver als Knurren

Fox 1984: "growl-bark"; bei plötzlicher Annäherung von Reisenden

Einsilbiges Knurr-Bellen: Einzel-Laut ohne Wiederholung

Kontext: Adulter steht am Lager vor den Welpen oder die Welpen sind verstreut

Funktion: sammeln oder treiben der Welpen bei Gefahr; warnen vor Gefahr
Fox 1984: "growl"; als Warnung an Welpen; Warnung

Knurren: sehr variabel; von stimmlosen, tiefen **Groll-Knurren** bis Jaul-Knurren
Kontext: bei Annäherung von Personen an den Gehegezaun; Futterkonkurrenz; drohendes Imponieren
Funktion: drohen; warnen vor Angriff; Distanz erhöhen
Fox 1984: "growl"; drohen bei Annäherung fremder Individuen; Futter verteidigen

Jaul-Knurren: variabel; laut, langgezogen und relativ hoch
Kontext: Konflikt um Nahrung; nicht sofort lösbarer Konflikt zwischen Subordinaten; Protest; ambivalente Stimmung
Funktion: drohen; Distanz erhöhen; drückt Unentschlossenheit aus
Fox 1984: nicht aufgeführt

Gurgel-Knurren: laut, tief und stimmlos
Kontext: Ernstkampf
Funktion: drohen; Distanz erhöhen
Fox 1984: nicht aufgeführt

Schreck-Wuffen: einzelner Wuff-Laut
Kontext: überraschendes Auftauchen einer potentiellen Gefahr; Unsicherheit
Funktion: warnen, ohne gleich entdeckt zu werden
Fox 1984: nicht aufgeführt

Helles Bellen: wiederholt; abgehackt
Kontext: ausgelassene Jagdspiele; vom Verfolger emittiert
Funktion: eventuell ein Signal bei der Jagd
Fox 1984: nicht aufgeführt

Kecker-Bellen: von geringer Lautstärke bis laut schmetternd khäkhäkhähäh; meist viersilbig
Kontext: Beim Annähern bestimmter Personen ans Gehege; keine überraschende Situation
Funktion: Alarmruf; Information ans Rudel; Verteidigungsbereitschaft herstellen
Fox 1984: "yak-yak-scream" (chatter); Alarmlaut; Entdecken der Beute

Alarmkreischen: Steigerung des Kecker-Bellens; hoch, schallend, kaum noch Silben erkennbar
Kontext: wie Kecker-Bellen; auch mit *überraschendem* Auftauchen bestimmter Personen verbunden
Funktion: wie Kecker-Bellen
Fox 1984: "scream"; auftauchen von Menschen oder Tiger; Alarm; Angst

Allgemein ist festzustellen, daß eine wahrgenommen Lautform nicht immer ein und derselben Situation/ Verhalten und Funktion zuzuordnen ist, und daß umgekehrt ein

bestimmtes Verhalten (z.B. Betteln) nicht einer bestimmten Lautform zugewiesen werden kann. Laute werden vielseitig je nach Kontext und in zahlreichen Variationen und Mischungen (sukzessiv oder überlagert) eingesetzt.

Soundtyp nach SCHASSB. 1993 (Grauwolf)	Korres- pondierende Laute (Rothund)	Nicht zu- zuordnende Laute (Rothund)	Sound- klasse nach SCHASS- BURGER	Dauer einer Silbe (Rothund)	Zahl der Silben (Rothund)
Whine	Submissives Winseln Schrei-Winseln		Harmonic	< 1-3 sec 1-3 sec	vielsilbig vielsilbig
Whimper	Kontakt-Winseln Lockwinseln		Harmonic	< 1 sec < 1 sec	vielsilbig vielsilbig
Yelp	Schmerz-Schrei		Harmonic	< 1 sec	1
Howl	-		Harmonic		
Growl	z.B. Groll- Knurren		Noisy	1 sec o. mehr 1 sec o. mehr	1, wiederholt 1, wiederholt
Snarl	z.B. Jaul- Knurren		Noisy	2 sec o. mehr	1, wiederholt
Woof	Schreck-Wuffen		Noisy	< 1 sec	1
Bark	z.B. Knurr-Bellen Kläff-Knurren Helles Bellen		Noisy	< 1 sec < 1 sec < 1 sec	1 vielsilbig 1, wiederholt
Moan	z.B. Jaul- Knurren		Variable	2 sec o. mehr	1, wiederholt
		Glocken- laut	Harmonic	etwa 1 sec 2-3 sec	2, wiederholt 1
		Heulen	Harmonic	< 1 sec	2, wiederholt
		Kecker- bellen	Noisy	< 1 sec	2-5
		Alarm- kreischen	Noisy	< 1 sec	fließend

Tab. 3.5-1: Zusammenfassende Gegenüberstellung der für den Grauwolf aufgeführten Soundtypen (nach SCHASSBURGER 1993) und der im Dresdener Rothund-Rudel wahrgenommenen Lautformen.

4. GRUNDLEGENDE MERKMALE DER SOZIALSTRUKTUR

Die Existenz einer Dominanzhierarchie beim Rothund blieb lange Zeit nur eine Vermutung bzw. angezweifelt (JOHNSINGH 1982, FOX 1984). Den ersten Nachweis für dominanzhierarchische Beziehungen erbrachte VENKATARAMAN (1998) an einem freilebenden Rudel: Auf der Basis von Dominanz- und submissivem Verhalten ließen sich die Rüden in eine lineare Hierarchie einordnen. Weil entsprechende Verhaltensweisen zwischen den Weibchen ausblieben, war eine soziale Rangfolge für diese Geschlechtsklasse nicht erstellbar. Über den Grad intersexueller Konkurrenz berichtete VENKATARAMAN nicht.

Vorbereitende Beobachtungen am Dresdener Rudel auf der Basis eines *Ad-Libitum Sampling* weisen auf nach Geschlechtern getrennte und lineare Hierarchien hin (LUDWIG & LUDWIG 2000). Die folgenden Kapitel 4.1 und 4.2 geben die Ergebnisse einer später im Rahmen des vorliegenden Projektes durchgeführten quantitativen Überprüfung der Dominanzhierarchie im Rudel wieder.

4.1 Intrasexuelle Konkurrenz

Agonistische IA sind zwischen allen Rudelmitgliedern unabhängig von Alter, sozialem Status und Geschlecht möglich. Unter den *adulten* Rudelmitgliedern ereignen sich agonistische IA jedoch generell *innerhalb* der Geschlechtsklasse. Auf bestimmte Ausnahmen wird weiter unten eingegangen.

Männchen

	Stichprobenumfang aggress. Akte (N=6)	davon innerhalb der Geschlechts-Klasse	davon geschlechtsübergreifen d
Befund	195	193	2
Erwartung bei Gleich-verteilung		117	78

Weibchen

	Stichprobenumfang aggress. Akte (N=4)	davon innerhalb der Geschlechtsklasse	davon geschlechtsübergreifen d
Befund	28	25	3
Erwartung bei Gleichverteilung		11,2	16,8

Tab. 4.1-1 : Prüfung der geschlechterbezogenen Verteilung aggressiver Akte (Paarungszeit 2001/02). Die Asymmetrie der Verteilung zwischen den Geschlechtsklassen ist signifikant (Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest, $p < 0,01$).

Während der Paarungszeit 2001/02 konnte für beide Geschlechter nachgewiesen

werden, daß die Häufigkeit aggressiver Akte keiner Gleichverteilung auf die Geschlechtsklassen unterliegt, sondern davon signifikant abweicht (Tab. 4.1-1; Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest, $p < 0,01$).

Alle drei geschlechtsübergreifenden aggressiven Akte (10,7 % des Stichprobenumfangs) der Weibchen wurden durch aufreitende Männchen ausgelöst, betreffen also die Abwehr sexueller Aufdringlichkeit.

Geschlechtsübergreifende Aggressionen der Männchengruppe gingen ausschließlich vom Alpha-Rüden aus und betrugen nur 1 % des Stichprobenumfangs. Es handelte sich dabei stets um Aggressionen in Verbindung mit Hüteverhalten gegenüber Weibchen (s. Kap. 3.3).

Aktive Submissionen sind weit weniger auf die eigene Geschlechtsklasse beschränkt als Aggressionen (Tab. 4.1-2). Dennoch zeigt sich in der Männchenklasse, daß aktive Submissionen ebenfalls überwiegend intrasexuell stattfinden. Weibchen verteilen aktive Submissionen dagegen zu etwa gleichen Teilen auf beide Geschlechtsklassen.

	Paarungszeit aktive Aggr.	Paarungszeit aktive Subm.
IA gesamt pro Tier und h (Männchen)	3,68	0,55
davon intersexuell pro Tier und h (Männchen)	0,04	0,19
intersexuelle IA in % (Männchen)	1,0 %	34,7 %
IA gesamt pro Tier und h (Weibchen)	0,79	0,93
davon intersexuell pro Tier und h (Weibchen)	0,08	0,51
intersexuelle IA in % (Weibchen)	10,1 %	54,8 %

Tab. 4.1-2: Vergleich der Anteile intersexueller IA an der Gesamtzahl aggressiver und submissiver IA der Paarungszeit 2001/02. Submissive IA bleiben viel weniger als aggressive IA auf die Geschlechtsklasse beschränkt.

Aktive Submission wird insbesondere während der Paarungszeit geschlechtsübergreifend von den Männchen bei der Annäherung an die Alpha-Fähe eingesetzt. Auch bei Fähen stehen geschlechtsübergreifende Submission und Paarungsverhalten in enger Beziehung. Anogenitales Präsentieren als Aufforderung zur Inspektion oder zum Aufreiten mit vorangehender oder nachfolgender aktiver Submission ereignen sich im Östrus. Schließlich verhält sich die Fähe unmittelbar nach der Kopulation bzw. der Trennung vom Rüden stark submissiv gegenüber dem Rüden.

Von insgesamt 26 geschlechtsübergreifenden submissiven Interaktionen, die in den Paarungsphasen 2001/02 und 2002/03 registriert wurden, konnte in 11 Fällen (40 %) beobachtet werden, wie sich in unmittelbarer zeitlicher Nachbarschaft (Nachbar-Scan) sexuell getöntes Verhalten in der Dyade anschloß.

Der hohe Anteil geschlechtsübergreifender dyadischer aktiver Submissionen der Paarungszeit ist auf die sexuelle Attraktivität der Fähen zurückzuführen und gehört im Wesentlichen dem Funktionskreis des Sexualverhaltens an.

Folglich ist weder intersexuelles agonistisches noch affiliatives Verhalten (aktive Submission) während der Paarungszeit dazu geeignet, formale Dominanzbeziehungen zu beschreiben.

4.2 Dominanzhierarchie

Die Begriffe Dominanz und Hierarchie gehören zu den wichtigsten Werkzeugen, um soziale Beziehungen im Allgemeinen und Konfliktlösungen im Besonderen zu erklären. Dominanz läßt sich weniger durch Aggressivität beschreiben, als vielmehr durch das Verhalten (Submission) des Subordinaten gegenüber dem vermeintlich Dominanten.

In der vorliegenden Studie wird sich dem Dominanz-Konzept von DE WAAL angeschlossen (DE WAAL 1988, DE WAAL & LUTTRELL 1985). Dabei ist zwischen einer stabilen „formalen Dominanz“, die unidirektional vorliegt und durch ganz bestimmte Statussignale des Dominanten angezeigt werden kann, und einer flexibleren, stark situationsbezogenen Dominanzbeziehung (*dominance style*) zu unterscheiden.

Das Konzept zur Bestimmung der formalen Dominanz beruht auf der Bewertung des Ausgangs von Konflikten. Für jede mögliche Dyade können so Gewinner und Verlierer bestimmt und in einer Matrix angeordnet werden.

Aggressives Verhalten im weitesten Sinne beinhaltet neben physischen Angriffen auch Drohen und Imponierverhalten (z.B. ANGST 1974). Während ungerichtetem Imponieren noch keine bestimmte aggressive Tendenz innewohnt, ist auf einen Sozialpartner *gerichtetes* Imponieren immer als Drohen zu verstehen und gewöhnlich mit Drohelementen gekoppelt (ANGST 1974 für *Macaca fascicularis*, DERIX & VAN HOOFF 1995 für *Canis lupus*).

Im beobachteten Rothundrudel nimmt gerichtetes Imponieren zwischen Adulten in Zeiten erhöhter Spannung und Aktivität (in erster Linie zur Paarungszeit) an Häufigkeit und Intensität zu und schließt Drohverhalten ein (Abb. 3.3-1, 3.3-2). Da die Imponiergeste gerichtet ist, kann sie klar als Demonstration der Dominanz gegenüber dem Rezipienten betrachtet werden. Reagiert der Rezipient submissiv, ist er in dieser Dyade als subordinat einzustufen.

Bei zahlreichen in sozialen Verbänden lebenden Säugerspezies dienen Signale der Submission, sog. „Begrüßungen“, der demonstrativen Unterwerfung und der Anerkennung eines ranghohen Gruppenmitgliedes (z.B. FOX 1971 für *Canis lupus*, EAST et al. 1993 für *Crocota crocuta*). Da aktives Grüßen bzw. Unterwerfen statusbezogen in Richtung des Dominanten auftritt, wird dieser Parameter als Indiz für bestehende Dominanzbeziehungen in sozialen Gruppen herangezogen (z.B. DE WAAL & LUTTRELL 1985 für *Macaca mulatta*, EAST et al. 1993 für *Crocota crocuta*).

Wie bei anderen Carnivoren findet Submissionsverhalten auch bei *Cuon* ritualisiert statt (FOX 1971, 1984; LUDWIG & LUDWIG 2000). Vermutlich setzen Rothunde submissives Verhalten vielseitig und eben auch unabhängig von einer Hierarchie als kohäsives Werkzeug im Sozialverband ein. Da aktive Submission im Rahmen dieser Studie einen Schwerpunkt bei der Datenauswertung einnimmt, soll seine Aussagekraft für eine Dominanzhierarchie separat überprüft werden (s. unten).

Häufig werden experimentell herbeigeführte Konkurrenzsituationen am Futter untersucht, um Dominanzstrukturen nachzuweisen (z.B. DE WAAL & LUTTRELL 1989, FISCHBACHER 1993). Die Untersuchung der sozialen Rangordnung mittels Futterkonkurrenz erweist sich jedoch im untersuchten Rothund-Rudel als ungeeignet. Die vorbereitenden Beobachtungen zeigten bei ausreichender Fütterung ein Verhalten am Futterplatz, das als typisch für eine Spezies mit sozialem Futterteilen zu bewerten ist

und an egalitäre Beziehungen erinnert (sensu HAND 1986, FISCHBACHER 1993). Die Nahrung wird geteilt, ohne daß offensive oder schwache Aggression auftritt (Foto 4.1-1):

- Der Besitz von kleinen Futterbrocken wird respektiert.
- Submissive Signale zeigen den übrigen Gruppenmitgliedern die Motivation an, in den Besitz von Nahrung zu gelangen.
- Das Ende von Auseinandersetzungen ist nicht regelmäßig vorhersagbar und ist situations- und motivationsabhängig.
- Lediglich die Alpha-Tiere erweisen sich zeitweise als dominant.



Foto 4.1-1: Juvenile, subadulte und adulte Rothunde fressen gemeinsam am Riß einer Nilgau-Antilope (Oktober 1999).

In die Berechnung der Dominanzhierarchie der Untersuchungsgruppe flossen alle aggressiven IA (inkl. Imponieren) ein.

Um einen maximalen Datenumfang zu erhalten, wurde auf die Interaktionen der Paarungszeit fokussiert. Voruntersuchungen hatten gezeigt, daß in diesen Monaten eine höhere Rate agonistischer IA als in anderen Monaten zu erwarten ist.

Der Stichprobenumfang für die Berechnung der Rangfolge enthielt für das gesamte Rudel nur fünf geschlechtsübergreifende aggressive Akte (s. Kap. 4.1). Aufgrund dieser asymmetrischen Verteilung wurden geschlechtsübergreifende Aggressionen nicht in die Berechnung einbezogen. Es lagen damit zwei Datensätze vor, denen lediglich intrasexuelle IA angehörten und die separat ausgewertet werden konnten (Tab. 4.1-3, 4.1-4). Es wurden zwei gängige Verfahren zur Berechnung der Dominanzhierarchie angewandt:

Nach HAUSFATER (1975) ist der *Dominanzrang* eines Individuums als „ $n-r$ “ definiert. Dabei stellt n die Anzahl der Tiere in der untersuchten Gruppe dar und r die Anzahl der Tiere, über die das Individuum dominant ist (Tab. 4.1-5).

Nach dem Verfahren von ZUMPE & MICHAEL (1986) wird auf der Grundlage der Frequenzen von aggressiven und submissiven Interaktionen der individuelle Dominanzindex ermittelt. In jeder Dyade wird die Anzahl der ausgetauschten aggressiven und submissiven Aktionen jeweils gleich 100 % gesetzt. Für jedes der beteiligten Individuen wird der Prozentsatz an gegebenen und erhaltenen Akten bestimmt. Dyaden, die weder aggressive noch submissive Interaktionen beinhalten (Null-Dyaden), werden bei der Bestimmung dieses Mittelwertes ausgeschlossen.

Der Dominanzindex nach ZUMPE & MICHAEL (1986) wurde für das untersuchte

Rothundrudel modifiziert, d.h. aktive Submission floß nicht mit in die Berechnung ein, da ihre Aussagekraft für das Prinzip der Gewinner-Verlierer-Matrix bei *Cuon* sehr beschränkt ist (s. weiter unten).

Die Rangfolge nach ZUMPE & MICHAEL (1986) ist aussagekräftiger als jene nach HAUSFATER (1975), da bei letzterer schließlich nur gewonnene Dyaden für die Rangfolge entscheidend sind. Null-Dyaden werden wie verlorene Dyaden behandelt.

Mit der Berechnung des Dominanzindex⁴ nach ZUMPE & MICHAEL erfolgt eine Wichtung innerhalb der Dyade, wobei die wirklichen Verhältnisse besser wiedergespiegelt werden. Dennoch ergab sich zwischen den Weibchen Emi und Frä keine Abstufung, obwohl Frä die dreifache Anzahl aggressiver Akte empfing (Tab. 4.1-6).

Männchen	Her	Mah	Rod	Fab	Fal	Ram	Summe
Her		66	17	2	5	5	95
Mah			24	3	2	5	34
Rod				5	5	2	12
Fab			1		2	8	11
Fal			1	1		4	6
Ram				1	2		3
Summe	0	66	43	12	16	24	161

Tab. 4.1-3: Anzahl der gewonnenen (horizontal) bzw. verlorenen (vertikal) dyadischen Konflikte in der männlichen Geschlechtsklasse (Paarungsphase 2001/02) mit 3,7 % Umkehrungen.

Weibchen	Bab	Wan	Emi	Frä	Summe
Bab		3	1	1	5
Wan			5	15	20
Emi					0
Frä					0
Summe	0	3	6	16	25

Tab. 4.1-4: Anzahl der gewonnenen (horizontal) bzw. verlorenen (vertikal) dyadischen Konflikte in der weiblichen Geschlechtsklasse (Paarungsphase 2001/02) mit 0 Umkehrungen.

Name Männchen	Rang n-r	Name Weibchen	Rang n-r
Her	1	Bab	1
Mah	2	Wan	2
Rod	3	Emi	4
Fab	5	Frä	4
Fal	5		
Ram	6		

Tab. 4.1-5: Dominanzhierarchie in der Dresdener Rothundgruppe während der Paarungsphase 2001/02 (nach HAUSFATER, 1975).

Die Unidirektionalität bzw. Asymmetrie der aggressiven Begegnungen in den Dyaden drückt sich unter den Adulten in einer nach Geschlechtern getrennten strengen Hierarchie aus. Mit fallendem Rang um eine Stufe nimmt die Anzahl der Individuen, über die das jeweilige Tier dominant ist, um ein Individuum ab; Dreiecksverhältnisse treten nicht auf. Diese Verhältnisse entsprechen einer linearen Hierarchie (sensu IMMELMANN 1982) (Tab. 4.1-6).

Männchen

Rang	Name Männchen	Dominanz- index %	Reversals		Rang	Name Weibchen	Dominanz- index %	Reversal s
1	Her	100	0		1	Bab	100	0
2	Mah	80	0		2	Wan	66,7	0
3	Rod	53,3	2 (14,3 %)		3	Emi	0	0
4	Fab	34,4	2 (15,4 %)		3	Frä	0	0
5	Fal	23,3	2 (25 %)					
6	Ram	8,9	0					

Tab. 4.1-6: Dominanzhierarchie in der Dresdner Rothundgruppe während der Paarungszeit 2001/02 auf der Basis einer Gewinner-Verlierer-Matrix (Dominanzindex nach ZUMPE & MICHAEL 1986).

Imponieren machte bei Männchen 82 % und bei Weibchen 100 % der während der Paarungszeit 2001/02 aufgezeichneten intrasexuellen aggressiven Akte aus.

Einer offensiven Aggression geht stets gerichtetes Imponieren voraus, so daß Imponieren als Einleitung nachfolgender offensiver Aggressionen zu betrachten ist. Derartige sukzessive Aggressionen beziehen sich allerdings auf ein und denselben Konflikt, so daß offensive Aggressionen letztendlich nicht in die Gewinner-Verlierer-Matrix eingehen (denn Gewinner und Verlierer dieses Konfliktes wechseln im Verlauf der Auseinandersetzung nicht mehr). Die bewerteten Konflikte beinhalten damit zu 97,7 % (Männchen) bzw. 100 % (Weibchen) *gerichtetes Imponieren*.

Der Anteil offensiver Aggression an allen aggressiven Akten betrug bei Männchen 16,7 % (2001/02) und 16,5 % (2002/03), bei Weibchen 0 % (2001/02) und 3 % (2002/03).

Die Häufigkeit gerichteten Imponierens und die gewöhnlich submissive Reaktion des Gegners machen gerichtetes Imponieren zur optimalen Verhaltensweise für das Bestimmen der Dominanzhierarchie. Darüber hinaus ereignet sich gerichtetes Imponieren, von wenigen Ausnahmen abgesehen, grundsätzlich intrasexuell.

Um die Aussagekraft des Imponier-Rituals bezüglich der Dominanzhierarchie zu überprüfen, wurde ein Dominanzindex allein auf der Basis des Imponierens berechnet. Ein Vergleich mit der in Tab. 4.1-6 wiedergegebenen Hierarchie zeigt vollkommene Übereinstimmung.

Auswertung aktiver dyadischer Submission:

Um zu überprüfen, inwieweit aktive Submission mit der Richtung aggressiven Verhaltens und daher mit der ermittelten Dominanzhierarchie korrespondiert, wurde ein Dominanzindex berechnet, der ausschließlich auf aktiver Submission basiert.

Bezogen auf die Rangordnung sollte von unten nach oben aktiv begrüßt werden, und zwischen benachbarten Rängen sollten die meisten Interaktionen stattfinden. Es wird erwartet, daß sich die Zahl der erhaltenen Submissionen im Rang widerspiegelt und daß hohe Ränge weniger Submissionen initiieren als niedrige.

Die Ergebnisse zeigen, daß sich in beiden Geschlechtsklassen während der Paarungsphase keine Reversals beim intrasexuellen Grüßen ereignen. Jedoch läßt sich anhand der empfangenen Submissionen auch keine klar abgestufte Rangordnung aufstellen. Abhängigkeiten zum Dominanz-Status zeigen lediglich die Daten der Alpha-Tiere.

Zwischen subordinaten Tieren findet aktives Grüßen so selten statt, daß dieser Verhaltensparameter auf die Berechnung der Rangordnung ohne nennenswerten Einfluß bleibt. In der Männchenklasse empfangen beispielsweise von fünf subordinaten Individuen lediglich *zwei* jeweils *eine* aktive Submission.

Sehr deutlich wird dagegen die Bevorzugung der Alphatiere als Sozialpartner. Der Alpharüde erhielt 88,2 %, die Alpha-Fähe 86,7 % aller aktiven Submissionen der jeweiligen Geschlechtsklasse.

Ein Poolen der Daten (aggressive und aktiv submissive Akte) führt zu keiner Veränderung in der oben berechneten Rangfolge.

4.3 Zusammenfassung

- (1) Mit wenigen Ausnahmen finden aggressive Interaktionen nur innerhalb der Geschlechtsklasse statt.
- (2) Aktive Submission ist für die Berechnung eines Dominanzindex ungeeignet. Sie tritt zwar rangabhängig und intrasexuell auf, ist jedoch zu mehr als 85 % auf die dominanten Tiere gerichtet und bezieht nicht alle Gruppenmitglieder ein.
- (3) Intersexuell affiliatives Verhalten ist für die Überprüfung von formalen Dominanzbeziehungen während der Paarungszeit ungeeignet, da es sich weniger im Kontext von Dominanz und Konkurrenz, als viel eher im Zusammenhang mit Partnerwerbung ereignet.
- (4) Für beide Geschlechtsklassen läßt sich während der Paarungs-Phase auf der Grundlage agonistischer Interaktionen jeweils eine lineare Dominanzhierarchie mit klar abgestuften Positionen ermitteln.
- (5) Der Alpha-Rüde verhält sich gegenüber der Alpha-Fähe im Zusammenhang mit Hüteverhalten aggressiv. Die Alpha-Fähe droht geschlechtsübergreifend gegen sexuell aufdringliche Rüden.
- (6) Intrasexuelle Aggressionen werden vom Rezipienten generell mit submissivem Verhalten beantwortet. Dyaden, in denen sich reziproke Aggression ereignen, bleiben auf die Männchenklasse und deren untere Hälfte der Hierarchie beschränkt. Aggressionen innerhalb der Weibchenklasse sind während der Paarungsphase zu 100 % unidirektional.

- (7) Reziproke Aggression ereignet sich zwischen Tieren, wenn eine zuvor stabile Dominanzbeziehung instabil wird oder wenn junge Tiere (zumeist Jährlinge) neue Dominanzbeziehungen etablieren.
- (8) Imponieren umfaßte 84 % aller während der Paarungszeit 2001/02 aufgezeichneten aggressiven Akte. Die mit Hilfe des Imponier-Rituals ermittelte Hierarchie stimmt mit der Rangfolge überein, die auf der Basis *aller* Konflikte der Gewinner-Verlierer-Matrix berechnet werden kann. Im Dresdener Rothund-Rudel sind deshalb formale Dominanzbeziehungen klar am gerichteten Imponieren erkennbar.

4.4 Diskussion

Dominanzhierarchien regeln den Zugang zu umstrittenen Ressourcen wie Nahrung und Sexualpartner, ohne daß es dabei zu offener Aggression kommt. Dieser Vorteil wird als die wesentliche Triebkraft für die Entstehung hierarchischer Strukturen in sozialen Gruppen angesehen (z.B. BARON et al. 1957, VAN SCHAIK 1983).

Bei kooperativ aufziehenden Säugetieren hat der soziale Rang entscheidenden Einfluss auf den Reproduktionserfolg. Dominante Individuen vermögen die Reproduktion zu monopolisieren, weil sie den Wettbewerb um Nahrung und Fortpflanzungspartner eher als subordinate gewinnen (z.B. CREEL 1996; DOOLAN & MACDONALD 1997; O'RIAIN et al. 2000).

Die soziale Spitzenposition in Canidenrudeln ist folglich besonders attraktiv und wird ständig umkämpft. Egalitäre Sozialstrukturen (sensu VEHRENCAMP 1983), wie sie beispielsweise typisch für Zebramangusten sind (FISCHBACHER 1993), sind daher für kooperativ aufziehende Caniden auszuschließen. Ohne eine, zumindest saisonal etablierte, strikte Dominanzhierarchie wäre es dem Elternpaar unmöglich, sein Fortpflanzungsmonopol zu sichern.

Untersuchungen an Grauwölfen bestätigen die Existenz einer Dominanzhierarchie, die weitgehend den Zugang zu Nahrung und Sexualpartner regelt (z.B. ZIMEN 1971, DERIX et al. 1993). Entgegen älteren Beobachtungen, die zunächst für Rothund und AWH die Existenz einer Dominanzhierarchie in Frage stellten (*Cuon*: JOHNSINGH 1982, FOX 1984; *Lycaon*: KÜHME 1965), wurde inzwischen auch für diese Spezies die hierarchische Strukturierung des Rudels nachgewiesen (*Lycaon*: VAN LAWICK-GOODALL 1972, FRAME et al. 1979; *Cuon*: VENKATARAMAN 1998, LUDWIG & LUDWIG 2000, BOGUSCH 2002).

Die Schwierigkeiten, Rothunde individuell im Freiland zu beobachten und als intaktes Rudel im Gehege zu halten, verhinderten bisher klare Aussagen zur Dominanzhierarchie. Erst seit den neunziger Jahren bleiben stabile, vielköpfige Rudel in Zoogehegen keine Ausnahmeerscheinung mehr. Besonderheiten der sozialen Organisation des Rothundes, wie die saisonale Oszillation in der Ausprägung der Dominanzhierarchie (s. Kap. 5.4), das Meiden von Aggression an der Beute (s. Kap. 5.6) und die Vielzahl affiliativer Verhaltensweisen (s. Kap. 5.5) führten vermutlich zu Fehleinschätzungen hinsichtlich der Rudelstruktur.

Wie im Freiland (VENKATARAMAN 1998) bleibt auch im Dresdener Rudel die Menge agonistischer IA zwischen den Weibchen, auf deren Grundlage die Dominanzhierarchie

zu berechnen ist, zumindest für einige Dyaden unzureichend. Unter den wenigen agonistischen IA der Weibchenklasse gibt es indessen keine Reversals, so dass trotz der spärlichen Daten von einer linearen Hierarchie ausgegangen wird. Dieses von der Männchenklasse abweichende Verhalten der weiblichen Rothunde steht in enger Verbindung mit weiteren geschlechtsspezifischen Verhaltens-Besonderheiten, die im Kapitel 5.4 näher untersucht und in Kapitel 5.7.3 diskutiert werden.

Dominanzbeziehungen in einem Wolfsrudel können am besten durch das Modell der linearen geschlechtsbezogenen Hierarchie beschrieben werden (MECH 1970, ZIMEN 1978, PACKARD 2003, u.a.). Dabei ist Imponierverhalten eng an den sozialen Status des Aktors gebunden (z.B. DERIX et al. 1993). So wird auch für *Canis lupus*, übereinstimmend zu den hier vorgestellten Ergebnissen, Imponieren als das geeignete Verhalten zur Bestimmung der Dominanzhierarchie betrachtet.

Die Dynamik der sozialen Hierarchie eines Caniden-Rudels zeigt sich gleichwohl komplexer als jedes Modell einer Rangordnung. So beschreibt die Rangordnung des untersuchten Rothund-Rudels eine formal aufgestellte Hierarchie, die auf der agonistischen Dyade von Imponieren und Submission beruht. Darüber hinaus existieren im Rudel weitere Dominanzbeziehungen, die ganz im Sinne von DE WAALS „*Dominance Style*“ (DE WAAL 1988, DE WAAL & LUTTRELL 1985) von Alter und Verwandtschaft, speziellen Stimmungen und Motiven oder gerade bei Rothunden vom Reproduktionszyklus (s. Kap. 5.4) abhängig sind.

Im Rothundrudel finden mit nur wenigen Ausnahmen aggressive IA innerhalb der Geschlechtsklassen statt. Die adulten Rudelmitglieder beider Geschlechtsklassen weisen während der Paarungszeit eine lineare formale Dominanzhierarchie auf, deren reziproke Aggressionen auf die unteren Ränge der Männchen-Hierarchie beschränkt bleiben. Spätestens ab dem beginnenden dritten Lebensjahr nehmen die Rothunde klare Positionen in der Rudelhierarchie ein. Das Alter spielt dann keine dominierende Rolle mehr in der Gestaltung der Dominanzbeziehungen, so daß das dominanzhierarchische Altersstufen-Modell (*Age-Graded Dominance Hierarchy*, FOX 1971) für das untersuchte Rudel eher unzutreffend ist.

Die beobachteten Rangwechsel zwischen nah verwandten Adulten, die nicht mit physischer Stärke und Alter zu erklären sind, lassen sich vermutlich auf interindividuelle Variation des Temperaments zurückführen. Die Betrachtung individueller Verhaltensprofile wird als eine bedeutende Möglichkeit zum Verständnis der Variabilität des Sozialverhaltens in einem Caniden-Rudel angesehen (PACKARD 2003; s. auch Kap. 5.7.14). Mit besonderen sozialen Fähigkeiten ausgestattete Individuen sollten in permanenten Sozialverbänden, deren Stärke es ist, kooperativ zu agieren, auch exponierte soziale Positionen einnehmen. Die sichere Reflexion des Beziehungsnetzes im Rudel, besondere Wachsamkeit, soziale Attraktivität sowie der Aufbau von Koalitionen, könnten zu solchen besonderen individuellen Fähigkeiten sozial starker Rothunde gehören.

In dauerhaften Verbänden rudellebender Caniden scheinen daher zwischen volladulten Rudelmitgliedern neben dem Alter vor allem individuelle Dispositionen über den endgültigen sozialen Status zu entscheiden. Darüber hinaus schlägt sich die Fähigkeit zu kooperieren in der Bildung von Koalitionen nieder, mit deren Hilfe neue soziale Positionen gegen Ranghöhere durchgesetzt werden. Die Bedeutung variabler Ausprägung sozialer Merkmale für den späteren sozialen Status und für soziales Rollenverhalten wird ausführlich in den Kapiteln 5.7.13 und 5.7.14 diskutiert.

5. STRATEGIEN DER KOOPERATION UND KOHÄSION

5.1 Problemstellung

Die Konkurrenz um einen Fortpflanzungspartner oder ganz allgemein um den Fortpflanzungserfolg kann zu unlösbaren Konflikten mit schwersten Verletzungen oder zur Dispersion von Gruppenmitgliedern führen (z.B. CORBETT 1988, DERIX et al. 1993, CREEL 1996, LUCAS et al. 1997). Konflikte stören generell soziale Beziehungen und können in Form offener Aggression selbst feste Bindungen und ganze Beziehungsnetze zerstören.

Die Anwesenheit adulter Nachkommen birgt grundsätzlich die Tendenz zu Konkurrenz um den Zugang zum Fortpflanzungspartner, zur Nahrung und zu den Jungen in sich (z.B. BEKOFF & WELLS 1982 für Koyoten). Das dominante Elternpaar sollte einerseits sein Fortpflanzungsmonopol gegenüber subordinaten Rudelmitgliedern durchsetzen, andererseits Helfer für die Sicherung eines hohen Reproduktionserfolges rekrutieren. Damit ergibt sich die Frage nach den kohäsiven Kräften, die ein Rothund-Rudel unter diesen Voraussetzungen zusammenhalten und es befähigen, kooperativ Junge aufzuziehen und kooperativ zu agieren.

Freilandbeobachtungen bestätigen für *Cuon* Rudelbildung, kooperative Jagd und kooperative Jungenaufzucht: Merkmale einer sozialen Organisation, die auf dauerhaften sozialen Bindungen basiert. In kooperativ agierenden Rothund-Verbänden sollten daher spezielle, der Dispersion entgegenwirkende Verhaltensmechanismen wirksam sein. Ohne eine Balance zwischen strikter Dominanzhierarchie und Mechanismen zur Kohäsion wären kooperative Jungenaufzucht und Ressourcenverteidigung nicht möglich. Wie sieht diese Balance aus und welche Verhaltensmechanismen werden dabei wirksam?

Neben einfachen Mechanismen, Konflikte zu beenden (z.B. ritualisiertes dominanzanzeigendes Verhalten), wurden im Dresdener Rudel Muster affiliativen Verhaltens entdeckt, die nach Beendigung von Konflikten zur Entspannung und zur Wiederaufnahme sozialer Beziehungen beitrugen oder die in der Lage waren, Konflikte auf einem nichtaggressiven Niveau zu lösen.

In der folgenden Ergebnisdarstellung wird zunächst der funktionale Ausdruck der Rudel-Kohäsion betrachtet: Kooperation und Aufgabenteilung (Kap. 5.2).

Im Anschluß an Kapitel 5.2 wird auf Verhaltensmechanismen eingegangen, die als Voraussetzungen und Stützen der kooperativen Aufzucht angesehen werden. Das sind:

- ritualisiertes dominanzanzeigendes Verhalten (Kap. 5.3)
- auf die Saisonalität der Reproduktion abgestimmtes Dominanzverhalten (Kap. 5.4)
- Verhaltensmechanismen zur Förderung der sozialen Bindung und des Spannungsabbaus (Kap. 5.5 und 5.6)

5.2 Kooperation und Arbeitsteilung

Rothunde kooperieren im Rudel, wenn sie jagen, Ressourcen verteidigen und ihre Jungen aufziehen (DAVIDAR 1975, JOHNSINGH 1982). Freilanduntersuchungen lieferten bisher keine Details über die Mechanismen des Zusammenwirkens der Rudelmitglieder. Es ist unbekannt, ob es etwa dem Zufall überlassen bleibt, bestimmte Aufgaben zu übernehmen, oder ob es vom sozialen Status abhängige oder andere Dispositionen gibt, welche regeln, wer beispielsweise zur Jagd aufbricht und wer als Wache am Wurflager zurückbleibt. Im Folgenden werden Beobachtungen aus dem Dresdener Rudel vorgestellt, die Situationen kooperativen Verhaltens im Gehege wiedergeben und Hinweise auf Verhaltensmuster liefern, die der Koordination (Synchronisation, räumliche und zeitliche Abfolge) kooperativen Verhaltens dienen.

Neben Mechanismen des Zusammenhaltes beruht kooperatives Verhalten auf der Synchronisation der entsprechenden Verhaltensweisen. Kooperation setzt ereigniskongruente Koordination von Verhalten voraus. Stimmungsübertragung führt dazu, daß ganze Gruppen von Tieren das gleiche Verhalten ausführen, ohne daß originale innere oder äußere Signale dieses Verhalten hervorrufen müßten. Vielmehr findet eine Stimmungs- bzw. Verhaltensansteckung über Gruppenmitglieder und deren sekundäre Signale statt. Die Disposition auf Stimmungsübertragung ist daher eine wichtige Voraussetzung zur Synchronisation von Verhalten in sozialen Gruppen (IMMELMANN 1979).

Solche Verhaltensweisen synchronisieren jedoch nicht allein das Verhalten der Rudelmitglieder, sondern sie dienen zugleich dem Zusammenhalt im Sozialverband (EWER 1968). Verhalten, das sowohl der Kohäsion als auch der Koordination von kooperativen Aktionen dient, wird auch für die im Fokus stehende Rothund-Sozietät erwartet. Neben Signalen, welche die gemeinsame Verteidigung unterstützen, sollten sich Verhaltensweisen entwickelt haben, die die Gruppe zum gemeinsamen Aufbruch (Wanderung, Jagd) stimulieren oder in eine aufmerksame und freundliche Stimmung versetzen, um wirkungsvoll kooperativ zu agieren.

5.2.1 Generelle Stimmungsübertragung

Bestimmte Verhaltensweisen bzw. Aktivitäten führen die Rudelmitglieder generell zeitgleich aus. Ruhephasen schließen i.d.R. das gesamte Rudel ein (von Wachposten abgesehen). Synchronität im Verhalten betrifft in erster Linie die folgenden Komplexe:

- Ruheverhalten
- Nahrungsaufnahme
- Gehege-Exploration
- Schutzverhalten.

Während der Jungenaufzucht ist das Rudelleben von überdurchschnittlicher Verhaltens-Synchronisation geprägt. Die stark rudelorientierte Koordination des individuellen Verhaltens korreliert mit reduziertem Dominanzverhalten (s. Kap. 5.4.1.) und einer erhöhten Rate soziopositiven Verhaltens (s. Kap. 5.4.2). Die Rudelmitglieder zeichnen sich durch besonders starke Appetenz für Stimmungsübertragung und kürzere

Latenzzeiten bis zum Beginn der gemeinsamen Aktivität aus. Stimmungs-Synchronisation erfaßt in dieser Phase häufiger als sonst das gesamte Rudel. Folgende Verhaltenskomplexe werden dadurch zeitlich koordiniert:

- Schutzverhalten bei Gefahren von außen
- Schutzverhalten bei Mobilität der Welpen
- aktive Bewachung der Peripherie
- Nahrungsaufnahme und Nahrungsweitergabe
- Spielverhalten

Diesen kooperativ ausgeführten Aktionen geht stets ein Stimulus voraus, der zur entsprechenden Stimmungs-Synchronisation führt (s. Tab. 5.2-1). Das kann ein bestimmtes Signal (Warnlaut, Start einer *Meet-Zeremonie*) oder das gemeinsam ausgeführte Verhalten selbst sein.

synchronisiertes Verhalten/ Aktion	Stimulus/ Signal
Schutzverhalten nach außen	Warnlaute, das Verhalten selbst od. <i>Meet-Zeremonie</i>
Schutzverhalten bei Mobilität der Welpen	Erscheinen der Welpen, lautes Kontaktwinseln
aktive Bewachung der Peripherie	Welpen; <i>erweiterte Begrüßung</i> od. <i>Meet-Zeremonie</i> , laufen an der Peripherie
Nahrungsaufnahme und Nahrungs-Weitergabe	das Verhalten selbst und Kontaktwinseln
Jagdspiele, gesteigerte Aufmerksamkeit	<i>Meet-Zeremonie</i>
Spielverhalten	Spielaufforderung, das Verhalten selbst

Tab. 5.2-1: Beziehungen zwischen dem Stimulus einer Stimmungsübertragung und dem dadurch synchronisierten Verhalten: Oft fungieren kohäsive Rituale (fett gedruckt) als Instrument der Stimmungsübertragung.

Kohäsive Rituale wie *Meet-Zeremonie* oder *erweiterte Begrüßung* schaffen durch wechselseitige Submission und Körperkontakte eine freundliche und tolerante Stimmung und die Bereitschaft zum Mitmachen. Diese bindungsfördernden Rituale stimmen die Rudelmitglieder auf gemeinsame Aktionen ein und koordinieren zugleich deren Start.

Meet-Zeremonie und *erweiterte Begrüßung* werden infolgedessen als Rituale verstanden, die über ihre bindungsfördernde Funktion hinaus der Koordination kooperativen Verhaltens dienen.

Verhaltens-Koordination (Synchronisation, räumliche und zeitliche Abfolge) findet offenbar nicht nur über Warnlaute oder rudelinterne Verhaltensbeobachtung statt, sondern kann individuell und absichtsvoll durch Kohäsions- und Mitmach-Verhalten fördernde Rituale ausgeübt werden.

5.2.2 *Meet-Zeremonie*

Die *Meet-Zeremonie* (*meet*, sensu KINGDON 1977) führt das gesamte Rudel räumlich eng zusammen, unterstützt freundliche Körperkontakte und schafft unter den Rudelmitgliedern eine Bereitschaft zum Mitmachen bei gemeinsamen Aktionen. Die *Meet-Zeremonie* fungiert als ein Ritual der Einstimmung, dem das effektive Verhalten, also die kooperative Aktion (z.B. aktive Peripherie-Kontrolle) erst folgt. Das submissive Verhalten der Teilnehmer gleicht einer wechselseitigen Rückversicherung zur Unterwerfung in die Rudelinteressen. So erscheint die *Meet-Zeremonie* gleichsam als eine prophylaktische Absicherung der nachfolgenden Aktion.



Foto 5.2-1: Der Alpha-Rüde empfängt intensive Submission während einer *Meet-Zeremonie* und verhält sich zunächst defensiv.

Während der *Meet-Zeremonie* erinnern erregtes Zusammenlaufen, Umeinander- und Parallellaufen, eingeknickte Gliedmaßen, intensive Schnauzenkontakte und Schwanzwedeln an eine stürmische Begrüßung. Darüber hinaus sind Lecken und Knabbern an Hals, Abdomen und im Genitalbereich typisch, aber auch gemeinsames Wälzen, in dessen Verlauf die Körper aneinander gerieben und übereinander geschoben werden (Foto 3.2-4 und 3.2-5). Auffallend sind die intensiv ausgeführten Pflegehandlungen wie Lecken und Knabbern am Körper des Partners. Sie unterscheiden sich nicht vom Allogrooming in anderen Situationen.

Es bilden sich mehrere Gruppen von bis zu fünf Tieren, wobei *alle* Gruppenmitglieder in das Geschehen eingeschlossen sind. Darüberhinaus unterscheidet sich die *Meet-Zeremonie* von anderen Begrüßungszeremonien durch ihre Extase, ihr Tempo und die starke Betonung von aktiver Submission und Körperkontakten, welche intensive Fellpflege einschließen und, unabhängig vom Rang, ausgeführt werden. In der Regel entwickelt sich diese rudelumfassende Aktivität geradezu explosiv und ist von lautstarkem Winseln begleitet.

Die ritualisierten Gruppenzusammenkünfte finden vorwiegend in den Morgen- und Abendstunden statt, selten mitten am Tag.

Während der *Meet-Zeremonie* befinden sich alle Rudelmitglieder kurzzeitig in einer submissiven Hochstimmung, die für gewöhnlich etwa 20-40 Sekunden anhält. Inklusive der Initialisierung (z.B. Weckverhalten, aktive Submission) dauert das Ritual selten länger als 3 min. Danach lösen sich die einzelnen Gruppen wieder auf. Unter den Jährlingen tritt während der Zeremonie häufig Koten auf, was wohl als Hinweis auf ihre

Erregung zu werten ist. Am Abend schließt sich oft eine Phase starker Aktivität mit wilden Jagdspielen an.

Das Ritual startet i.d.R. nach einer Ruhephase des Rudels und vor der Nahrungsaufnahme. Stets beobachten ein bis zwei Tiere während der Zeremonie die Umgebung. Dennoch nehmen alle Gruppenmitglieder an diesem Ritual außerordentlich intensiver Sozialkontakte teil.

Die Teilnahme aller Gruppenmitglieder und die Verbindung von Submissionsgestik mit sozialer Körperpflege unterstützen die These, daß es sich bei der *Meet*-Zeremonie um ein Ritual der Stimmungs-Synchronisation, der Beseitigung sozialer Spannungen und der Stärkung der Kohäsion handelt.

5.2.3 Kooperation

Obgleich die Theorie der natürlichen Selektion darauf fußt, daß Tiere in ihrem eigenen reproduktiven Interesse stets egoistisch handeln sollten (DARWIN 1859, DAWKINS 1989), hat die Soziobiologie längst erkannt, daß Individuen auch altruistisch sein können, indem sie ihren reproduktiven Erfolg zum Vorteil anderer opfern (WILSON 1975). HAMILTONS (1964) Theorie der Verwandtenselektion lieferte eine Lösung des Altruismusproblems, weil sie zu zeigen vermochte, daß natürliche Selektion die Kooperation zwischen zwei oder mehr Individuen begünstigen kann, falls die betreffenden Tiere genetisch verwandt sind. Kooperatives Verhalten in Verwandtschaftsgruppen setzt sich nur dann durch, wenn damit ein Reproduktionsvorteil erzielt wird.

Folgerichtig offenbart sich kooperatives Verhalten im Dresdener Rothund-Rudel vorwiegend in Verbindung mit der Aufzucht und dem Schutz von Jungtieren. Gemeinsames Handeln, z.B. bei der Absicherung der Gehegeperipherie, ereignet sich jedoch auch außerhalb der Aufzucht. Die Bereitschaft, große Beutetiere, die der Alpha-Rüde nicht allein tragen kann, gemeinsam in Sicherheit zu bringen (aus dem Blickfeld von Menschen), ist während des gesamten Jahres vorhanden (Foto 5.2-2).



Foto 5.2-2: Gemeinsam wird das etwa 50 kg schwere Schaf über den Hügel, 20 m weiter bis vor das Wurflager gezogen (September 1999).

Je weniger Aggressionen und je mehr freundliche IA und kohäsionsfördernde Rituale zwischen den Rudelmitgliedern stattfinden, desto häufiger ereignet sich kooperatives Verhalten. Die höchste Rate kooperativer Aktionen fällt zeitlich mit der Aufzuchtphase (Phase 2) zusammen, jener Phase mit der höchsten Rate soziopositiver IA und Kohäsionsrituale (Abb. 5.2-1). Das Auftreten kooperativen Verhaltens ist hingegen negativ mit aggressiven IA korreliert.

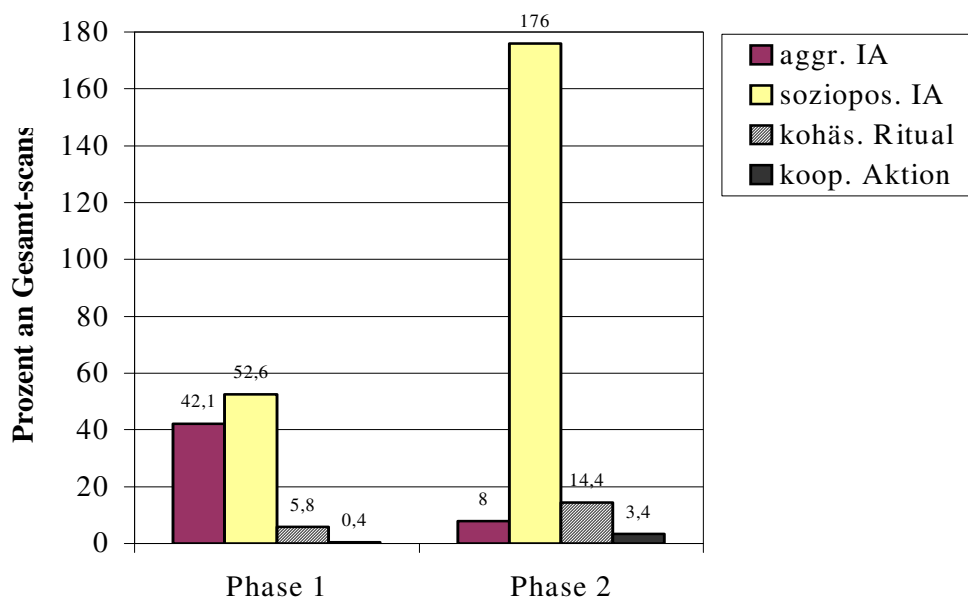


Abb. 5.2-1: Darstellung der Beziehung zwischen dem Auftreten kooperativen Verhaltens (hier Bewachen der Gehegeperipherie), kohäsiver Rituale (hier erweiterte Begrüßung), soziopositiver und aggressiver IA. Kooperatives Verhalten ist positiv mit soziopositiven IA (inkl. kohäsiver Rituale) und negativ mit aggressiven IA korreliert. Da pro *Scan* mitunter mehr als eine soziopositive oder aggressive IA registriert wurde, erreichen die Anteile der entsprechenden Verhaltenskategorien gelegentlich mehr als 100 %. Phase 1: 2001/02; Phase 2: 2003.

Eine große Zahl kohäsiver Rituale in Phase 2 ereignet sich ohne direkten Bezug zu den Welpen. Derartige kohäsive Rituale und nachfolgende rudelübergreifende Aktionen treten indessen während der Paarungszeit selten auf. Der Rückgang kooperativer Aktionen während dieser Phase liegt deshalb nicht allein in der abnehmenden Zahl an Anlässen (=Welpen) begründet, sondern womöglich in einer generell verminderten Motivation.

Kooperatives Verhalten ereignet sich im Zusammenhang mit folgenden Aufgaben:

- gemeinsames Tragen und Bewachen großer Beute
- direktes Versorgen der Welpen (Nahrung zutragen, Körperpflege, Bewachen)
- Schutz und Verteidigung (Gehegeperipherie, Nahrung, Welpen)

Die weitaus am häufigsten beobachteten kooperativen Aktionen bestehen im Hüten und Pflegen der Welpen und im Schutz der Gehegeperipherie. Folgende Anlässe führen zu kooperativem Schutzverhalten:

- Besucher vor dem Gehege während der Aktivitätszeit
- Welpen verlassen die Wurfhöhle und bewegen sich im Gehege
- Nahrungsaufnahme und -transport
- lautstarke Welpenkämpfe
- Ernstkämpfe zwischen Jährlingen oder anderen Adulten
- Geburtsvorgang bei der Alpha-Fähe



Foto 5.2-3: Während im Hintergrund ein Jährling Nahrung zur Welpengruppe trägt, halten Her (links) und Bab (rechts auf dem Hügel) Wache (August 1999).

Um die Sicherheit des Rudels sowohl in vermuteten als auch in tatsächlich erkannten Gefahrensituationen zu gewähren, übernehmen seine Mitglieder verschiedene Funktionen, die sich zu einer komplexen Aktion ergänzen (Foto 5.2-3). So läuft eine Verteidigungsaktion während der Welpenaufzucht generell nach folgendem Schema ab: Ein Teil der Rudelmitglieder übernimmt die Verteidigung der Peripherie. Diese Tiere schwärmen breitgefächert aus, beobachten die Umgebung des Geheges und zeigen gegebenenfalls Angriffsintentionen. Andere Rudelmitglieder suchen Beobachtungspunkte auf oder widmen sich den Ressourcen im Inneren des Geheges oder den Welpen. Sie tragen beispielsweise die Welpen vor oder in die Wurfhöhle. Gelegentlich werden bei diesen Aktionen herumliegende Futterstücke vor die Wurfhöhle getragen.

Das Rudel-Verhalten während der Geburt zeigt deutlich den Zusammenhang zwischen kooperativem und kohäsivem Verhalten. Dem Anlaß für kooperatives Schutzverhalten (Geburt und Glockenlaut der Fähe) folgten unmittelbar gesteigertes submissives Verhalten und Bindungsrituale, die auch vom Alpha-Rüden eingeleitet wurden (Submissionsgestik). Gleichzeitig und in Folge schwärmten einige Tiere wieder zur Peripherie aus. Bindungsfördernde Rituale fungieren in diesen Situationen gleichsam als Stimmungsmotor und Antrieb für kooperative Verteidigung. Alle Formen freundlicher Körperkontakte können als Stärkung und Rückversicherung einer positiven Beziehung verstanden werden:

Episode 5.2-1: *Der Tag der Geburt im April 2003, nach 18 Uhr: Wahrscheinlich*

hatte die Geburt der Welpen gerade stattgefunden oder war noch im Gange. Alle Rudelmitglieder liefen zwischen Wurfhöhle und Peripherie (Angriffsintention) hin und her. Bei Begegnungen tauschten sie aktive Submission aus. Her, Mah und Fal liefen an der Gehegeperipherie und Bil und Jac starteten einen Angriff gegen Besucher. Fal verließ zwischenzeitlich kurz seinen Posten an der Peripherie und führte mit Ram und Rod ein erweitertes Begrüßungsritual aus. Zwei weitere Begrüßungsgruppen bildeten sich in Folge: Mah, Frä und Jac unterwarfen sich vor Her (Alpha-Rüde); anschließend liefen Fab, Fal und Rod submissiv zu Mah. Dieser erweiterten Begrüßung schloß sich Her in Imponierhaltung an. Nach diesen Begrüßungsritualen schwärmten sieben Rudelmitglieder mit Angriffsintention an die Gehegeperipherie. Als aus der Wurfhöhle von Bab (Mutterfähe) ein Glockenlaut ertönte, lief Her in submissiver Haltung (!) auf eine Gruppe von fünf Tieren zu. Aktive Submissionen austauschend liefen anschließend alle gemeinsam zur Wurfhöhle. Frä, Bil und Jac entfernten sich schnell wieder von dort, um aktiv Wache zu halten.

Die folgende Episode schildert die gesteigerte Verteidigungsbereitschaft nach einer Geburt, wenn Futter versteckt wird oder wenn Rudelmitglieder fressen. Soziopositive IA erreichen während der gesteigerten Verteidigungsbereitschaft eine besonders hohe Rate: Selbst Nahrungsbrocken dienen in diesen Situationen als Mittel zum Zweck der freundlichen Annäherung und des Körperkontaktes.

Episode 5.2-2: Der zweite Tag nach der Geburt im April 2003, nach 18 Uhr: Die Besucher hatten den Zoo verlassen und das Rudel furagierte. Während die meisten Rudelmitglieder fraßen oder mit Jagdspiele um Nahrungsbrocken beschäftigt waren, hielt Ram passiv Wache. Her erhielt ständig aktive Submissionen und war in erweiterte Begrüßungsrituale involviert. Als sich in dieser Situation noch zwei späte Besucher dem Gehege näherten, warnte Mah laut. Sofort verteilten sich Her, Mah, Ram, Rod und die beiden Jährlinge an der Peripherie, liefen auf und ab und richteten sich die Umgebung kontrollierend auf. Mah unterwarf sich aktiv dem Alpha-Rüden. Zwei Minuten später hielten nur noch Ram und die beiden Jährlinge aktiv Wache. Hin und wieder liefen sie grüßend zum Alpha-Rüden. Im Anschluß fanden immer wieder in kurzen Intervallen Ablösungen der aktiv und passiv Wache haltenden Rudelmitglieder statt: Ein ständiger Wechsel zwischen Schutzverhalten an der Peripherie und aktiver Submission in Verbindung mit Furagierverhalten.

Die folgende Episode demonstriert, daß sich kooperatives Schutzverhalten gelegentlich mit weiteren Aktionen überlagert und trotz der hohen Attraktivität der Welpen die Koordination der Aufgaben gewährleistet bleibt:

Episode 5.2-3: Fünfte Aufzuchtwoche im Mai 2003, nach 18.30 Uhr: Die Mutterfähe hielt sich im Rudel auf. Währenddessen lagen Frä bei den Welpen in der Wurfhöhle und Her auf dem Dach der Wurfhöhle. Andere Rudelmitglieder konkurrierten submissiv um Nahrung oder interagierten aktiv submissiv. Unter der Aufsicht von Her, Falk und Frä tauchten plötzlich zwei Welpen vor der Wurfhöhle auf. Sofort befanden sich außer der Mutter und Ram alle Rudelmitglieder für kurze Zeit aktiv Wache haltend an der Peripherie. Nach drei bis vier Minuten wachten lediglich noch Ram, Fab und der Alpha-Rüde; der Rest des Rudels spielte mit den Welpen, pflegte und beobachtete sie. Nach weiteren drei Minuten verließ Fab die Peripherie, um sich dem Rudel, das sich um

die Welpen scharte, anzuschließen. Her und Ram zeigten ebenfalls Intention ihre die Wachpositionen Richtung Welpen zu verlassen. Da keine Gefahr drohte, blieb schließlich Ram, der rangniedrigste Rüde, allein an der Peripherie zurück.

Die Aufgabe, die Ram trotz der Attraktivität, die die Welpen auf ihn ausübten, weiterhin übernahm, entsprach genau der Situation, in der sich ein hungriger Wächter befindet, während das Rudel um ein Beutetier vereint frißt: Obwohl der Zugang zur Nahrung möglich ist, wird die Nahrungsaufnahme verschoben, um die Funktion als Wachposten auszufüllen (Foto 5.2-4).

Die Untersuchungsergebnisse machen deutlich, daß die Effizienz von Kooperation nicht allein auf Synchronisation beruht, sondern gleichermaßen auf der aktiven Übernahme spezieller und verschiedenartiger Aufgaben durch die Beteiligten. Das folgende Kapitel sucht nach Regeln dieser Arbeitsteilung.

5.2.4 Arbeitsteilung

Wenn in der folgenden Ergebnisdarstellung von Arbeitsteilung gesprochen wird, handelt es sich nicht allein um die Übernahme unterschiedlicher Aufgaben durch bestimmte Individuen, sondern immer auch um kooperatives Zusammenwirken: Mehrere Rothunde beteiligen sich an verschiedenen synchron ablaufenden Einzelaktionen (= Aufgaben), die sich sinnvoll ergänzen und einem gemeinsamen Ziel dienen (Foto 5.2-3).

Das gemeinsame Schleppen eines schweren Kadavers in ein Versteck erfordert kooperatives Handeln: Alle Beteiligten zerren den Kadaver in die gleiche Richtung. Die Koordination verschiedener Aufgaben bleibt indessen bei der isolierten Betrachtung dieser Aktion verborgen. Denn während die Nahrung in Sicherheit gebracht wird, laufen andere Rudelmitglieder an die Peripherie, und zwei weitere Individuen suchen Beobachtungspunkte auf, um den Transport zu sichern. Setzt man alle diese Einzelaktionen (Nahrungstransport, Wache stehen, Peripherie ablaufen) miteinander in Beziehung, zeigt sich das sinnvolle Ineinandergreifen verschiedener Aufgaben, die dem gleichen Ziel (z.B. Nahrung in Sicherheit bringen) dienen.

Im Folgenden wird zunächst dargestellt, wie das Rudel Aufgabenteilung praktiziert. Im Anschluß daran wird nach Korrelationen zwischen der Entscheidung eines Individuums für eine bestimmte Aufgabe und seiner individuellen Situation gesucht.

Arbeitsteilung tritt in Verbindung mit folgenden Funktionskreisen auf:

- Schutz von Ressourcen wie Revier und Nahrung
- Schutz, Ernährung und Pflege der Welpen
- Schutz rudelinterner Abläufe (z.B. Nahrungsaufnahme, Welpenfütterung, kohäsive Rituale)

Kooperativen Aktionen mit Aufgabenteilung gehören stets Schutzverhalten in Form von Wache oder Verteidigung an. Bei der Nahrungsaufnahme besonders begehrter Beutetiere (z.B. Hirsch) halten sich nicht alle Rudelmitglieder am Riß auf, sondern es bleibt mindestens ein Wachposten eingeteilt. Hält sich zudem der erst wenige Wochen alte Nachwuchs am Riß auf, patrouillieren die Alpha-Tiere oder andere erfahrene Rudelmitglieder an der Gehegeperipherie (aktive Wache). Gewöhnlich werden die

Wachposten in kurzen Abständen von immer wieder anderen Rudelmitgliedern unterstützt. Läuft irrtümlicherweise ein Welpen zu einem Wachposten, um zu betteln, holt ihn ein Helfer wieder zurück zum Futterplatz. Erst wenn die Rudelmitglieder am Kadaver etwas gefressen haben, lösen sie anschließend gezielt einen Wachposten ab (s. Episode 5.2-4).



Foto 5.2-4: Während der größte Teil des Rudels an einem Kadaver frisst, hält ein subordinates Mitglied rechts auf dem Hügel Wache (September 2001).

Episode 5.2-4: Wachablösung im Juni 1999 zwischen Ing (Beta-Rüde) und Her (Jährling), während das Rudel an einem großen Kadaver fraß: Her näherte sich leise winselnd dem auf einem Hügel Wache haltenden Ing. Beide tauschten freundliche Schnauzenkontakte aus, und Her legte sich neben Ing ab. Ein bis zwei Minuten später erhob sich Ing, um den Futterplatz aufzusuchen und Her rückte sofort auf den soeben frei gewordenen Liege- und Beobachtungsplatz. Als Her etwas später laut warnte, unterbrachen Ing und Mah ihre Mahlzeit, liefen zu Her auf den Hügel und blickten in die Richtung, in welche Her schaute. Nach dem Fressen ging Ing ohne auffällige Begrüßung zu Her und löste ihn wieder ab.

Die Befriedigung des Antriebs zur Nahrungsaufnahme wird, wie die des Sexualtriebs, durch besonders dominante Reize gesteuert. Beide Antriebe stellen außerdem die häufigste Quelle intraspezifischer Konkurrenz dar. Um so erstaunlicher erscheint die Fähigkeit der beobachteten Rothunde, zeitgleich Nahrungsaufnahme und Schutzverhalten auszuführen. Die Fähigkeit zum Aufschub des starken Antriebs, seinen Hunger zu stillen, wurde regelmäßig beobachtet, wenn das Rudel große Kadaver erhielt (Foto 5.2-4).

Welpenbetreuung vs. passive Wache:

Zu einem der wichtigsten Aufgabenkomplexe während der Aufzucht gehört die Welpenbetreuung bzw. alloparentale Brutpflege (Babysitting, Körperpflege, Kontaktliegen, Nahrung zutragen, Imponieren mit Stubsen sowie Sozialspiel). Jeder Welpenkontakt und jeder Aufenthalt von Rudelmitgliedern in Reichweite der Welpen wird als Welpenbetreuung im weitesten Sinne verstanden, da zumindest ein Behüten der Welpen vor Gefahren gewährt ist.

Um Aussagen über individuelle Vorlieben im Rahmen der Welpenbetreuung machen

zu können, wurde zunächst die Anzahl der Welpenkontakte (dazu gehörten z.B. Begrüßung, Spiel, Nahrungsweitergabe, Beriechen, Belecken) zwischen den Rudelmitgliedern verglichen (Abb. 5.2-2). Welpenkontakte wurden mit Welpenbetreuung gleichgesetzt. Das passive Bewachen des Bau-Eingangs während der Bauperiode der Mutterfähe floß nicht in die Auswertung ein.

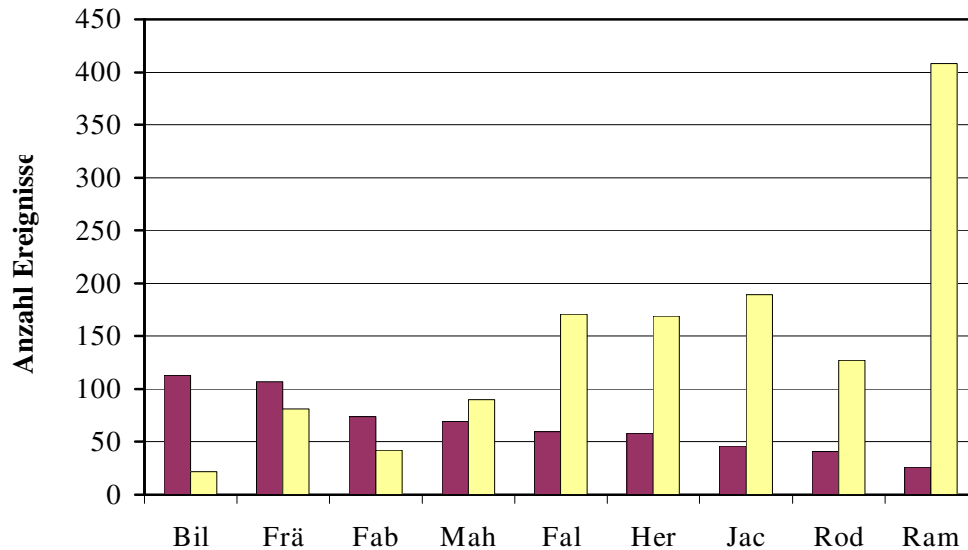


Abb. 5.2-2: Anzahl der Scan-Samples mit registriertem Welpenkontakt und Wachehalten im interindividuellen Vergleich (Aufzuchtphase 2003). Das Alpha-W. wurde nicht bewertet. Passiv Wachehalten und Welpenkontakte waren negativ miteinander korreliert (Spearman-Rang-Korrelationskoeffizient = - 0,866 ; $p < 0,005$, einseitig).

Eine weitere für das Rudel und die Aufzucht bedeutende Aufgabe stellt das Beobachten der Umgebung durch passive Wache dar (zur Erläuterung des Begriffes s. Kap. 6.4.4). Im Gegensatz zur Welpenbetreuung bleibt das wachende Individuum jedoch ohne Sozialkontakte passiv an einem Beobachtungspunkt liegen oder sitzen und ist für die Zeit der Wache vom Geschehen im Sozialverband weitgehend ausgeschlossen. Ein Vergleich dieser beiden sehr verschiedenen, wichtigen und häufig ausgeführten Aufgaben soll der Frage nachgehen, ob es alters-, rang- oder geschlechtsabhängige Präferenzen für bestimmte Aufgaben während der Aufzucht gibt und ob diese beiden verschiedenen Aufgaben mit gleicher Intensität von den Rudelmitgliedern ausgeführt werden oder sich vielleicht wechselseitig beeinflussen. Die Daten der Mutterfähe blieben unberücksichtigt. Verglichen wurden absolute Zahlen jener Scans, in denen das fragliche Verhalten registriert werden konnte (Abb. 5.2-2).

Der Vergleich brachte folgende Ergebnisse:

- (1) Alle weiblichen Helfer (Bil, Frä) sind bei der Welpenbetreuung aktiver als die Männchen ($p < 0,05$; Mann-Whitney U-Test, einseitig).
- (2) Die ein- bis dreijährigen Helfer (Bil, Frä, Fab, Fal) sind bei der Welpenbetreuung aktiver als ältere und ranghöhere Helfer. Ausnahmen stellten der ehemalige Beta-Rüde Mah (aktiver in der Welpenbetreuung) und der Jährling Jac (aktiver im Wache

halten) dar.

- (3) Die Rudelmitglieder mit der höchsten Rate an Welpenkontakten (Bil, Frä, Fab, Mah) zeigen die geringste Aktivität beim passiven Wache halten. Diejenigen Rudelmitglieder mit der höchsten Rate im Wache halten (Ram, Jac, Fal) gehören nicht zu jener Gruppe mit den meisten Welpenkontakten. D. h., passiv Wachehalten und Welpenbetreuung neigen dazu, sich bei männlichen *und* weiblichen Helfern gegenseitig auszuschließen. Diese negative Korrelation konnte mit Hilfe des Spearman-Rang-Koeffizienten bestätigt werden ($r = -0,866$; $p < 0,005$, einseitig).
- (4) Die Rudelmitglieder mit der größten Aktivität im Wache halten (Ram, Jac, Fal) gehören zu rangtiefen oder jungen Helfern.
- (5) Das Alpha-M. verteilt seine Aktivitäten auf beide Aufgabenfelder, ohne durch besonders hohe oder niedrige Raten herauszuragen.

Aktive Wache vs. passive Wache:

Während für Welpenkontakte und passive Wache keine klare Abhängigkeit zum sozialen Status nachzuweisen war, ist *aktive* Wache mit hoher Signifikanz positiv mit dem sozialen Rang der Männchen korreliert (Spearman Rang-Korrelationskoeffizient $r = +0,964$; $p = 0,001$; einseitig; s. Abb. 5.2-3).

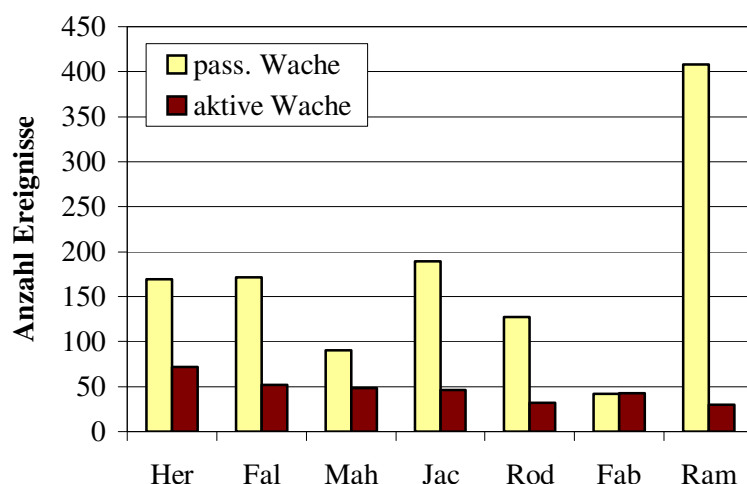


Abb. 5.2-3: Teilnahme der Männchen an aktiver Wache in Relation zur passiven Wache. Reihung vom ranghöchsten Männchen links zum rangniedrigsten rechts (Aufzuchtphase 2003). Spearman Rang-Korrelationskoeffizient $r = +0,964$; $p = 0,001$; einseitig.

Füttern der Welpen:

Wenngleich Nahrungsübergabe an die Welpen wesentlich seltener beobachtet werden kann als Wache halten, handelt es sich dabei um einen Welpenkontakt, der sich klar von anderen Kontakten abgrenzen läßt. Welpen werden generell häufiger von W. als von M. versorgt. Unter den Jährlingen treten jedoch nicht nur die Weibchen mit hoher Aktivität hervor, sondern gleichermaßen alle Jährlinge (aller Jahrgänge) weisen herausragendes Pflegeverhalten auf. Trotz des geringen Stichprobenumfanges der Aufzuchtphase 2003 (Abb. 5.2-4) muß das ausgeprägte Pflegeverhalten der Jährlinge (und adulten Weibchen) als typisch angesehen werden.

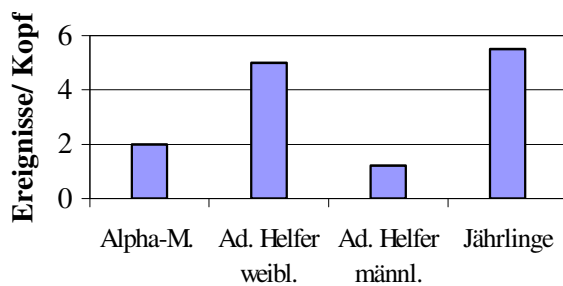


Abb. 5.2-4: Vergleich der Aktivitäten zur Fütterung der Welpen zwischen den Geschlechts- und Altersklassen und dem Alpha-M. (Aufzuchtphase 2003).

Wache halten

Die Bevorzugung der Aufgaben aktiv bzw. passiv Wache halten war nicht auf bestimmte Alters- oder Geschlechtsklassen ausdehnbar. Häufungen zeigten sich lediglich als *individuelle* Charakteristik.

Vermutlich hängt die Entscheidung zur Übernahme bestimmter Aufgaben auch von der Teilnahme an anderen Aktivitäten (z.B. negative Korrelation mit Welpenkontakt – s.o.), sowie von individuellen Dispositionen ab.

Episode 5.2-5: Solange Emi im Rudel lebte, war die Nord-Seite der Peripherie ihr Stammplatz beim passiven Wache halten. Sie beobachtete von dort aus die Außentreppe ins Haus zu den Innengehegen. Nachdem Emi an einen anderen Zoo abgegeben war, übernahm Fab diese Funktion, wobei er von Jac unterstützt wurde. Zum Zeitpunkt ihrer Abgabe war Emi 3,5 Jahre alt und besetzte von vier Weibchen die Gamma-Position. Fab war ein Jahr jünger und ebenfalls rangtief.

Die vorangegangene Episode gibt einen Hinweis zur Entscheidungsfindung bei der Übernahme bestimmter Aufgaben: Je nach aktueller Situation, sind im Rudel bestimmte soziale Funktionen bzw. Aufgaben zu übernehmen. Ist eine dieser Positionen (Funktionen, Aufgaben) nicht besetzt, rückt ein anderes Individuum nach. Momentane Situation und individuelle Eigenschaften sind vermutlich wichtige Kriterien dafür, welches Individuum welche Funktion gerade übernimmt.

Neben den dargestellten sozialen, geschlechts- und altersabhängigen Einflüssen auf das Verhalten existieren individuelle Dispositionen, die wesentlichen Einfluß auf die Entscheidungen bei der Übernahme bestimmter Aufgaben ausüben. Es ist deshalb davon auszugehen, daß die Arbeitsteilung im Rothundrudel auch von individuellen Präferenzen für bestimmte Aufgaben charakterisiert wird.

5.2.5 Zusammenfassung

Kooperation findet unter ganz bestimmten Voraussetzungen statt, die seine Effizienz unterstützen, und ist von typischen Verhaltensmustern geprägt. Zu diesen Voraussetzungen zählen Bindungs- und Stimmungsrituale, Verhaltenssynchronisation

sowie Aufgabenteilung. Sie bilden ein Beziehungsgefüge, das wirkungsvolles Kooperieren erst ermöglicht:

- (1) Die Aufzucht-Phase ist von höchster Bereitschaft zu kooperativen Aktionen geprägt. Gleichzeitig liegt eine wesentlich stärkere Appetenz nach Stimmungsübertragungen und kohäsiven Ritualen (Begrüßungsrituale, *Meet-Zeremonie*) als während der Paarungsphase vor. Das Rudel synchronisiert dadurch häufiger und schneller sein Verhalten. Diese Faktoren unterstützen die Koordination kooperativen Schutzverhaltens.
- (2) Verhaltenskoordination findet oft über Warnsignale oder rudelinterne Verhaltensbeobachtung statt. Desgleichen tragen bindungsfördernde Rituale, wie erweiterte Begrüßung und *Meet-Zeremonie*, zur Stimmungs-Synchronisation auf submissives und kooperatives Verhalten bei. Sie bilden den Startpunkt zum Machmit-Verhalten.
- (3) Das Auftreten kooperativer Aktionen korreliert mit einer hohen Rate freundlicher IA und kohäsionsfördernder Rituale: Zeitgleich mit kooperativem Schutzverhalten finden soziopositive Kontakte und bindungsfördernde Rituale statt. Derartige Rituale dienen dem Rudel als Motor bei der Durchführung synchron ablaufender Aktionen.
- (4) Kooperatives Verhalten zeigt sich in Verbindung mit drei großen Aufgabengruppen: Transport von Nahrung; Versorgen der Welpen; Schutz von Ressourcen und Welpen.
- (5) Kooperatives Verhalten offenbart sich nicht lediglich in Form mehrerer Beiträge, die dem gleichen Ziel dienen, sondern seine Effizienz entsteht durch entsprechende Verhaltens-Koordination, die über das zeitliche Vereinigen aller Beteiligten hinausgeht. Zum Erfolg kooperativen Handelns gehört gleichermaßen sinnvoller Aufschub und Wechsel von Aktionen (z.B. Fressen und Wachen) oder die *synchrone* Übernahme *verschiedener* Aufgaben (Aufgabenteilung).
- (6) Die Rudelmitglieder übernehmen bestimmte Aufgaben der Welpenbetreuung und des Schutzes mit unterschiedlichem Engagement. So entscheiden sich adulte Weibchen und Jährlinge beider Geschlechter häufiger als andere Individuen zur Nahrungsübergabe an die Welpen.
- (7) Welpenbetreuung ist negativ mit der Teilnahme an passiver Wache korreliert.
- (8) Der Dominanzrang unter den Männchen ist hochsignifikant positiv mit der Teilnahme an aktiver Wache korreliert.
- (9) Kein anderes Rudelmitglied verteidigt die Peripherie während der Aufzucht häufiger als das Alpha-Männchen. Darüber hinaus verteilt es seine Aktivitäten auf alle Aufgabenfelder, ohne durch besonders hohe oder niedrige Raten herauszuragen. Es besitzt Priorität bei der Inbesitznahme von Futtertieren und entscheidet über den Lagerort von großen Kadavern.
- (10) Einige Helfer unterscheiden sich in der Wahl ihrer Aufgaben deutlich von anderen gleichen Alters und Geschlechts. Ihr Verhalten läßt sich nicht mit ihrem Dominanzstatus erklären, vielmehr fallen diese Tiere durch ihr soziales Temperament und andere individuelle Eigenschaften auf, die ihr Verhalten bei der Entscheidung für bestimmte Aufgaben zu beeinflussen scheinen. Es ist deshalb davon auszugehen, daß die Arbeitsteilung im beobachteten Rudel zusätzlich von individuellen Präferenzen für bestimmte Aufgaben charakterisiert wird.

5.3 Vermeiden von Konflikten durch Dominanzverhalten

Dominanz klärt den Zugang zu umstrittenen Ressourcen weitgehend ohne offene Aggression und verhindert somit Eskalation. *Dominance displays* (Imponieren) sind als milde Form der Konflikt-Interaktion auch unter Caniden der Gattung *Canis* bekannt (z.B. FOX 1971). Der Verlust eines der dominanten Tiere, d.h. der Wegfall seines Einwirkens auf die sozialen Beziehungen in der Gruppe, kann zu dramatischen Konflikten oder sogar zum Zusammenbruch der Sozialgemeinschaft führen, *bevor* eine Neuordnung der Dominanzhierarchie stattgefunden hat (z.B. O'RIAIN et al. 2000 für *Suricata suricatta*).

In den Kapiteln 5.3 und 5.4 soll die These, daß klare statusanzeigende Signale und ihr kontextbezogener Einsatz Konkurrenzverhalten unterdrücken, überprüft werden.

5.3.1 Stabile Dominanzbeziehungen

Das Alpha-Paar bildet ganzjährig die dominante Spitze des Rudels und ist selbst in Phasen mit schwach ausgeprägter Hierarchie in der Lage, alle Situationen dominanzhierarchisch zu polarisieren (zu Details s. Kap. 5.4).

Während sich die Dominanzbeziehungen der unteren Ränge von Jahr zu Jahr durch heranwachsende subadulte Rudelmitglieder verändern, bleiben die ranghöchsten Positionen (Alpha, Beta) der jeweiligen Geschlechtsklasse über Jahre stabil. Seit das W. Wen, das als einziges adultes Tier mit den Gründertieren in Dresden eintraf, 1997 erkrankte und starb, besetzt das W. Bab die dominante Position seiner Klasse. Die Zeitspannen der abgelaufenen Alpha- und Beta-Positionen sind in Tabelle 5.3-1 zusammengefaßt dargestellt.

	Alpha-Position	Beta-Position
Bab	seit 1997, min. 8 Jahre	2 Jahre
Wan	-	2,5 Jahre
Red	6 Jahre	-
Ing	-	5 Jahre
Her	3 Jahre	-
Mah	-	3 Jahre

Tab. 5.3-1: Zeitspannen besetzter Alpha- und Beta-Positionen im Dresdener Rudel zwischen 1995 und 2004.

5.3.2 Imponierritual

Die vollständige Imponiergeste ist für den Beobachter leicht zu identifizieren: Gestreckte Beine, nach oben gebogener Schwanz, gebuckelter Rücken und Vorderbeinstemmen (Foto 5.3-1). Dieser Habitus ist unverwechselbar und selbst auf große Distanz für Rudelmitglieder erkennbar. In gerichtetem Einsatz findet das Imponierritual direkt neben oder vor dem Rezipienten statt (weitere Details s. Kapitel 3.3).



Foto 5.3-1: Alpha-Rüde (rechts) drohimponiert gegen den Beta-Rüden (Januar 1996) (aus LUDWIG & LUDWIG 2000).

Auf den Rezipienten gerichtetes Imponieren führt regelmäßig zu Submission und findet – von wenigen Ausnahmen abgesehen – grundsätzlich intrasexuell statt. Es ereignete sich während der Paarungszeit 2001/02 in 97,7 % aller aufgezeichneten Konflikte. Die Richtung des Imponierens ist für die Berechnung eines Dominanzindex vorzüglich geeignet (Details s. Kap. 4.2). Die im Zusammenhang mit gerichtetem Imponieren beobachtete Verhaltenssequenz (gerichtetes Imponieren, reaktive Submission) erweist sich als die aussagekräftigste Interaktion für die Interpretation der Dominanzhierarchie im Rudel.

Ausbleibende submissive Reaktionen oder Reversals einer Drohung ereignen sich während der Paarungszeit höchstens am unteren Ende der Hierarchie. Zwischen Individuen mit klaren Rangverhältnissen führt Imponieren unmittelbar zum Abbruch einer eben ausgeführten Aktion des Rezipienten und zu dessen reaktiver Submission.

Imponieren zwischen Adulten tritt in erster Linie als Reaktion auf anstoßerregendes Verhalten subordinater Gruppenmitglieder auf. Besonders in Zeiten erhöhter Spannung und Aktivität (in erster Linie zur Paarungszeit) nimmt Imponieren an Häufigkeit zu (s. Kap. 5.4.1, dort Abb. 5.5-5 bis 5.5-8). Der Einsatz des Imponierrituals erhält die Hierarchie aufrecht und verhindert aggressive Eskalationen in Konkurrenzsituationen. Zwischen den Reglementierungen durch Imponieren kann bei männlichen Opponenten auch wieder entspanntes Interagieren beobachtet werden (s. Kap. 5.5.5).

Der Einsatz von Imponieren erfolgt gerichtet und situationsbezogen, d.h., seine Intensität variiert und schließt graduiertes Drohverhalten ein.

Die Imponiergeste ist ein außerordentlich wirkungsvolles Signal (insbesondere für dominante Männchen) bei der Konkurrenz um Ressourcen und in der Disziplinierung

Subordinater: Beispielsweise interveniert das Alpha-Männchen bei Aktionen sozialer Unterdrückung durch die Beta- oder Gamma-Männchen mit gerichtetem Imponieren und beendet damit derartige agonistische Auseinandersetzungen (s. Kap. 5.4.1).

Ein so wirkungsvolles soziales Regulativ konnte, wie es für einen beständigen und kooperativ agierenden Sozialverband zu erwarten ist, auch in anderen Situationen beobachtet werden:

- Appell des Alpha-M. (s. Kap. 5.3.4)
- anlaßfreies gerichtetes Imponieren (prüfen der Loyalität)
- ungerichtetes Imponieren ranghoher M. während kohäsiver Rituale
- demonstratives Nahrungstragen des Alpha-M. (s. Kap. 5.2.4)
- Partnerwerbung der Männchen
- geschlechtsübergreifend gegenüber dem Alpha-W. im Hüteverhalten des Alpha-M.
- Teil der Verhaltenssequenz bei der Annäherung an die Welpen (s. Kap. 5.3.3)

Die beiden folgenden Kapiteln stellen *Imponieren vor den Welpen* und *Appell* näher vor.

5.3.3 Imponieren in Verbindung mit Welpenpflege

Mit dem ersten Auftauchen der Welpen außerhalb der Wurfhöhle nähern sich alle adulten und juvenilen Rudelmitglieder in einer charakteristischen Sequenz den Welpen. Daß es sich bei diesen Interaktionen um Lernvorgänge für die Welpen handelt, unterstreichen Beobachtungen, die in den Wochen nach dem ersten Verlassen des Baus gemacht werden konnten:

Nähert sich ein Tier mit der Absicht, Welpen zu pflegen oder nähert sich die Mutterfähe zum Säugen, geschieht dies im Schleichgang mit vorgestrecktem Kopf, um die positive Absicht der Annäherungen zu signalisieren; dabei lockwinselt das Tier leise. Bei der Ankunft erfolgt Imponieren (Foto 5.3-2). Anschließend beginnt das Rudelmitglied die Welpen mit der Schnauze zu stoßen und umzuwerfen, so, als ob die Welpen die passive Haltung der Unterwerfung einnehmen sollten, wie sie auch bei der Massage und beim Reinigen mit der Zunge üblich ist. Die Welpen beginnen während dieser Prozedur zu fiepen, auf dem Rücken liegend zu pfötn und sich der Schnauze des pflegenden Individuums zuzuwenden. Erst wenn die Welpen dieses Verhalten zeigen, beginnt das jeweilige Rudelmitglied mit Säugen oder Regurgitieren, dem ursprünglichen Ziel der Annäherung.

Später laufen die Welpen dem winselnden Rudelmitglied entgegen, um zu betteln. Es folgt die Imponiergeste, die während des Bettelns der Welpen bestehen bleiben kann (Foto 5.3-3). Anschließend werden die Welpen gepflegt oder gefüttert.

Imponieren gegenüber den Welpen weist keinen Bezug zur Dominanzhierarchie der Adulten auf. Alle Adulten und Jährlinge führen es mehr oder weniger exakt bei einer Annäherung an die Welpen aus, wobei die Alpha- und Beta-Tiere beider Geschlechter am konsequentesten vorgehen.

Die geschilderte Verhaltenssequenz kann folgendermaßen zusammengefaßt werden:
(1) Annähern im Schleichgang mit vorgestrecktem Kopf, Lockwinseln wird emittiert.

- (2) Die Welpen bemerken die Annäherung und richten sich nach dem Ankömmling aus.
- (3) Das Alttier imponiert vor den Welpen (auch Vorderbeinstemmen ist möglich).
- (4) Es können sich Betteln der Welpen und Regurgitieren anschließen. Die Welpen können in diesem Zusammenhang mit der Schnauze zu Boden gestoßen werden, worauf Körperpflege folgt.

Die Besonderheit dieser Sequenz besteht in der unmittelbaren Folge von freundlichem Annähern und Imponieren, woraufhin ein positiver Kontakt (Säugen, Körperpflege) folgt.

Für die Welpen bedeutet dieses Annäherungsritual, daß mit dem ersten Verlassen der Wurfhöhle ihre Kontakte zu adulten Rudelmitgliedern von einer Koppelung des Imponierens mit positiven Eindrücken (Säugen, Füttern, Wärmen usw.) bestimmt werden. Gleichzeitig verbindet sich für die Welpen das Imponieritual mit Betteln/Grüßen und zu Boden gedrückt werden.

Bis in den dritten Monat der Aufzucht kommt die Imponiergeste in Verbindung mit Lockwinseln vor den Welpen regelmäßig zum Einsatz, später bleibt das Lockwinseln aus. Imponieren und Heranrufen werden somit von Anfang an mit Betteln verbunden, also stets in *einem* Zusammenhang erlebt und erlernt.



Foto 5.3-2: Der Alpha-Rüde bei der Annäherung an die Welpen: Das Foto zeigt den Übergang von der Schleichhaltung in eine Imponierhaltung (Juni 1999).



Foto 5.3-3: Ältere Welpen laufen lockwinselnden Individuen entgegen. Der Alpha-Rüde bleibt zunächst in Imponierhaltung vor den bettelnden Welpen stehen, ehe er regurgitiert (Juli 1998).

Der Vollständigkeit halber sei angemerkt, daß Annäherungen im Schleichgang auch als Einleitung zum Spiel oder zu spielerischem Mobbing stattfinden können.

5.3.4 Appell

Als Appell wird die ungerichtete Imponiergeste des Alpha-M. bezeichnet (Beschreibung und Kontext unter Kap. 3.3). Ungerichtetes Imponieren zeigen auch andere Rudelmitglieder - es fehlt in diesen Fällen jedoch die typische submissive Reaktion Subordinater, die nur auf das ungerichtete Imponieren des Alpha-M. folgt und schließlich zur Bezeichnung *Appell* führte. Die *Reaktion* Subordinater auf Appell wird gewöhnlich von folgendem Verhalten charakterisiert:

Je nachdem, wie lange das Alpha-M. imponiert und in welchen Gehegebereichen es sich dabei aufhält, erregt es bei den betreffenden subordinaten Rudelmitgliedern Aufmerksamkeit. Die „Entdecker“ der Geste laufen auf das Alpha-M. zu und grüßen submissiv, oder aber sie ignorieren den Appell.

Das auf das Alpha-M. gerichtete submissive Verhalten kann aus zwei Gründen nicht als typische *reaktive* Submission eingestuft werden: (1) Es gibt keinen individuellen Adressaten der Geste, und das Ignorieren des Appells hat deshalb keine negativen Folgen. (2) Das submissive Verhalten nach Appell hebt sich in genau den Merkmalen von reaktiver Submission ab, die den Unterschied zwischen ihr und Grüßen (Betteln) also aktiver Submission ausmacht (zur Unterscheidung s. Kap. 3.2).

Das Verhalten zulaufender Tiere bei Appell unterscheidet sich nicht von aktiver Submission mit starker Erregung. In mehreren Fällen führte Appell zu einem erweiterten Begrüßungsritual zwischen den reagierenden Tieren, die nun ihrerseits weitere Tiere für kohäsive Rituale anlockten.

Die Funktion dieses Verhaltens wird zwar als eine Form milder sozialer Kontrolle durch das dominante Männchen angesehen, Appell löst gleichwohl während der Aufzucht-Phase zusätzliche Demonstrationen aktiver Unterordnung sowie kohäsive Rituale aus. Appell ist daher als *dominanzanzeigendes* Ritual mit *bindungsfördernder* Funktion einzustufen.

Als eine besondere Form des Imponierens kann sicher das demonstrative Tragen von Nahrungsbrocken angesehen werden. Dieses Verhalten scheint auf sozial dominante Tiere beschränkt zu sein und wurde nur am Alpha-Rüden beobachtet: Das erste In-Besitz-Nehmen von Futter und die Entscheidung für den Transport der Nahrung an einen anderen Platz bleiben dem Alpha-Rüden vorbehalten. Doch selbst außerhalb der Fütterungszeit oder Nahrungsaufnahme, scheinbar sinnlos, transportiert er gelegentlich Nahrung durchs Gehege. Bei diesen Gelegenheiten trägt er die Nahrung jedoch in Verbindung mit Imponierlaufen und ohne einen bestimmten Ort anzusteuern. Mit beiden Gesten, dem Imponierlauf und dem Besitz von Nahrung, unterstreicht er seinen Status.

Es kann davon ausgegangen werden, daß die Rudelmitglieder bestimmte Verhaltensweisen mit dem entsprechenden sozialen Platz und dem ausführenden Individuum in Verbindung bringen. Unter dieser Prämisse erscheinen unterschiedliche Verhaltensweisen dominanter Individuen als Demonstration ihres sozialen Status. Sie führen rangtypische Aufgaben demonstrativ, ohne ihren eigentlichen Zweck aus und verbinden sie zugleich mit ritualisierten Imponiergesten.

5.3.5 Zusammenfassung

- (1) Unter den ranghöchsten Tieren bleiben Dominanzbeziehungen über Jahre hinweg stabil. Die Rangpositionen subadulter und jungadulter Rudelmitglieder ändern sich häufiger als die ranghoher Individuen.
- (2) Gerichtetes Imponieren fungiert als bedeutendstes Signal zur Koordinierung der Statusbeziehungen im Rudel. Es stabilisiert auf einem milden Aggressionsniveau die Dominanzhierarchie und verhindert hierdurch wirkungsvoll aggressive Eskalationen in Konkurrenzsituationen.
- (3) Zusätzlich kommt die Imponiergeste gerichtet und ungerichtet in verschiedenen nichtkompetitiven Situationen zum Einsatz. Dazu gehören Appell, demonstratives Nahrungstragen, Werbeverhalten, Hüteverhalten, Annäherungsritual an die Welpen.
- (4) Nähern sich adulte und juvenile Rudelmitglieder den Welpen, führen sie die Imponiergeste als Bestandteil einer charakteristischen Sequenz aus. Der Kontakt zwischen Welpen und herangewachsenen Rudelmitgliedern ist damit von Anfang an durch eine Verbindung zwischen Imponieren und infantiler Submission gekennzeichnet.
- (5) Appell, das ungerichtete Imponieren des Alpha-M., wird als Element milder sozialer Kontrolle eingestuft. Obwohl beim Appell ein mildes *dominance display* zum Einsatz kommt, stimuliert die Imponiergeste in diesem Kontext auch spannungsabbauendes und bindungsförderndes Verhalten: Subordinate reagieren auf dieses Signal mit aktiver Submission. Das Zusammentreffen führt danach gelegentlich zu einem erweiterten Begrüßungsritual.

5.4 Saisonalität der Dominanz- und Bindungsmuster

5.4.1 Saisonalität des Dominanzverhaltens

Vergleich der Dominanz-Indizes und Aggressionsraten:

Um die Stabilität und Dauerhaftigkeit der Dominanzhierarchie zu überprüfen, wurde für beide Geschlechtsklassen und alle drei Phasen ein Dominanzindex (ZUMPE & MICHAEL 1986) ermittelt (vgl. Kap. 4.2).

Paarungs-Phase 2001/02 Männchen		Paarungs-Phase 2002/03 Männchen	
Dominanzindex (%)	Reversals individuell (%)	Dominanzindex (%)	Reversals individuell (%)
Her 100	0	Her 100	0
Mah 80	0	Mah 80	0
Rod 53,3	14,3	Rod 56,7	7,7
Fab 34,4	15,4; Jährling	Fal 38,3	9
Fal 23,3	25; Jährling	Fab 20	28
Ram 8,9		Ram 5	
	Reversals gesamt: 3,7 %		Reversals gesamt: 2 %

Tab. 5.4-1: Dominanzränge der Männchen für Phase 1 (nach ZUMPE & MICHAEL 1986).

Paarungs-Phase 2001/02 Weibchen		Paarungs-Phase 2002/03 Weibchen	
Dominanzindex (%)	Reversals individuell (%)	Dominanzindex (%)	Reversals individuell (%)
Bab 100	0	Bab 100	0
Wan 66,7	0	Frä 0	0
Emi 0	0		
Frä 0	Jährling		
	Reversals gesamt: 0 %		Reversals gesamt: 0 %

Tab. 5.4-2: Dominanzränge der Weibchen für Phase 1 (nach ZUMPE & MICHAEL 1986).

Deutliche Abstände zwischen den Rang-Indizes, niedrige Anteile von Reversals und fehlende Dreiecksverhältnisse weisen auf eine strenge und lineare Hierarchie hin. Diese Eigenschaften zeigen sich in der Paarungsphase (Phase 1) für beide Geschlechter und im Anschluß an die Aufzucht (Phase 3) lediglich für die Männchenklasse (s. Tab. 5.4-1 bis 5.4-4).

Während der Paarungsphase setzten in der Männchenklasse Reversals erst ab der

Gamma-Position ein und blieben für beide untersuchten Paarungsphasen (s. Tab. 5.4-1) mit 3,7 % und 2 % sehr niedrig – ein Hinweis auf strenge Hierarchie. Noch strenger präsentierte sich die Hierarchie der Weibchen, bei der keine Reversals auftraten (Tab. 5.4-2).

Anschluß an die Aufzucht 2003 Männchen		Anschluß an die Aufzucht 2003 Weibchen	
Dominanzindex (%)	Reversals individuell (%)	Dominanzindex (%)	Reversals individuell (%)
Her 100	0	Frä 75	33 Jährling
Fal 83	0	Bil 25	
Jac 54,8	13,6 ; Jährling	Bab ohne IA	
Mah 52,8	0		
Rod 40	0		
Fab 18,2	0		
Ram 0			
	Reversals gesamt: 1,2 %		Reversals gesamt: 25 %

Tab. 5.4-3: Dominanzränge (nach ZUMPE & MICHAEL 1986) für Phase 3 (Anschluß an die Aufzucht), 2003. Das Alpha-W. Bab wurde nicht in die Berechnung einbezogen, da keine aggressiven IA registriert werden konnten. In der Männchenklasse traten zwischen den adulten Individuen keine Reversals auf, lediglich der subadulte Rüde Jac erhielt Reversals.

Aufzucht-Phase 2003 Männchen		Aufzucht-Phase 2003 Weibchen	
Dominanzindex (%)	Reversals individuell (%)	Dominanzindex (%)	Reversals individuell (%)
Her 100	0	Es wurden keine aggressiven IA registriert.	
Fal 70	12,5		
Jac 66,7	10 , Jährling		
Mah 57,3	14,8		
Rod 52,7	0		
Fab 16,7	0		
Ram 0			
	Reversals gesamt: 7,2 %		

Tab. 5.4-4: Dominanzränge (nach ZUMPE & MICHAEL 1986) für Phase 2 (Aufzucht), 2003.

Entgegen der Erwartung zeigt Phase 3 (Anschluß an die Aufzucht) strenge Hierarchie unter den adulten Männchen (Tab. 5.4-3). Die unsichere Position des subadulten Jährlings Jac (13,6 % Reversals, lediglich ein Abstand von 2 % zu Mah) ist auf sein Alter (14-15 Monate) zurückzuführen. Zahlreiche seiner Imponiergesten, die von anderen Männchen toleriert wurden, entsprangen eher sozialer Exploration eines Heranwachsenden als der Demonstration oder Klärung einer dominanzhierarchischen

Beziehung. So blieben auch Reversals gegen ihn nicht aus.

Zwischen volladulten Männchen (mindestens zwei Jahre alt) sind die Rang-Positionen gewöhnlich deutlich abgegrenzt. Die wesentliche Veränderung zwischen Februar 2003 (Phase 1, Tab. 5.4-1) und August 2003 (Phase 3, Tab. 5.4-3) bestand lediglich im Verdrängen von Mah aus der Beta- in die Gamma-Position durch Fal.

Für die Weibchen-Klasse war es nicht möglich, die Hierarchie in Phase 3 rechnerisch abzusichern, da für das Alpha-W. Bab keine intrasexuellen aggressiven IA registriert werden konnten. Wenn auch die Alpha-Position von Bab in Phase 3 (2003) nicht nachgewiesen werden konnte, so stand doch ihre Position niemals durch Imponierverhalten oder gar offene Aggression in Frage. Bab erhielt als einziges Weibchen während der Beobachtungen weder aggressive Signale noch mußte sie selbst jemals aggressiv aktiv werden, um sich Zugang zu Ressourcen zu verschaffen.

Die Entwicklung der Beziehung zwischen Frä (dreijährig, Beta-Position) und Bil (weiblicher Jährling) geht mit den Erwartungen konform: Bil mußte sich erstmals in der Weibchenhierarchie positionieren und trat in Phase 3 als Konkurrentin von Frä in Erscheinung.

Wie erwartet, liegt die Aggressionsrate während der Aufzucht (Phase 2) am niedrigsten (Abb. 5.4-2, Tab. 5.4-5). Zwischen den Weibchen wurden 2003 überhaupt keine aggressiven IA während des *Scan-Sampling* registriert. Selbst während der Aufzuchtphasen anderer Jahre konnte zwischen den Weibchen lediglich sehr selten Defensivdrohen im Umfeld der Welpen beobachtet werden.

Die errechnete Dominanzhierarchie der Männchen weist während der Aufzucht bereits ab der Beta-Position Reversals auf (Tab. 5.4-4) und ist damit weniger streng als in der Paarungsphase. Dominanzindizes der Aufzuchtphase stellen lediglich eine Momentaufnahme dar und vermögen deshalb nicht die plötzlichen, vorübergehenden Umkehrungen von Hierarchien in verschiedenen Dyaden, wie sie typisch für diese Phase sind, wiederzugeben. Völlig unangefochten blieb lediglich die Alpha-Position. Unabhängig von der momentanen dominanzhierarchischen Struktur nahm das Alpha-Paar stets unangefochten die beiden Spitzenpositionen im Rudel ein.

Episode 5.4-1: Ein Beispiel aus der 5. Dekade soll die Regellosigkeit und die Instabilität der Hierarchie in der Aufzuchtphase illustrieren: Für einen Tag ereignete sich eine offensichtliche Umkehr der Rangverhältnisse zwischen Mah und Rod. Mah, der gewöhnlich Rod dominierte, wurde am 8.6. besonders häufig vom Alpha-M. Her dominiert und war deshalb gezwungen, sich sozial unauffällig zu verhalten. Rod begann an diesem Tag zuerst jüngere Männchen zu dominieren. Wenig später, kurz nachdem Her wieder intensiv vor Mah imponiert hatte, lief Rod zu Mah und wagte es, ebenfalls gegen ihn zu imponieren. Mah reagierte nicht sofort submissiv, sondern floh zunächst und verhielt sich erst danach submissiv vor Rod und Her. Her griff Mah in diesem Moment mit Vorderbeinstemmen an und verfolgte ihn. Im Fahrwasser des Alpha-Rüden wurde Mah auch von Fal, Fab und Rod verfolgt. Rod lief anschließend vollkommen unbehelligt in Imponierhaltung durch das Gehege. Am folgenden Tag war Mah wieder eindeutig Rod überlegen, und die Männchen Her, Mah und Rod lagen friedlich in Reichweite beisammen.

Mechanismen des Rangwechsels der Männchen:

Da entgegen der Erwartung eine strikte und lineare Rangordnung der Männchenklasse bereits in Phase 3 etabliert ist, müssen Ereignisse, die zu Veränderungen der Rangpositionen führen, bereits in Phase 2, während der Aufzucht, stattfinden.

Die Auflösung der streng linearen Hierarchie und der hohe Anteil an Reversals lassen Phase 2 für Vorbereitungen zum Rangwechsel geeignet erscheinen. Gegen diese Vermutung spricht jedoch der Befund, daß das Rudel in Phase 2 seine aggressiven IA deutlich reduziert (Tab. 5.4-5).

Obwohl sich die Rangordnung in Phase 3 stabil präsentiert, erweckt sie in jedem Jahr den Eindruck, als ob noch bestimmte ungeklärte Beziehungen zwischen den Helfern existieren: Bereits zum Ende der Aufzuchtphase 2003 (10. und 11. Aufzuchtwoche) dienten Sozialspele zwischen den männlichen Helfern immer häufiger als Gelegenheit, die soziale Stärke zu testen. Jährlinge und dreijährige Helfer übten dabei verstärkt Druck auf ältere und ranghöhere Männchen (Mah, Rod, Ram) aus. Es fanden Sozialspele statt, die in Mobbing wechselten, wobei in diesen Situationen die Grenze zwischen Spiel und Ernst für den Beobachter nicht genau zu ziehen war. Da ranghohe Männchen, besonders das Beta-Männchen, in Phase 2 unter sozialem Druck durch das Alpha-Männchen stehen (Abb. 5.4-1), findet adäquate Gegenwehr der Attackierten nicht statt. Ihnen bleibt schließlich nur die Flucht.

Aus diesem mehr oder weniger spielerischen Abtasten entwickeln sich in Phase 3 zwischen einigen Tieren ernsthafte Auseinandersetzungen. Zwischen anderen männlichen Helfern hat sich bis dahin ein Rangwechsel bereits *schleichend* vollzogen.

Die Beobachtungen bestätigen, daß ernsthafte aggressive Auseinandersetzungen zur Klärung von Dominanzbeziehungen erst zum Ende der Aufzuchtphase und vorrangig zwischen den jüngsten Helfern auftreten.

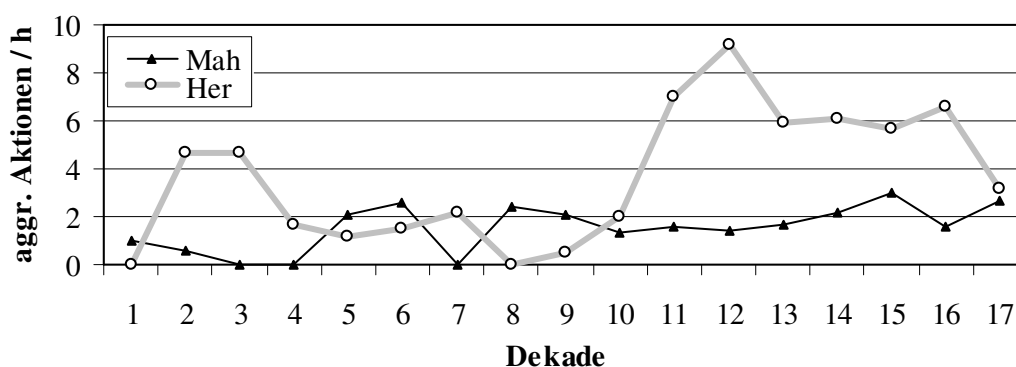


Abb. 5.4-1: Vergleich der intrasexuellen aggressiven Aktionen des ehemaligen Beta-Rüden (Mah) und des Alpha-Rüden (Her) während der Phasen 2 und 3 (14.4.03 – 28.9.03). Dargestellt sind Mittelwerte für 10-Tages-Gruppen (Dekaden). Die Dekaden 2 und 3, die sich unmittelbar an die Geburt anschließen, zeigen eine relativ hohe Aggressionsrate von Her, mit der er Mah unterdrückte. Mit Dekade 9 beginnt Phase 3.

Neben dem Aggressionsverhalten zwischen den Helfern nimmt auch das Dominanzverhalten des Alpha-M. jährlich im August (Phase 3) stark zu (Abb. 5.4-1).

Die soziale Kontrolle der Rudelmitglieder beansprucht jetzt mehr Zeit als während Phase 2. Aktivitäten und Aufenthaltsorte der Männchen werden kontrolliert und gerichtetes Imponieren nimmt zu.

Der Druck durch das Alpha-M. Her, der sich in Phase 2 nahezu ausschließlich gegen Mah (Beta-M.) richtete, ermöglichte es Fal, dominant gegenüber Mah aufzutreten, ohne Gegenwehr zu empfangen. Abb. 5.4-1 zeigt, wie unmittelbar nach der Geburt die Aggressionsrate des Alpha-M. anstieg und die von Mah auf Null zurückging. Die Abbildung macht deutlich, wie das Dominanzverhalten von Mah, das durch die ermittelte Aggressions-Rate (= Imponieren) ausgedrückt wird, reziprok an das Dominanzverhalten von Her gebunden war.

Auch Fal richtete sein Dominanzverhalten an der Aktivität des Alpha-M. aus. Er trat erst dann verstärkt dominant auf, wenn die aggressiven Aktionen des Alpha-Rüden auf weniger als 2/h sanken.

Die dominanzhierarchische Blockade des Beta-Rüden durch den Alpha-Rüden erfolgt im Dresdener Rudel regelmäßig bei jeder Aufzucht. Die Ergebnisse der Auswertung des Jahres 2003 spiegeln daher nicht eine einmalige individuelle Beziehung zwischen Her und Mah wider: Genauso demonstrierte das ehemalige Alpha-Männchen Red dieses Verhalten gegenüber dem damaligen Beta-Rüden Ing.

Die Untersuchung der aggressiven Interaktionsmuster in der Männchenklasse zeigt, daß bereits in Phase 2 die Voraussetzungen für manifeste Wechsel in der sozialen Position geschaffen werden. Die Aktivitäten der subdominanten männlichen Helfer richten sich dabei nach dem Grad des sozialen Druckes, den das Alpha-M. ausübt. Die Drohungen, denen das ehemalige Beta-M. in diesem Zusammenhang 2003 – für alle Rudelmitglieder sichtbar – ausgesetzt war, hinderten dieses daran, subordinate Helfer wie gewohnt zu dominieren.

Phase 2 ist somit dominanzhierarchisch dadurch gekennzeichnet, daß ein unangefochtenes Alpha-M. an der Spitze steht, andere ranghohe Positionen aber vorübergehend vom Alpha-M. „ausgeschaltet“ werden.

Die Rangwechsel vollziehen sich über mehrere Dekaden in Phase 2 auf einem niedrigen Aggressionsniveau mit Reversals, aber ohne offene Aggressionen zwischen den Helfern. In Phase 3 wird die Rangordnung z.T. durch hohe Raten milder Aggression manifestiert. Darüber hinaus finden in Phase 3 vereinzelte Ernstkämpfe statt.

Dominanzmuster der Weibchen in Phase 3:

Die Interaktionsmuster der weiblichen Helfer Frä und Bil weisen auf ein von den Männchen abweichendes Verhalten hin: Während der Aufzuchtphase war keine einzige aggressive IA zu beobachten. Erst im Anschluß an die Aufzucht bauten die beiden Weibchen innerhalb von wenigen Tagen stabile sozialhierarchische Beziehungen auf. Während dieser Tage kam es zur offensiven Aggression von Frä gegen Bil. Im Anschluß an diese Ereignisse (s. Episode 5.4-2) konnten keine weiteren aggressiven IA zwischen beiden Weibchen registriert werden.

Episode 5.4-2: Am 6.9.03 (Dekade 14) wurde Bil, das Jährlingsweibchen, vergleichsweise isoliert und verunsichert vorgefunden. Ihr Genick war feucht, vermutlich von Speichel, und ein Ohr stand schief. Aktiver Submission der Welpen wich

sie aus. Mehrmals initiierte sie gemeinsam mit ihrem Wurfbruder Jac Mobbing-Attacken gegen das ältere Weibchen Frä, bei denen sie schwach gegen Frä imponierte. Etwas später am gleichen Tag zeigte Bil gegenüber Frä jedoch aktive Submission. Am folgenden Tag ließ Frä gegenüber der jüngeren Bil keine Zweifel mehr aufkommen, daß sie ihr sozial überlegen ist. Während der Beobachtungszeit imponierte Frä sechsmal gegen Bil, wobei sie auch heftiges Vorderbeinstemmen und Knurren einsetzte. Bil reagierte jedesmal submissiv und lief anschließend zum Alpha-M. Her. Frä kontrollierte Bil konsequent weiter und intervenierte mittels Imponieren, wenn sich Bil vor Her unterwarf. Die Körperhaltung Fräs hatte sich verändert; sie entsprach jetzt der eines hochrangigen Rudelmitglieds. Nach den Auseinandersetzungen an diesen beiden Tagen war die dominanzhierarchische Beziehung zwischen Frä und Bil geklärt. Aggressive IA konnten seitdem nicht mehr beobachtet werden. Das Alpha-W. war an der hier skizzierten Auseinandersetzung in keiner Weise beteiligt.

Bedeutung der Anwesenheit von Welpen (Phase 2 mit und ohne Welpen):

Im Jahre 2001 zog das Rudel keine Welpen auf, obwohl am 13.4.2001 eine und am 19.4.2001 zwei Geburten stattfanden. Alle Welpen, die bis zum 25.4.2001 noch am Leben waren, wurden an diesem Tag in einer kurzen, nur fünf Minuten währenden Aktion aus der Wurfbox der Alpha-Fähe entfernt, um das weitere Anwachsen des Rudels einzudämmen. Zwischen dem 29.4. und 11.6.2001 wurden aggressive und affiliative IA im Rudel aufgenommen, die dem Zeitfenster der Phase 2 des Jahres 2003 während der Aufzucht entsprechen. Die Daten dieser Erhebung zeigen ein ganz anderes Bild der sozialen Beziehungen in Phase 2:

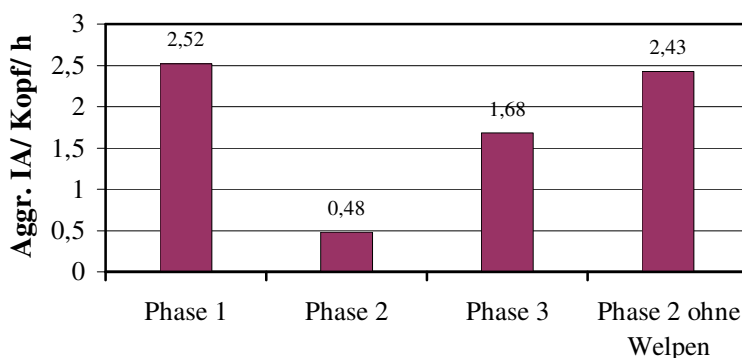


Abb. 5.4-2: Vergleich der Aggressionsraten zwischen Paarungsphase (Phase 1), Aufzuchtphase (Phase 2 mit und ohne Welpen) und der Phase im Anschluß an die Aufzucht (Phase 3). Zum Ursprung der Daten s. Tab. 5.4-5. Unterschiede der IA-Frequenzen zwischen Phase 1 und Phase 2 sowie zwischen den Varianten der Phase 2 erwiesen sich als hochsignifikant ($p < 0,001$; t-Test nach STUDENT; Details im Text).

Die Aggressionsrate der Aufzuchtphase ohne Welpen übertraf die während der Welpenaufzucht ermittelten Aggressionen um das Fünffache und überstieg damit auch die Werte aus Phase 3 (Tab. 5.4-5, Abb. 5.4-2). Ein Vergleich der Datensätze aus den einzelnen Phasen mit dem Gesamt-Datensatz aggressiver IA mit Hilfe des Kolmogorov-

Smirnov-Anpassungstests (Test auf Abweichung von der Normalverteilung) ergab ein Signifikanzniveau ($D = 0,182$; $p < 0,1$), das über der festgelegten Signifikanzgrenze von 0,05 lag. Die Abweichung von der Normalverteilung wurde als nicht signifikant eingeschätzt, so daß ein Anwenden des t-Tests nach STUDENT in Frage kam (Test auf Abweichung vom Mittelwert).

Es wurden die Datensätze beider Varianten von Phase 2 sowie die Datensätze aus Phase 2 und Phase 1 miteinander verglichen. Die Ergebnisse beider Vergleiche zeigen, daß die Aggressionsraten der Phasen 2 (ohne Welpen) und 1 hochsignifikant von jener in Phase 2 (Aufzucht der Welpen) abweichen (Vergleich mit fehlender Welpenaufzucht: $t = 5,0$ / $FG = 19$ / $p < 0,001$, zweiseitig; Vergleich mit Phase 1: $t = 6,46$; $FG = 18$; $p < 0,001$, zweiseitig; t-Test nach STUDENT).

	Phase 1 (Paarung 2001/02)	Phase 2 (Aufzucht 2003)	Phase 3 (Nach Aufzucht 2003)	Phase 2 (ohne Welpen 2001)
Aggr. IA/ h/ Kopf	2,52	0,48	1,68	2,43
Alpha-M (IA/h/Empfänger)	2,76	0,27	1,01	0,29
Alpha-W (IA/h/Empfänger)	0,19	0	0	0,14
männliche Helfer (IA/h/Empfänger)	0,80	0,19	0,50	1,25
weibliche Helfer (IA/h/Empfänger)	0,75	0	0,44	1,41

Tab. 5.4-5: Vergleich der Aggressions-Quotienten intrasexueller aggressiver Aktionen zwischen den untersuchten Phasen. Für die Berechnung der Quotienten siehe Erklärung im Text. Zeile 1 berücksichtigt die Summe aller aggressiven IA, inkl. der intersexuellen, und stellt keinen Aggressions-Quotienten dar.

Um die Ursache der Veränderungen der Aggressionsraten genauer untersuchen zu können, bedarf es eines Wertes, der den Vergleich zwischen Alpha-Tieren und Helfern sowie zwischen intra- und intersexuellem Verhalten ermöglicht. Für diesen Zweck wurde ein Aggressionsquotient berechnet, dem die tatsächliche Zahl potentieller Empfänger des aggressiv agierenden Tieres (Aktor) zugrunde liegt. Diese Berechnung wird als notwendig erachtet, da ein solcher Vergleich der IA-Raten aussagekräftiger ist und da die Anzahl der IA eines Rudelmitgliedes von der Zahl der potentiellen Interaktionspartner abhängt.

Der Quotient wurde entsprechend der beabsichtigten Vergleiche für vier Klassen berechnet (Alpha-M., Alpha-W., männliche Helfer, weibliche Helfer): Zunächst wurde der Mittelwert pro *Scan* für die jeweilige Klasse ermittelt und mit 60 multipliziert. Dieser Wert „pro Stunde“ für die jeweilige Klasse wurde anschließend durch die Anzahl der potentiellen *Empfänger* eines jeden Mitgliedes dieser Klasse geteilt. Für ein Alpha-Tier war die Zahl der potentiellen Empfänger mit dem Umfang der jeweiligen Helferklasse identisch.

Zur Berechnung des Aggressionsquotienten für Helfer wurde festgelegt, daß jedes

Individuum, das in der ermittelten Dominanzhierarchie unter dem Akteur rangiert, als potentieller Empfänger von Aggressionen in Frage kommt und deshalb gezählt werden muß. Da in allen Phasen von einer linearen Rangordnung ausgegangen wird, berechnet sich die Anzahl der potentiellen Empfänger für *einen* Helfer aus der Differenz $N-r$ (N = Zahl der Mitglieder der jeweiligen Klasse; r = Rang innerhalb der Klasse).

Die für jeden Helfer berechnete Empfängerzahl ergibt den Gesamtwert der potentiellen Empfänger für die Helferklasse. Für die Klasse der männlichen Helfer wurde z.B. ein Wert von 7,53 aggressiven IA/h in Phase 3 ermittelt. Da die Klasse sechs Individuen umfaßte, wurde dieser Wert durch 15 geteilt:

$$(6-1) + (6-2) + (6-3) + (6-4) + (6-5) + (6-6) = 15$$

Die Häufigkeit aggressiver Aktionen *eines* männlichen Helfers in Phase 3 belief sich demnach auf 0,5 IA pro Stunde und pro potentiellen Empfänger.

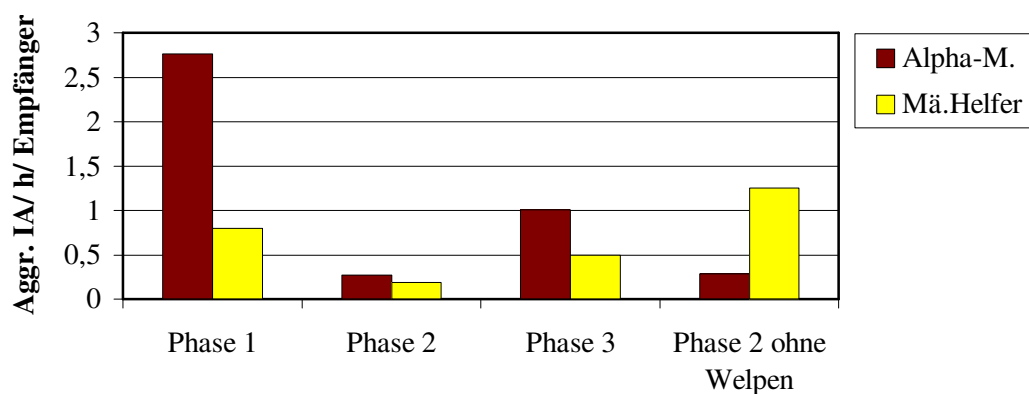


Abb. 5.4-3: Darstellung des Aggressionsquotienten in der Männchen-Klasse für die entsprechende Phase und Vergleich zwischen Alpha-M. und männlichen Helfern (Ursprung der Daten: Tab. 5.4-5). Die Quotienten der verschiedenen Phasen unterscheiden sich signifikant zwischen Alpha-M. und männlichen Helfern (Chi-Quadrat = 10,64 ; FG = 3 ; $p < 0,05$).

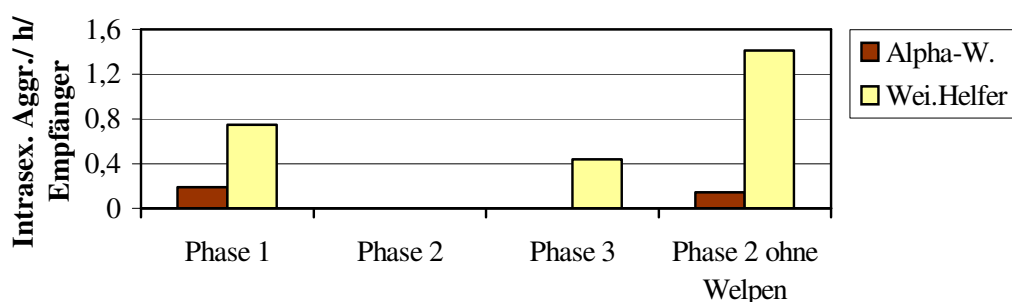


Abb. 5.4-4: Darstellung des Aggressionsquotienten in der Weibchen-Klasse für die entsprechende Phase und Vergleich zwischen Alpha-W. und weiblichen Helfern (Ursprung der Daten: Tab. 5.4-5). Die Aggressionsquotienten der verschiedenen Phasen unterscheiden sich nicht signifikant zwischen Alpha-W. und weiblichen Helfern (Chi-Quadrat = 1,65 ; FG = 2 ; $p < 0,50$).

Erst beim Vergleich der Aggressionsquotienten aller vier untersuchten Klassen wird deutlich, daß das Alpha-Paar sein Aggressionsverhalten zwischen den beiden Varianten der Phase 2 nicht veränderte. Vielmehr war der extreme Anstieg der Aggressionsrate bei Abwesenheit der Welpen allein auf das Verhalten beider Helferklassen zurückzuführen (Abb. 5.4-3, 5.4-4). Der Vergleich zwischen dem Alpha-M. und den männlichen Helfern bezüglich ihrer Aggressions-Frequenzen zeigt, daß sich das Dominanzverhalten des Alpha-M. signifikant von dem der männlichen Helfer im Jahresverlauf unterscheidet (Chi-Quadrat = 10,64 FG = 3; $p < 0,05$ s. Abb. 5.4.-6). Der gleiche Test zur Überprüfung des Aggressionsverhaltens von Alpha-W. und weiblichen Helfern erreichte das Signifikanzniveau nicht (Chi-Quadrat = 1,65 ; FG = 2 ; $p < 0,50$; s. Abb. 5.4-4).

Während die Aggressionsraten der Alpha-Tiere nur gering von der An- oder Abwesenheit der Welpen beeinflußt werden, erreichen beide Helferklassen während Phase 2 ihre niedrigsten Aggressionsniveaus. Fällt dagegen in der gleichen Phase die Aufzucht aus, treten die höchsten intrasexuellen Aggressionsfrequenzen im Jahresverlauf auf. Es erscheint naheliegend, daß die Anwesenheit von Welpen als ausschlaggebender Faktor für diese extreme Veränderung der Interaktionsmuster in Frage kommt.

Bei der Suche nach weiteren Faktoren wurden Umfeld und Rudel genauer untersucht. Während weder im Management noch im Gehege-Design oder den Haltungsbedingungen zwischen 2001 und 2003 Veränderungen vorgenommen wurden, unterschied sich das Rudel 2003 in folgenden Punkten von 2001:

- 1) Wechsel des Alpha-Rüden: Anstelle von Red führte 2003 Her das Rudel. (Red war inzwischen gestorben.)
- 2) Die Jährlings-Weibchen Emi und Wan waren in der Zwischenzeit an einen anderen Zoo abgegeben worden. Ein neues Jährlings-Weibchen (Bil) befand sich 2003 im Rudel. Die Weibchenklasse war von vier auf drei Mitglieder geschrumpft.
- 3) Das Rudel zog im Gegensatz zu 2001 wiederum Welpen auf.

Die Punkte 1 und 2 scheiden für eine Erklärung des Aggressionsanstiegs aus folgenden Gründen aus:

1.) Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß individuelle Temperamente oder Präferenzen der Alpha-M. Einfluß auf die Ausprägung der Dominanzhierarchie haben. Aufzeichnungen des *Ad-Libitum-Samplings* weisen jedoch eher auf ähnliches Rollenverhalten der beiden beobachteten Alpha-M. hin und geben keine Hinweise auf Verhaltensdifferenzen, die zu einer derartigen Veränderung der Aggressionsrate geführt haben könnten.

2.) Die intrasexuelle Aggressionsrate der weiblichen Helferklasse sank von 1,41/ Kopf/ h des Jahres 2001 auf 0 des Jahres 2003. Die Situation der intrasexuellen Beziehungen gibt keine Hinweise auf Veränderungen von Konfliktpotentialen in der Weibchenklasse. Daß eine Veränderung der Zusammensetzung einen derart starken Einfluß auf die Senkung der Aggressionsrate haben sollten, wird als unwahrscheinlich eingeschätzt. Obwohl die Zusammensetzung der Männchen-Klasse stabil blieb, veränderte sich deren intrasexuelle Aggression auf die gleiche Weise wie die der W. (Abb. 5.4-3 , 5.4-4).

3.) Die Anwesenheit von Welpen und die Konzentration der Rudelmitglieder auf Schutz, Versorgen und Sozialisieren der Welpen werden als einziger Umstand angesehen, der für die Reduktion aggressiver IA zwischen den Rudelmitgliedern verantwortlich gemacht werden kann.

5.4.2 Saisonalität soziopositiven Verhaltens

Im vorangegangenen Kapitel konnte gezeigt werden, daß sich die Raten aggressiven Verhaltens in Abhängigkeit von den Phasen des Reproduktionszyklus stark verändern und gleichzeitig eng an das Aufrechterhalten der Dominanzhierarchie gebunden sind. Bedeutende Differenzen bestehen insbesondere zwischen Phase 2 (Aufzucht) und Phase 1 (Paarung) sowie zwischen den beiden Varianten der Phase 2. Im folgenden Kapitel soll untersucht werden, wie *freundliche* IA, die für den Zusammenhalt der Gruppe von Bedeutung sind, in Abhängigkeit von Reproduktionsrhythmus und Dominanzhierarchie variieren.

Um Hinweise auf die Bedeutung soziopositiven Verhaltens für die Kohäsion der Gruppe und insbesondere für die Reproduktion zu erhalten, steht ein Vergleich zwischen Aufzuchtphase und Paarungsphase im Vordergrund. Eingehend wird die Verteilung *aktiver Submission* als die am häufigsten eingesetzte dyadische IA untersucht.

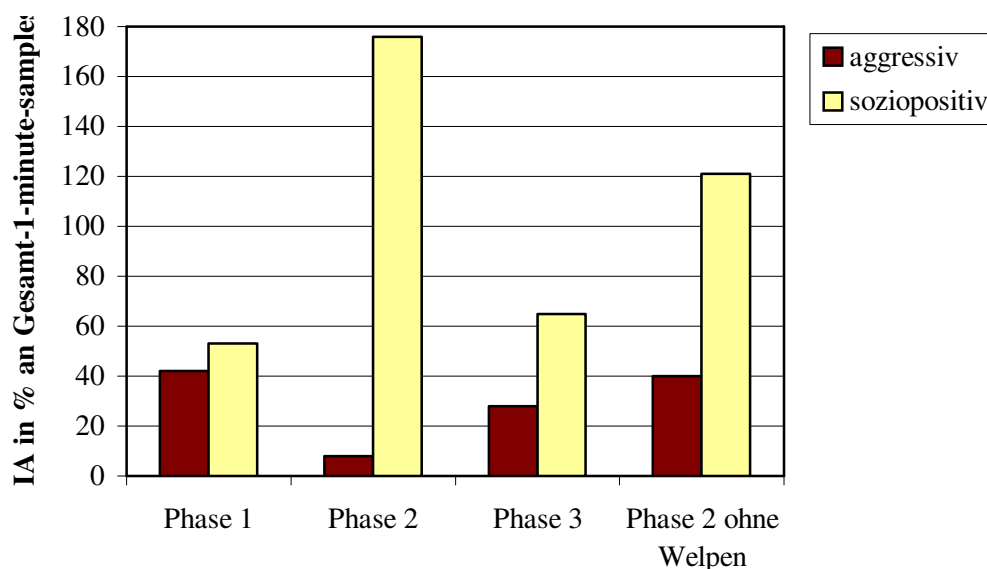


Abb. 5.4-5: Vergleich der Raten und der Proportionen soziopositiver und aggressiver IA zwischen den Phasen ohne Unterscheidung der Geschlechter. Unter dem Begriff „soziopositiv“ wurden folgende Verhaltensweisen zusammengefaßt: aktive Submission, wechselseitiges Grüßen, erweiterte Begrüßung, Allogrooming, Körperkontakt. Die Relationen aggressiver und soziopositiver IA unterscheiden sich hochsignifikant zwischen Phase 1 und 2 sowie zwischen Phase 2 mit und ohne Welpen (jeweils $p < 0,001$, Chi-Quadrat-Test).

Für die untersuchten Phasen 1 bis 3 ist kennzeichnend, daß die Frequenz soziopositiver IA stets über jener der Aggressionen liegt (Abb. 5.4-5). Darüber hinaus steigt die Frequenz soziopositiver IA umgekehrt proportional zur Rate der Aggression an.

Eine Ausnahme in dieser Hinsicht bildet Phase 2 bei Abwesenheit von Welpen. Obwohl deren Aggressionsrate 96 % von Phase 1 betrug, erreichte die Rate soziopositiver Aggressionen 172 % von jener in Phase 1. Phase 2 (mit Aufzucht) stellt, wie beim Vergleich der Aggressionsraten, ein Extrem im Jahresverlauf dar: Die Rate soziopositiver IA betrug hier das 3,2-fache jener in Phase 1.

Die Relation aggressiver IA zu soziopositiven IA unterscheidet sich zwischen den Phasen 1 und 2 (Paarung und Aufzucht) am stärksten ($\chi^2 = 67,85$; $p < 0,001$). Ein Vergleich der anteiligen soziopositiven und aggressiven IA zwischen den beiden Varianten von Phase 2 (mit bzw. ohne Welpen) ergab ebenfalls hochsignifikante Abweichungen ($\chi^2 = 46,66$; $p < 0,001$).

Intrasexuelle aktive Submission:

Vom „Körperkontakt“ zwischen den Alpha-Tieren während der Paarungsphase abgesehen, erreichen die Frequenzen aller dyadischen soziopositiven IA in der Aufzuchtphase ihren Höchstwert (Tab. 5.4-6). Dabei liegt die Frequenz aktiver Submission höher als die der anderen *dyadischen* soziopositiven IA (erweiterte Begrüßung ist häufiger, findet jedoch nicht nur dyadisch statt). Aktive Submission tritt außerdem gut erkennbar gerichtet auf, weswegen sie für eine detaillierte Untersuchung der soziopositiven Beziehungsmuster ausgewählt wurde.

	Phase 1	Phase 2	Phase 3
erweiterte Begrüßung	13,47	48,93	10,42
wechselseitiges Grüßen	1,13	10,96	5,07
aktive Submission	7,02	39,54	19,91
Körperkontakt	9,17	1,36	0,93
Allogrooming	0,79	4,58	2,73
Summe	31,58	105,37	39,08

Tab. 5.4-6: Durchschnittlich pro Stunde registrierte dyadische IA soziopositiver Verhaltensweisen im untersuchten Rudel. Die Anzahl der Dyaden (= registrierte IA) einer erweiterten Begrüßung hängt von der Teilnehmerzahl ab (Berechnung s. unten). Phase 1: 2001/02, 10 Individuen; Phasen 2 u. 3: 2003, 10 Individuen.

Im Folgenden werden Vergleiche nicht nur zwischen den einzelnen Phasen, sondern auch zwischen vier festgelegten Klassen (Alpha-M., Alpha-W., männliche Helfer, weibliche Helfer) angestellt. Um die IA-Rate zwischen Alphetieren und unterschiedlich großen Geschlechtsklassen so realistisch wie möglich vergleichen zu können, wurde, ähnlich wie für die Aggressionsrate, ein Quotient berechnet, der die Anzahl der potentiellen Empfänger für aktive Submission berücksichtigt. Da aktive Submission nicht generell rangabhängig emittiert wird, kommen alle anderen Mitglieder der

jeweiligen Geschlechtsklasse als intrasexuelle Empfänger in Frage. Die Empfängerzahlen für jeden Helfer einer Klasse und das jeweilige Alpha-Tier unterscheiden sich daher nicht und lassen sich folgendermaßen berechnen:

$$\text{Empfängerzahl } x = N-1 \text{ (} N = \text{Mitgliederzahl der Geschlechtsklasse inkl. Alpha-Tier)}$$

Während das Alpha-M. von Phase 2 zu Phase 3 die Rate seiner aggressiven IA um das 2,7-fache steigerte und damit wesentlich an der Zunahme des Dominanzverhaltens in Phase 3 Anteil hatte, änderte es seine Rate soziopositiver IA nur unwesentlich. Der Rückgang soziopositiver IA in Phase 3 beruht auf einer Verhaltensänderung beider Helferklassen (Tab. 5.4-7 zeigt den Rückgang *aktiver Submission*).

	Phase 1	Phase 2	Phase 3
intersexuelle IA weibl. Helfer	0,08	0,59	0,24
intersexuelle IA männl. Helfer	0,05	0,31	0,08
intersexuelle IA Alpha-W.	0,09	0,2	0,21
intersexuelle IA Alpha-M.	0	0,09	0,09
intrasexuelle IA weibl. Helfer	0,19	0,44	0,3
intrasexuelle IA männl. Helfer	0,09	0,66	0,32
intrasexuelle IA Alpha-W.	0	0,03	0,03
intrasexuelle IA Alpha-M.	0	0,04	0,04

Tab. 5.4-7: IA-Quotienten zur **aktiven Submission**, ermittelt für vier Klassen jeweils inter- und intrasexuell. Die Quotienten geben die IA/ h/ Empfänger wieder (Erklärung s. Text). Phase 1: Paarungsphase 2001/02. Phase 2: Aufzucht 2003. Phase 3: Anschluß an Aufzucht 2003.

	Paarungszeit aggr. IA	Aufzuchtphase aggr. IA	Paarungszeit subm. IA	Aufzuchtphase subm. IA
IA gesamt pro Tier und h (Männchen)	3,68	0,67	0,55	4,01
davon intersexuell pro Tier und h, Männchen	0,04	0,02	0,19	0,57
intersexuelle IA in % (Männchen)	1,0 %	3,0 %	34,7 %	14,2 %
IA gesamt pro Tier und h (Weibchen)	0,79	0,04	0,93	3,82
davon intersexuell pro Tier und h, Weibchen	0,08	0,04	0,51	3,22
intersexuelle IA in % (Weibchen)	10,1 %	100 %	54,8 %	84,3 %

Tab. 5.4-8: Vergleich der Anteile intersexueller IA an der Gesamtzahl aggressiver IA und aktiv submissiver IA.

Da gerichtetes Imponieren und andere aggressive Gesten, von wenigen Ausnahmen abgesehen, stets Beschwichtigung auslösen, bleibt die entsprechende *reaktive* Submission stets an den drohenden ranghöheren Sozialpartner gerichtet. An welchen Empfänger sich *aktive* Submission richten könnte, ist hingegen nicht vorhersagbar. Die Beobachtungen haben gezeigt, daß jede Annäherung an einen Sozialpartner, ganz gleich in welchem Kontext, mit aktiver Submission verbunden sein kann.

Dennoch treten die wenigen intrasexuellen aktiven Submissionen der *Phase 1* stets hierarchiebezogen von unten nach oben auf. Die quantitative Untersuchung zeigte, daß die Mitglieder einer Geschlechtsklasse mit abnehmendem Rang weniger submissive Aufmerksamkeit erhalten. Während der Paarungsphase 2001/02 vereinigte das Alpha-M. 84 % und das Alpha-W. 87% aller intrasexuellen aktiven Submissionen auf sich.

Anders als in der Paarungszeit bezieht sich die Verteilung aktiver Submission während der Aufzucht weder streng auf die Richtung der Hierarchie noch auf die Ranghöhe der Empfänger. So erhielt der ehemalige Beta-Rüde Mah während der Aufzucht 2003 21,5% aller Zuwendungen, während Fal als formaler Beta-Rüde bloß 11% empfing. Die Richtung der aktiven Submissionen der Männchenklasse richtete sich lediglich in 74% der Ereignisse nach der Rangordnung, in der Weibchenklasse dagegen noch in 88% der Ereignisse. Die Alpha-Tiere erhielten 45% (Alpha-M.) bzw. 57,6% (Alpha-W.) aller aktiven Submissionen und richteten außerdem selbst aktive Submissionen an subordinate Rudelmitglieder.

Geschlechtsübergreifende aktive Submission

Die nachlassende Ausrichtung des soziopositiven Verhaltens auf die Dominanzhierarchie spiegelt sich in Phase 2 nicht nur in einer Zunahme der *intrasexuellen* IA wider sondern auch in einer höheren Frequenz freundlicher *intersexueller* Kontakte (Tab. 5.4-7, 5.4-8, Abb. 5.4-6). Jedoch zeigt ein Vergleich der Geschlechter beträchtliche Unterschiede in bezug auf die Anteile der an das andere Geschlecht gerichteten aktiven Submission. Tab. 5.4-8 gibt die prozentualen Anteile intersexueller IA an der Gesamtrate wieder; Tab. 5.4-7 vergleicht IA-Quotienten der Klassen zwischen den drei hier besprochenen Phasen.

In beiden Helfergruppen steigt die Submissionsrate in Phase 2 steil an. Doch während die Weibchen die Rate innerhalb der Helferklasse lediglich um das 2,3-fache steigerten, wuchs ihre Rate geschlechtsübergreifend in Phase 2 um das 7,3-fache an (s. auch Abb. 5.4-6). Eine so hohe Differenz zwischen intra- und intersexueller Submission zeigten die männlichen Helfer nicht: Aktive Submission nahm in deren Klasse in *beiden* Richtungen stark zu (intrasex. 7,3-fach; intersex. 6,2-fach). Im Gegensatz zu den Weibchen lag der Anteil geschlechtsübergreifender aktiver Submission in der Männchenklasse während der Paarungszeit höher als während der Aufzucht (Tab. 5.4-8). Die Attraktivität insbesondere des Alpha-Weibchens führte hier zum Anstieg aktiver Submission.

Während der Aufzucht richteten männliche Helfer aktive Submission häufiger an gleichgeschlechtliche Rudelmitglieder als an Weibchen; in allen anderen Klassen wurde das andere Geschlecht bevorzugt (Tab. 5.4-7).

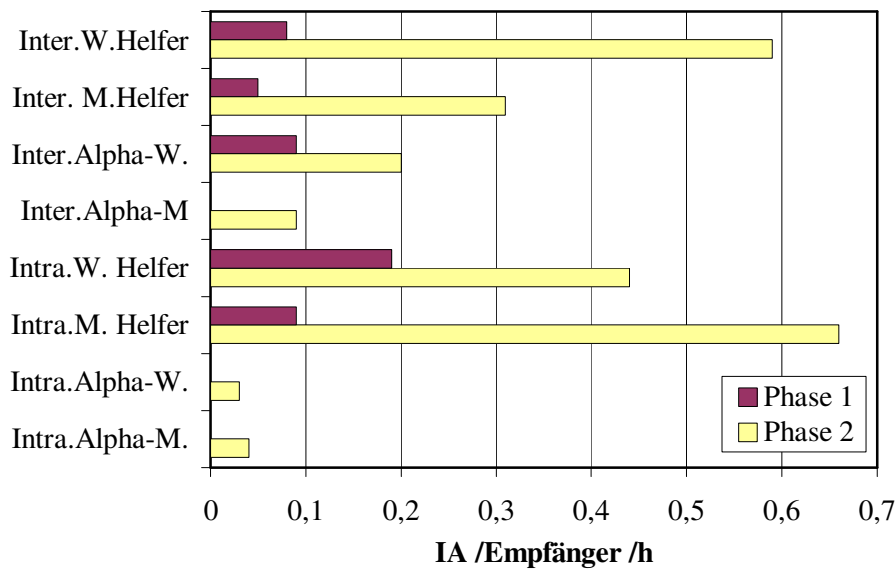


Abb. 5.4-6: Darstellung des unterschiedlichen Einsatzes von aktiver Submission unter Zugrundelegen der Werte aus Tab. 5.4-14. Abkürzungen: Inter.= intersexuelle IA; Intra.= intrasexuelle IA; W.= Weibchen; M.= Männchen

Anogenitales Präsentieren als Aufforderung zur Inspektion oder zum Aufreiten mit vorangegangener oder nachfolgender aktiver Submission treten bei Fähen im Proöstrus und Östrus auf. Auch unmittelbar nach der Kopulation (Trennung vom Rüden) verhalten sich Weibchen stark submissiv gegenüber dem Männchen.

Von den 26 registrierten geschlechtsübergreifenden submissiven IA der Weibchen in Phase 1 konnte in 11 Fällen (40 %) beobachtet werden, wie sich in unmittelbarer zeitlicher Nachbarschaft sexuell getöntes Verhalten an die submissive IA anschloß.

In Phase 2 tritt dagegen sexuell getöntes Verhalten wie Genitalinspektion oder Aufreiten nicht in Verbindung mit geschlechtsübergreifender aktiver Submission auf.

5.4.3 Zusammenfassung

Zum Ende der Aufzuchtphase (Phase 2) im Juli nehmen affiliative Interaktionen ab und Imponier-Gesten zu. Die Übergangszeit vom Ende der Aufzucht bis zum Beginn der Werbe- und Paarungszeit im November ist von hoher Aggressionsfrequenz gekennzeichnet. Von November bis Februar steht der Zugang zu einem Fortpflanzungspartner im Mittelpunkt der sozialen Interaktionen. Die dominanzhierarchische Struktur des Rudels mit dem Alpha-Paar an der Spitze zeigt sich jetzt am deutlichsten. Die beiden Alpha-Tiere versuchen, sexuelle Kontakte von Geschlechtsgenossen mit dem jeweiligen Alpha-Partner oder den Aufenthalt in dessen Nähe zu unterbinden.

Noch vor der Geburt (April) wechselt das Rudel in eine eher egalitäre Sozialstruktur (sensu HAND 1985), die lediglich vom Alpha-Rüden dominanzhierarchisch polarisiert wird. Dem Schutz und der Versorgung von Mutter und Nachwuchs scheinen sich nun alle anderen Interessen unterzuordnen.

Zur Zeit der Aufzucht-Phase ist die Schwelle für aggressives Verhalten nach innen stark erhöht und aktive Submission und andere affiliative Verhaltensweisen erreichen ihre höchste Intensität und Frequenz. Die Welpen üben eine starke Affinität auf alle Rudelmitglieder aus. Besonders die Mutterfähe zeigt stärkste Submission gegenüber den Helfern.

Die Dominanzhierarchie im Jahresverlauf oszilliert zwischen einer linear abgestuften Rangfolge in der Paarungszeit und einer nur schwach hierarchisch organisierten aber durch den Alpha-Rüden dominanzhierarchisch eindeutig polarisierten Gruppe in der Aufzuchtphase.

Die Ergebnisse der quantitativen Überprüfung lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- (1) Während der Aufzucht (Phase 2) bleibt die Aggressionsrate am niedrigsten, steigt danach an (Phase 3) und erreicht in der Paarungs-Phase (Phase 1) ihre Maximalwerte. Entgegengesetzt oszilliert die Rate soziopositiver IA, die ihr Maximum während der Aufzucht erreicht.
- (2) Die erhöhte Aggressionsrate der Phase 1 wird von in einer strengen und linearen Dominanzhierarchie beider Geschlechter begleitet. Diejenige der Weibchen präsentiert sich am ausgeprägtesten (keine Reversals).
- (3) Während Phase 2 ist die männliche Hierarchie von wechselnden Dominanzbeziehungen geprägt. Zwischen den Weibchen treten keine dominanzhierarchischen IA auf.
- (4) Unabhängig von Veränderungen im Jahresverlauf nehmen die Alphetiere in der Dominanzhierarchie jeweils unangefochten die Spitzenposition ein. Lediglich in Phase 2 konnte dies, aufgrund fehlender Konflikte, für das Alpha-W. nicht quantitativ nachgewiesen werden.
- (5) Die Aufzucht ist dominanzhierarchisch dadurch gekennzeichnet, daß ein unangefochten an der Spitze stehendes Alpha-M. andere ranghohe Positionen vorübergehend unterdrückt. Damit erhalten junge, rangtiefe Helfer Gelegenheit, ihre Position zu verbessern.
- (6) Die Rangwechsel in der Männchenklasse vollziehen sich allmählich in Phase 2 auf einem niedrigen Aggressionsniveau. In Phase 3 wird die männliche Rangordnung z.T. durch hohe Aggressionsraten und gelegentliche offensive Aggression manifestiert.

- (7) Auf die Geschlechtsklassen bezogen, lassen sich die **Differenzen im Dominanzverhalten** wie folgt zusammenfassen: In der Männchen-Klasse bleibt in Phase 2 (von der Alpha-Position abgesehen) die Hierarchie eher schwach ausgeprägt, wohingegen sie in den Phasen 3 und 1 stark unidirektional und linear hervortritt. Reversals ereignen sich generell häufiger als in der Weibchenklasse. Rangveränderungen bahnen sich bereits in Phase 2 an und können in Phase 3 endgültig durchgesetzt werden. Rangveränderungen unter den M. sind langwieriger und instabiler als in der Weibchen-Klasse.
- (8) Die Interaktionsmuster der Weibchen-Klasse geben in Phase 2 keine Hinweise auf dominanzhierarchische Konflikte. Dominanzverhalten in Verbindung mit Imponieren und offener Aggression zur Etablierung einer stabilen dominanzhierarchischen Beziehung finden erst in Phase 3 statt. Es handelt sich dabei um kurze und intensive Ereignisse mit milder und auch offensiver Aggression, die zur Klärung der Positionen führen. Auch in Phase 1 bleibt die Aggressionsrate intrasexuell relativ niedrig, doch ist die Dominanz bei Null Reversals eindeutig unidirektional ausgeprägt.
- (9) Die niedrige Aggressionsrate in Phase 2 ist an die Anwesenheit von Welpen gebunden: Bei Abwesenheit von Welpen in Phase 2 erreichen aggressive IA hohe Frequenzen, die jenen der Phase 1 ähneln. Hohe Aggressionsraten sind dabei allein auf aggressive IA innerhalb der Helferklassen zurückzuführen. Die Aggressionsfrequenz der Alpha-Tiere ändert sich bei Abwesenheit von Welpen hingegen nur unbedeutend.
- (10) Genauso wie reaktive Submission richtet sich aktive Submission während Phase 1 zu 100 % an der sozialen Hierarchie aus. Bevorzugte Ziele sind die ranghöchsten Tiere. Lediglich in Phase 2 wird aktive Submission auch *entgegen* der schwach ausgeprägten Hierarchie emittiert. Selbst die Alpha-Tiere richten dann aktive Submissionen an subordinate Rudelmitglieder. Die Abweichung der aktiven Submission von der durch die Hierarchie vorgegebenen Richtung fällt während der Aufzucht in der Weibchenklasse niedriger (12 % der IA wichen ab) als in der Männchenklasse (26 %) aus.
- (11) Geschlechtsübergreifende aktive Submission: Während Phase 2 richten weibliche Helfer aktive Beschwichtigungen häufiger an die Männchen als an das eigene Geschlecht. Männliche Helfer steigern ihre intrasexuelle und intersexuelle Submissionsrate in Phase 2 dagegen gleichmäßig. Die Rate ihrer intrasexuellen aktiven Submission lag während der Aufzuchtzeit um 50 % höher als die der Weibchen.
- (12) Während Phase 1 steht aktive Submission in enger kausaler Beziehung zum Sexualverhalten. Sie dient der Annäherung von M. an östrische Weibchen. Aufforderungen der W. zur genitalen Inspektion oder zum Aufreiten während des Östrus gehen ebenfalls mit aktiver Submission einher. Eine Verbindung von aktiver Submission mit Sexualverhalten existiert hingegen während der Aufzucht nicht.

5.5 Mechanismen der sozialen Bindung und des Spannungsabbaus

Ein Charakteristikum hierarchisch organisierter Sozialverbände besteht in der Konkurrenz um Beziehungen, insbesondere um Beziehungen zu sozial starken Gruppenmitgliedern (z.B. CHENEY & SEYFARTH 1990, DERIX & VAN HOOF 1995). Besonders während der Paarungszeit ist mit intrasexueller Konkurrenz um dominante Sexualpartner zu rechnen. Unter Rothunden steigen die Konflikte zwischen den ranghöchsten Tieren der jeweiligen Geschlechtsklasse während der Paarungszeit auf ein Maximum (s. Kap. 5.4.1) und soziopositive Kontakte weisen auf die exklusive Stellung der dominanten Tiere neben dem Rest des Rudels hin (Kap. 4.2, 5.4.2, 6.5.2). Dem kooperativen Zusammenwirken bei der Verteidigung von Ressourcen, der Jungenaufzucht und der Jagd stehen somit die Konkurrenz um eben diese Ressourcen und um die Fortpflanzung entgegen. Wie können dennoch soziopositive, die Gruppenkohäsion stärkende Kontakte gepflegt und wie können Konflikte bewältigt werden?

Während der Langzeitbeobachtungen am Dresdener Rothund-Rudel wurden verschiedene Verhaltensmechanismen identifiziert, die räumliche Distanz verringern, soziopositive Stimmung übertragen, potentielle Konfliktsituationen im Vorfeld abbauen oder soziale Gegner versöhnen. Es handelt sich dabei Verhaltensmuster der Rothund-Sozietät, die dem Abbau sozialer Spannungen im Rudel dienen, die die Attraktivität der Rudelmitglieder erhöhen und/oder soziale Bindungen stärken, kurz: die im Dienste der Rudelkohäsion stehen.

Folgende Verhaltensmechanismen konnten dazu nachgewiesen werden:

- Erweitertes Begrüßungsritual
- Meet-Zeremonie
- soziales Grooming zwischen ehemaligen Kontrahenten
- Affiliatives Verhalten der Alpha-Fähe gegenüber Männchen
- submissives Nahrungzutragen
- Versöhnung (*Reconciliation*)
- Verdrängen durch Submission und Protest
- soziales Nahrungsteilen
- Toleranz am Riß
- Besitzrespekt gegenüber Nahrungsbrocken anderer
- Koppelung von Imponieren an das Bettelverhalten der Welpen

Einige dieser Verhaltensmechanismen wurden bereits besprochen, auf andere wird in den folgenden Kapiteln näher eingegangen.

5.5.1 Erweitertes Begrüßungsritual

Einseitiges oder wechselseitiges Grüßen bietet jedem Rudelmitglied die Gelegenheit der Annäherung und Kontaktaufnahme, auch mit sozial stärkeren Rudelmitgliedern. Diese Kontakte bleiben kurz, dyadisch, und nur selten wird die soziopositive Aktion vom dominanten Empfänger erwidert. Aktive Submission bzw. Grüßen erfolgen gewöhnlich

in der Hierarchie von unten nach oben.

Erst die *erweiterte Begrüßung*, ihre gesteigerte Intensität, die zeitliche Ausdehnung und die Stimmungsübertragung auf weitere Teilnehmer führt zur soziopositiven Reaktion der Alpha-Tiere. Die lautstarke und anhaltende submissive Gestik des Initiators vermittelte dem Beobachter den Eindruck einer Aufforderung zur freundlichen Erwidern. Kennzeichnend für das erweiterte Begrüßungsritual ist schließlich, daß beide bzw. alle Teilnehmer sich unter lautem Winseln im Schnauzenbereich belecken und aneinandergeschmiegt am Boden wälzen. D.h., die beschwichtigende und freundliche Stimmung des Initiators geht auf alle Teilnehmer über.

Im Unterschied zur *Meet-Zeremonie* erfaßt dieses Ritual nicht das gesamte Rudel, es kann zu jeder Tageszeit stattfinden, und es schließen sich keine Jagdspiele oder rudelumfassende Aktionen an der Gehege-Peripherie an.

Die reaktive Submission eines eben dominierten subordinaten Tieres geht oft unmittelbar in ein zeitlich und räumlich ausgedehntes *aktives* Beschwichtigungsverhalten über, das bei entsprechender Resonanz zu einem erweiterten Begrüßungsritual führt.

Andere Ausgangspunkte für erweiterte Begrüßung sind Betteln, wechselseitiges Grüßen, Wecken, kooperative Aktionen wie Verteidigung, das Auftauchen der Welpen oder Beschwichtigen von Weibchen während der Paarungszeit.

Episode 5.5-1 beschreibt, wie Mah nach einer intensiven Zurechtweisung ein erweitertes Begrüßungsritual initiierte.

Episode 5.5-1: 3. Juli 2003, 11. Aufzuchtwoche: Mah reagierte deutlich *submissiv* auf das Imponieren und Drohstarren durch Fal. Fal verstärkte seine Drohgebärde vor Mah und setzte Vorderbeinstemmen ein, woraufhin Mah floh. Wenige Sekunden später lief Mah *submissiv* und laut winselnd zu Fal und anderen Rudelmitgliedern. Besonders intensiv bettelte er bei Bab (Alpha-W.). Her (Alpha-M.), der gerade wachte, lief zum Ort des Geschehens, angelockt durch das laute Winseln. Bab, Rod, Jac und Bil liefen ihm *submissiv* entgegen, so daß eine erste Begrüßungsgruppe entstand. Wenige Sekunden später liefen beide ehemaligen Kontrahenten (Fal und Mah) *submissiv* zu dieser Gruppe und nahmen am erweiterten Begrüßungsritual teil.

Begrüßungsrituale werden darüber hinaus gemeinsam durch lautstarke wechselseitige Submission in einer Dyade oder durch das Zutragen von Welpen initiiert (Episode 5.5-2). Ganz gleich, welchen Anfang das Ritual nimmt, führt es stets zwei, drei oder mehr Tiere unter Austausch freundlicher Körperkontakte zusammen. Während dieser Kontakte sind alle sozio-infantilen IA möglich, wie in der *Meet-Zeremonie* beschrieben (aneinanderkuscheln, Schnauze lecken, soziale Fellpflege usw.).

Episode 5.5-2: 29. Mai 2003, 35. Tag der Aufzucht: Die Welpen hielten sich vor der Wurfhöhle auf. Vier von ihnen folgten Fab, der sie zu Bil, Fal und den Alpha-Tieren führte. Aus dem Zusammentreffen folgte sofort ein *erweitertes Begrüßungsritual*, das sich erst nach drei Minuten auflöste und dem sich noch Frä und Mah mit weiteren Welpen anschlossen. Danach führte Mah einige Welpen zu Her (Alpha-M.) und initiierte erneut ein *Begrüßungsritual*, an dem schließlich vier Alttiere teilnahmen. Inzwischen wurde Jac von seiner Wache an der Peripherie abgelöst. Unter Lockwinseln lief er mit zwei Welpen in Richtung Bab und Fab, bei denen sich bereits Welpen aufhielten. Alle Anwesenden führten dort, zusammen mit den Welpen, ein etwa zwei Minuten

andauerndes Begrüßungsritual aus.

Ereignisse, wie in der vorangegangenen Episode beschrieben, konnten, solange die Welpen noch unselbständig waren, täglich beobachtet werden. Alle Rudelmitglieder nutzten gelegentlich Welpen zur Überwindung interindividueller Distanzen in sozialer wie in räumlicher Beziehung. Welpen wurden als Auslöser für kohäsive Rituale oder als „Eintrittskarte“ zu solchen Ritualen mitgeführt.

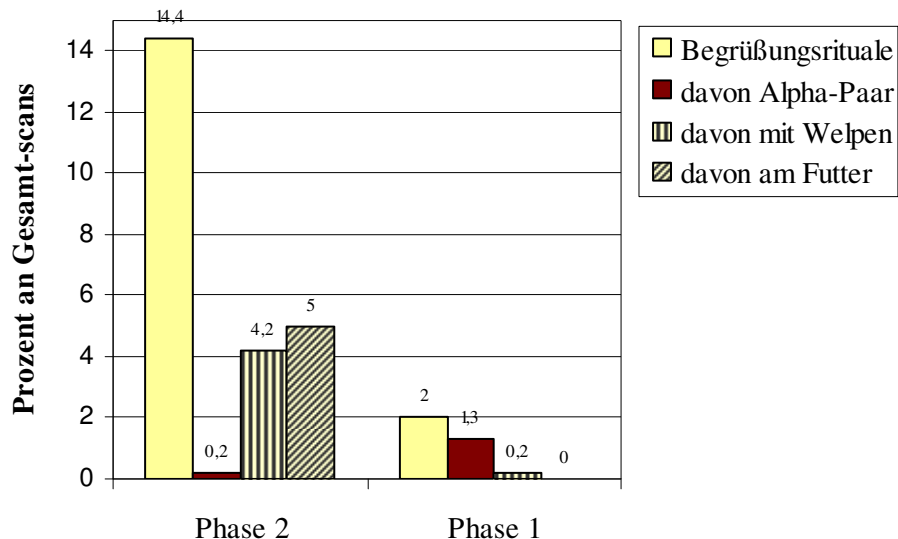


Abb. 5.5-1: Vergleich der Häufigkeit erweiterter Begrüßungsrituale zwischen Aufzucht- (Phase 2) und Paarungsphase (Phase 1). Daneben die Darstellung der anteiligen Begrüßungen, die exklusiv auf das Alpha-Paar entfielen, die am Futterplatz stattfanden und bei denen Welpen anwesend waren. Phase 2: 2003; Phase 1: 2003/04.

Erweiterte Begrüßungsrituale ereignen sich während der Aufzucht um ein Vielfaches häufiger als in der Paarungszeit (Abb. 5.5-1). Die Bereitschaft zu kohäsiven Ritualen und anderen soziopositiven IA ist in der Aufzuchtphase generell stark erhöht. Die Welpen als Zentrum des Rudellebens dieser Phase bilden oft den Auslöser für derartige Rituale.

Während der Aufzuchtphase des Jahres 2003 waren Welpen an 29 % der Begrüßungsrituale beteiligt (Abb. 5.5-1), so daß sich 49 % aller soziopositiven Kontakte zwischen Adulten bei Begrüßungsritualen in Anwesenheit von Welpen ereigneten. Dabei ist zu beachten, daß gewöhnlich mehr als zwei Adulte an einem Begrüßungsritual mit Welpen teilnehmen.

Die Tatsache, daß im Untersuchungsjahr 2003 fast 35 % der Begrüßungsrituale im Zusammenhang mit Nahrungsaufnahme stattfanden (Abb. 5.5-1), wird als bedeutender Hinweis auf die Funktion dieses Rituals betrachtet: Seine beschwichtigende, distanz- und spannungsabbauende Wirkung wird von allen Rudelmitgliedern während der Aufzucht genutzt.

Während in Phase 2 der Nutzen des Begrüßungsrituals eher das gesamte Rudel betrifft, wird die Möglichkeit zu beschwichtigen und sich anzunähern in Phase 1 (Paarung) eher von reproduktiven Männchen genutzt. So machte der Anteil erweiterter

Begrüßungsrituale, der zwischen dem Alpha-Paar Bab und Her stattfand, in der Paarungsphase 2001/02 allein 34 % und 2003/04 sogar 64 % aus (Abb. 5.5-1).

5.5.2 Attraktivität und Einfluß der Welpen

Die Saisonalität soziopositiven und agonistischen Verhaltens hängt nicht allein vom weiblichen Reproduktionszyklus ab. Der Umstand, ob das Rudel tatsächlich Welpen aufzieht oder ob die Mutterfähe unmittelbar nach der Geburt ihre Welpen verliert, entscheidet nachhaltig über den Grad des Konflikt- und Dominanzverhaltens der Monate April bis August. Die Anwesenheit von Welpen übt unmittelbar Einfluß auf die Stimmung im Rudel und auf die Rate freundlicher Zusammenkünfte aus.

Als im Jahr 2001 die Welpenaufzucht entfiel, erreichte die soziale Stimmung im Rudel bei weitem nicht den Grad sozialer Toleranz und Kohäsion einer kooperativen Aufzucht. Die Auseinandersetzungen um soziale Positionen, die bei normalem Verlauf der Aufzucht erst ab Juli oder August mit Beschädigungskämpfen einhergingen, begannen bereits im Frühjahr. Beispielsweise hatten Kämpfe im Mai 2001 zwischen den Männchen dazu geführt, daß Rod mehrmals leicht verletzt wurde. Ein solches Verhalten wäre während der Aufzucht ausgeschlossen.

Die vergleichenden Untersuchungen zum Sozialverhalten nach Welpenverlust im Jahre 2001 wurden detailliert in Kapitel 5.4 wiedergegeben: Bei Abwesenheit von Welpen erreichen aggressive IA für die Jahreszeit ungewöhnlich hohe Frequenzen, die nur wenig unter denen der Paarungsphase liegen. Die Aggressionsbereitschaft nimmt dabei ausschließlich unter den Helfern zu.

Ab sechster Aufzuchtwoche halten sich die Welpen bereits *so* oft außerhalb des Baues im Rudel auf, daß sie dabei zu einem bedeutenden Faktor für soziopositive IA im Rudel werden (Episode 5.5-2). Während der Aufzucht-Phase des Untersuchungsjahres 2003 waren Welpen an 77 % aller Aufenthalte in Reichweite zwischen Adulten und an 49 % aller Kontakte in erweiterten Begrüßungsritualen anwesend bzw. beteiligt.

Die Anwesenheit von Welpen sowie die Konzentration auf das Versorgen und den Schutz des Nachwuchses üben entschieden positiven Einfluß auf kohäsives Verhalten und soziale Toleranz im Rudel aus.

5.5.3 Submissives Nahrungzutragen

Die Annäherung an ranghöhere Rudelmitglieder oder jene des anderen Geschlechts erfolgt gewöhnlich mittels sozio-infantiler bzw. beschwichtigender Signale: Leicht geduckt, mit vorgestrecktem Kopf und unter Emittieren von leisem Kontaktwinkeln. Offensichtlich vermag auch das Mitführen von Welpen ein Annähern an andere Rudelmitglieder zu erleichtern und tolerante und freundliche Stimmung zu erzeugen (vgl. Kapitel 5.5.1).

Darüber hinaus wurde eine weitere, die Bedeutung des soziopositiven Kontaktes unterstreichende, Eigentümlichkeit freundlicher IA identifiziert: Bei der Annäherung an ein (zumeist sozial stärkeres) Rudelmitglied führt der Akteur einen Nahrungsbrocken im Maul mit. Wie bei der Nahrungsversorgung der Welpen nähert er sich in submissiver

Haltung, d.h.: Die Körpersprache unterscheidet sich in solchen Fällen unverwechselbar vom imponierenden Nahrungstragen des Alpha-Rüden (vgl. Kap. 5.3.4).

Nahrungstransport im Zusammenhang mit aktiver Submission tritt während aller Phasen auf, doch am häufigsten zur Zeit der Jungenaufzucht. Der Nahrungsbrocken, ein kleines Futtertier oder Teile davon, wird mitunter vom Ranghöheren in Empfang genommen und an die Mutterfähe oder die Welpen weitergegeben. Zweifellos liegt der Ursprung dieses Verhaltens im Antrieb zur Welpenpflege. Die Ineffizienz der Prozedur und die Stetigkeit, mit der dominante Gruppenmitglieder auch außerhalb der Aufzucht angelaufen werden, läßt die Vermutung zu, daß die Nahrungsübergabe von Subordinaten als Mittel zum Zweck der Annäherung und Rückversicherung genutzt wird. Der Nahrungsbrocken fungiert dabei als Alibi für die Annäherung oder ist einfach beschwichtigendes Beiwerk.

Oft werden große Nahrungsstücke neben einem dominanten Rudelmitglied abgelegt, um daran zu fressen. Bei diesen Gelegenheiten nehmen noch andere Individuen, mitunter auch das dominante Tier, an der Mahlzeit teil, ohne daß der Besitzer etwas dagegen unternimmt.

Das Verhalten erscheint absichtsvoll, da Nahrungsbrocken normalerweise transportiert werden, um sie allein und auf Distanz zu fressen oder zu verstecken. Lediglich größere Brocken werden mit einem Partner gemeinsam zerrissen.

Episode 5.5-3: 15. August 1999: In der Jährlingsgruppe fanden in diesen Tagen harte Auseinandersetzungen um den sozialen Status statt. Fer und Rod nahmen zu dieser Zeit die ranghöchsten Positionen unter den vier Jährlingen ein. Eindeutige submissive und dominanzanzeigenden IA fehlten bislang zwischen ihnen. Beide Rüden hielten sich zwar in Nähe zueinander auf, interagierten aber selten entspannt. Ihre unsichere Beziehung kündigte bereits die heftigen physischen Auseinandersetzungen an, die bald stattfinden würden. Während dieser Zeit sozialer Unsicherheit und Spannung trugen sie sich oft gegenseitig große Fleischstücke zu. Sie legten sich anschließend ab und fraßen gemeinsam an einem Futterstück.

Episode 5.5-4: 26. April 2003: 2 Tage nach der Geburt. Obwohl bis zum Verlassen der Wurfhöhle für die Welpen noch drei bis vier Wochen vergehen würden, befanden sich alle Rudelmitglieder in höchster Bereitschaft zu Unterordnung und kooperativer Welpenpflege. Während dieser Stimmung im Rudel lief Frä (Beta-W.) mit einem Nahrungsbrocken im Maul submissiv auf die beiden Jährlinge Jac und Bil zu. Sofort entstand ein Begrüßungsritual, das sich schnell wieder auflöste. Frä folgte mit ihrem Nahrungsbrocken im Maul weiterhin kreischwinselnd Jac und anderen Rudelmitgliedern. Sie wälzte sich erneut mit Jac in einem Begrüßungsritual, das auch Her (Alpha-M.) anlockte, am Boden.

Episode 5.5-5: 21. Mai 2003: 27. Tag der Welpenaufzucht. Das Rudel tauschte rege aktive Submissionen aus und kontrollierte aktiv die Gehegeperipherie (nach 18 Uhr). Jac lief mit einem Nahrungsstück im Maul submissiv auf Fal (Beta-M.) zu. Das laute Winseln von Jac lockte Bil und Frä heran, die sich von der beschwichtigenden Stimmung leicht anstecken ließen. Jac lief anschließend in submissiver Haltung mit seinem Nahrungsstück zu Rod (dominant gegenüber Jac), der seinen Gruß erwiderte. Das Futterstück ließ Jac später bei Rod liegen.

5.5.4 Soziales Grooming

In Sozialverbänden zahlreicher Primaten-Spezies dient Grooming primär dazu, soziale Bindungen zu schaffen und zu erhalten, was dazu führt, daß es eng an die Bildung von Allianzen gebunden ist (z.B. CHENEY & SEYFARTH 1990). Bei sozialem Grooming handelt es sich um das bei Primaten am häufigsten auftretende soziopositive Verhalten. Zwischen Rothunden gehört Allogrooming zu den seltener ausgetauschten soziopositiven IA. Häufiger treten hingegen Grußrituale, Kontaktliegen und aktive Submission auf (Kap. 5.4.2). Wie alle anderen soziopositiven IA ereignet sich aber auch soziales Grooming generell häufiger während der Aufzucht als in der Paarungsphase (Abb. 5.5-2).

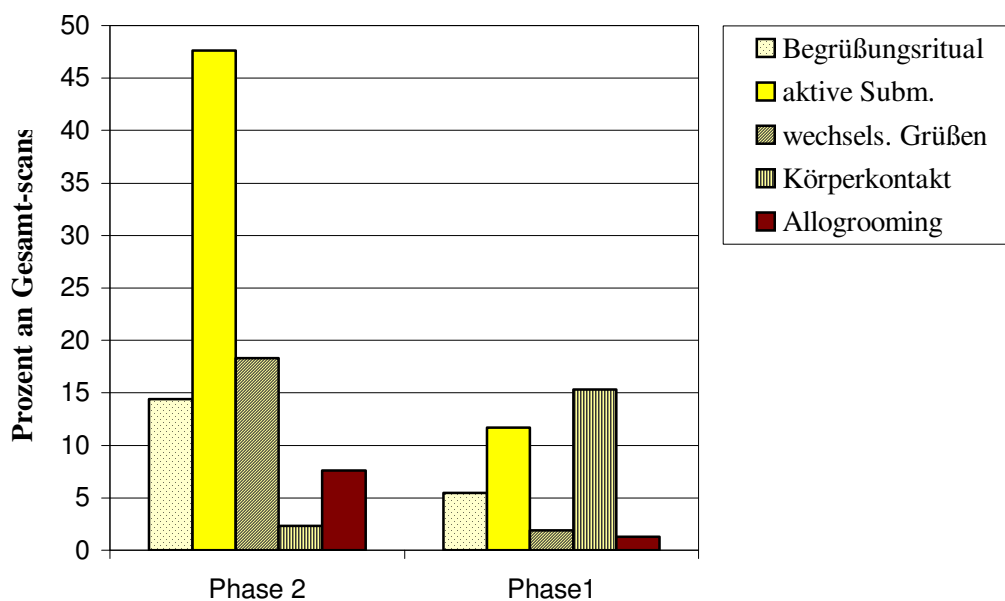


Abb. 5.5-2: Verteilung verschiedener Formen soziopositiver IA auf Aufzuchtphase (Phase 2, 2003) und Paarungsphase (Phase 1, 2001/02).

Aufzucht-Phase (Phase 2):

Von 84 *Scans* der Aufzucht 2003 mit Grooming-Ereignissen fanden 41 (49 %) intrasexuell statt. Diese intrasexuellen Grooming-Kontakte wurden überwiegend hierarchisch von unten nach oben eröffnet: Das traf für 64 % der weiblichen und 70 % der männlichen Kontakte zu. 44 % der intrasexuellen Grooming-Zuwendungen empfangen die beiden Alphetiere.

Während das Alpha-M. selbst nicht aktiv sozial groomte, richtete das Alpha-W. 100 % ihrer Grooming-Aktivitäten an männliche Helfer (Abb. 5.5-4, 5.5-5). Diese IA umfaßten einen Anteil von 16 % aller Grooming-IA, an denen männliche Helfer beteiligt waren.

In der Aufzucht-Phase zeichnen sich zwei Schwerpunkte der Grooming-Aktivitäten ab: (1) Das Alpha-W. erhält die meiste Grooming-Zuwendung. (2) Kein anderes Rudelmitglied konzentriert seine Grooming-Aktivitäten in diesem Umfang und

ausschließlich auf eine einzelne soziale Klasse, wie es das Alpha-W. gegenüber den männlichen Helfern praktiziert.

Paarungsphase (Phase 1):

Vollständig anders verteilt sich das soziale Grooming in der Paarungs-Phase: Von sieben (2001/02 beobachteten) Grooming-Dyaden der Phase 1 waren fünf aktiv von Her (Alpha-M.) an Mah (Beta-M.) gerichtet. Vier dieser fünf Grooming-Aktivitäten fanden wenige Minuten nach einem Konflikt zwischen Her und Mah, bei dem Her als Sieger hervorgegangen war, statt (vgl. Kap. 5.5.5 Reconciliation).

In den folgenden Jahren groomte das Alpha-M. seltener nach vorangegangenen Konflikten. So konnten für die Paarungsphase 2003/04 insgesamt nur noch zwei Grooming-Dyaden registriert werden. Doch auch hier fand eine der beiden Grooming-Aktivitäten nach einem Konflikt zwischen Her und Mah statt. Her als Gewinner groomte im Anschluß an die Auseinandersetzung Mah.

In der Paarungsphase findet Allogrooming nur noch selten statt (Abb. 5.5-2). Sein Schwerpunkt liegt in einer freundlichen Wiederannäherung des Alpha-M. an männliche Helfer nach vorangegangenen Konflikt.

Anschluß an die Aufzucht (Phase 3):

Im Anschluß an die Aufzuchtphase ereignet sich soziales Grooming mit den in Phase 1 und 2 beschriebenen Schwerpunkten:

30 % der 50 registrierten Grooming-Scans dieser Phase (Untersuchungsjahr 2003) waren aktiv an das Alpha-W. gerichtet, und 33 % der Grooming-Scans mit männlichen Helfern als Rezipienten stammten allein vom Alpha-Weibchen. D.h., selbst nach der elften Aufzuchtwoche gibt es kein anderes Rudelmitglied, das den männlichen Helfern mehr Grooming zukommen läßt als das Alpha-W. (s. auch Kap. 5.5.7). Darüber hinaus erhalten in Phase 3 auch die subordinaten Weibchen Grooming-Zuwendung von der Alpha-Fähe (Phase 3 im Jahr 2003: drei Dyaden mit Frä und Bil).

Während der Auseinandersetzungen zur Etablierung oder Veränderung der Dominanzhierarchie in Phase 3 kommt es häufig zu Bißverletzungen. Verletzte Individuen, unabhängig davon, ob sie als Sieger oder Verlierer aus dem Kampf hervorgegangen sind, werden anschließend von verschiedenen Rudelmitgliedern gegroomt. Es ist bekannt, daß soziale Hautpflege Spannungen abbaut und Bindungen fördert. Bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist die Tatsache, daß Verletzungen, welche zwei Kontrahenten einander zugefügt haben, anschließend regelmäßig freundliche Sozialkontakte auslösen. Kurze Zeit nach der Auseinandersetzung war in allen beobachteten Fällen auch der Widersacher des Verletzten an derlei Grooming-Aktivitäten beteiligt. Wie in Phase 1 geschildert, dient auch hier soziales Grooming dem Gewinner als Mittel der versöhnenden Wiederannäherung an den Verlierer.

5.5.5 Reconciliation (Versöhnungsverhalten)

Während der Datenaufnahme zur Paarungszeit 2001/02 fiel auf, daß die wenigen soziopositiven Kontakte des Alpha-M., die sich zusätzlich zum Werbeverhalten ereigneten, vor allem mit männlichen Kontrahenten im Anschluß an einen Konflikt stattfanden. Eine genaue Analyse dieser *postconflict*-Interaktionen während der Phasen 1 und 2 ergab folgendes Bild:

- Die beobachteten soziopositiven Kontakte zwischen Kontrahenten finden bevorzugt kurz nach einem Konflikt statt: In 81 % der aufgezeichneten Fälle innerhalb von 2 Minuten nach vorangegangenen Konflikt (s. auch Tab. 5.5-1 für Phase 1).
- Die soziopositiven *postconflict*-IA des Gewinners richten sich nicht zufällig an ein Rudelmitglied, sondern sind in ihrer Verteilung hochsignifikant auf den Verlierer gerichtet (s. unten).
- Die soziopositiven *postconflict*-IA werden aktiv durch den Gewinner oder den Verlierer (*Reassurance, Consolation*) eingeleitet (s. Abb. 5.5-3).
- Zum soziopositiven Verhalten, das der Gewinner an den Verlierer richtet, gehören submissive Annäherung, Grüßen, Teilnahme am Begrüßungsritual und/oder Allogrooming.

Das beobachtete Verhalten und sein Kontext weisen große Übereinstimmungen mit dem Konzept der *Reconciliation* bei Primaten (DE WAAL 1986b) auf. *Reconciliation* steht für affiliative Kontakte zwischen zwei ehemaligen Opponenten nach einem vorangegangenen Konflikt (für simische Primaten: DE WAAL & VAN ROOSMALEN 1979, DE WAAL 1986b). Derartige soziopositive *postconflict*-IA versöhnen ehemalige Konfliktpartner (Details unter Kap. 5.7.9).

Nachfolgend wird deshalb gleichsinniges Verhalten im Rothund-Rudel als *Reconciliation* (sensu DE WAAL 1986b) bezeichnet.

Soziopositive *postconflict*-IA traten am häufigsten zwischen Alpha-M. Her und Beta-M. Mah auf. In einem Sozialsystem mit getrenntgeschlechtlichen Dominanzhierarchien sind *postconflict*-IA mit Versöhnungsfunktion vorrangig auf intrasexueller Ebene zu erwarten. Für beide Männchen wurden deshalb alle soziopositiven IA (hierzu gehörten aktive Submission, Grüßen, Allogrooming, erweitertes Begrüßungsritual) der Paarungsphase 2001/02 näher auf ihren Bezug zu vorangegangenen Konflikten und zu ihren Partnern untersucht (Tab. 5.5-1). Dabei wurde eine Zeitspanne von 10 min als Rahmen für *postconflict*-IA gewählt (entsprechend der Methode von DE WAAL & YOSHIHARA 1983, DEMARIA & THIERRY 2001 u.a.).

Tabelle 5.5-1 gibt zusammengefaßt die Daten der Auswertung wieder. 16 der 44 soziopositiven IA ereigneten sich als *postconflict*-IA, d.h. sie fanden innerhalb von 10 min nach erfolgtem Konflikt statt.

Folgende aggressive IA treten im Vorfeld der *Reconciliation* auf: 1.) Imponieren mit Drohgestik, 2.) Imponieren mit Vorderbeinstemmen auf den am Boden liegenden Gegner, 3.) Jagen, 4.) Verdrängen vom Sexualpartner. In der Paarungsphase ist für die Mehrzahl der Konfliktsituationen der unmittelbare Bezug zur Konkurrenz um einen Sexualpartner erkennbar. Die Nähe subordinater Rüden zur Alpha-Fähe kann deshalb generell als Ursache für Aggressionen des Alpha- aber auch des Beta-Rüden während Phase 1 angesehen werden (s. Episode 5.5-7).

Individuum	Anzahl sozio-positiver IA	davon postconflict-IA nach max. 10 min	davon mit ehemaligem Opponenten (Verlierer)
Her	30	3 (< 1 min) 4 (1 min) 4 (2 min) 2 (4 min) 2 (7 min)	3 (< 1 min) 3 (1 min) 3 (2 min) 1 (4 min) 2 (7 min)
Mah	14	1 (< 1 min)	1 (< 1 min)
Summe	44	16	13

Tab. 5.5-1: Soziopositive IA der Männchen Her und Mah während der Paarungsphase 2001/02 und anteilige postconflict-IA. 13 der 16 postconflict-IA fanden intrasexuell und mit dem Verlierer des vorangegangenen Konfliktes statt. Die Abweichungen von einer Gleichverteilung im Rudel bzw. in der Männchenklasse waren mit $p < 0,001$ hochsignifikant (Chi-Quadrat-Anpassungstest, $FG=8$ bzw. $=4$). Folgende soziopositiven IA fanden Eingang in die Auswertung: aktive Submission, Grüßen, erweitertes Begrüßungsritual, Allogrooming.

Von den Kontakten im Rahmen der Paarbindung abgesehen, die sich zwischen Her und Bab (Alpha-Paar) auch im *postconflict*-Intervall ereigneten, fanden sämtliche soziopositiven *postconflict*-IA der beiden Männchen Her und Mah intrasexuell statt (13 von 16). Bei einer Gleichverteilung der 15 *postconflict*-IA mit Her hätte jedes der übrigen neun Rudelmitglieder ein bis zwei mal positiv mit Her interagieren können. Die 15 soziopositiven Kontakte verteilten sich jedoch folgendermaßen:

- 4 mal dyadisch Her-Mah (Allogrooming)
- 3 mal dyadisch Her-Bab (erweitertes Begrüßungsritual)
- 8 mal triadisch Her-Bab-Mah (erweitertes Begrüßungsritual)

Acht dieser soziopositiven Kontakte bestanden aus Begrüßungsritualen, an denen neben den Kontrahenten (Her und Mah) auch Bab (Alpha-W.) teilnahm. Die Kontaktfrequenz zwischen Her und Mah sowie Her und Bab wich hochsignifikant von einer Gleichverteilung über das Rudel ab (Chi-Quadrat-Anpassungstest, $p < 0,001$; $FG=8$). Das Gleiche ließ sich für den Test auf Gleichverteilung in der Männchenklasse (intrasexuelle IA) feststellen ($p < 0,001$; $FG=4$).

100 % der intrasexuellen soziopositiven Kontakte fanden zwischen den ehemaligen Rivalen Her und Mah bzw. Mah und Rod statt, deren jeweiliger Konflikt maximal 7 min zurücklag (s. Tab. 5.5-1).

Reconciliation ereignet sich nach bestimmten Konflikten, die typisch für die jeweilige Beobachtungsphase sind. In Phase 1 treten Aggressionen vorwiegend in Verbindung mit Wettbewerb um den Zugang zum Alpha-W. auf. Folglich ist das Alpha-M. in den meisten der beobachteten Fälle in Versöhnungs-IA involviert (s. Episode 5.5-6).

Episode 5.5-6: 13. Februar 2002, Paarungsphase: Mah hielt sich in Reichweite des Alpha-Paares auf. Das östrische Beta-W. Wan schloß sich zeitweise der Dreiergruppe an, um die Aufmerksamkeit des Alpha-M. auf sich zu lenken. Her (Alpha-M.), der

versuchte, beide Weibchen zu monopolisieren, hatte somit oft Anlaß, gegen Mah zu imponieren. In diesem Kontext signalisierte Mah Submission vor Her. Her reagierte jedoch mit gerichtetem Imponieren, Drohen und Vorderbeinstemmen. Noch während der submissiven Reaktion von Mah begann Her mit sozialem Grooming bei seinem Kontrahenten.

Während der Aufzucht (Phase 2) ereignet sich *Reconciliation* nach gerichtetem Imponieren zwischen adulten Helfern und zwischen Jährlingen, aber auch nach Konflikten um den Zugang zu den Welpen (s. Episode 5.5-7).

Episode 5.5-7: 3. Juli 2003, zehnte Aufzuchtwoche: Die Welpen hielten sich außerhalb der Wurfhöhle auf und wurden von verschiedenen Helfern betreut. Jac näherte sich Fab, der sich mit Welpen beschäftigte, und imponierte gerichtet gegen ihn. Fab reagierte submissiv und protestierte gleichzeitig, doch Jac imponierte weiter und drohte. Fab blieb am Ort, verhielt sich jedoch unter Protest submissiv gegenüber Jac. Jac legte sich schließlich in Reichweite von Fab und den Welpen ab und groomte eine Minute später Fabs Kopf und Hals.

Im Anschluß an die Aufzucht (Phase 3) werden intrasexuelle Rangkonflikte zwischen Helfern intensiver und ziehen Versöhnungs-Verhalten nach sich (s. Episode 5.5-1).

Im Anschluß an den Konflikt können drei unterscheidbare, charakteristische Verhaltens-Sequenzen (*postconflict-IA*) zu *Reconciliation* mit dem Gewinner führen (zusammenfassendes Schema Abb. 5.5-3):

- 1) Der Gewinner nähert sich aktiv ohne Umwege dem Verlierer und initiiert damit selbst die Versöhnung. Es kann sich wechselseitiges Grüßen oder Allogrooming anschließen (Episode 5.5-6, 5.5-7).
- 2) Der Verlierer nähert sich submissiv dem Gewinner (*reassurance* sensu FOX 1971). Der Gewinner reagiert ebenfalls freundlich (Begrüßung) und es findet *Reconciliation* statt.
- 3) Der Verlierer nähert sich submissiv einem oder mehreren Dritten und initiiert ein Begrüßungsritual. DE WAAL (1986b) bezeichnete die submissive Annäherung an Dritte nach Konflikten als *Consolation* („Trost suchen“) Im Rothund-Rudel initiiert der Verlierer mitunter über diese Brücke (erweitertes Begrüßungsritual) eine Versöhnung mit seinem Kontrahenten (Episoden 5.5-1 und 5.5-8).

Episode 5.5-8: 2. Februar 2002, Paarungsphase: Mah näherte sich ständig dem Alpha-W. Bab und provozierte damit immer wieder aggressives Einschreiten des Alpha-M. Her. Nachdem Her in den vorangegangenen 3 min zweimal intensiv gegenüber Mah gedroht hatte, nahm Mah an einem Begrüßungsritual gemeinsam mit dem Alpha-Paar teil, währenddessen er von Bab gegroomt wurde. Im Anschluß daran drohte Her nicht nur, sondern jagte Mah durchs Gehege. Mah wandte sich daraufhin intensiv submissiv an die Alpha-Fähe und initiierte mit ihr erneut ein Begrüßungsritual, das auch Her anlockte. In Anwesenheit der Alpha-Fähe tauschten beide ehemaligen Kontrahenten submissive Gesten aus.

Das laute Winseln und das exzessive Bettelverhalten (kennzeichnend für Begrüßungsritual) des unterlegenen Kontrahenten gegenüber Dritten stimuliert diese

und lockt andere Gruppenmitglieder an. Oft ist es die Alpha-Fähe, die vom Verlierer intensive Submission empfängt (*Consolation*). Die kohäsiven Zeremonien führen schließlich zu einer Stimmungsübertragung auf den Gewinner und mitunter zu dessen Teilnahme am Ritual.

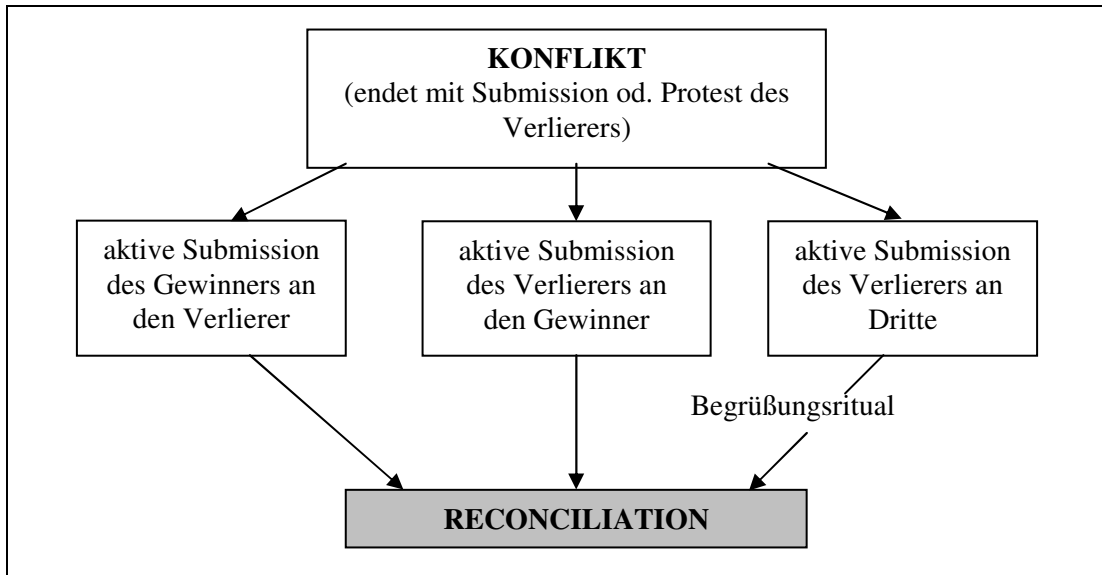


Abb. 5.5-3: Schematische Darstellung der möglichen *postconflict*-Interaktionen, die im Rothund-Rudel zu Versöhnung (*Reconciliation*) führen.

5.5.6 Verdrängen durch Submission und Protest

Gewöhnlich werden Konflikte zwischen zwei Rothunden mit Hilfe von Dominanzsignalen entschieden. Während der Aufzucht-Phase setzen überlegene Tiere Dominanz- und Drohsignale jedoch viel sparsamer in Konfliktsituationen ein als sonst (s. Tab. 5.4-7, Abb. 5.4-6, 5.4-7 und 5.5-4.). Ihren Anspruch auf Zugang zu den Welpen, einen Ruheplatz oder auf Nahrung setzen sozial überlegene Tiere dann alternativ mit Hilfe aktiver Submission durch. Oft werden die Konflikte im Zugang zu Ressourcen von submissivem Verhalten mit Elementen wie Winseln, Leckintention, Retraktion der Lippen, Ducken und Auf-dem-Bauch-Kriechen beherrscht. Vor allem die Alpha-Fähe setzt aktive Beschwichtigung mit besonders lautem Kreischwinseln ein, um ihre Interessen durchzusetzen (Episode 5.5-9).

Im Protestverhalten vereinigt sich zuerst submissives Verhalten (aktiv und passiv) mit lautem Protestwinseln (bei geöffnetem Maul emittiert). Bei gesteigertem Protest kommen Verhaltensweisen der defensiven Abwehr und des Drohens hinzu (Knurren, Maulöffnen, Fellsträuben). Verhalten bei Protest ist widersprüchlich und oszilliert zwischen aktiver Submission und graduierten Beimischungen von Beschwichtigungs- und Drohsignalen. Während sich derartiges Verhalten eines Subordinaten als Reaktion auf gerichtetes Imponieren in der Paarungs-Phase nur unter außergewöhnlichen Umständen ereignet und dann für gewöhnlich erfolglos bleibt, kann ein subordinates Tier während der Aufzucht-Phase mit der Toleranz des Dominanten rechnen.

In einem hierarchisch relativ entspannten Umfeld, wie es für die Aufzuchtphase typisch ist, nimmt schließlich auch Protestverhalten subordinater Tiere mehr Raum ein. Ein Subordinater protestiert dann in diesem Umfeld, wenn er sich Eingriffen gegen seine Aktivitäten oder Ansprüche ausgesetzt sieht oder wenn er selbst Expansionstendenzen zeigt. Die Schwellen für Entscheidungen zu derartigem Verhalten liegen während der Aufzuchtphase niedriger als sonst.

Episode 5.5-9: 30. Mai 2003, 36.Tag der Aufzucht: Bab (Alpha-W.) hielt sich bei den Welpen vor der Wurfhöhle auf, während der an den Welpen interessierte Fab herankam. Um ihn zu vertreiben, kroch ihm Bab submissiv entgegen und winselte laut. Ihr Verhalten enthielt keine Drohsignale. Fab blieb daraufhin auf Distanz zu ihr und den Welpen.

5.5.7 Affiliatives Verhalten der Alpha-Fähe

Um zu überprüfen, ob das Alpha-W. kohäsionsfördernde Verhaltensweisen gezielt und variabel einsetzt, wurden zwei bedeutende soziopositive Interaktionsmuster (aktive Submission und Allogrooming) saisonal (Phase 1 und 2) und in ihrer Ausrichtung (inter- und intrasexuell) überprüft (Abb. 5.5-4). Zur Kontrolle wurde die Rate der soziopositiven IA mit dem wichtigsten aggressiven Verhaltensmuster (gerichtetes Imponieren) und mit dem Verhalten des Alpha-M. verglichen (Abb. 5.5-5).

Das Alpha-W. setzt soziopositive IA geschlechtsbezogen, saisonal und abweichend von der des Alpha-Männchens ein. Ihre Rate aggressiver IA verändert sich reziprok zur Variation ihres soziopositiven Verhaltens und zeigt sich damit effektiv abgestimmt sowohl auf kohäsionsförderndes Verhalten wie auf die geschlechtsbezogene Ausrichtung der soziopositiven IA:

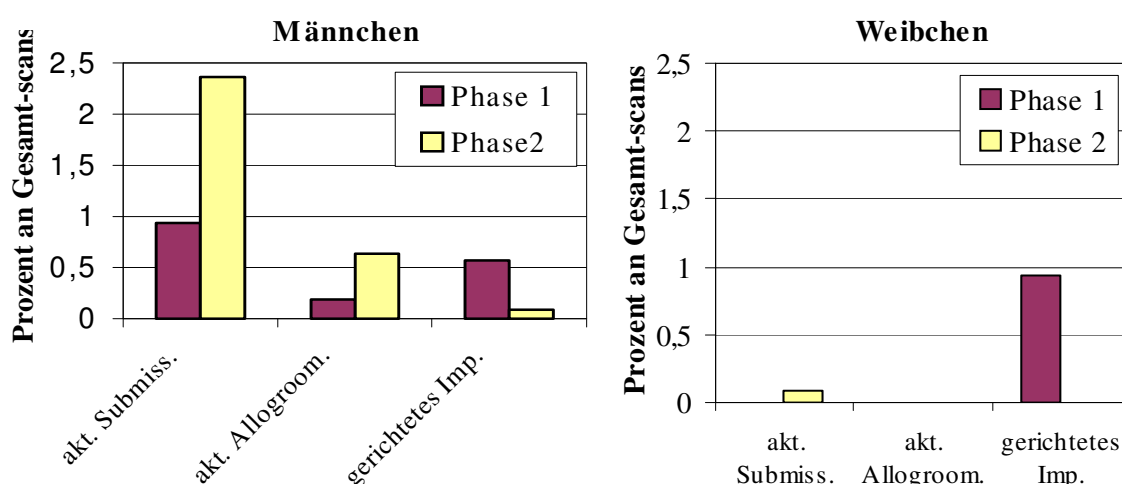


Abb. 5.5-4: Aktive Interaktionen der Alpha-Fähe mit männlichen (links) oder weiblichen (rechts) Rudelmitgliedern im Vergleich zwischen der Paarungsphase (Phase 1, 2001/02) und Aufzuchtphase (Phase 2, 2003).

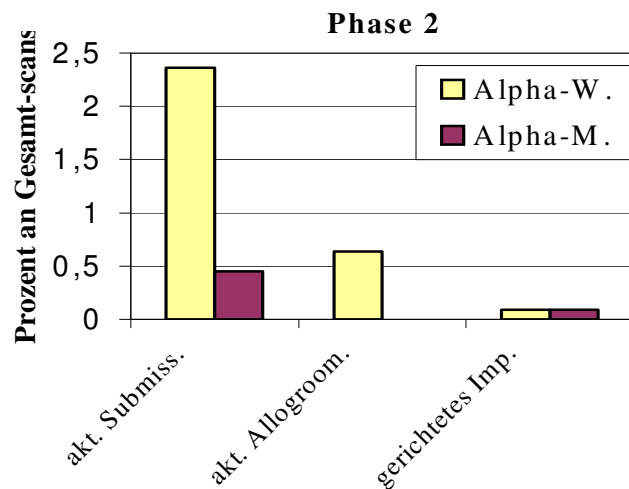


Abb. 5.5-5: Intersexuell ausgeführte Verhaltensweisen der Aufzuchtphase (Phase 2, 2003) im Vergleich zwischen Alpha-Fähe und Alpha-Rüde.

- 1) Soziopositives Verhalten richtet das Alpha-W. in allen Phasen wesentlich häufiger an Männchen als an Weibchen.
- 2) Soziopositives Verhalten des Alpha-W. kommt während der Aufzuchtphase häufiger als in der Paarungsphase zum Einsatz. Diese Differenzierung zeigt sich wesentlich deutlicher gegenüber Männchen als Weibchen.
- 3) Gerichtetes Imponieren ereignet sich während der Aufzucht seltener als in der Paarungsphase.
- 4) Vorwiegend intersexuell ausgerichtetes soziopositives Verhalten ist nicht *generell* kennzeichnend für die dominanten Tiere, sondern zeigt sich ausschließlich im Verhalten des Alpha-Weibchens. Im Gegensatz hierzu weist das Alpha-M. eine höhere Rate intrasexuellen soziopositiven Verhaltens in der Paarungs-Phase auf (Allogrooming).

5.5.8 Zusammenfassung

- (1) Bei der erweiterten Begrüßung handelt es sich um ein bedeutendes kohäsives Ritual, das in Abhängigkeit vom Reproduktionsstatus in wechselndem Kontext auftritt, aber stets distanz- und spannungsabbauend wirkt. Es stellt einen wichtigen Mechanismus der Förderung positiver Beziehungen zwischen allen Gruppenmitgliedern, auch zwischen den Geschlechtern und zwischen entfernten Dominanzpositionen dar.
- (2) Während das Begrüßungsritual zur Zeit der Aufzucht rudelumfassend wirkt (der kooperativen Aufzucht dient), unterstützt es in Phase 1 individuelle Ziele: Erstrangig die Bindung zwischen den dominanten Reproduktionspartnern.

- (3) Dem Anspruch der Aufzucht nach rudelumfassender räumlicher Toleranz und freundlicher Kommunikation entsprechend, ereignet sich erweitertes Begrüßen in der Aufzucht-Phase weitaus am häufigsten.
- (4) Das erweiterte Begrüßungsritual fungiert als Brücke für soziopositive *postconflict*-Interaktionen zwischen ehemaligen Rivalen (*Reconciliation*).
- (5) Welpen bilden während der Aufzucht das Zentrum der Rudelorganisation. Die Konzentration auf ihre Versorgung und ihren Schutz fördert offensichtlich kohäsives Verhalten und soziale Toleranz. Welpen bilden den bedeutendsten Faktor für die Zunahme soziopositiver Interaktionen.
- (6) Welpen werden als Katalysator zur Überwindung interindividueller Distanzen in räumlicher wie in sozialer Hinsicht genutzt. Der Initiator eines Begrüßungsrituals kann einen Welpen im Maul tragen oder führt ihn gezielt zum Rezipienten hin. Welpen dienen damit der Stimulation zu Begrüßungsritualen.
- (7) Submissives Zutragen von Nahrungsbrocken an sozial stärkere Rudelmitglieder findet als Mittel zum Zweck der Annäherung und Rückversicherung statt. Solche Nahrungsstücke führen mitunter zur Entstehung von Freßgemeinschaften, ganz im Gegensatz zum üblichen Verhalten, nämlich kleine Nahrungsstücke in Distanz zu fressen.
- (8) Ein Schwerpunkt des Austausches von Grooming besteht in aktiver Grooming-Zuwendung des Alpha-W. an männliche Helfer (Phasen 2 und 3). Kein anderes Rudelmitglied konzentriert seine Grooming-Aktivitäten in diesem Umfang auf eine einzelne soziale Klasse. Darüber hinaus taucht soziales Grooming schwerpunktmäßig im Kontext von Versöhnung nach Konflikten um Sexualpartner (intrasexuelles Grooming des Alpha-M. in Phase 1) und nach Rangkonflikten (zwischen Helfern beider Geschlechter in Phase 3) auf.
- (9) Im Rudel treten *postconflict*-IA auf, die dem Konzept der *Reconciliation* (Versöhnung) entsprechen. Der Gewinner richtet soziopositives Verhalten an den Verlierer. Diese *postconflict*-IA, die mit hoher Signifikanz zwischen den ehemaligen Gegnern stattfinden, sind ausschließlich zwischen dominanzhierarchisch benachbarten Männchen anzutreffen.
- (10) Vorwiegend während der Aufzucht werden Ansprüche in Konfliktsituationen von überlegenen Tieren nicht mit Imponieren, sondern mit intensiver und lautstarker Beschwichtigung durchgesetzt. Im gleichen Zuge nimmt Protestverhalten subordinater Tiere gegen Ansprüche sozial überlegener Individuen zu.
- (11) Das Alpha-W. setzt soziopositive IA geschlechtsbezogen, saisonal und abweichend vom Alpha-Männchen ein. Soziopositives Verhalten des Alpha-W. kommt während der Aufzucht-Phase häufiger als während der Paarungsphase zum Einsatz. Es wird von ihr in allen Phasen, aber besonders während der Aufzucht, bedeutend häufiger an Männchen als an Weibchen gerichtet.
- (12) Von beiden Alpha-Tieren zeigt allein das W. vorwiegend intersexuell ausgerichtetes soziopositives Verhalten. Die Alpha-Fähe festigt insbesondere die Bindung zu den männlichen Helfern während Tragzeit und Laktation.

5.6 Soziales Nahrungsteilen

In Verbindung mit konfliktarmer Nahrungsaufnahme und Nahrungsteilen treten im Rothund-Rudel vielfältige Verhaltensmechanismen auf, die sich selten dem Konzept des Konfliktvermeidens durch Dominanz zuordnen lassen, dagegen viel häufiger beschwichtigende und Spannung abbauende Eigenschaften besitzen (s. auch Kap. 5.5.6).

Die saisonale Variation der hierarchischen Struktur des Rudels spiegelt sich in entsprechender Zu- bzw. Abnahme der Toleranz beim Nahrungsteilen wider. Daneben hat die Beutetiergröße wesentlichen Einfluß auf die Toleranz gegenüber potentiellen Konkurrenten und auf die Anzahl der in Reichweite fressenden Tiere.

Generell ist jeder Rothund bestrebt, mit einem Nahrungsbrocken im Maul den Futterplatz zu verlassen, um ungestört fressen zu können. Wenn nötig, verteidigt das Tier seinen Besitz durch submissive Gestik und lautes Winseln, Protestwinseln oder, was seltener geschieht, durch Defensivdrohen. Der Futterbesitz des Einzelnen wird – unabhängig vom Rang – respektiert, wenn es sich um lediglich kleine Portionen handelt.

Wenn sich beide Kontrahenten submissiv verhalten, ist die Voraussetzung für eine weitere Annäherung mit wechselseitigem Grüßen gegeben. Eine solche Situation kann sich u.U. zu einem Begrüßungsritual steigern: Die Konkurrenten und weitere Gruppenmitglieder wälzen sich dann neben dem Futter aneinandergeschmiegt am Boden (s. Episode 5.6-1).

Episode 5.6-1: 26. Mai 2003, 32. Tag der Aufzucht: Mah, Rod, Fal, Bil und Jac hielten sich in Reichweite von Futtertieren auf, um zu fressen. Welpen waren nicht anwesend. Es ereigneten sich mehrere Gruß- bzw. Bettelrituale, welche die Situation entspannten. Rod bettelte gegenüber dem dominanten Fal, der danach den Platz verließ. Als sich Frä submissiv der Gruppe näherte, wurde sie von Bil und Jac begrüßt, und es schloß sich ein Begrüßungsritual an. Mah und Rod initiierten gegenüber Bil ein weiteres Begrüßungsritual. Gefressen wurde sporadisch zwischen den zahlreichen kohäsiven Ritualen. Minuten später kehrte Fal zurück und näherte sich submissiv Bil. Unter submissiver Gestik zerrten anschließend beide einen Nahrungsbrocken in zwei Teile auseinander.

Knappes Füttern, das sich zufällig ereignete, zeigte, daß den Alpha-Tieren auch in diesen Situationen aggressionsfrei der Vortritt zur Nahrung gewährt wird, wenn sie ihn anstreben. Anhaltende Nahrungsknappheit wurde nicht erzeugt, so daß zu dieser Situation, die im Freiland gelegentlich auftreten kann (VENKATARAMAN et al. 1995), keine Beobachtungen vorliegen.

Der Vorrang des Alpha-M. im Zugang zur Nahrung wird bei der Übernahme großer Beutetiere am deutlichsten. Gewöhnlich zeigt sich dann folgender Ablauf:

- (1) Das Alpha-M. nimmt als Erster das "Beutetier" in Besitz, öffnet den Kadaver und frißt
- (2) Das Alpha-M. verläßt den Kadaver und überläßt ihn dem Rudel. Es bildet sich eine Freßgruppe aus Subordinaten. Das Alpha-M. kann potentiell alle anderen wieder verdrängen. Adulte Helfer und Jährlinge fressen in Reichweite. Gelegentliche Konkurrenz regelt sich egalitär, je nach Antrieb zur Nahrungsaufnahme.
- (3) Das Alpha-W. stößt unregelmäßig zur Freßgruppe hinzu (vermutlich motivationsabhängig).

- (4) Das Alpha-M., das zwischenzeitlich Wache halten kann, kommt zurück und frißt. Dieser Wechsel trifft auch für subordinate Tiere zu.



Foto 5.6-1: Durch entgegengesetztes Zerren werden Nahrungsbrocken geteilt. Die Gestik während des Nahrungteilens drückt Submission aus (April 1999).



Foto 5.6-2: Zwei Jährlinge und ein sechs Wochen alter Welpen fressen am Ziegenkadaver. Welpen und Jährlinge genießen an der Nahrungsquelle Vortritt (Juni 1999).

Wenn kleine Kadaver verfüttert werden, die nicht für das gesamte Rudel ausreichen, wird diese Futterplatzordnung außer Kraft gesetzt. Der Kadaver kann in dieser Situation schnell von Einzeltieren weggezogen und -getragen werden. Erwischt der Verfolger ein Stück der herabhängenden Portion, wird von beiden Seiten solange gezerrt, bis das Stück zerteilt ist. Wenn Einzelbrocken noch so groß sind, daß ein anderer zuschnappen kann, wird die Portion weiter durch Zerreißen geteilt. Bettel- bzw. submissives Verhalten kann die Situation beim Zerteilen der Nahrung zusätzlich entschärfen..

Das Auseinanderzerren von Beutestücken durch zwei Tiere weist keinerlei Anzeichen von Aggression auf (Foto 5.6-1). Die Gestik ist von nach unten gedrückten Ohren, zurückgezogenen Lippen und gesenktem Schwanz gekennzeichnet. Darüber hinaus läßt anschließendes aggressionsfreies Fressen der „Opponenten“ auch in solchen Fällen auf Bereitschaft zum sozialen Nahrungsteilen schließen.

Diese Methode des Teilens wirkt, oberflächlich betrachtet, ungeordnet und aggressiv. Doch das Zerren an den Nahrungsstücken, das die erstaunliche Kraft der Kiefer

erkennen läßt, offenbart sich als eine schnelle und effektive Möglichkeit, eine Portion zu zerteilen, um anschließend abseits ungestört fressen zu können.

Findet unter Subordinaten Diebstahl statt, wird er toleriert. Mitunter schließen sich dann nichtaggressives Jagen und Zerreißen des Nahrungsbrockens an.

Ab zweiter Trächtigkeitshälfte und während der Laktation erhält die Alpha-Fähe stets Vortritt am Futter. Nicht nur von den subordinaten Weibchen, sondern auch von allen Männchen wird ihre Vorrangstellung widerspruchlos akzeptiert. Ebenso erhalten die Welpen Vortritt, wenn sie beginnen, selbständig Nahrung zu suchen (Foto 5.6-2). Dies ändert sich, wenn die Alpha-Fähe winselnd, mit submissiven Gesten ihren Platz gegenüber anderen Rudelmitgliedern beansprucht. Bleiben Helfer dennoch in ihrer Nähe, kommt es vor, daß die Alpha-Fähe knurrend droht. Helfer und Juvenile lassen dann vom Kadaver ab, so daß sich die Alpha-Fähe schließlich allein am Riß aufhält.

Während der Aufzucht kommt es vor, daß auch sozial starke Männchen durch den Alpha-Rüden aggressiv vom Futterplatz verdrängt werden. Trotz dieser Konkurrenzsituationen tritt heftiges, aggressives Verteidigen von Futterbrocken, so, wie es sich zwischen Wölfen ereignet (z.B. ZIMEN 1971), im Dresdener Rothundrudel nicht auf. Falls Tiere abgedrängt werden, leisten sie keinen Widerstand.

Zusammenfassung

- (1) Die Konkurrenz am Futter führt zu keiner Rangfolge, die eine klare Dominanzhierarchie widerspiegeln könnte.
- (2) Beiden Alpha-Tieren wird der Zugang zur Nahrung nie streitig gemacht. Während ihrer Tragzeit und Laktation erhält die Alpha-Fähe am Futterplatz ausnahmslos Vortritt vor allen anderen. Die laktierende Fähe setzt sich gelegentlich auch aggressiv durch.
- (3) Subordinate regeln den Zugang untereinander egalitär (motivationsabhängig). Offensives Konfliktaustragen um Nahrung findet nicht statt. Insbesondere während der Aufzucht werden Konkurrenten durch Beschwichtigen, lautstarkes Protestwinseln, selten durch Defensivdrohen auf Distanz gehalten.
- (4) Während der Aufzucht kann es zum Abdrängen einzelner adulter Männchen durch das Alpha-M. kommen.

Mechanismen zur Verhinderung aggressiver Konflikte um Nahrung:

- (1) Besitzrespekt bei kleinen Nahrungsbrocken
- (2) kooperatives Zerteilen großer Nahrungsbrocken durch entgegengesetztes Ziehen
- (3) egalitäre Reihenfolge bei der Nahrungsaufnahme an großen Kadavern
- (4) Verdrängen oder Verteidigen durch Submission und Protest
- (5) generelle Toleranz gegenüber den Alpha-Tieren bzw. Welpen und Juvenilen
- (6) Gemeinsames Fressen in einer Gruppe wird nicht bevorzugt. Wenn dies große Beutetiere jedoch erfordern und zulassen, wird mit submissiver Gestik in Reichweite oder Kontakt gefressen.

5.7 Diskussion

5.7.1 Mechanismen des Dominanzverhaltens

Wie aus den Kapiteln 4.2 und 5.4.1 hervorgeht, ist es für die Bewertung von Dominanzhierarchien bei Rothunden ausschlaggebend, in welchem Monat die Datenaufnahme stattfindet (circannuale Rhythmik) und welche demografische Zusammensetzung das Rudel im Moment der Datenaufnahme aufweist. Die höchste Rate aggressiver IA erstreckt sich auf die Monate Dezember bis Februar und umfaßt damit eine Zeitspanne, während der sich die Weibchen im Stadium des Proöstrus oder Östrus befinden. Die Dominanzhierarchien beider Geschlechter sind dann streng linear und lediglich von wenigen Reversals gestört.

Rund 97 % aller Konflikte wurden während der Paarungs-Phase 2001/02 mit gerichtetem Imponieren als der bestimmenden Art milder Aggression gestartet und stets unidirektional mit Submission beantwortet. Selbst offensiver Aggression ging i.d.R. Imponieren voraus. Offensive Aggression spielt als dominanzanzeigendes Verhalten keine Rolle.

Geschlechtsübergreifende agonistische IA ereignen sich vorwiegend in Verbindung mit der Abwehr sexueller Aufdringlichkeit. Der Ausgang dieser schwachen Konflikte ist stark situations- und motivationsabhängig und liefert keine Aussagen, die Regelmäßigkeiten hinsichtlich etwaiger sozialer Dominanzbeziehungen erkennen ließen.

Dominanzhierarchien, die auf Datenmaterial fußen, das während der letzten Wochen der Tragzeit und während der Aufzucht der Jungen aufgenommen wurde, liefern ein anderes Bild dominanzhierarchischer Organisation: Wenngleich die Alpha-Positionen selbst in dieser Phase unangefochten bleiben, sind sie aufgrund spärlicher agonistischer IA nicht ohne weiteres quantitativ nachweisbar (in der vorliegenden Untersuchung betrifft das insbesondere die IA des Alpha-W.). Das Rudel präsentiert sich vorübergehend nicht mehr als strikt linear strukturierte Einheit, sondern als einseitig vom Alpha-Rüden polarisiert mit wechselnden und schwachen Dominanzbeziehungen zwischen seinen subordinaten Mitgliedern.

Konflikte, die Verletzungen (Bißwunden) nach sich ziehen, ereignen sich ausschließlich intrasexuell im Zusammenhang mit einem Rangwechsel oder dessen endgültiger Etablierung: Infolge einer agonistischen Auseinandersetzung verletzte Individuen zeigen anschließend veränderte Dominanzbeziehungen. Derartige Auseinandersetzungen endeten in allen beobachteten Fällen mit einem Sieg des potentiellen Aufsteigers, was für dessen Fähigkeiten der Einschätzung von sozialen Situationen spricht. Während der gesamten Beobachtungsjahre ist kein Fall aufgetreten, in dem ein ernsthaft von unten nach oben angreifendes Individuum nicht durch diese Attacke seinen Rang verbessert hätte.

Generell treten Aggressionen, die eine physische Beeinträchtigung des Rezipienten bewirken oder beabsichtigen (offene Aggression), im Gegensatz zu Grauwölfen (cf. DERIX et al. 1993) bei Rothunden sehr selten auf. Konflikte werden stattdessen mit Hilfe *milder* ritualisierter Aggressionsgestik (s. Kap. 3.3, 5.3.2) gelöst. Gewöhnlich verhindert gerichtetes Imponieren, dem weitere Drohelemente hinzugefügt werden können, heftigere Auseinandersetzungen.

Einmal ausgefochtene Hierarchie-Positionen bleiben über Monate oder (besonders in

den oberen Positionen) über Jahre hinweg unverändert. Anhaltend stabile Positionen des dominanten Elternpaares und allgemein stabile Dominanzbeziehungen lassen den Individuen genügend Zeit, bestimmte soziale Rollen im Rudel zu differenzieren, die ihrem sozialen Status entsprechen können (s. hierzu Kap. 5.7.14). Wenn Tier A über Tier B zu Anfang September dominant ist, bleibt diese Beziehung mit hoher Wahrscheinlichkeit über Monate so bestehen.

Der Begriff dominant beschreibt im Rothundrudel eine stabile Beziehung hinsichtlich des Erfolges, ein anderes Individuum zu verdrängen sowie bei ihm reaktive Submission auszulösen. Die Stabilität dieser Beziehungen erspart energie- und zeitaufwendige Konzentration auf dominanzhierarchische Auseinandersetzungen und gestattet den Rudelmitgliedern, rudelinterne Ereignisse und Handlungen anderer Rudelmitglieder vorherzusehen und bei gemeinschaftlichen Aktionen zielgerichteter und zuverlässiger zu agieren als während Phasen erhöhter rudelinterner Konkurrenz.

Auch Grauwölfe setzen aggressive IA *graduier*t zur Konfliktlösung ein. DERIX und Mitarbeiter (1993) unterschieden an einem Gehegerudel zwischen (1.) Angriff bzw. Angriffsintention (*straight* oder *overt aggression*) und (2.) dominanzanzeigenden Gesten (*ritualized conflicts*). Ritualisierte Imponiergestik in Wolfsrudeln zeigt – wie beim Rothund – lineare und unidirektionale dominanzhierarchische Beziehungen an, wohingegen Drohen und Angriff nicht zwingend mit der Dominanzhierarchie konform gehen müssen. Im Rothund-Rudel treten offensiv aggressive Verhaltensweisen neben dyadischen auch in triadischen Konflikten auf, wohingegen gerichtetes Imponieren zwischen Adulten dyadisch und mit der Dominanzhierarchie konform bleibt.

Vergleiche mit anderen Rudeln hinsichtlich der Anteile offensiver und milder Aggression und deren geschlechtsspezifischem Einsatz sind gegenwärtig kaum aussagekräftig, da in den wenigen vorliegenden Untersuchungen, lediglich ausnahmsweise im Detail auf verschiedene Phasen des Reproduktionszyklus oder auf Aggressionstypen und Geschlechter eingegangen wird (s. DERIX et al. 1993). Jedoch gestattet erst die Suche nach Unterschieden zwischen den Reproduktions-Phasen und den Geschlechtern einen Einblick in die soziale Organisation von Caniden-Rudeln und läßt Erklärungen zu geschlechtsspezifischen Strategien zu.

5.7.2 Bedeutungswandel dominanzanzeigender Gestik

Die ritualisierte Imponiergestik der Grauwölfe ähnelt jener der Rothunde. FOX (1971) bezeichnet sie als "*dominance display*", und ZIMEN (1971 u. 1978) spricht von Imponierverhalten. Gleichwohl muß als Besonderheit des Imponierens bei Rothunden deren *graduier*t eingesetztes Vorderbeinstemmen (vom Strecken der Vordergliedmaßen bis zu deren Abheben vom Boden) betrachtet werden, das je nach momentaner Motivationslage und Situation die Imponiergestik verstärkt (LUDWIG & LUDWIG 2000, BOGUSCH 2002). Innerhalb der vier im Rudel jagenden Canidenspezies Rothund, Grauwolf, AWH und Waldhund befindet sich Vorderbeinstemmen allein im Verhaltensinventar des Rothundes (cf. BOGUSCH 2002).

Über die Imponiergestik hinaus setzen Rothunde Vorderbeinstemmen direkt auf dem submissiv am Boden liegenden Konfliktpartner ein, was als offensive Aggression einzustufen ist. Vergleicht man eine solche Attacke mit dem Vorderbeinstemmen des

gerichteten Imponierens, entsteht der Eindruck, daß Vorderbeinstemmen bei milder Aggression quasi im Leerlauf gezeigt wird, d.h., der am Boden liegende Rezipient fehlt. Da Vorderbein-Stemmen stets im Zusammenhang mit der Imponiergestik auftritt, gleichgültig, ob damit der Gegner zu Boden gedrückt wird oder nicht, könnte es sich um eine Reduktion des vollständigen "Zu-Boden-Drückens" handeln, das bei Rothunden beginnt, reinen Signalcharakter zu übernehmen und noch weiter ritualisiert wurde (LUDWIG & LUDWIG 2000). Möglicherweise liegt hier eine Tendenz vor, physische Aggressionen zu vermeiden, indem die Intention zu diesem Aggressionsverhalten schon in Verbindung mit der Imponiergeste auftaucht.

Ungerichtetes Imponieren gehört zum Verhaltensrepertoire des Alpha-M. und findet vorwiegend während der Aufzucht statt. Da es im Allgemeinen Aufmerksamkeit und submissive Reaktion bei Subordinaten auslöst, wird hier von *Appell* gesprochen.

Obwohl Appell als ein ritualisiertes dominanzanzeigendes Signal charakterisiert werden muß, tritt es in *spannungsfreien* Situationen auf. Appell kann infolgedessen nicht, wie gerichtetes Imponieren, als Instrument der Konkurrenz und der sozialen Suppression angesehen werden, sondern besitzt eher demonstrativen Charakter, ohne soziale Unterdrückung auszuüben.

Anlässe für gerichtetes Imponieren, wie sie während der Paarungszeit permanent vorliegen, sind in der Aufzucht selten, so daß Appell vermutlich als Ersatz für kompetitive soziale Kontrolle dient. Aus diesem Blickwinkel leuchtet das häufige ungerichtete Imponieren des Alpha-M. während der Aufzucht ein. In Phasen seltener dominanzhierarchischer IA führt regelmäßiger Appell durch das Alpha-M. trotz schwach ausgeprägter Hierarchie im Rudel zu einer einseitigen dominanzhierarchischen Ausrichtung der Rudelmitglieder auf das Alpha-Männchen. Friedliches Nebeneinander in einem Rothund-Rudel hängt ganz offensichtlich vom Austausch ritualisierter Dominanz- und Submissionssignale ab.

Von adulten Rudelmitgliedern wird *gerichtetes* Imponieren zusätzlich in konkurrenzfreiem Kontext eingesetzt: Die Imponiergeste bildet den Abschluß eines Rituals zur Annäherung an die Welpen zum Zweck der Pflege oder Fütterung. In diesem Zusammenhang wird Imponieren oft durch Vorderbeinstemmen verstärkt (s. Kap. 5.3.2). Doch warum sollte ein Signal, das höchste Bedeutung in der Erhaltung der Dominanzhierarchie besitzt, vor den Welpen ausgeführt werden?

Betrachtet man dieses Signal aus Sicht der Rezipienten (Welpen), kommt ihm in zweifacher Hinsicht Bedeutung zu:

1) Die Imponiergeste tritt in Verbindung mit einem positiven Signal (Lockwinseln) auf, und es folgen ihr Körperpflege oder Fütterung – wiederum positiv stimmende Erlebnisse.

2) Die Imponiergeste beendet die Annäherungssequenz vor den Welpen. Das angeborene Betteln der Welpen richtet sich deshalb zunächst an ein in Imponierhaltung stehendes, überlegenes Rudelmitglied. Das Bettelverhalten der Welpen (in der Gestik identisch mit submissivem Verhalten) kann daher als Quasi-Reaktion auf die Imponiergeste gewertet werden.

Zulaufen und Betteln werden für die Welpen zeitgleich mit ihren ersten Kontakten im Rudel an die Imponiergeste des Interaktions-Partners gekoppelt. Vermutlich steht dieses Verhalten der Welpenfürsorge im Dienste der späteren Unterordnung der Welpen in

eine soziale Hierarchie. Die adäquate Reaktion juveniler Rudelmitglieder, die noch außerhalb der Rudelhierarchie stehen, auf Signale, die Submission fordern, steht im Interesse der Rudelkohäsion.

Der Einsatz der Imponiergeste in diesem Kontext unterstreicht seine Bedeutung für die Koordination der sozialen Beziehungen im Rudel. Die Ursache für die Anstrengungen, die das Rudel in der Demonstration des Annäherungsrituals unternimmt, liegt möglicherweise darin, daß die Reaktion der Welpen auf die Imponiergeste erst erlernt werden muß. Die Beobachtungen unterstreichen, daß es sich hierbei für die Welpen um einen Lernvorgang handeln dürfte.

Möglicherweise stellt dieses Verhalten einen Ausschnitt auf dem Weg zur Sozialisierung der Welpen dar: Schnauzenstoßen unterstützte die Tendenz zur reaktiven Submission und zum Betteln. Später löst bereits die Imponierhaltung allein bei den Welpen Submission aus.

Schnauzenstoßen und Imponieren könnten hingegen auch als ein Drängen verstanden werden, das die Welpen zu einem Verhalten provoziert, welches das Alttier als Auslöser zum Regurgitieren benötigt.

5.7.3 Stabile weibliche Hierarchie

DERIX und Mitarbeiter (1993) analysierten intrasexuelle Konkurrenz vor dem Hintergrund der Paarungszeit an einem Grauwolf-Rudel des Zoos Arnheim. Ein Vergleich dieser Ergebnisse mit denen der vorliegenden Untersuchung zeigt, daß intrasexuelle offensive Aggression bei Rothunden selbst während der Paarungszeit einen viel niedrigeren Anteil an der Gesamtrate aggressiver IA ausmacht als bei Grauwölfen.

In der Paarungszeit der Untersuchungsjahre lag der Anteil *offensiver* Aggression an der Gesamtzahl aggressiver Akte zwischen männlichen Rothunden bei 16 bis 17 %, während zwischen den Weibchen im gleichen Zeitraum bis maximal 3 % anteilige offensive Aggression stattfand (vgl. Kap. 4.2). Das Alpha-Paar des Arnheimer Grauwolf-Rudels wies um ein Vielfaches höhere Aggressionsraten und anteilige offensive Aggressionen auf.

Gleich den Rothunden bleibt die Alpha-Fähe der Grauwölfe mit ihren Aggressionen in der Paarungszeit zurückhaltender als das Alpha-Männchen. Jedoch übertreffen ihre intrasexuellen Aggressionen vor und nach der Paarungszeit diejenigen des Alpha-Rüden (DERIX et al. 1993). Die soziale Kontrolle der weiblichen Helfer durch das Alpha-W. im Rothund-Rudel ist dagegen außerhalb der Paarungszeit überhaupt nicht mehr nachweisbar. Diese niedrige IA-Rate, flankiert von Toleranz und hochentwickeltem Konfliktmeide-Verhalten (Kap. 5.3, 5.5, 5.6), *maskiert* jedoch lediglich eine durchaus vorhandene hierarchische Struktur zwischen den Rothund-Weibchen. Aggressionsfreies Lösen von Konflikten und Reproduktions-Suppression des Alpha-W. während der Aufzuchtphase fußen auf dieser Hierarchie.

Für Rothunde wie für Grauwölfe trifft gleichermaßen zu, daß die hohe Rate aggressiver IA der Alpha-Rüden in der Paarungszeit dem Aufrechterhalten und der Kontrolle sozialer Hierarchie dient sowie auf sexuelle Interferenz gegen gleichgeschlechtliche Wettbewerber zurückzuführen ist.

Für die Kontrolle der hierarchischen Beziehungen mit Hilfe milder Aggression (vor allem gerichtetes Imponieren) und für sexuelle Interferenz wendet das Alpha-Männchen

der Rothunde wesentlich mehr Zeit auf als das Alpha-Weibchen. In der Männchen-Hierarchie treten generell mehr Reversals als zwischen den Weibchen auf, was möglicherweise auch in der höheren Rate dominanzhierarchischer IA zwischen den Männchen begründet liegt. Das dominanzhierarchische Verhalten der Alpha-Rüden basiert auf anderen Verhaltensmustern als das der Weibchen (vgl. dazu Tab. 5.7-1; s. auch Kap. 6.6.6 und 6.6.12).

Verhaltensmerkmal	Weibchen	Männchen
Ausprägung der Dominanzhierarchie	Hierarchie strenger und konstanter als bei M.	Hierarchie streng, schwächer ausgeprägt als bei W.
Reversals dominanzanzeigender Signale	selten	häufiger als bei Weibchen
Investition der Alpha-Tiere in die Erhaltung sozialer Hierarchie	in Phase 1 selten, sonst nicht nachweisbar, sehr wenige intrasexuelle IA	häufiges Imponieren, temporär offensive Aggression
Abweichen aktiver Submission von der Hierarchie während der Aufzucht	12 % Abweichung	26 % Abweichung
Charakter von Rangwechseln	kurzfristig mit lange Zeit stabiler neuer Position	längere Phase des Anbahnens und weniger stabil
Häufigkeit von Rangwechseln	selten	häufiger als bei Weibchen
Rate sexueller Interferenz	sehr niedrig	sehr hoch
intrasex. Versöhnungsverhalten	nicht beobachtet	vorhanden

Tab. 5.7-1: Zusammenfassung geschlechtsspezifischen Verhaltens im Kontext der Dominanzhierarchie.

Alpha-W. interagieren intrasexuell viel seltener als Männchen. Die Hierarchie der Weibchen-Klasse erweist sich als stabiler und muß selten durch das Alpha-W. kontrolliert werden.

Deutlich und schnell erfolgte die hierarchische Eingliederung des weiblichen Jährlings Bil innerhalb der dreiköpfigen Weibchenklasse. Nach zunehmenden Reversals zwischen den beiden subordinaten Weibchen in Phase 2 war mit kurzen, heftigen aggressiven Auseinandersetzungen die soziale Hierarchie zwischen den ein- und zweijährigen Weibchen geklärt, allerdings erst im Anschluß an die Aufzucht.

Die Weibchenhierarchie bleibt stabiler als die der Männchen und damit auch frei von Umkehrungen gerichteten Imponierens. Diese Stabilität zeigt sich vor allem an den Alpha-Positionen: Nachdem ihre Vorgängerin 1997 erkrankte und starb, besetzte das W. Bab bis zum Zeitpunkt der Niederschrift acht Jahre lang die Alpha-Position. In der Männchen-Klasse fanden im gleichen Zeitraum zwei Alpha-Wechsel statt. Die Positionen blieben lediglich sechs bzw. drei Jahre lang besetzt.

Soziale Beziehungen zwischen Männchen beruhen auf intensiverer Kommunikation

als zwischen Weibchen (z.B. im agonistischen Bereich, s. Abb. 5.4-6, 5.4-7) und weisen eine höhere Flexibilität auf. Die gesamte Dynamik sozialer Prozesse in der Männchen-Klasse hebt sich von der vergleichsweise festen Struktur der weiblichen Beziehungen ab. Zur Folge dieser Dynamik gehören relativ häufige Veränderungen in der Rangordnung der Männchen-Klasse.

Auch in freilebenden Rothund-Rudeln ereignen sich Positionswechsel dominanter Männchen häufiger als bei reproduktiven bzw. dominanten Weibchen. Während der fünf bzw. sechs Jahre dauernden Beobachtung zweier Rudel in *Tamil Nadu*/ Indien blieben die dominanten Weibchen die einzig reproduktiven der Rudel, ohne daß ein Wechsel stattfand (VENKATARAMAN 1998). Vermutlich deshalb verlassen subordinate Weibchen ihr Natalrudel schon früh, was zum Verschieben des Geschlechterverhältnisses zugunsten der Männchen führt.

Desgleichen liegen Daten für AWH aus Freilanduntersuchungen vor, welche die größere Beständigkeit von Weibchen-Hierarchien bestätigen (CREEL & CREEL 2002 S. 27): Alpha-M. in Rudeln des AWH (*Selous Game Reserve*/ Tansania) wurden bis zu dreimal pro Jahr verdrängt, gewöhnlich nach eskalierten Kämpfen, die zu Umkehrungen der Dominanzverhältnisse führten. Alpha-W. wurden dagegen weniger oft aus ihrer Position gedrängt: Erst dann, wenn immigrierende W. in das Rudel eindringen, mußten bisherige Alpha-Fähen das Rudel verlassen.

Die Differenz zwischen den Geschlechtern hinsichtlich ihres Einsatzes von Aggressionen korrespondiert mit den geschlechtsspezifischen Strategien der Alpha-Tiere zur Reproduktions-Suppression (vgl. Kap. 6.5.4 und 6.6.6). Die niedrigere Aggressionsrate der Weibchen (nicht nur des Alpha-W.) entspringt der höheren Stabilität ihrer Hierarchie daher selten zusätzlicher Signale der Festigung bedarf. Wahrscheinlich kommen die Weibchen-Hierarchien aller rudellebenden Caniden mit weniger Druck durch kontrollierende Alpha-Tiere aus als männliche Hierarchien, und sie weisen eine deutlichere Linearität auf.

Rothund-Weibchen zeigen darüberhinaus typische Verhaltensmuster im Umgang mit aktiver Submission: Zur Zeit der Aufzuchtphase mit gelockerter Dominanzhierarchie bestätigen Weibchen ihre Dominanzhierarchie viel häufiger durch aktive Submission als dies Männchen tun. So zeigten Männchen 26 % aktive Submission *entgegen* der Rangfolge und Weibchen lediglich 12 % (Phase 2, 2003). Das Alpha-W. erhält in allen Phasen einen höheren Anteil aktiver Submission als das Alpha-Männchen.

Vergleiche des Dominanzverhaltens zwischen verschiedenen Spezies (hinsichtlich Linearität, Stabilität, despotisch vs. egalitär) zeigen, daß der Reproduktionsvorteil gegenüber subordinaten Gruppenmitgliedern um so höher ausfällt, je risikoreicher der Kampf um die Spitzenposition und je despotischer der Dominanzstil ausgeprägt ist (z.B. SADE 1967, SOMMER 1985, VAN NORDWIJK & VAN SCHAIK 1987, VAN SCHAIK 1998). Diese Ergebnisse legen nahe, daß zwischen Individuen mit schwach ausgeprägter Hierarchie der Gewinn nach einem Kampf um die Spitzenposition relativ gering ausfallen würde (z.B. Hanuman-Weibchen: SOMMER 1985). D.h., energieaufwendige Verhaltensstrategien zum Erreichen und Sichern hoher Positionen lohnen sich für ein Geschlecht wenig, wenn sich Reproduktionserfolg und Zugang zu den Ressourcen in subordinaten Positionen wenig von den ranghöchsten unterscheiden.

Die Vorteile der Ressourcen-Aneignung dominanter Gruppenmitglieder in

Carnivoren-Sozietäten werden um so stärker ausgenutzt (d.h. Unterdrückung Subordinater), je geringer die Chancen der Verwandten auf höheren Fitness-Gewinn außerhalb der Gruppe liegen (cf. VEHRENCAMP 1983, CREEL 1996, LUCAS et al. 1997). Die hier vorliegenden Ergebnisse geschlechtsspezifischer Mechanismen zum Durchsetzen der Dominanzhierarchie (betrifft Rate aggressiver IA, Häufigkeit von Rangwechseln) können als Hinweis auf intersexuelle Differenzen bei der Bewertung ranghoher Positionen betrachtet werden. Je klarer eine Rangordnung ausgeprägt ist, um so strikter werden soziale Vorteile hoher Positionen verteidigt. Da der Zugang zur Nahrung bei Rothunden erst in größeren Rudeln als einschränkender Faktor wirksam wird (z.B. VENKATARAMAN et al. 1995), erscheint die Aussicht auf Reproduktion als der wohl hervorstechendste Gewinn der Alpha-Position. Die unterschiedliche Ausprägung der männlichen und weiblichen Dominanzhierarchie spiegelt demnach am ehesten geschlechtsspezifische Differenzen der *Reproduktionsstrategien* wider. Sie weist darauf hin, daß ein Weibchen mit dem Erreichen der Alpha-Position mehr als ein Männchen gewinnt, oder anders ausgedrückt, daß es höhere Kosten als ein Männchen hat, diese Position zu halten. (Einzelheiten s. Kapitel 6).

Die höhere Dynamik in der männlichen Hierarchie, die größere Chance subordinater Männchen, (durch verzögerte Dispersion) in eine dominante Position zu gelangen oder sich neben dem Alpha-Rüden fortzupflanzen sowie die Toleranz des Alpha-W. gegenüber kopulationsbereiten Helfern unterstreichen in diesem Konzept die Bedeutung männlicher Helfer für das Alpha-Paar, wohingegen subordinate Weibchen eher als Ressourcen-Konkurrenten für die Jungen der Alpha-Fähe in Frage kommen.

5.7.4 Senken der Aggressionsrate und Verschieben von Rangkonflikten

Die rasche Generationenfolge mit kopfstarken Wurfen im Rothund-Rudel und die soziale Entwicklung der ein- und zweijährigen Nachkommen führt jährlich zu Interferenzen mit bestehenden Beziehungen und zu Spannungen beim Eingliedern der Ein- und Zweijährigen in die soziale Hierarchie.

Wie in Kapitel 5.4-1 gezeigt werden konnte, liegt in der Aufzuchtphase (Phase 2) keine klare Dominanzhierarchie vor. Die Rangordnung des Rudels bricht jedoch mit der bevorstehenden Geburt nicht einfach zusammen, vielmehr unterdrückt das Alpha-M. aktiv dominanzhierarchische IA der Subordinaten: Mit hoher Aggressionsfrequenz supprimiert das Alpha-M. unmittelbar nach der Geburt jegliches dominanzhierarchisches Verhalten des Beta-Rüden. Dies gibt wiederum ein- bis dreijährigen Männchen die Möglichkeit, gegen ranghohe Individuen der eigenen Geschlechtsklasse zu opponieren. Jedoch duldet der Alpha-Rüde agonistische Dyaden (Imponieren, Drohen, Jagen usw.) nur begrenzt und erhöht in solchen Fällen schließlich vorübergehend den sozialen Druck gegen diese Rudelmitglieder, wonach die Aggressionsrate zurückgeht.

Erst in Phase 3 werden Konflikte in den Dominanzbeziehungen, von denen auch ältere Rudelmitglieder betroffen sein können, tatsächlich gelöst.

Mit Beginn der Phase 3 zielt die hohe Aggressionsrate des Alpha-M. nicht mehr auf ein Reglementieren dominanzhierarchischen Verhaltens ranghoher Männchen ab, sondern sie dient von jetzt an der Demonstration und dem Durchsetzen des eigenen sozialen Status. Trotz einer hohen Rate milder Aggressionen des Alpha-M. können nun

männliche Helfer stärker dominanzhierarchisch aktiv werden.

Darüber hinaus richten sich die Aggressionen des Alpha-Rüden während der Aufzucht gegen Weibchen, wenn sie durch häufiges Imponierverhalten auffallen. Für die Alpha-Fähe konnte während der Aufzucht nicht eine einzige dominanzhierarchische IA registriert werden.

Vermutlich wirkt das Alpha-M. während der Aufzucht aktiv steuernd auf beide Geschlechtsklassen ein. So bleibt schließlich die Rate aktiver Submission und anderer soziopositiver Aktionen, die während der Aufzucht bei den Helfern sehr hoch liegt, beim Alpha-M. viel niedriger.

Für die Aufzuchtphase muß der Alpha-Rüde als das einzige Rudelmitglied angesehen werden, das unangefochten soziale Autorität durchsetzt, da sich die Alpha-Fähe, von den Welpen beansprucht, weitgehend in der Wurfhöhle aufhält. Er trifft Entscheidungen für wesentliche Aktivitäten, führt das Rudel an und bildet während der Bauphase des Alpha-W. den sozialen Mittelpunkt affiliativer IA. Seine Forderungen von Aufmerksamkeit und Submission (Appell) unterstützen zusätzlich die Kohäsion des Rudels.

Die Anwesenheit von Welpen und die Konzentration der Rudelmitglieder auf deren Schutz, Versorgung und Sozialisierung wird als der wesentliche Auslöser für die Unterdrückung von Dominanzverhalten durch das Alpha-M. angesehen. Fand dagegen in Phase 2 keine Welpenaufzucht statt, unterblieb die Suppression durch das Alpha-M., und bereits im Mai konnten Rankämpfe beobachtet werden (vgl. Kap. 5.4).

Die beobachtete *Variabilität* bzw. *Saisonalität* der Dominanzhierarchie (Kap. 5.4) wird als bedeutender Faktor angesehen, der kooperative Aufzucht trotz Reproduktions-Suppression ermöglicht. Die soziale Hierarchie oszilliert zwischen einer linear abgestuften Rangfolge während der Paarungszeit und einer eher egalitär organisierten, aber durch das Alpha-Männchen sozial polarisierten Gruppe in der Aufzuchtphase.

Die circannulae Variabilität der Dominanz- und Bindungsmuster weist auf eine hohe Flexibilität der sozialen Organisation hin und ist Teil der Strategie des Alpha-Paares zur Unterdrückung subordinater Rudelmitglieder und zum Binden derselben als Helfer.

5.7.5 Affiliatives Verhalten und der Einfluß sozialer Spannung

Die Ergebnisse zur Dynamik aktiver Submission und kohäsiver Rituale im Jahresverlauf legen nahe, daß soziopositive Interaktionen, die eine räumliche Annäherung selbst zwischen Rangkonkurrenten nötig machen, vermutlich erst dann in ausreichender Frequenz initiiert werden, wenn der soziale Druck einer strengen Dominanzhierarchie gemildert wird. Möglicherweise beeinflussen die Alpha-Tiere durch ihr Verhalten Anstieg oder Rückgang soziopositiver IA (s. Kap. 5.7.4 und 5.7.10). Die Stimmung im Rudel, die zu diesem reduzierten Dominanzverhalten führt, hängt offensichtlich von der Anwesenheit trächtiger oder laktierender Weibchen und deren Welpen ab:

Die Rate soziopositiver IA ist während der Aufzucht für alle Rudelmitglieder um ein Vielfaches höher als außerhalb dieser Zeitspanne. Die Anwesenheit von Welpen kann dafür als die wichtigste Ursache angesehen werden (vgl. Kap. 5.5-1, 5.5-2). Auch die zunehmende Investition des Alpha-W. in soziopositive Kontakte gegen Ende ihrer Tragzeit trägt zwar zu einer positiven Stimmung im gesamten Rudel bei, doch lediglich bei Anwesenheit von Welpen als Auslöser und Zentrum der Schutz- und

Pflegeaktivitäten hält sich diese Stimmung dauerhaft bis Ende Juli. Hatte das Rudel hingegen in Phase 2 keine Welpen aufzuziehen, stieg nicht bloß die Aggressionsrate nach der Trächtigkeit an (Dominanzverhalten, Rangauseinandersetzungen), sondern die soziopositiven IA sanken um etwa 50 %.

Die Tatsache, daß die Qualität der sozialen Beziehungen deutlich vom Vorhandensein der Welpen getragen wird, läßt den Schluß zu, daß der circannuale Einfluß endokriner Zyklen auf die Ausprägung affiliativen Verhaltens nur bedingt wirksam sein kann. Aktive Submission und kohäsive Rituale bedürfen einer entspannten sozialen Stimmung. Permanente Konkurrenzsituationen, wie sie in der Paarungszeit oder bei Rangauseinandersetzungen der Männchen auftreten, erschweren die räumliche Annäherung zwischen den Rudelmitgliedern und führen somit zum Rückgang der Bindungstendenz im Rudel.

5.7.6 Affiliative Rituale in der präventiven Konfliktvermeidung

Wölfe setzen passive Submission zum Beschwichtigen und zum Abbruch aggressiver Akte ein (FOX 1971). Dem gleichen Ziel dient Submissionsverhalten im Dresdener Rothund-Rudel. Während jedoch im Wolfsrudel Konkurrenz um Ressourcen, wie Nahrung, vor allem durch defensives und auch offensives Drohen ausgetragen wird (FOX 1971, ZIMEN 1978), nutzen dominante wie subordinate Rothunde viel stärker submissive Elemente, um in einer potentiellen Konflikt-Situation aktiv einer Aggression *vorzubeugen*. Die in Dresden gemachten Beobachtungen legen nahe, daß sich beim Rothund wechselseitige aktive Submission als hochritualisierter Mechanismus für die Entschärfung von Konkurrenzsituationen durchsetzte.

Aktive Submission gestattet den Zutritt zum Freßplatz und macht es möglich, von anderen Rudelmitgliedern toleriert zu werden. Gleichwohl dient aktive Submission auch der Monopolisierung von Ressourcen, um andere Individuen zu verdrängen.

Freilandbeobachtungen bestätigen konfliktvermeidendes Verhalten bei der Nahrungsaufnahme: Während an einer Axishirschkuh zunächst lediglich die acht Welpen eines Rudels fraßen, fanden sich an einem wesentlich schwereren Sambar-Jährling neben den Welpen sofort acht erwachsene Rudelmitglieder ein (JOHNSINGH 1982). Gewöhnlich liegen die Wildhunde nicht fressend um die Beute, sondern gerade rangtiefe Individuen reißen sich Stücke aus dem Kadaver heraus und verschwinden damit in der Deckung. FOX (1984) beobachtete, daß Welpen oder "Rudelführer" als erste Zugang zur Beute hatten. Andere Rudelmitglieder näherten sich in submissiver Haltung und zogen sich manchmal mit Beutebrocken zurück.

Kohäsive Rituale des Rothundrudels, die auf aktiver Submission aufbauen, wie erweiterte Begrüßung und *Meet*-Zeremonie bieten jedem Rudelmitglied mehrmals täglich die Gelegenheit zu freundlicher Annäherung und Kontaktaufnahme – unabhängig von Rang und Geschlecht. Das erweiterte Begrüßungsritual erhält und fördert affiliative Beziehungen zwischen den Geschlechtern und zwischen entfernten Dominanzpositionen.

Erweiterte Begrüßung kommt variabel, in Abhängigkeit vom vorherrschenden Reproduktionsstatus zum Einsatz: Sie ereignet sich während der Aufzuchtphase

siebenmal häufiger als in Phase 1. Kooperative Aufzucht erfordert *rudelumfassende* räumliche Toleranz und freundliche Kommunikation. Dementsprechend entfällt der wesentliche Anteil an erweiterten Begrüßungen zu fast gleichen Teilen auf Zweier-, Dreier und Vierer-Gruppen. Auch *höhere* Teilnehmerzahlen, die fast das gesamte Rudel umfassen, treten auf.

35 % der Begrüßungsrituale in Phase 2 (2003) ereigneten sich im Zusammenhang mit Nahrungsaufnahme, womit potentiellen Konflikten begegnet wurde. Überdies birgt der Zugang zu den Welpen Konfliktpotential und wird entsprechend oft von Begrüßungsritualen begleitet. Generell lösen der Anblick und die Anwesenheit von Welpen affiliatives Verhalten aus, was sich darin widerspiegelt, daß im Beobachtungsjahr 2003 bei 77 % aller „Aufenthalte in Reichweite“ und bei 49 % aller „Körperkontakte in Verbindung mit erweiterter Begrüßung“ *Welpen* anwesend waren.

Dagegen gewinnt die Verfolgung *individueller* Interessen in der Paarungsphase an Bedeutung. In dieser Phase bringt der Verlust von räumlicher Nähe und Kommunikation weniger Nachteile für das Rudel mit sich. Die aus der Aufzucht bekannten kohäsiven und beschwichtigenden Verhaltensmuster ereignen sich in der Paarungszeit seltener und dienen vorwiegend der Paarbindung und dem Entspannen von Beziehungskonflikten zwischen den dominanten Tieren. In der Paarungszeit finden Begrüßungsrituale in der Regel zwischen zwei, maximal zwischen vier Tieren statt.

Die Substitution von Defensivdrohen durch aktive Submission *vor* der Entstehung aggressiv getönter Konfliktsituationen läßt sich als Ausdruck präventiver Konfliktvermeidung und sozialer Toleranz interpretieren. Als bedeutsamstes Werkzeug bei der Umsetzung wird die erweiterte Begrüßung angesehen. Es ist daher anzunehmen, daß die wesentliche Funktion des erweiterten Begrüßungsrituals in einem *rudelumfassenden* Abbau sozialer Distanz und einer Begrenzung von Konflikten liegt, deren adaptive Bedeutung in der Aufzuchtphase zu suchen ist.

Die folgenden drei Kapitel diskutieren weitere rothundtypische Verhaltensmuster hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Rudelkohäsion.

5.7.7 Meet-Zeremonie

Eine Meet-Zeremonie startet erst dann, wenn sich das Rudel ungestört fühlt und wenn keine akuten Spannungen zusätzliche Aufmerksamkeit erfordern. Kennzeichnend für dieses Ritual sind intensiv ausgeführte Pflegehandlungen und großflächige Körperkontakte, die seine Attraktion und besänftigende Wirkung ausmachen. Das intensiv submissive Verhalten der Teilnehmer könnte als wechselseitige Rückversicherung (*reassurance* sensu FOX 1971) im Sinne der Unterwerfung unter die Rudelinteressen interpretiert werden.

Die überschießende Submissionsgestik beseitigt nicht allein soziale Spannungen und führt das Rudel zusammen, sondern erzeugt und synchronisiert darüber hinaus erhöhte Aktionsbereitschaft. Sie sichert damit nachfolgende gemeinsame Aktionen ab (z.B. aktive Verteidigung der Peripherie). Ausgelassene Jagdspiele, Angriffsintentionen in Richtung der Peripherie und erhöhte Bereitschaft zum Mobbing stützen die Vorstellung, daß es sich hier um ein vorbereitendes Ritual für rudelumfassende Aktionen handelt.

JOHNSINGH (1979, zit. in FOX 1984: S. 101) beschreibt ein Verhaltensritual der

Rothunde, das er „*prehunt social ritual*“ nennt, und das sich mit den hier vorgestellten Beobachtungen zur *Meet*-Zeremonie deckt: „... *While resting they nuzzled each other, lay close to one another and rubbed their bodies against others. Active submission and tail wagging were common.*“ Auch er grenzt dieses Verhalten von anderen Situationen, bei denen aktive Submission oder Jagdspiele auftreten, ab, und vermutet, daß es sich um eine Zeremonie zur Vorbereitung auf die Jagd handelt.

Andere rudeljagende Caniden zeigen vergleichbare Zeremonien: MACDONALD (1995) erwähnt ein morgendliches „Pfeifzeremoniell“ bei Waldhunden, und BRADY (1981, zit. in SHELDON 1992) berichtet von wechselseitigen Submissions-Zeremonien dieser Spezies, die wahrscheinlich der Gruppenkohäsion dienen.

Besser untersucht ist das „Begrüßungs“- (sensu KÜHME 1965) bzw. „*meet*“-Zeremoniell (sensu KINGDON 1977) des Afrikanischen Wildhundes, das i.d.R. zweimal pro Tag nach den Ruhephasen stattfindet, in ritualisierte Kampfspiele übergeht und auf den Jagdzug einstimmt. Hier beginnt ebenso aus einer Ruhephase heraus ein stark ritualisiertes wechselseitiges Stubsen, Schnauzenlecken und Aneinanderschmiegen.

Von Wölfen ist bekannt, daß Gruppen-Zeremonien vor der Jagd nicht obligatorisch sind (LAWRENCE 1994). Rituelles Schnauzenlecken, Schwanzwedeln, Umeinanderlaufen mit anschließendem gemeinsamen Heulen kann jedoch vor dem Aufbruch zur Jagd stattfinden (z.B. MECH 1990). ZIMEN (1971) beobachtete diesen Verhaltenskomplex an seinen Wölfen am häufigsten nach Ruhezeiten in den frühen Abend- und Morgenstunden. Grundsätzlich dienen diese freundlichen IA zwischen allen Rudelmitgliedern dem Zusammenhalt.

Charakteristisch für die *Meet*-Zeremonie des Rothundes ist die Versammlung des gesamten Rudels. Durch lautes Winseln werden selbst außer Sicht ruhende Rudelmitglieder informiert. Wenn dieses Ritual einer gemeinsamen Aktion dient, die beispielsweise der anstehende Wechsel des Lagers sein könnte, erscheint es einleuchtend, daß die Kooperation des Rudels bei derartigen Unternehmungen Priorität vor momentanen sozialen Spannungen haben muß. Ein Ritual wie die *Meet*-Zeremonie sollte daher in der Lage sein, Verhaltensmechanismen zur Regelung der sozialen Hierarchie vorübergehend auf eine niedrigere Stimmungsebene (sensu LEYHAUSEN 1965) zu verschieben und somit bessere Voraussetzungen für Kohäsion und kooperative Aktionen zu schaffen.

Wichtig für zeitweise wandernde Arten, wie AWH und Rothund, ist der gemeinsame Aufbruch des Rudels. Für diesen erscheint ein Ritual wie die *Meet*-Zeremonie in hohem Maße geeignet. Alle Rudelmitglieder müssen den Aufbruch zur Jagd oder den Wechsel des Lagers wahrnehmen und als Aufbruch der besonderen Art verstehen, denn das Rudel kann weite Strecken zurücklegen, und wie Freilandbeobachtungen zeigten (JOHNSINGH 1982, VENKATARAMAN et al. 1995), kehrt es außerhalb der Aufzuchtperiode nicht zwingend an den letzten Ruheplatz zurück.

5.7.8 Agonistic Buffering

Das Überwinden sozialer und räumlicher Distanzen steht in enger Beziehung zu stimmungssynchronisierenden (= kohäsiven) Ritualen. Ausbleibende Konkurrenz um Sexualpartner und reduziertes Dominanzverhalten tragen während der Aufzucht zum Ansteigen dieser Rituale bei (z.B. aktive Submission, erweitertes Begrüßungsritual). Die

Ergebnisse der Kapitel 5.5.1 und 5.5.3 belegen, daß das Mitführen von Welpen und das Zutragen von Nahrung die räumliche Annäherung von Individuen erleichtern und schließlich kohäsive Rituale auslösen. Die Mitnahme von Welpen im Zusammenhang mit der Annäherung an ein ranghöheres Rudelmitglied führt stets zu einem erweiterten Begrüßungsritual, dem sich i.d.R. weitere Rudelmitglieder anschließen.

Das Mitführen von Säuglingen als Strategie eines *Agonistic Buffering* wurde erstmals für männliche Berberaffen (*Macaca sylvana*) beschrieben (DEAG & CROOK 1971, zit. in TIMME 1989). Nach diesem Konzept werden die Säuglinge als „soziales Werkzeug“ zum Dämpfen aggressiver Intentionen bei der Kontaktaufnahme mit ranghöheren Männchen benutzt. Das Konzept des *Agonistic Buffering* blieb aber nicht auf Männchen der Berberaffen beschränkt, sondern ließ sich als Instrument soziopositiver Annäherung auch zwischen Weibchen und an anderen Affen-Spezies beobachten (SOMMER 1985, TIMME 1989).

Säuglinge, die diese soziale Funktion erfüllen, sollten ganzjährig oder zumindest in Zeiten erhöhter Konkurrenz in der Gruppe vorhanden sein (SOMMER 1985). Diese Annahme erfüllt das saisonal reproduzierende Rothundrudel nicht; vielmehr tritt ein Verhalten, das dem Konzept des *Agonistic Buffering* entspricht, dann auf, wenn auch andere spannungsabbauende Verhaltensweisen ihre höchste Rate erreichen und wenn Gruppenkohäsion und Konfliktvermeidung für den Erfolg der kooperativen Aufzucht von Bedeutung sind. Die Saisonalität des *Agonistic Buffering* durch Welpen, die sich mit anderen spannungsabbauenden Mechanismen und der saisonalen Aufzucht im Rothund-Rudel deckt, unterstreicht viel eher seine Bedeutung für die Rudel-Köhäsion und weibliche Reproduktions-Strategie als für intrasexuelle Affiliation der Männchen.

Zum Verhaltensrepertoire des Rothundes gehört es, Nahrung im Sinne des Brutpflegeverhaltens auch an adulte Gruppenmitglieder weiterzugeben (s. Kap. 6.4.1). Die Ausdehnung dieses Verhaltens auf andere soziale Bereiche und seine Transformation in ein Instrument der Distanzüberwindung (s. Kap. 5.5-3) bietet sich daher geradezu an, unterstreicht aber auch die Bedeutung des friedlichen Nebeneinanders und des Überbrückens von Spannungen für die Rothund-Sozietät.

Nahrungsbrocken werden, auf die gleiche Weise wie dies mit Welpen geschieht, dem meist dominanten Rezipienten in submissiver Haltung zugetragen (Episoden 5.5-3, 5.5-5). Entweder schließt sich ein wechselseitiges Grüßen an, oder der Akteur hält sich fressend weiter in der Nähe des ranghöheren Rezipienten auf. Solche IA, die sich auch während der Paarungszeit ereignen, gestatten die Annäherung an dominante Tiere, ohne daß Imponieren befürchtet werden muß. Der Nahrungsbrocken im Maul des Akteurs ist daher ganz im Sinne des *Agonistic Buffering* als soziales Werkzeug zu betrachten; er fungiert quasi als „Gastgeschenk“.

Mit der Wiedergabe von Episoden, mögen sie auch noch so zahlreich sein, läßt sich natürlich kein statistisch abgesicherter Beweis für einen Zusammenhang zwischen dem Mitführen von Welpen oder Nahrung und einem Vorteil für das entsprechende Individuum (oder die Gruppe) bei der Aufnahme freundlicher Beziehungen führen. Solche Beobachtungen legen jedoch nahe, daß zahlreiche Varianten der freundlichen Kontaktaufnahme im Rothund-Rudel existieren, daß das Verhaltensspektrum gerade in Assoziation zu sozialer Bindung und der Festigung sozialer Beziehungen eine Vielfalt und Komplexität aufweist, die selbst unter sozialen Säugetieren ungewöhnlich sind.

Die Tatsache, daß Welpen oder Nahrungsbrocken bei freundlicher Annäherung an ein Individuum nicht obligatorisch mitgeführt werden müssen, daß jedoch vom Empfänger freundlich auf diese „Zugaben“ reagiert wird, weist auf einen möglichen evolutionsbiologischen Vorteil dieses Verhaltens hin.

Da dieses Verhalten nicht zwanghaft ausgeführt wird, legt es dem Beobachter außerdem nahe, daß Rothunde ihre Umwelt nicht allein physisch und selbstbezogen wahrnehmen, wie etwa einen Ort oder einen Artgenossen, der Nahrung zur Sättigung anbietet. Sie sind vielmehr in der Lage, die Stimmung anderer Rudelmitglieder und deren momentanen sozialen Status einzuschätzen. Infolgedessen besitzen sie eine Vorstellung von der Wirkung ihres Verhaltens auf ihr Gegenüber. Ebenso beeinflusst die Kenntnis der Beziehung anderer Individuen zu den Welpen oder zur Nahrung ihre eigenen Entscheidungen im Verhalten. Erst in Verbindung mit der Fähigkeit, Verhalten zu *variieren*, werden solche sozialen Fähigkeiten für das Individuum *und* den Sozialverband nützlich.

5.7.9 Reconciliation

Der Umgang gesellig lebender Spezies mit Konflikten benötigt Versöhnung (*Reconciliation*) und Toleranz, die es Verlierern erlauben, mit Gewinnern zusammenzuleben, ohne anhaltende Aggressionen zu provozieren (cf. DE WAAL 1986 c). Neben einfachen Mechanismen, Konflikte zu beenden oder Konflikte ohne Eskalation zu lösen (z.B. ritualisiertes dominanzanzeigendes Verhalten), entstanden Muster affiliativen Verhaltens, die nach dem Beilegen von Konflikten Entspannung und Wiederaufnahme sozialer Beziehungen erlauben.

Reconciliation baut Toleranz auf, reduziert Spannungen und mindert die Wahrscheinlichkeit weiterer Aggressionen. Auf lange Zeit bewirkt *Reconciliation* wahrscheinlich ein Festigen und den Erhalt sozialer Beziehungen, die durch Konflikte bedroht sind (DE WAAL & YOSHIHARA 1983).

Mechanismen dieser Form wurden 1979 (DE WAAL & VAN ROOSMALEN) für Schimpansen beschrieben und seither an Primaten ausführlich untersucht (z.B. AURELI 1992, DEMARIA & THIERRY 2001). Zu erwarten sind jedoch Formen dieses Konfliktlöse-Verhaltens auch für andere in dauerhaften Sozialverbänden lebende Säugetierspezies. Wenn die Quellen der Konflikte nicht durch Dispersion oder Aufsplitten der Sozietät gemieden werden können, gewinnt ritualisiertes Konfliktlöse-Verhalten zur Reparatur sozialer Beziehungen an Bedeutung. So finden in Clans von Tüpfel-Hyänen (*Crocuta crocuta*) dyadische Wiedervereinigungen mit Hilfe von Grußzeremonien nach Konflikten statt (EAST & HOFER 2002).

An Caniden wurde das Konzept der *Reconciliation* bisher nicht überprüft.

Im untersuchten Rothundrudel ereignete sich Versöhnung ausschließlich zwischen Männchen benachbarter Ränge, wobei dieses Verhalten am häufigsten zwischen dem Alpha-Rüden und dem ehemaligen Beta-Rüden Mah, der selbst im Gamma-Status als stärkster Konkurrent um die Alpha-Fähe auftrat, praktiziert wurde.

Die Ergebnisse legen nahe, daß Versöhnungsverhalten bei Rothunden auf dem Streben nach friedlicher Koexistenz mit den stärksten sozialen Konkurrenten beruht, was allerdings Fähigkeiten zum Einschätzen von Status und Beziehungen voraussetzt.

Die im Vergleich mit den Weibchen weniger starre Hierarchie unter den Männchen sowie der durchschnittlich längere, über viele Jahre dauernde Aufenthalt der Männchen im Natalrudel (VENKATARAMAN 1998) haben möglicherweise zur Selektion spezieller Verhaltensmechanismen für die Wiederaufnahme freundlicher Beziehungen unter den Männchen geführt.

Reconciliation durch den Gewinner erfolgt nicht allein unmittelbar, sondern gleichermaßen mittelbar über charakteristische Brücken. So führt Rückversicherung (*reassurance* sensu FOX 1971) durch den Verlierer zu *Reconciliation* mit dem Gewinner und zur Bestätigung und Reparatur der Beziehung.

Ein anderes Brücken-Verhalten des Verlierers, das schließlich oft zu Versöhnung mit dem Gewinner führt, entspricht dem Konzept des „Trost suchens“ (*consolation* sensu DE WAAL 1986b). Die ehemaligen Kontrahenten treffen dabei über den Umweg des Begrüßungsrituals zusammen. Häufig übernimmt das Alpha-W. die Brückenfunktion für den *postconflict*-Kontakt der Kontrahenten, indem es auf *Consolation* des Verlierers eingeht, an versöhnenden Begrüßungsritualen teilnimmt und damit das Alpha-M. (Gewinner) anlockt. Dem Alpha-W. kommt daher eine Katalysatorfunktion für *Reconciliation* zwischen Männchen zu.

Reassurance (Rückversicherung) und *Consolation* (Trost suchen) stellen Möglichkeiten dar, eine Versöhnung herbeizuführen und sind deshalb bei Rothunden als Bestandteile des *Reconciliation*-Konzeptes anzusehen.

5.7.10 Weibliche Investition in männliche Helfer

Vom Verhalten des Alpha-M. abweichend interagiert das Alpha-W. in allen Phasen häufiger aktiv soziopositiv mit dem *anderen* Geschlecht als intrasexuell. Überdies steigen seine Investitionen zum Aufbau freundlicher Beziehungen mit den Männchen jährlich sprunghaft während der Trächtigkeit und Laktation an.

Das soziopositive Verhalten des Alpha-W. entspricht den Vorstellungen zum Reproduktions-System kooperativ Junge aufziehender Caniden (MOEHLMAN & HOFER 1997), wonach es bestrebt sein sollte, männliche Helfer zu rekrutieren, während weibliche Helfer als potentielle Konkurrenten weit weniger soziopositive Aufmerksamkeit erhalten (Abb. 5.5-4).

Dominanzhierarchische IA der Alpha-Fähe bleiben während der Aufzucht-Phase vollkommen aus. Stattdessen konzentriert die dominante Fähe ihr Sozialverhalten vorwiegend auf soziopositive Kontakte zu den Männchen. Dieses Bestreben zeigt sich in höchster Intensität, wenn sie die Wurfhöhle während der ersten Aufzucht-Wochen kurzzeitig verläßt (s. Kap. 6.4.2).

Mit ihren sozialen Investitionen sorgt die dominante Fähe ganz wesentlich für Spannungsabbau und festigt soziale Bindungen zu den männlichen Helfern. Gesteigertes submissives Verhalten (= Betteln) während der Trächtigkeit provoziert bei Helfern Regurgitieren – ein Verhalten, das für die Welpenaufzucht essentiell ist.

Im Hinblick auf die Bindungsfestigung mit Helfern ergab die Untersuchung des Grooming-Verhaltens der Alpha-Tiere erstaunliche Differenzen: Während das Alpha-M. in der Aufzuchtphase nie bei aktivem Groomen beobachtet werden konnte, richtete das Alpha-W. zur gleichen Zeit 100 % ihrer Grooming-Aktivitäten an männliche Helfer, was immerhin 16 % aller Grooming-IA (2003) der männlichen Helfer ausmachte.

Die beobachtete Konzentration soziopositiver Investition des dominanten Weibchens auf die Männchen unterstützt neben der Vorstellung vom Rekrutieren männlicher Helfer die These vom Männchenüberschuß in freilebenden Rothundrudeln (VENKATARAMAN 1998). Nach dieser Vorstellung verlassen Männchen ihr Natalrudel stark verzögert oder niemals, wohingegen Weibchen häufiger und oft bereits im zweiten Lebensjahr abwandern.

5.7.11 Vervollkommnung affiliativer Verhaltensmuster

Bei in Rudeln lebenden Caniden treten bestimmte Prädispositionen zutage, die grundlegenden Motivationen für freundliche Kontaktaufnahme entsprechen:

1) Eine Grund-Motivation für körperliche Nähe läßt sich mit einer „Tendenz zu Geselligkeit“ (DE WAAL 1988) oder Bindungsappetenz (IMMELMANN 1979) erklären. Pflegehandlungen wie Lecken oder Beknabbern oder sozio-infantile Signale vermitteln positive Sinneserfahrung und unterstützen dadurch in gewissem Grade die soziale Bindung zwischen bestimmten Gruppenmitgliedern. (Auf die Bedeutung von Allogrooming, das für den Rothund weniger allgemeine, dafür aber spezielle Bindungsfunktionen erfüllt, wurde in den Kapiteln 5.7.9 und 5.7.10 eingegangen).

2) Ein zweites Motiv besteht in der Vergewisserung einer friedlichen Beziehung mit dem Sozialpartner. Der Antrieb zur Bindung an das Rudel ist bei permanent im Rudel lebenden Caniden prinzipiell stark ausgeprägt. Er findet seinen Ausdruck in der Suche nach individueller Sicherheit und körperlicher Nähe sowie in einer allgemein hohen Bereitschaft zu submissivem Bekunden der Zugehörigkeit. Aktive Submission und Allogrooming stehen darüber hinaus im Dienste der Festigung oder des Bestätigens der Bindung an dominante Gruppenmitglieder. Submission kann als die Investition des Subordinaten in freundliche und harmonische Integration im Rudel gewertet werden. Im submissiven Verhalten vereinen sich positive soziale Tendenz und Unterwürfigkeit (s. FOX 1971, S. 100 für Grauwolf).

Bei Caniden beruhen Bindungen und gegenseitige Nähe generell auf den oben erwähnten Dispositionen (z.B. TEMBROCK 1957 für Rotfuchs; FOX 1971 für Grauwolf, Koyote, Rotfuchs; GRADY 1994, BEKOFF 1995 für Koyote). Dauerhaftes Zusammenleben in einer Sozialgemeinschaft und hochentwickeltes kooperatives Verhalten wären jedoch ohne *zusätzliche*, das Zusammenleben stützende Mechanismen nicht möglich. Soziale Verbände erfordern generell einen hohen Grad an Kommunikation, wozu primär Signale der Dominanz und Subordination sowie ritualisierte Grußzeremonien gehören. Während diese Kommunikation besonders bei Füchsen weitgehend stereotyp angewandt wird (TEMBROCK 1957, FOX 1971), zeigen die Ergebnisse (Kap. 5.2 bis 5.5), daß Rothunde derartige Signale in besonderer Weise vervollkommneten und ihren Kontext in alle Bereiche des sozialen Lebens erweiterten. Tabelle 5.7-2 faßt Signale bzw. Verhaltensweisen des sozio-infantilen, des Brutpflege- und des Dominanz-Verhaltens zusammen (s. Ergebnisdarstellung Kap. 5.2 bis 5.5), die eine Erweiterung ihrer Anwendung erfuhren.

Verhalten	Kontexterweiterung	Funktion
<u>sozio-infantil</u> <ul style="list-style-type: none"> Betteln, Bettelwinseln Submission, Protestwinseln 	<ul style="list-style-type: none"> erweitertes Begrüßungsritual Meet-Zeremoni Rückversicherung , Trost (Consolation) maskiertes Verdrängen 	<ul style="list-style-type: none"> reduziert soziale Distanz, baut Spannung ab. Stimmungs- u. Verhaltens-Synchronisation, vereinigt das Rudel, festigt Bindung, Kooperation. Bindungsbestätigung, baut Spannung ab. reduziert Konflikte.
<u>Brutpflege</u> <ul style="list-style-type: none"> Fellpflege Füttern Welpentragen Kontaktaufnahme mit Welpen 	<ul style="list-style-type: none"> Grooming zwischen Kontrahenten dominantes W. groomt M. Allogrooming von Verletzungen Nahrungszutragen als <i>agonistic buffering</i> soziales Nahrungsteilen <i>agonistic buffering</i> bei Kontakt-Aufnahme u. Begrüßungsritual wird mit gerichtetem Imponieren verbunden 	<ul style="list-style-type: none"> Versöhnung, baut Spannung ab. festigt Bindung. Integration, Versöhnung. reduziert soziale Distanz, festigt Bindung. begrenzt Konflikte, beugt Aggressionen vor. reduziert soziale Distanz, integriert Welpen, festigt Bindung. integriert Welpen, festigt Bindung.
<u>Dominanz</u> <ul style="list-style-type: none"> gerichtetes Imponieren ungerichtetes Imponieren 	<ul style="list-style-type: none"> bei Kontaktaufnahme mit Welpen an deren Bettelverhalten koppeln Appell des dominanten M. 	<ul style="list-style-type: none"> integriert Welpen in die Rudelkommunikation. fördert aktive Unterordnung, milde Demonstration der Dominanz

Tab. 5.7-2: Erweiterung des Kontextes beim Einsatz sozioinfantilen, Brutpflege- und dominanzanzeigenden Verhaltens im Dienste der Gruppenkohäsion im Rothundrudel.

Affiliative Beziehungen und dauerhafte soziale Integration im Natalrudel können dominanten sowie subordinaten Individuen in Caniden-Rudeln einen Fitnessvorteil (z.B. Verwandtschaft, Übernahme des Reviers) gegenüber früher Dispersion bringen (MECH

1995, zit. in PACKARD 2003 für Grauwolf, SILLERO-ZUBIRI et al. 1996 für Äthiopischen Wolf, VENKATARAMAN 1998 für Rothund). Die Differenzierung der entsprechenden Verhaltensmuster hängt vom Geschlecht und vom potentiellen Nutzen ab: Für eine dominante Rothundfähe kann es beispielsweise gewinnbringend sein, schon während der Tragzeit Helfer an sich zu binden, welche sie und ihre Jungen später mit Nahrung versorgen, denn in den ersten Tagen nach der Geburt sind Sozialkontakte mit dem Rudel für ein laktierendes Weibchen kaum mehr möglich (s. Kap. 6.4.2). In der Männchen-Klasse sind multiple Vaterschaften nicht ausgeschlossen (s. Kap. 6.5.4 und VENKATARAMAN 1998), so daß auch subordinate Männchen an stabilen soziopositiven Beziehungen zu allen Rudelmitgliedern und am Erfolg der Aufzucht interessiert sind.

Diese für das *Individuum* als gewinnbringend zu betrachtenden affiliativen Verhaltensmuster und deren Differenzierung und Transformation in andere soziale Bereiche unterstützen zugleich die *Rudelkohäsion* und kooperatives Agieren (s. dazu auch Kap. 5.7.15). Zunehmender Austausch freundlicher Kontakte fördert die Motivation im Rudel zu sozialer Investition, wie zu alloparentalem Verhalten und sozialer Toleranz.

Der adaptive Wert differenzierter bindungsfördernder Verhaltensmuster, die in alle Bereiche des sozialen Rudellebens vorgedrungen sind, liegt letztendlich im Vorteil kooperativer gegenüber paarweiser Aufzucht. D.h., der eingeschlagene Weg kooperativer Aufzucht, der spezielle Strategien der Reproduktions-Suppression notwendig macht, ist für die Verwandtschafts-Gruppe am erfolgreichsten, wenn wirkungsvolle Verhaltensmuster soziale Spannungen lösen, Bindungen festigen, die räumliche Vereinigung der Gruppe unterstützen, den Aufwand der Eltern für die soziale Kontrolle der Helfer senken, die Gruppenstimmung synchronisieren und damit bessere Voraussetzungen für die Bereitschaft zur Pflege der Jungen schaffen.

5.7.12 Kovariation von Merkmalen

In Abhängigkeit von der jeweiligen Reproduktionsphase verändern sich bestimmte Merkmale der Sozialstruktur, wie Bindungsrituale oder Bereitschaft zur Stimmungssynchronisation. Tabelle 5.7-3 zeigt zusammenfassend, daß sich bestimmte soziale Beziehungsmerkmale in Phase 2 verstärken, wenn kooperatives Verhalten und Aufgabenteilung ihren Höhepunkt erreichen. Die Richtung, in die sich solche Merkmale zwischen Phase 1 und 2 gemeinsam verändern, untermauert die Vorstellung, daß sich Merkmale wechselseitig begünstigen bzw. unterdrücken und *gemeinsam* als Merkmalsgruppe variieren. Offensichtlich hängt die Ausrichtung der sozialen Organisation auf kooperatives Verhalten (während der Aufzucht) von der *gemeinsamen* Veränderung bestimmter sozialer Beziehungen ab:

Soziale Dominanz erreicht ihre höchste Bedeutung in der Konkurrenz um den favorisierten Sexualpartner (Kap. 6.5.2, 6.5.4). Während der Paarungszeit tritt daher die dominanzhierarchische Graduierung am stärksten hervor. Die betonte Formalisierung des Dominanzstatus dieser Phase ruft stärkere Versöhnungstendenzen des dominanten Männchens hervor. Es gleicht dominanzhierarchische Konflikte zum Teil durch Versöhnungsverhalten wieder aus. Andererseits führt die Vervollkommenheit der Paarbindung zwischen den Alphetieren nahezu zum Erliegen soziopositiver Kontakte mit subordinaten Rudelmitgliedern – von Sexualkontakten abgesehen.

Die gemeinsame Veränderung dieser eben beschriebenen und weiterer Beziehungsfaktoren in Phase 2 (Kap. 5.5) ruft eine Veränderung der Sozialstruktur hervor: Der Einsatz hochentwickelter Beschwichtigungsmuster während der Trächtigkeit fördert freundliche Sozialkontakte zwischen den Individuen. Entspanntes hierarchisches Verhalten flacht den Dominanzgradienten ab und unterstützt das Auftreten kohäsiver Rituale. Ein reiches Repertoire affiliativer und beschwichtigender Signale verhindert Konflikte bzw. begünstigt deren Lösung. Das Auftreten kooperativer Aktionen ist mit hohen Raten affiliativer IA und soziopositiver Zuwendung des Alpha-W. an die männlichen Helfer sowie entspannter Hierarchie assoziiert. Die Annäherung zwischen den Rudelmitgliedern zur Durchführung stimmungssynchronisierender Rituale wird weniger gehemmt, wenn dominanzhierarchische IA zurückgehen und das Alpha-Paar seine Exklusivität affiliativer Kontakte (Paarbindung) im Anschluß an Phase 1 aufhebt.

Es konnte gezeigt werden, daß die Flexibilität von Dominanzbeziehungen in enger Wechselwirkung mit der saisonal ausgerichteten Reproduktion des dominanten Weibchens steht. So ist es möglich, hierarchische Beziehungen wie sie während der Paarungszeit auftreten zugunsten kohäsiver Beziehungen während der Aufzucht zu lockern, ohne daß das dominante Paar seine Priorität in Bezug auf die Partnerwahl verliert. Kohäsive Rituale, Allogrooming und aktive Submission erfüllen während Tragzeit und Aufzucht eine wichtige Pufferfunktion im Interaktionsmuster des Rothundrudels, indem sie ausgleichend auf soziale Spannungen wirken.

Merkmale der sozialen Organisation	Werbe- und Paarungsphase (Phase 1)	Trächtigkeit und Aufzucht (Phase 2)
Rate affiliativer IA	-	+
Rate aggressiver IA	+	-
intersexuelles Grooming u.a. affiliative IA des Alpha-W.	-	+
Paarbindung des Alpha-Paares	+	-
kohäsive Rituale	-	+
starke Asymmetrie der Dominanzbeziehungen	+	-
Protestverhalten	-	+
Intervention des Alpha-M. bei Dominanzverhalten	-	+
kooperative Aktionen	-	+

Tab. 5.7-3: Kovariation bestimmter Beziehungsmerkmale zwischen Phase 1 und Phase 2. „Plus“ und „Minus“ symbolisieren Zunahme bzw. Abnahme des entsprechenden Verhaltens.

Die hier beschriebene Vorstellung der Kovariation (im Sinne einer Verknüpfung variabler Merkmale) geht vom Oszillieren variablen Verhaltens zwischen Paarungszeit und Aufzucht aus. Vermutlich mußte der selektive Druck zur Ausprägung von Variation zunächst nur über ein einzelnes Merkmal wirken, welches durch seine Wechselwirkungen selbst Zwänge auf weitere Beziehungsmuster in eine bestimmte

Richtung ausübte.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung legen nahe, daß eine Gruppe variabler Merkmale mit wechselseitiger Abhängigkeit die soziale Organisation zugunsten kooperativer Aufzucht verändert (s. Tab. 5.7-3). Es entstehen günstige Voraussetzungen (Abflachung dominanzhierarchischer Beziehungen) für affiliatives Verhalten und kohäsive Rituale, welche die Helfer stärker motivieren, ihrerseits in kooperatives Verhalten zu investieren. So tragen flexible soziale Beziehungen zu einer Lösung des Konfliktes zwischen Reproduktions-Monopolisierung und Gruppenkohäsion bei.

Gleichwohl kann nicht ausgeschlossen werden, daß die Kovariation gerade dieser Merkmale zufällig im Dresdener Rudel auftrat, von individuellen Temperamenten der Alpha-Tiere abhängt und deshalb keinen speziesspezifischen Mechanismus darstellt, der in Verbindung mit kooperativem Verhalten entstand. Sicher wäre die Untersuchung anderer Rudel ein wichtiger Beitrag zur Überprüfung dieser Idee. Das jährlich wiederkehrende Oszillieren der oben beschriebenen Merkmale im Dresdener Rudel und sein Zusammenwirken mit Aufzucht und Kooperation lassen jedoch eine Funktion mit speziessübergreifendem adaptivem Wert für kooperativ Junge aufziehende Caniden vermuten.

5.7.13 Fähigkeiten der sozialen Orientierung

Soziale Verbände unterscheiden sich von mehr oder weniger zufälligen Aggregationen unter anderem darin, daß innerhalb der Gruppe spezielle Mechanismen der sozialen Strukturierung wirksam sind. Die Erfahrungen in Konfliktsituationen erlauben den Individuen einer Gruppe, Dominanzbeziehungen zu erkennen und ihr Verhalten danach auszurichten. Jedes Mitglied einer sozialen Gruppe schätzt täglich die sozialen Beziehungen der Gruppenmitglieder zu sich selbst ein, erkennt dadurch seine Position, akzeptiert sie oder verändert selbst aktiv das Beziehungsgefüge (z.B. CHENEY & SEYFARTH 1990).

Obwohl die Organisation der sozialen Hierarchie speziesspezifische Merkmale besitzt (z.B. FOX 1971, THIERRY 1985), basiert sie auf einem Ordnungsprinzip sozialer Positionen, das auf zwei basalen Wegen zustande kommt, und zwar erstens: Soziale Koordination erfolgt über den Austausch spezieller Signale zwischen den Individuen. Zweitens: Gegenseitige Verhaltensbeobachtung führt zur Kenntnis der eigenen Position im Beziehungsnetz der Gruppe (ROWELL & OLSON 1983, zit. in ROWELL 1988, S. 443).

Ganz ähnliche Mechanismen bilden im Rothundrudel die Basis der Koordination sozialer Beziehungen: Der Austausch aggressiver und submissiver IA formt die dominanzhierarchischen Beziehungen zwischen den Individuen. Diese Wechselwirkungen der sozialen *Umwelt* mit dem einzelnen Individuum führen schließlich zur Positionierung innerhalb der Dominanzhierarchie durch *äußere* Einflüsse.

Darüber hinaus zeigen Rothunde Fähigkeiten, *selbst* ihre Beziehungen zu anderen Rudelmitgliedern zu bewerten und aktiv ihr Verhalten danach auszurichten: So wird beispielsweise aktive Submission häufiger gegenüber ranghöheren Individuen der gleichen Geschlechtsklasse als gegenüber anderen emittiert, oder es werden Koalitionen genutzt, um gegen gleich- oder höherrangige Rudelmitglieder erfolgreich vorzugehen.

Auf der Basis von Erfahrungen, Beobachtungen und Einsichten hinsichtlich der eigenen sozialen Aktivität erfolgt nun die Positionierung im sozialen Gefüge nicht durch äußeren Druck, sondern vom Individuum selbst durch einen Abgleich dieser sozialen Eindrücke und durch subjektive Bewertung.

Beide Grundprinzipien der Koordination in sozialen Gruppen überlappen einander und tragen letztendlich zu einem individualspezifischen Verhalten bei, das sich für den Beobachter einerseits in einer sozialen Hierarchie, andererseits in speziellen Verhaltensweisen und Beziehungen eines jeden Individuums widerspiegeln kann.

Im Rothundrudel existieren *weitere* Verhaltens-Mechanismen, die Einfluß auf die Sozialstruktur nehmen und kooperatives Verhalten ermöglichen. Die Qualität kooperativer Aktionen und Details der Aufgabenteilung hängen offensichtlich nicht nur von der sozialen Position des einzelnen Rudelmitgliedes und von Mechanismen der Stimmungssynchronisation ab, sondern darüber hinaus von der Ausprägung bestimmter variabler Merkmale dieses Individuums. Die vorliegenden Beobachtungen an kooperativ agierenden Rothunden (Kap. 5.2.3 und 5.2.4) geben Hinweise zur Annahme, daß interindividuelle Variabilität und statusabhängiges Verhalten in Caniden-Gruppen situationsadäquate und flexible Arbeitsteilung ermöglichen.

Als primäre Voraussetzung konzertierter Zusammenarbeit und Aufgabenteilung in einem Caniden-Rudel ist die Synchronisation von Stimmung (Motivation) und Verhalten zu betrachten (s. Kap. 5.2.1). Kohäsive Rituale synchronisieren die Stimmung, motivieren zum Mitmachen und sorgen für den räumlichen und zeitlichen Zusammenhalt: Aktive Submission, erweiterte Begrüßung und Meet-Zeremonie unterstützen die Vereinigung des Rudels und dienen zugleich der Koordination kooperativen Verhaltens.

Darüberhinaus scheint die Fähigkeit der Rothunde zur Identifizierung sozialer Positionen und Beziehungen die Möglichkeiten und die Flexibilität kooperativen Agierens zu erweitern. Möglicherweise liegt bei sozialen Caniden eine Prädisposition vor, soziale Interaktionen hinsichtlich ihres Inhaltes und der beteiligten Individuen einzuschätzen. Die mentale Repräsentation dieser Wahrnehmungen führt schließlich zur Beurteilung einer sozialen Beziehung. Ganz ähnlich, wie der Beobachter vor dem Rothundgehege die Beziehung zwischen zwei Tieren charakterisiert, die letztendlich mehr als die Summe ihrer aufgezeichneten IA verkörpert, könnten Rothunde die Organisation ihres Rudels über IA und Beziehungen erkennen.

Es gibt verschiedene Verhaltensmuster der Rothunde, die auf ihre Fähigkeit zur Beurteilung fremder IA schließen lassen: So bilden sie beispielsweise Koalitionen, um gegen gleich- oder höherrangige Rudelmitglieder erfolgreich vorzugehen; sie erkennen Paarbindungen bei anderen und richten ihr Verhalten danach aus (Kap. 6.5.2). Der Alpha-Rüde greift nur bei Auseinandersetzungen zwischen bestimmten Individuen ein und versöhnt sich lediglich mit einzelnen sozial starken Individuen (Kap. 5.5.5). Selbst das absichtsvolle Vortäuschen einer sexuellen Beziehung, um bestimmte, einkalkulierte Reaktionen bei Dritten zu provozieren, ist möglich (vorgetäuschte Kopulation, s. Kap. 6.5.2). Ohne Verhaltensbeobachtung und Kenntnis von Beziehungen zwischen anderen Rudelmitgliedern wäre derart abgestimmtes Sozialverhalten unmöglich. Ausgehend von einem solchen sozialen Niveau, liegt die Vermutung nahe, daß das Individuum mit Hilfe seiner Erfahrungen und Einsichten die eigenen sozialen Beziehungen in Relation zu anderen einzuschätzen vermag. Diese und andere Beobachtungen führen zur Erkenntnis, daß Rothunde sich an frühere IA erinnern müssen, woraus folgt, daß sie Beziehungen zwischen anderen Rudelmitgliedern einschätzen und ihr Verhalten danach ausrichten.

Damit kann ihnen ein Grad sozialer Intelligenz unterstellt werden, der sie in die Lage versetzt, über die Schwelle der eigenen Beziehungen hinaus Zusammenhänge zu erkennen – eine Voraussetzung, um tatsächlich im Sinne kooperativer Aktionen und Aufgabenteilung zu agieren.

5.7.14 Aufgabenteilung und ihre adaptive Bedeutung

So, wie Sozietäten zunehmend effizienter, größer und strukturierter werden, spezialisieren sich ihre Mitglieder in Rollen oder Kasten, und ihre Beziehungen lassen sich durch übergeordnete Kommunikation genauer charakterisieren (WILSON 1975, S. 298). Durch das Beherrschen der Arbeitsteilung erschließt sich die Gemeinschaft neue Dimensionen des Zusammenlebens, beispielsweise das Wandern über große Distanzen oder die kooperative Aufzucht.

Die Verteilung der Individuen einer Sozietät auf verschiedene Aufgabenschwerpunkte nennen FRITZSCHE & GABER (2002) Arbeitsteilung. Kooperation wird von ihnen als Teilnahme verschiedener Individuen an *einer* Aufgabe angesehen.

Freilandbeobachtungen (z.B. DAVIDAR 1975, JOHNSINGH 1982, FOX 1984) und die hier vorgestellten Ergebnisse bestätigen, daß in Rothundrudeln klar erkennbare Arbeitsteilung in abgrenzbaren kooperativen Aktionen auftritt. Arbeitsteilung schließt dabei die Übernahme konkreter *Einzelaufgaben* durch die Individuen im Rahmen einer *übergeordneten* Aufgabe ein.

Wesentlichen Einfluß auf die Effizienz der beobachteten Kooperation im Dresdener Rudel besitzen Bindungs- und Stimmungsrituale, Verhaltens-Synchronisation und Aufgabenteilung. Die Bedeutung von Stimmungs-Synchronisation und kohäsiven Ritualen für die *zeitliche* Koordination und Einstimmung auf kooperatives Verhalten wurde bereits in den Kapiteln 5.7.7, 5.7.11 und 5.7.13 diskutiert. Mechanismen der Übernahme *bestimmter* notwendiger Aufgaben innerhalb einer gemeinschaftlichen Aktion zeigen sich weniger scharf konturiert.

Die Mitglieder einer Gruppe von Caniden unterscheiden sich zunächst durch ihr Geschlecht, ihr Alter und ihren Dominanzstatus voneinander. Diese drei Merkmale üben nachweisbaren Einfluß auf die Wahl bestimmter Aufgaben im Rudel aus (s. Kap. 5.2.4).

Variierendes Verhalten ist an differenzierten Reaktionen bei gleicher Situation zu erkennen; beispielsweise an der Entscheidung, ob nach einem Warnlaut in Richtung Gehegeperipherie oder in Richtung Welpen gelaufen wird. So füttern Weibchen und Jährlinge wesentlich häufiger die Welpen als andere Rudelmitglieder, und der Dominanzrang der Männchen korreliert positiv mit ihrem Schutzverhalten an der Peripherie des Geheges. Die Regelmäßigkeit und Exklusivität, mit der von diesen Individuen Aufgaben übernommen werden, entspricht den Vorstellungen zum Rollenverhalten (WILSON 1975, S. 299).

Die aktive Rolle, die das subordinate Weibchen Bil an der Peripherie spielte, paßte dagegen nicht in Regelmäßigkeiten, die sich mit Parametern wie Alter, Geschlecht oder Dominanzstatus erklären lassen. Vielmehr ist bei Individuen wie diesem Weibchen zu vermuten, daß überdurchschnittlich ausgeprägte Eigenschaften (z.B. Interesse an sozialen Aktivitäten, soziale Durchsetzungskraft, Mißtrauen) bei der Übernahme bestimmter Aufgaben von Bedeutung sind. Es liegt daher nahe, daß zwischen

individuellen Dispositionen und dem Phänomen der Aufgabenteilung ein funktionaler Zusammenhang besteht. Ganz ähnlich wie die genetische Variation bestimmter Merkmale einer Population als das Ergebnis der Selektion betrachtet wird und damit zur Stabilität der Population beiträgt, könnte die Variabilität bestimmter Merkmale in einer kooperativen Gruppe funktionale und adaptive Bedeutung besitzen.

Der Rahmen, in dem sich Individualität bei der Übernahme sozialer Aufgaben ausdrückt, entspricht folgender Vorstellung: Die Wechselwirkungen des Individuums (bzw. seiner Dispositionen) mit den jeweiligen ökologischen und sozialen Faktoren führen zu differenzierten (individuellen) Reaktionen. Diese Verhaltensreaktionen stellen ein Produkt der Auseinandersetzung individueller Merkmale mit den jeweiligen Gegebenheiten der sozialen und ökologischen Umwelt dar und unterscheiden sich deshalb von Individuum zu Individuum. Die individuelle Verhaltensreaktion findet ihren Ausdruck im sozialen Status (Dominanzrang) *und* in sozialen Funktionen (Rolle), wobei Status und Funktion einander bedingen können (Abb. 5.7-1).

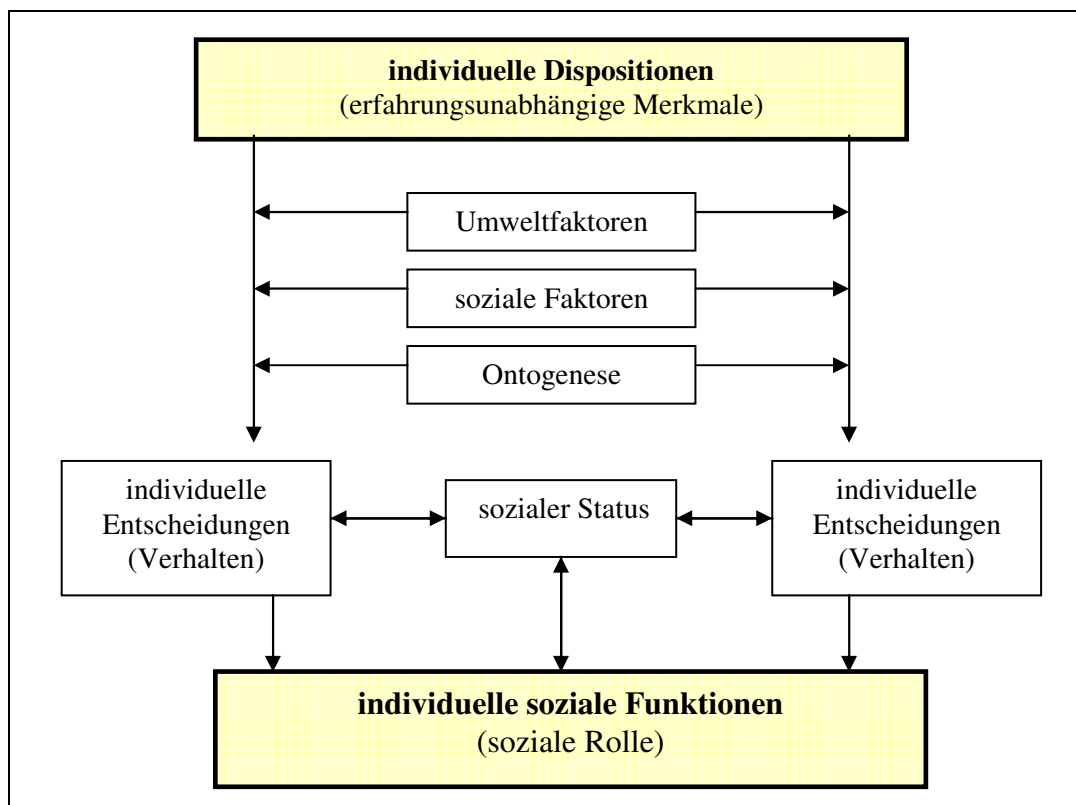


Abb. 5.7-1: Vorstellung zur Synthese der sozialen Funktion (Rolle) aus angeborenen Dispositionen (z.B. Geschlecht, Anpassungsfähigkeit, Scheu), Umwelteinwirkungen und Sozialisierung während der Ontogenese in einer Sozialgemeinschaft von Caniden zur Erklärung der Arbeitsteilung.

Im Rudel existieren folglich variable Dispositionen wie soziale Kontaktbereitschaft, veränderte Hormontiter usw., die Einfluß auf einen bestimmten sozialen Status, aber auch auf die Entscheidung zur Übernahme einer bestimmten Aufgabe haben. Aus diesem Grund ist anzunehmen, daß die Arbeitsteilung über die dargestellten

Regelmäßigkeiten (Geschlecht, Dominanzstatus usw.) hinaus von individuellen Präferenzen beherrscht wird.

Es scheint in einem Canidenrudel eine bestimmte Anzahl sozialer Funktionen (Aufgaben) zu existieren, die mit der Demographie des Rudels und den Umweltfaktoren variieren. Diese Funktionen kann man sich als zunächst freie Positionen (Vakanzen) vorstellen, die in Abhängigkeit vom Ziel der Aktion bzw. von der Aufgabenstellung und in Abhängigkeit von individuellen Eigenschaften (Alter, sozialer Status, individuelle Präferenzen usw.) besetzt werden müssen.

Rothunde kommunizieren vielseitig, erkennen soziale Stimmungen und Beziehungen, nach denen sie ihr Verhalten ausrichten. Daher sind sie fähig, Signale kritischer Situationen oder Vakanzen in kooperativen Aktionen zu erkennen: Wenn beispielsweise ein Individuum die Umgebung des Geheges regelmäßig von einem festen Platz aus beobachtet, so kann davon ausgegangen werden, daß ein anderes Rudelmitglied diese Aufgabe übernimmt, wenn sie nicht mehr vom Vorgänger ausgefüllt werden kann (s. Episode 5.2-9). Noch eindrucksvoller demonstriert das Rollenverhalten des Alpha-M. die Bedeutung der Übernahme bestimmter Aufgaben für das Rudel.

Jede kooperative Aktion (inklusive kooperativer Aufzucht) besitzt eine bestimmte Anzahl an Aufgaben, die bestimmten Rollen entsprechen. Ist eine dieser Positionen vakant, rückt ein Individuum nach, um die jeweilige Aufgabe zu übernehmen. Welches Individuum welche freie Rolle übernimmt, hängt von seinen individuellen Eigenschaften, seinem Alter, seinem Status oder vom Geschlecht ab. So führen individuelle Präferenzen dazu, daß bestimmte Aufgaben bevorzugt werden (z.B. Welpenbewachen, Bewachung eines bestimmten Abschnittes). In diesem Zusammenhang kann es zu Konkurrenzsituationen kommen, in denen der Dominanzstatus oder das Alter zur Lösung des Konfliktes beitragen.

Ein Blick auf die Ausprägung individueller Anlagen bei anderen Caniden-Spezies zeigt, daß sie in enger Beziehung zur speziesspezifischen Ontogenese und Sozialstruktur steht:

Verhaltensbeobachtungen an kompletten Würfen von Wolfswelpen machten deutlich, daß sich bestimmte Jungtiere von den ersten Tagen ihres Lebens an in der Ausprägung bestimmter Eigenschaften von ihren Geschwistern unterscheiden (z.B. FOX 1971, ZIMEN 1978). So zeigen sich unter den Wolfsgeschwistern eines Wurfs starke Unterschiede im Reaktionsvermögen, im Explorationsverhalten oder in der Fähigkeit, Beute zu machen (FOX 1971). Auf der Grundlage dieser variablen Eigenschaften können Sozialstatus und soziale Beziehungen im späteren Leben dieser Tiere erklärt werden.

Bei zwei bis drei Wochen alten Grauwölfen, die während ihres Sozialspiels differenziert ausgeprägten Explorationsantrieb zeigen, ist es kein Zufall, wer als Spiel-Partner ausgewählt wird. Hieraus entstehende Welpen-Hierarchien, die auf Unterschieden der „Spielfreudigkeit“ beruhen, geben bereits Hinweise auf späteres Dominanzverhalten (FEDDERSEN-PETERSEN 1994).

Offensichtlich kommt dem Sozialspiel bei permanent in Rudeln lebenden Caniden eine wichtige Rolle bei der Entwicklung und Ausprägung individueller Anlagen zu. Sozialverhalten wird im Spiel differenziert, und bestimmte soziale Fähigkeiten werden erst im Spiel entdeckt. Nach dieser Spielphase etablieren Grauwölfe im Alter von drei bis vier Monaten stabile Sozialbeziehungen (FEDDERSEN-PETERSEN 1994). Die beobachteten Rothunde begannen mit der Bildung stabiler dominanzhierarchischer

Beziehungen erst im zweiten Sommer, etwa ab dem 15. Monat.

Anders verläuft die soziale Ontogenese bei weniger sozial organisierten Caniden wie Goldschakalen und Koyoten: Sie etablieren bereits mit vier bis fünf Wochen Rangbeziehungen, ohne daß zuvor ein vergleichbares Sozialspiel stattgefunden hätte (FEDDERSEN-PETERSEN 1994).

Die Ausprägung bestimmter Vorlieben erfolgt zwar offensichtlich auf der Basis individueller Dispositionen, diese scheinen jedoch von der Länge der jugendlichen Spielphase und anderen speziesspezifischen Merkmalen der Sozialstruktur abzuhängen.

Individuelle Dispositionen sozialer Verhaltensmerkmale bei kooperativ aufziehenden Caniden besitzen Bedeutung für die Existenz des Rudels, wenn die Fitness der Rudelmitglieder und der Erfolg der kooperativen Aufzucht von der Diversität solcher sozialen Verhaltensmerkmale abhängt. Neben dem Nutzen zum Ausüben sozialer Aufgaben erhöht die Varianz individueller Fähigkeiten die Flexibilität des Rudels gegenüber Veränderungen von Umweltparametern. Eine verlängerte Jugendzeit, wie sie beim Rothund vorliegt, ermöglicht das Differenzieren und Erproben dieser Eigenschaften.

Es ist davon auszugehen, daß ein gewisses Maß an Variabilität für eine Population adaptiv ist. Die Variabilität eines Merkmals bildet die Basis für selektive Vor- und Nachteile in der Auseinandersetzung mit ökologischen und sozialen Gegebenheiten (BARASH 1980, S. 32). Individuelle Dispositionen führen zu heterogenen Antworten, in denen sich die Individuen unterscheiden.

Rollenverhalten im Dienste der *Gruppe* kann ähnliche Vorteile mit sich bringen. Es kann jedoch nur dann selektiert werden, wenn die Mitglieder der Gruppe miteinander genetisch verwandt sind und wenn das Verhalten nicht gegen die Gruppe gerichtet ist (MAYNARD-SMITH 1964). Canidengruppen, die i.d.R. aus miteinander verwandten Individuen bestehen, sind daher für die Ausbildung der oben diskutierten Merkmale durch Verwandtenselektion prädisponiert.

Die Ausübung bestimmter Aufgaben im Sozialverband (Rollen), die in der vorliegenden Untersuchung identifiziert wurde, erbrachte weder einen unmittelbaren Nutzen für den Helfer noch für dessen Nachkommen. Dennoch stehen Helfer am Rande der Gruppe Wache, während andere Gruppenmitglieder fressen, sie setzen sich Gefahren für den Schutz der Welpen aus oder regurgitieren Nahrung für die Mutterfähe. Der Ursprung derartigen unmittelbar „selbstlosen“ Rollenverhaltens kann auf Verwandtenselektion zurückgeführt werden (cf. WILSON 1975, S. 310).

Kooperation unter Rothunden, die auf Rollenverhalten aufbaut, muß folglich seinen Ursprung im Nutzen des Elternpaares und verwandter Helfer bei der Aufzucht der Jungen gehabt haben. Die positive Selektion bestimmter, das kooperative Verhalten forcierender variabler Verhaltensmerkmale könnte zur Entstehung des Phänomens Arbeitsteilung in kooperativ agierenden Rudeln beigetragen haben. Eine hohe Variabilität individueller Temperamente und Präferenzen unterstützte das Entstehen von Rollenverhalten als Voraussetzung zur Übernahme bestimmter Aufgaben. In diesem Sinne ist das Rudel als eine adaptive Einheit zu verstehen, deren Sozialstruktur in Wechselwirkung mit ökologischen Faktoren und sich differenzierendem Sozialverhalten entstand.

6. REPRODUKTIONSSTRATEGIEN

6.1 Problemstellung

MOEHLMANS (1989) Gegenüberstellung allometrischer Merkmale von Caniden-Spezies offenbarte einen Trend, der dadurch gekennzeichnet ist, daß zunehmende Körpergröße mit relativ größeren Würfen sowie relativ höheren Wurfgewichten korreliert. Anders als bei den meisten Säugetieren zeigt dieses Konzept für Caniden eine positive Korrelation zwischen Wurfstärke und weiblichem Körpergewicht. Gleichzeitig wächst das präpartale Investment der Weibchen und kann mit der Körpergröße weiter ansteigen. Dieser allgemeine Trend zu kopfstärkeren Würfen führt korrespondierend zu höherem postpartalem Investment. Mehr und hilflosere Welpen benötigen bis zum Selbständigwerden zusätzliche Kosten in Zeit und Nahrung.

Die bisher bekannten Daten des Rothundes unterstützen MOEHLMANS (1989) Modell der Beziehung zwischen Körpermasse, Wurfstärke und Sozialsystem bei Caniden: Würfe von neun Jungtieren sind keine Seltenheit (DAVIDAR 1975, VENKATARAMAN 1998, eig. Beob.). Freilandbeobachtungen bestätigen die Anwesenheit von Helfern während der Aufzucht sowie kooperative Jagd (z.B. DAVIDAR 1975, JOHNSINGH 1982). *Solitäre* Weibchen und deren Nachwuchs hingegen unterliegen einer hohen Mortalität (JOHNSINGH 1982).

Die Ergebnisse bisheriger Untersuchungen an kooperativ aufziehenden Caniden zeigen bestimmte wiederkehrende Merkmale der Sozialstruktur (cf. MOEHLMAN & HOFER 1997). Dies sind: Reproduktions-Suppression durch ein monogames Paar, hohe Wurfstärke, hohe relative Wurfmasse, alloparentale Hilfe.

Wenngleich bislang noch keine Ergebnisse zur Reproduktions-Suppression bei *Cuon* vorliegen, können verschiedene sozio-ökologische Modelle (TRIVERS 1972, VEHRENCAMP 1983, VAN SCHAIK 1989, STERCK et al. 1997) allgemeine Voraussagen zur Sozialstruktur polygamer Gruppen mit klarer Dominanzhierarchie machen:

Die Verteilung von Nahrung und die Konkurrenz um Ressourcen, die der Aufzucht der Jungen dienen, üben in viel stärkerem Maße Einfluß auf die sozialen Beziehungen der Weibchen als die der Männchen aus (WRANGHAM 1980, VAN SCHAIK 1989). Während für Weibchen von einem direkten Zusammenhang zwischen Steigerung ihrer Fitness und dem Erfolg bei der Nahrungsaufnahme ausgegangen werden kann (z.B. ALTMANN et al. 1977; ZINNER 1993), liegt die erfolgversprechendste männliche Reproduktionsstrategie in der Insemination möglichst vieler Partnerinnen. Weibchen sollten aufgrund ihrer limitierten reproduktiven Kapazität an einem dauerhaften väterlichen Investment interessiert sein (*Parental investment & sexual selection theory*, TRIVERS 1972). Die Fitness eines Weibchens hängt, dieser ultimativen Perspektive entsprechend, direkt von den Fähigkeiten zur Aufzucht ihrer Jungen ab. Weibchen können ihren Reproduktionserfolg nicht durch die Paarung mit mehr als einem Männchen steigern. Männliches und weibliches Reproduktionsverhalten unterscheidet sich demnach entsprechend den Möglichkeiten der Einflußnahme. In Caniden-Spezies, bei denen väterliches Investment große Bedeutung für den Aufzuchterfolg besitzt (z.B. MOEHLMAN 1979; BEKOFF & WELLS 1982; CREEL & CREEL 2002), sollte das Verhalten des Weibchens auf eine Stärkung der Paarbindung abzielen. Im Falle kooperativer Aufzucht, mit zusätzlichen Männchen im Rudel, kann das Sexualverhalten des dominanten Weibchens aufgrund sexueller Toleranz zu einer multiplen „väterlichen

Illusion“ führen (cf. DERIX & VAN HOOFF 1995 für Grauwolf).

Das Modell von TRIVERS (1972) sagt voraus, daß bei abnehmendem männlichen Investment in die Aufzucht die Konkurrenz der Weibchen um Männchen nachläßt. Das Sozialsystem tendiert zur Polygynie und Männchen neigen zur Dispersion (z.B. BRADY 1978 für *Cerdocyon thous*, LAMPRECHT 1979 für *Otocyon megalotis*). Im Gegensatz dazu sollte das gestiegene präpartale Investment bei *Cuon* beträchtliche Unterstützung bei der Aufzucht der Neonaten nach sich ziehen. Subordinate Rudelmitglieder (alloparentale Helfer) bilden daher eine wichtige Ressource für das dominante, sich reproduzierende Weibchen (MOEHLMAN 1989). Der potentielle Nutzen von Helfern liegt in erster Linie in ihrer Unterstützung bei der Nahrungsversorgung von Mutter und Welpen und in der Verteidigung von Bau, Beute und Revier (z.B. FRAME et al. 1979; BEKOFF & WELLS 1982; MALCOLM & MARTEN 1982). Grundsätzlich birgt jedoch die Anwesenheit von Helfern die Tendenz zu Konkurrenz um den Zugang zum Fortpflanzungspartner, zu den Jungen und zur Nahrung in sich (z.B. BEKOFF & WELLS, 1982 für *C. latrans*, CREEL & CREEL 2002 für *Lycaon*). Zusätzlicher Nachwuchs subordinater Weibchen würde den Aufzuchterfolg des dominanten W. schmälern. Das Bestreben der dominanten Tiere, die Reproduktion der Gruppe zu monopolisieren, muß schließlich zu intrasexueller Konkurrenz, die sich in direkter Aggression und Beschneidung der Ressourcen äußert, führen (sensu TRIVERS 1972, VEHRENCAMP 1983).

Den Beobachtungen von JOHNSINGH (1982) und VENKATARAMAN (1998) folgend pflanzt sich in einem Rothund-Rudel i.d.R. nur ein Weibchen fort. Jedoch liegen für den Rothund keine Freilandbeobachtungen vor, wie ein dominantes, monogames Paar die Reproduktion monopolisiert. VENKATARAMAN (1998) berichtete unterdessen, daß sich in seinen Fokusrudeln über fünf bzw. vier Jahre hinweg jeweils nur ein und dieselbe Fähe reproduzierte. Ein aktueller Review (MACDONALD et al. 2004) zur Sozio-Ökologie rudellebender Caniden konnte wohl zum Verhalten von Helfern sowie zum Vorkommen von Reproduktions-Suppression bei Grauwolf, Äthiopischem Wolf und AWH Aussagen machen, mußte jedoch derartige Auskünfte für den Rothund schuldig bleiben.

Reproduktionsstrategien und intrasexuelle Konkurrenz bei *Canis lupus* und *Lycaon pictus* stimmen graduiert mit den Vorhersagen der *Parental investment & sexual selection theory* von TRIVERS (1972) überein (für *Lycaon*: VAN LAWICK 1972, FRAME et al. 1979, CREEL & CREEL 2002; für *Canis lupus*: PACKARD et al. 1985, DERIX et al. 1993, MECH & BOITANI 2003).

Inwieweit Voraussagen zur intrasexuellen Konkurrenz für Rothunde zutreffen und welche speziestypischen und geschlechtstypischen Strategien sie zur Durchsetzung maximaler Fitness entwickelten, blieb bislang unklar. So sind keine Beobachtungen bekannt, die Auskunft über die Mechanismen des intrasexuellen Wettbewerbes geben oder über Verhaltensmuster der Weibchen zur Sicherung ihrer Ressourcen. Neben dem in Kapitel 5 vorgestellten Bestreben Konflikte zu minimieren, sollte das dominante Paar dennoch Paarbindungen zwischen Helfern unterdrücken und Verluste der begrenzten Ressourcen für die Aufzucht des eigenen Nachwuchses verhindern. Die folgenden Kapitel gehen deshalb der Frage nach, ob *Cuon alpinus* tatsächlich Reproduktionsstrategien anwendet, die als Anpassung an hohe postpartale Investition und kooperative Jungenaufzucht zu verstehen sind.

Im Folgenden werden diejenigen Verhaltensweisen untersucht, die direkten Einfluß auf den Reproduktionserfolg des Alpha-Paares ausüben (Kap. 6.4. und 6.5.). Wie verhindert das dominante Weibchen – bei gleichzeitigem Bestreben Konflikte zu

minimieren – eskalierende Partner-Konkurrenz oder Ressourcen-Teilung, die aus zusätzlichen Würfen erwachsen? Ziel der Untersuchung ist es, ein Konzept zu finden, das die Verhaltensmuster der dominanten Tiere, insbesondere des Alpha-Weibchens, zur Monopolisierung und Maximierung der Reproduktion im Rudel beschreibt.

Zunächst werden jedoch physiologische und demografische Daten der Reproduktion vorgestellt (Kap. 6.2.) und es wird auf die Beziehungen zwischen den Alpha-Tieren eingegangen (Kap. 6.3.).

6.2 Reproduktionsparameter

6.2.1 Jahreszyklus

Das saisonale Reproduktionsverhalten der Rothunde führt zu einem ausgeprägten Aktivitätszyklus im Jahresverlauf (Tab. 6.2-1). Während im Dresdener Rudel zwischen April und Juli IA, die auf eine Hierarchie und Konkurrenz zwischen den Rudelmitgliedern schließen lassen, nur selten und mit geringer Intensität zu beobachten sind, nimmt derartiges Verhalten ab Juli zu und erreicht seinen Höhepunkt in den Monaten Dezember bis Februar. Die ersten Kopulationen einer jeden Fortpflanzungssaison ereignen sich in den Monaten Dezember oder Januar, während das Paarbindungs- und Werbeverhalten bereits ab August zunimmt. Rezeptive Kopulationen treten im Dresdener Rudel wie in den Zoos von Moskau und Novosibirsk im Februar auf. In den Zoos von Münster, Dortmund und Novosibirsk fanden sie überdies bereits im Januar statt, im Safaripark Hodenhagen ereigneten sie sich bis in die erste Märzhälfte.

Im Dresdner Rudel ereignen sich die Geburten im April oder Anfang Mai. Ein ausgedehnter Anöstrus erstreckt sich über die Sommermonate bis in den Oktober.

	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov
Proöstrus, Östrus												
Appetenz/Regurgitieren												
Geburt												
Aufzucht												
Übergang zu fester Nahrung												
Zunahme Dominanzverhalten												
Paarbindungsverhalten												

Tab. 6.2-1: Saisonalen Rhythmus von Verhaltensweisen des Dresdener Rudels, die in Beziehung zur Reproduktion stehen.

Im Süden Indiens finden Paarungen schon im Oktober statt, so daß die Wurfzeit bei neunwöchiger Trächtigkeit in die Monate Dezember und Januar fällt (JOHNSINGH 1982) – eine Zeit, in der der Nordost-Monsun für Abkühlung sorgt. Obwohl saisonal gebunden, erstreckt sich die Geburtsaison in Nord-Indien bis in den März (DAVIDAR

1975). Ab Februar, wenn die Welpen der ersten Würfe beginnen Fleisch zu fressen, herrscht Trockenzeit. Dann sind Axishirsche (*Axis axis*) und Sambar (*Cervus unicolor*) zunehmend stark an Wasserlöcher und die letzten wasserführenden Flußbetten gebunden und werden dort häufig von Rothunden überwältigt (FOX 1984).

In nördlicheren Breiten wird der Fortpflanzungszyklus vermutlich stark vom Wechsel der Tageslänge bestimmt. Angaben aus dem Peking Zoo sowie aus russischen und deutschen Zoos zeigen, daß die Geburten später als in Indien, nämlich zwischen März und Mai, stattfinden.

6.2.2 Weiblicher Sexualzyklus

Die hormonale Steuerung von Sexualzyklen der bisher untersuchten Caniden-Spezies gleicht sich in ihrem prinzipiellen Verlauf (z.B. Haushund: ALLEN & ENGLAND 1996; *Canis lupus*: PACKARD et al. 1985; KREEGER 2003; *Vulpes vulpes*: MAUREL et al. 1984; *Alopex lagopus*: MONDAIN-MONVAL 1985, *Fennecus zerda*: VALDESPINO & ASA, 2001). Somit ist es verständlich, daß die äußerlich sichtbaren Signale des Sexualzyklus der Rothund-W. (Genitalregion und Verhalten) mit denen des besser untersuchten Sexualzyklus von Grauwolf und Haushund korrespondieren.

Proöstrus:

Kennzeichnend für das Hormon-Profil im Proöstrus ist die zunehmende Östradiol-Sekretion, welche durch Freisetzen der Hormone FSH und LH aus der Adenohypophyse in den Ovarien induziert wird. Bisher war nur bei Weibchen der Gattung *Canis* während dieses Zyklusstadiums neben dem Vulvaödem zusätzlich leicht blutiger Vaginalausfluß feststellbar (z.B. KLEIMANN 1968).

Die äußere Genitalregion der beobachteten Rothund-W. wird gewöhnlich vom buschigen Schwanz verdeckt und ist deshalb auf Distanz nur außergewöhnsweise beurteilbar. Dennoch gab es Gelegenheiten, an Alpha-W. sowie weiblichen Helfern während des Proöstrus geschwollene Vulva und blutig-schleimigen Ausfluß zu registrieren.

Ausgedehnte Proöstrus-Phasen, wie sie für Grauwölfe typisch sind (z.B. PACKARD 2003), treffen auch für die untersuchten Rothunde zu und erstrecken sich über drei bis vier Wochen.

Schließlich ist die Proöstrus-Phase von typischen Beziehungen zwischen den Geschlechtern gekennzeichnet:

Weibliches Verhalten:

- Kinn auf den Rücken des Männchens legen.
- Seitliches Aufreiten auf Männchen.
- Aufreiten der Männchen wird abgewehrt.
- Gelegentliches Präsentieren der Genitalregion vor der Nase eines Männchens.

Männliches Verhalten:

- Der Duft des weiblichen Urins und der Vulva wirkt auf die Männchen attraktiv, was zu häufigen Genital- und Urinplatz-Inspektionen führt.

Beziehungen des Alpha-Paares:

- Zunahme des Aufenthaltes in Reichweite.
- Zunahme des Überharnens der Urinplätze des Weibchens durch das Männchen.

Östrus:

Physiologisch beginnt der Östrus nach einer plötzlichen, hohen LH-Ausschüttung (*LH-Surge*), welche die sog. luteale Phase des Zyklus einleitet und mit steigender Progesteronproduktion zur Ovulation führt (ALLEN & ENGLAND 1996).

Farbloser Vaginal-Ausfluß, der bei Grauwölfen und Haushunden diese Phase kennzeichnet, konnte an den beobachteten Rothunden lediglich einmal mit Sicherheit festgestellt werden. Er korrespondierte mit dem typisch östrischen Verhalten des Alpha-Weibchens. Da es nicht möglich war, ohne Eingriffe in das Rudel den Zustand des Vaginalausflusses regelmäßig zu beurteilen, sollen diese Beobachtungen nur als Hinweis auf die mögliche Identität physiologischer Abläufe bei *Canis* und *Cuon* dienen.

Sichere Signale für das Ende des Proöstrus und den Beginn des rezeptiven Östrus lieferten bestimmte Veränderungen im Verhalten, die mit Regelmäßigkeit nur am Alpha-W. beobachtet wurden. Sexuelle IA subordinater Rudelmitglieder fanden dagegen eher versteckt oder abgekürzt statt.

Um Beginn und Ende eines rezeptiven Östrus auf der Basis von IA zu bestimmen, ist es sinnvoll lediglich das Verhalten der Alpha-Weibchen zu untersuchen. Der Beginn des Östrus wird durch Dulden des aufreitenden Rüden und die erste Kopula gekennzeichnet. Das Ende eines Östrus ist stets am plötzlichen Abbruch des sexuellen Interesses beider Partner erkennbar. Von einem Tag auf den anderen finden keine Kopulationen mehr statt und bleiben die hohen Raten von Genitalinspektionen, Körperkontakten sowie das strenge Hüte-Verhalten aus. Diese Veränderungen decken sich mit Beobachtungen an Grauwölfen (z.B. PACKARD 2003).

Die mittlere Östrus-Dauer der untersuchten W. betrug 5,0 d (N=9; S=2,7).

Folgende soziale Beziehungen sind für die Östrus-Phase kennzeichnend:

- Sprunghafte Zunahme des Präsentierens der weiblichen Genitalregion.
- Der Schwanz des W. befindet sich, von wenigen Ausnahmen abgesehen, ständig in seitlich abgestellter Position.
- W. dulden intensive Inspektion und Lecken des Genitale.
- W. dulden Aufreiten.
- Nur im Östrus finden Kopulationen statt.

Beziehungen des Alpha-Paares:

- Das M. monopolisiert konsequent den Zugang zum W. (Hüten).
- Die Rate soziopositiver Körperkontakte nimmt weiter zu.

Metöstrus:

Er schließt sich dem Östrus an und umfaßt bei graviden *und* nongraviden Caniden-Weibchen die Periode des Zurückfallens der Progesteron-Konzentration auf ihren Basiswert. Parallel dazu erreicht die Prolaktinsekretion bis zum Ende des Metöstrus ihren Höhepunkt. Bei graviden Weibchen korrespondiert dieser physiologische Zustand mit dem Zeitpunkt der Geburt (z.B. ALLEN & ENGLAND 1996; KREEGER 2003).

Alle Rothund-Weibchen, gravid oder nongravid, zeigten die charakteristischen phänotypischen Erscheinungen des Metöstrus der Grauwölfe: Verkahlung der

Bauchregion und Vergrößerung der Zitzen.

Da ein Tolerieren des aufreitenden und kopulierenden Rüden an das endokrine Stadium des Östrus gebunden ist, wird angenommen, daß alle kopulierenden Rothund-Weibchen (dazu gehörten auch subordinate) des Dresdener Rudels einen vollständigen Sexualzyklus aufwiesen (darüber hinaus bestätigten die Geburten der Weibchen diese Annahme).

Der weibliche Reproduktionszyklus verlief deutlich photoperiodisch. Typische Östren mit Kopulationen ereigneten sich seit 1998 stets im Februar (Ausnahme s. Tab. 6.2-2).

Bei den meisten Weibchen des untersuchten Rudels traten pro Saison zwei Proöstren auf, wobei nur nach dem zweiten im Januar/ Februar auch ein rezeptiver Östrus folgte. Bereits vor diesem rezeptiven Zyklus trat im Dezember proöstrisches Verhalten auf, dem jedoch kein Östrus mit dem oben beschriebenen Verhalten folgte. Es konnten lediglich typische IA zwischen Männchen und Weibchen beobachtet werden, die auf einen Proöstrus hinwiesen. Das sexuelle Interesse an den W. ebte nach maximal vier Wochen wieder ab, ohne daß ein Östrus folgte. Nach einem Intervall von etwa drei bis vier Wochen begann ein neuer, nunmehr rezeptiver Zyklus.

Eine Ausnahme in dieser Hinsicht machte das Alpha-W. Wendy. Sie zeigte mehrere östrische Zyklen pro Paarungssaison, die zwischen November und März lagen. Aber auch der vorgelagerte erste Proöstrus der übrigen Weibchen erlaubt es nicht, den Rothund als typisch monöstrisch einzustufen. Möglicherweise sind Rothunde in dieser Hinsicht mit einer höheren Flexibilität als andere Caniden ausgestattet.

6.2.3 Daten zur Reproduktion

Weibchen konzipierten unter Gehegebedingungen frühestens im 22. Lebensmonat. Während der vorangegangenen, ersten Paarungsphase (8. bis 10. Monat) waren nie Kopulationen zu beobachten.

Beobachtete Kopulationen (inkl. Hängen) zwischen Helfern (soweit sie gemessen wurden, s. Tab. 6.2-2) blieben stets kürzer (Mittelwert 1:06 min) als jene an der ein Alpha-Tier beteiligt war (Mittelwert 6:32 min). Ein Vergleich der Kopulationsdauer zwischen der Verpaarung Emi-Fal und der Verpaarung Emi-Her, zeigte, daß die Kopulation zwischen Emi und Fal nur 17,5 % jener Zeit erreichte, die Emi mit dem Alpha-M. vereint war.

Die Dauer der Trächtigkeit konnte in zehn Fällen mit Hilfe beobachteter Kopulationen und Geburten genau bestimmt werden (Tab. 6.2-3). Vermutlich sind Rothunde, wie andere Caniden, polyovulatorisch. Bei Grauwölfen erreicht die Oozyte aber erst einige Tage nach der Ovulation die notwendige Reife für eine Befruchtung (nach 2-3 Tagen) und hält diesen fertilen Zustand etwa weitere 2-3 Tage (CREEGER 2003). Bei einer für den Rothund ermittelten Östrusdauer von 5 Tagen (s. Kap. 6.2.2.) ist eine hohe Fertilität deshalb eher in der zweiten Hälfte des Östrus zu erwarten, wenn eine dem Grauwolf ähnliche Physiologie angenommen wird.

Als Konzeptionsdatum wurde die letzte beobachtete Kopulation festgesetzt. Davon ausgehend betrug die Tragzeit im Mittel 65,0 Tage (s. Tab. 6.2-3).

Alpha-M. und weiblicher Helfer	männlicher Helfer und weiblicher Helfer	Alpha-M. und Alpha-W.
9:30 (Her-Wan, Feb. 2002) 6:40 (Her-Emi, Feb. 2002)	2:00 (Fal-Emi, Feb. 2002) 1:10 (Fal-Emi, Feb. 2002) 0:40 (Fal-Emi, Feb. 2002) 0:50 (Fal-Emi, Feb. 2002) 0:50 (Ram-Frä, Feb. 2002)	4:20 (Red-Bab, Feb., 1998) 5:00 (Red-Bab, Feb., 1998) 3:50 (Red-Bab, Feb., 1998) 12:00 (Red-Bab, Feb. 2001) 5:10 (Red-Bab, Feb. 2001) 8:30 (Red-Bab, Feb. 2001) 4:30 (Her-Bab, Feb. 2004) 5:50 (Her-Bab, Feb. 2004)

Tab. 6.2-2: Kopulationsdauer (in min) inklusive Hängen in Abhängigkeit vom sozialen Status. Die Werte sind auf 10 sec gerundet.

Fortpflanzungszyklus	Weibchen	registrierte Kopulationen	Geburtsdatum	Tragzeit (d)	registrierte Welpen des Wurfes
1994/95	Wen	14.1.-18.1.95	-		
	Wen	16.4.-25.4.95	-		
1995/96	Wen	22.12.95-1.1.96	-		
	Wen	1.3.96	-		
1996/97	Wen	10.12.-12.12.96	15.2.97	64	?
1997/98	Bab	6.2.98	16.4.98	68	7
1998/99	Bab	23.2.-27.2.99	6.5.99	67	8
1999/2000	Bab	24.2.-27.2.00	2.5.00	64	9
2000/01	Wan	7.2.01	13.4.01	64	4
	Bab		19.4.01		9
	Emi		19.4.01		4
2001/02	Wan	13.2.02	18.4.02	63	?
	Emi	16.2.-17.2.02	25.4.02	66	?
	Bab	17.2.02	26.4.02	67	?
	Frä	17.2.02	-		
2002/03	Frä	15.2.03	-		
	Bab	16.2.-19.2.03	24.4.03	63	5
2003/04	Frä	6.2.04 ?	-		
	Bab	11.2.-13.2.04	17.4.04	64	?

Tab. 6.2-3: Daten zur Reproduktion im beobachteten Rudel.

Als bedeutender Parameter für das Beurteilen des weiblichen Investments in die Reproduktion gilt die Relation zwischen Körpermasse der Mutter und Gesamtmasse ihres Wurfes, die relative Wurfmasse (MOEHLMAN 1989). Um einen zuverlässigen Wert für das regelmäßig reproduzierende Alpha-W. Bab zu erhalten, reichte das eigene Material nicht aus. Für die Berechnung des relativen Wurfgewichtes war es deshalb notwendig, zusätzlich auf die wenigen bisher veröffentlichten Daten zurückzugreifen.

Die Angaben zur Körpermasse weiblicher Rothunde schwanken in der Literatur: 15-17 kg (DAVIDAR 1975), 10-13 kg (SOZNOWSKI 1967, GINSBERG & MACDONALD 1990). Die eigene Wägung der neunjährigen Fähe Wendy ergab 13,2 kg. Für die weiter unten folgende Berechnung wurde von einer mittleren weiblichen Körpermasse von 13,8 kg ausgegangen. In diesen Mittelwert flossen Literaturangaben sowie eigene Wägung ein.

Das Rudel wurde um den Geburtszeitpunkt so wenig wie möglich gestört, um die Aufzucht nicht zu gefährden. Die früheste Wägung von Welpen erfolgte deshalb ausnahmsweise in einem Fall am fünften Lebenstag. Der Mittelwert der Körpermasse von sieben männlichen und sechs weiblichen Welpen (sie stammten aus zwei Würfen) ergab zu diesem Zeitpunkt 374,2 g ($S=38,7$; $N=13$).

Folgende Angaben zur Geburtsmasse liegen aus der Literatur vor: 200-350 g (SOZNOWSKI 1967); 275-320 g (SCHILO et al. 1994). Die Angaben beziehen sich auf Würfe von vier bis sechs Welpen. SCHILO und Kollegen geben für ihren Wurf am fünften Tag 310-350 g an und liegen damit etwa 12 % unter den am Dresdener Rudel ermittelten Werten.

Für die folgenden Berechnungen wird von einer mittleren Körpermasse der Neonaten von 275 g (200-350 g) ausgegangen.

Zum Zeitpunkt der Welpenkontrolle im Dresdener Rudel (i.d.R. 9. Woche) betrug die Wurfstärke nie weniger als fünf Welpen. Über den Zustand zuvor von der Mutter ausgelesener, möglicherweise lebensschwacher Jungtiere kann keine Aussage gemacht werden. Wenn Welpen getötet und von Rudelmitgliedern gefressen wurden, blieben Reste der Kadaver im Gehege zurück, so daß auf eine Mindestgröße des Wurfs geschlossen werden konnte. Bei den Angaben zur Kopfstärke der Würfe (5-9 Welpen bei der Alpha-Fähe) handelt es sich daher um Mindestgrößen (s. Tab. 6.2-2).

Für beispielhafte Wurfstärken von 6 bzw. 9 Welpen (Tab. 6.2-2) ergeben sich folgende Quotienten aus der Wurfmasse und der Körpermasse eines nongraviden 13,8 kg schweren Weibchens:

Wurfgröße 6 Welpen: 1650 g , entspricht einem relativen Wurfgewicht von 0,12.

Wurfgröße 9 Welpen: 2475 g , entspricht einem relativen Wurfgewicht von 0,18.

(Obwohl der berechnete Quotient mit „relative Wurfmasse“ exakt beschrieben wäre, wird hier der in der Literatur übliche Begriff *relatives Wurfgewicht* verwendet.)

6.2.4 Zusammenfassung

- (1) Der weibliche Reproduktionszyklus verlief annual photoperiodisch. Rezeptive Östren ereigneten sich im Februar.
- (2) Eines der Alpha-Weibchen durchlief bei ausbleibender Konzeption drei Östren. Pro Saison traten bei allen anderen Weibchen mindestens zwei phänotypische Proöstren auf, wovon der erste zehn bis zwölf Wochen und der zweite drei bis vier Wochen vor dem rezeptiven Östrus begann. Diese Beobachtungen lassen vermuten, daß der Rothund die Potenz zur saisonalen Polyöstrie besitzt.
- (3) Der Proöstrus wird von blutig-schleimigem Vaginalausfluß begleitet und ist darüberhinaus wie der Östrus mit Hilfe typischer IA zwischen M. und W. zeitlich gut eingrenzbar. Der rezeptive Östrus (Mittelwert der Dauer 5 Tage) der Alpha-Weibchen endet stets abrupt: Von einem Tag auf den anderen bleiben Werbe-, Hüte und Sexualverhalten aus.
- (4) Nach einer mittleren Tragzeit von 65 Tagen gebar das Alpha-W. kopfstärke Würfe von mindestens fünf bis neun Jungen. Bei einer Wurfgröße von neun Jungtieren erzeugt das Weibchen während der Trächtigkeit eine Neonatenmasse, die etwa 18 % der eigenen Körpermasse entspricht. Das relative Wurfgewicht liegt damit höher als das von Mähnenwolf und Grauwolf und ähnelt dem des AWH.

6.3 Paarbindung

Das einzige Elternpaar im Rudel war stets mit dem Alpha-Paar identisch.

Die jeweiligen Alpha-Männchen suchen bereits ab August häufiger die Nähe des Alpha-Weibchens. Die Konsortphase setzt somit bereits vier Monate vor dem ersten Proöstrus im Dezember ein.

Die Alpha-Paare Red und Bab sowie (nach einer Zeit der Entwicklung) Her und Bab bildeten während der Konsortphase stets eine auffallend exklusive Gemeinschaft, die bis zum Ende der Paarungsphase im Februar deutlich erkennbar blieb und sich durch typische Verhaltensweisen auszeichnete. Ihr Paarbindungsverhalten war von zunehmender Häufigkeit soziopositiver Interaktionen, gemeinsamen, gegenseitigen Imprägnierakten (Allomarkieren), häufigen Ano-Genital-Inspektionen durch das Männchen und gemeinsamen Harnens mit Beinheben gekennzeichnet.

Zu den auffallenden soziopositiven IA der Paarbindung zählen:

- M. sucht häufiger die Nähe des W.
- Im Östrus weicht das Alpha-M. nicht mehr von der Seite des W. (Hüteverhalten).
- Kontaktliegen und Liegen in Reichweite; Wälzen mit Körperkontakt (Foto 6.3-1).
- Gegenseitiges Kopfreiben im Stehen und Liegen.
- Kinn auf den Rücken des Partners legen (Foto 6.3-2).
- Soziale Körperpflege, z.B. Lecken des Gesäuges, Beknabbern der Halsregion.
- Wechselseitige Schnauzen-Körper-Kontakte.
- Parallel-Laufen in Reichweite oder mit Körperkontakt.

Einige dieser Kontakte, wie gemeinsames Wälzen und Kontaktliegen, sind nicht vom Markierverhalten zu trennen. Vermutlich haben sie die Aufgabe, den eigenen Geruch an den Partner weiterzugeben, die Individualgerüche zu vermischen und so die Paarbindung zu festigen.

Bei der Etablierung und Aufrechterhaltung der Paarbindung waren die jeweiligen Alpha-M. aktiver als das Weibchen.



Foto 6.3-1: Häufiges Kontaktliegen ist ein typisches Merkmal der Paarbindung zwischen den Alpha-Tieren. Gemeinsames Wälzen und Aneinanderreiben dient dabei dem Vermischen der Individualgerüche (Allomarkieren) (Alpha-Paar im Proöstrus Januar 1996).



Foto 6.3-2: Das Paarbindungs-verhalten erreicht während des Östrus seine höchste Intensität. Durch Kopfauflegen hält der Alpha-Rüde freundlich Kontakt, signalisiert damit aber auch Besitzanspruch (Östrus, Februar 2000).

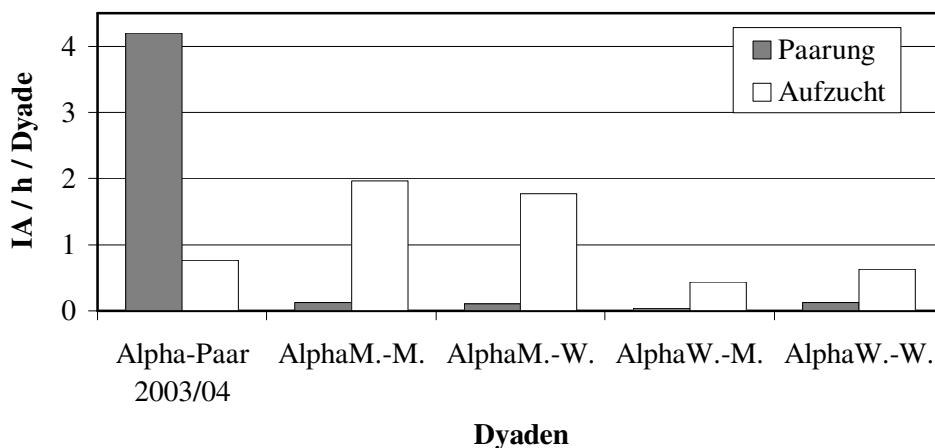


Abb. 6.3-1: Soziopositive IA der Alpha-Partner in einem Vergleich zwischen Paarung und Aufzucht und einem zweiten Vergleich zwischen einzelnen Dyaden. Folgende soziopositive IA wurden herangezogen: Alle Formen des Körperkontaktes (z.B. Liegen, wechselseitiges Begrüßen), aktive Submission und in Reichweite Liegen. Erklärung der Abkürzungen: AlphaM.-M. = Dyade zwischen Alpha-Männchen und männlichem adulten Helfer, Angabe des Mittelwertes aus Dyaden mit 6 Helfern. Analoge Angabe des Mittelwertes der Dyaden mit den 2 weiblichen Helfern (AlphaM.-W. und AlphaW.-W.). Aufzucht-Phase 2003 und Paarungs-Phase 2003/ 04.

Die Paarbindung des Elternpaares wird von einer ausgeprägten Saisonalität charakterisiert. Während das Alpha-Paar in der Paarungszeit seine soziopositive Kommunikation mit subordinaten Rudelmitgliedern nahezu einstellt, könnte man unmittelbar nach Beendigung des Östrus geradezu von einer *Auflösung* der Paarbindung sprechen (Abb. 6.3-1). Der auf die acht Helfer entfallende Anteil des Gesamtbudget (4,61 IA/h) der betrachteten soziopositiven IA des Alpha-Paares während der Paarung

betrug 8,9 % (0,41 IA/h), macht also nur etwas mehr als 1% pro Kopf aus. Im Anschluß an die Paarungsphase wurde dieses extreme Ungleichgewicht nicht nur etwas verschoben, sondern vollständig aufgehoben. Während nun das Alpha-Paar seine dyadischen Beziehungen stark zurückgenommen hatte, wuchsen jene zu den Helfern bis um das 16-fache an. Die soziopositiven Beziehungen zwischen den dominanten Paarpartnern ragten zur Zeit der Aufzuchtphase weder in qualitativer noch in quantitativer Hinsicht aus jenen mit und zwischen den anderen Rudelmitgliedern heraus.

Die Paarbindung zwischen dem Alpha-W. Bab und dem neuen Alpha-M. Her war während der ersten Paarungsphase (2001/02) weniger intensiv ausgeprägt als mit dem Vorgänger Red: Es wurden lediglich 2,60 soziopositive IA/h registriert (freundliche Körperkontakte wie beieinander Liegen, Grooming, wechselseitiges Grüßen, aktive Submission), wohingegen 2003/ 04 die Rate auf 4,20 IA/h angewachsen war (Abb. 6.3-1). Das Paar verbrachte während seiner ersten Paarungssaison weniger Zeit in einer exklusiver Gemeinschaft. Bereits 2002/03 schloss das Alphapaar die anderen Rudelmitglieder in seinen affiliativen IA stärker aus und wies alle angeführten Merkmale einer Paarbindung auf.

Vom Wechsel in die Alpha-Position bis zur Paarungsphase 2003/04 konnte an Her eine Entwicklung verfolgt werden, die sich in zunehmend souveränem Auftreten, steigender sozialer Aktivität und Etablierung einer exklusiven Paarbeziehung zu Bab äußerte. Die gewohnt intensive Paarbindung des vorangegangenen Alpha-Paares setzte zwischen Her und Bab in der dritten Paarungsphase (2003/04) ein. Diese ontogenetische Entwicklung von Her schlug sich entsprechend in den Verhaltensmustern zur Partnerpräferenz (Kap. 6.5.2) und sexuellen Interferenz (Kap. 6.5.4) der jeweils untersuchten Jahre nieder (vgl. Abb. 6.5-2 bis 6.5-7).

Zusammenfassung:

- 1) Das Alpha-Paar entwickelt nach der Aufzuchtphase eine exklusive, starke Paarbindung, die durch zahlreiche soziopositive IA gekennzeichnet und mit keiner anderen Beziehung zu Rudelmitgliedern vergleichbar ist. Diese Beziehung endet nach dem Östrus des Alpha-Weibchens im Februar.
- 2) Typisch für die Saisonalität der Paarbindung ist eine hohe Frequenz soziopositiver IA während der Paarungszeit, wie Grüßen, Körperreiben und Beisammenliegen. Freundliche Kontakte zu anderen Gruppenmitgliedern finden in dieser Zeit dagegen kaum statt. Nach dem Ende der Paarungszeit sowie während der Aufzuchtphase setzt das Paarbindungsverhalten praktisch aus. Die Rate soziopositiver IA mit anderen Gruppenmitgliedern (= Helfer) steigt an. Soziopositive IA finden nunmehr im Gegensatz zur Paarungszeit eher gleichmäßig zwischen den Rudelmitgliedern verteilt statt.
- 3) Die Paarbeziehung des dominanten Paares erreichte nach Übernahme der Alpha-Position durch ein neues Männchens noch nicht diejenige Intensität wie sie nach einer Reifezeit von zwei Jahren registriert wurde.

6.4 Helfer als Ressource für das Elternpaar

Elterliche Brutpflege (*parental care*) umfaßt Verhaltensweisen, die das Überleben des Nachwuchses fördern. Dazu zählen in erster Linie Ernährung (z.B. Säugen), Wachsamkeit gegen Feinde, Körperpflege und Spielen (CLUTTON-BROCK 1991).

Helfer sind Individuen, die keine eigenen Jungen aufziehen, sondern lediglich fremdelterliche Pflege (*alloparental care*) betreiben. Sie können nahe Verwandte des Elternpaares sein (wie die Helfer im beobachteten Rothund-Rudel) oder beliebige Mitglieder der Population. Da davon ausgegangen wird, daß Rothunde ihre Jungen kooperativ aufziehen, sollten die Helfer des Rudels einen erkennbaren Beitrag zur Aufzucht leisten.

In der vorliegenden Gehegesituation ließen sich Helferbeiträge nachweisen, die folgenden Funktionskreisen angehören:

- Brutpflege (Nahrungsweitergabe, Babysitting, Welpen in Sicherheit bringen, alloparentales Säugen)
- Schutz und Verteidigung (passiv Wache halten, aktive Verteidigung der Peripherie)
- Nahrungssuche und -transport

6.4.1 Nahrungsweitergabe

Die Appetenz zum Regurgitieren von Nahrung setzte Anfang März zuerst beim Alpha-M. ein. Ab April begannen auch das Beta-M. und andere Helfer für die Subadulten und das Alpha-W. zu regurgitieren, wenn diese bettelten. Mit zunehmender Bereitschaft, Nahrungsbrocken wieder hervorzuwürgen, nahmen Drohsignale beim gemeinsamen Fressen ab und wurde Futterstehlen eher geduldet.

Während der Welpen-Aufzucht wurde der Besitz von Futterbrocken weniger als sonst respektiert. Dominante Individuen waren Anlaufpunkte für Jährlinge und andere subordinate Rudelmitglieder, um Futter zu erbetteln. Die überlassenen oder hervorgewürgten Futterbrocken trugen die jungen Helfer anschließend im Maul zur Mutterfähe oder den Welpen oder aber sie schluckten die erhaltene Nahrung zunächst ab, um sie später bei der Übergabe wieder zu regurgitieren (vgl. Episoden 6.4-1, 6.4-2).

Episode 6.4-1: 14.6.1999: Ein subadulter Helfer fraß abseits, als sein gleichaltriger Bruder sich bettelnd näherte. Mit defensivem Winseln hinderte der Helfer seinen Bruder mitzufressen. Wenige Sekunden später kamen drei Welpen an den fressenden Helfer heran. Ihnen gestattete der Helfer ohne Protest mitfressen.

Episode 6.4-2: 16.6.1999: Ein charakteristischer Verlauf der Weitergabe von Fleisch ab der fünften Aufzuchtwoche war folgender: Das Alpha-M. Red fraß allein an einem Meerschweinchen und wehrte dabei alle Interessenten ab. Nach dem Verzehr lief es gezielt in Richtung einiger subadulter Helfer (Jährlinge), die es sofort bettelnd die Schnauze leckten, woraufhin Red Nahrung regurgitierte. Die Jährlinge fraßen das vorgewürgte Fleisch und liefen unter mehr oder weniger starker Verzögerung zu den Welpen, denen sie – wiederum nach Betteln – die Nahrung regurgitierten. Wenn die Mutterfähe zeitlich noch vor den Welpen bettelte, erhielt sie allein das Fleisch.

Die Mutterfähe konnte während der Aufzucht nie beim Nahrungsteilen beobachtet werden. Sie zeigte die stärkste Appetenz zur Nahrungsaufnahme und verdrängte jedes andere Rudelmitglied, auch ihre Jungen, durch lautstarke submissive Gestik von der Nahrungsportion, die sie gerade beanspruchte. Diesen Anspruch des Alpha-W. tolerierten die anderen Rudelmitglieder (vgl. Episode 6.4-3).

Episode 6.4-3: Am 12.6.1999 (Bab säugte zu dieser Zeit sieben Welpen) erhielt das Rudel zwei Kadaver frishtoter Wild-Lämmer. Das Alpha-M. Red nahm beide Kadaver in Besitz und begann zu fressen. Die Helfer zogen den zweiten Kadaver beiseite und fraßen gemeinsam davon. Unmittelbar daraufhin erschien das Alpha-W. und beanspruchte einen Kadaver für sich. Sie verdrängte mit lautstarker submissiver Gestik alle Helfer, die neben ihr beabsichtigten zu fressen. Einige der Helfer wechselten zum Kadaver des Alpha-M., wo sie geduldet wurden.

Selbst, als Jährlinge neben der Mutterfähe bettelten, gestattet sie diesen nicht, mitzufressen.

Alle Rudelmitglieder beteiligten sich an der Nahrungsweitergabe an die Welpen und die Mutterfähe. Am häufigsten erhielten Mutterfähe und Welpen vom Alpha-M. und den Jährlingen Nahrung überreicht. Der geringe Stichprobenumfang (bezogen auf die einzelnen Klassen) reichte allerdings nicht aus, um die Asymmetrie der Fütterungsbeiträge statistisch abzusichern ($D = 0,218$ und $0,258$, $p < 0,1$ Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest). Dennoch ist festzustellen, daß sich die Jährlinge beim Versorgen der Welpen mit fester Nahrung besonders aktiv beteiligten. Nicht immer war zu erkennen, woher die Nahrung stammte, welche die Jährlinge weitergaben. Von den elf sicher registrierten Nahrungsübergaben an Welpen der Aufzuchtphase 2003 stammte das Fleisch in wenigstens fünf Fällen von anderen Rudelmitgliedern, die es dem Jährling nach Betteln regurgitierten oder übergaben. Aber auch Jährlinge überließen älteren Helfern Nahrung, welche diese anschließend selbst fraßen oder weitergaben.

6.4.2 Brutpflege

In den ersten Tagen nach der Geburt bewachte ausschließlich das Alpha-Männchen den Bau. Die Alpha-Fähe verließ die Welpen lediglich kurz, um zu harnen und Kot abzusetzen. Bei diesen Gelegenheiten fanden zahlreiche Sozialkontakte mit der Fähe statt.

Gegen Ende der ersten Aufzuchtwoche wurde das Alpha-Männchen bei der Bewachung der Wurfhöhle zunehmend von Helfern abgelöst. Im Jahre 2003 bewachten ab dem sechsten Tag nach der Geburt die Helfer Frä, Fal, Fab und Bil sowie der Alpha-Rüde die Welpen, wenn die Mutter die Wurfhöhle verließ. Die Mutterfähe verließ nunmehr den Bau länger, als für Miktieren, Defäkieren und Nahrungsaufnahme notwendig gewesen wäre. Sie interagierte während dieser Zeit soziopositiv mit allen Gruppenmitgliedern.

Das Bewachen der Wurfhöhle durch Helfer schützt die Welpen vor möglichen Gefahren bei Abwesenheit der Mutter. Es gestattet der Alpha-Fähe dabei zugleich, soziale Beziehungen im Rudel zu gestalten bzw. zu festigen, was ohne Wachposten ein

Risiko für den Nachwuchs sein könnte.

Um zu überprüfen, ob für das Alpha-W. während der „Bauperiode“ tatsächlich ein Defizit an Sozialkontakten vorlag, wurden die 1100 *Scan-Samples* der Aufzuchtphase des Jahres 2003 in zwei Perioden geteilt: Die „Bauperiode“ reichte von der Geburt bis zu einem Alter der Welpen, in welchem sie regelmäßig mit der Mutter längere Zeit den Bau verließen und umfaßte 500 *Scan-Samples*. Der Zeitpunkt für das Ende der Bauperiode lag am 30.5., dem 36. Aufzuchttag. Vor diesem Stichtag verließ das Alpha-W. den Bau nur sporadisch und für kurze Zeitspannen.

Periode 2, die „Rudel-Periode“, umfaßte die Zeit der Phase 2 vor der Geburt sowie die Zeit nach dem 36. Aufzuchttag mit 600 *Scan-Samples*. Nach dem 36. Tag hielt sich die Mutterfähe regelmäßig mehrere Stunden täglich bis ganztägig unter den Rudelmitgliedern auf.

	Bauperiode (500 scans)	Rudelperiode (600 scans)	außerhalb des Baus während der Bauperiode (163 von 500 scans)
aktive Submission empfangen	15	31	15
aktive Submission emittiert	2	25	2
Körperkontakt, Grooming, Grüßen	8	3	8
Aufenthalt in Reichweite	77	179	77
Kontakte während Erweiterter Begrüßung	48	137	48
Kontakte im Bau	10	0	0
Summe	160	375	150
Soziopositive IA / h	19,2	37,5	55,2
In % der Rudelperiode	51,6 %	100 %	148,4 %

Tab. 6.4-1: Zusammensetzung der soziopositiven IA des Alpha-W. und der Vergleich der IA-Häufigkeit zwischen der Bauperiode, der Rudelperiode und jenem Anteil der Bauperiode, in welchem sich das Alpha-W. wirklich außerhalb des Baus aufhielt. Die Abweichungen der Frequenzen soziopositiver IA (Bauperiode und „außerhalb des Baus“) von der Basisfrequenz (Rudelperiode) erwiesen sich als signifikant ($p < 0,01$; Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest).

Der Vergleich zwischen Bauperiode und Rudelperiode zeigt, daß die Rate soziopositiver Interaktionen, die bei üblicher Anwesenheit im Rudel (Rudelperiode) 37,5 IA/ h betrug, während der Bauperiode fast um die Hälfte (19,2 IA/ h) zurückgegangen war ($D = 0,30$; $p < 0,01$ Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest, s. Tab. 6.4-1) – ein Hinweis darauf, daß das Alpha-W. während des kurzzeitigen Verlassens der Welpen die sonst übliche Zahl an Sozialkontakten nicht erreichen konnte. Falls die verminderte Anzahl an soziopositiven IA tatsächlich ein Defizit für die

Mutterfähe darstellte, sollte sie mit einer erhöhten Kontaktrate versuchen, dieses Defizit dann auszugleichen, wenn Helfer ihre Jungen bewachten.

Für die Berechnung der tatsächlichen Interaktionsrate des Alpha-W. während der Bauperiode wurde die außerhalb des Baus im Rudel verbrachte Zeit herangezogen. Von den 500 Scan-Samples der Bauperiode hielt sich die Mutterfähe in 163 *Scans* außerhalb des Baus auf. Während dieser 163 *Scans* wurden der Bau bzw. die Welpen während 158 *Scans* von Helfern oder vom Alpha-M. bewacht. Wurden die ermittelten Sozialkontakte in Beziehung zur tatsächlich im Rudel verbrachten Zeit gesetzt, ergab sich, daß die Fähe 48,4 % häufiger soziopositiv interagierte als während der Vergleichsperiode (= Rudelperiode). Die Rate soziopositiver Interaktionen lag somit während der kurzen Aufenthalte im Rudel signifikant höher als außerhalb der Bauperiode ($D = 0,29$; $p < 0,01$, Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest; s. Tab. 6.4-1).

Die Steigerung der Rate soziopositiver IA ist nicht allein auf eine erhöhte Attraktivität der Mutterfähe zurückzuführen, denn das Alpha-W. initiierte selbst aktiv soziopositive Interaktionen.

Falls die Mutterfähe ohne Unterstützung der Helfer den Bau seltener verlassen hätte, ermöglichte ihr die Betreuung der Welpen, zusätzliche wichtige Sozialkontakte zu pflegen. Hätte sie ihre Welpen auch ohne zusätzliche Bewachung des Baus verlassen, was nicht überprüft werden konnte, wären ihre Welpen möglichen Gefahren ausgesetzt gewesen.

Die Übernahme der Wache am Bau durch Helfer nützte möglicherweise auch dem Alpha-M., welches nach seiner Ablösung Zeit hatte, mit anderen Rudelmitgliedern zu interagieren oder die Peripherie des Geheges zu bewachen.

Die einfachste Form des Helfens bei der Aufzucht stellt Babysitting dar, das kurzzeitige Aufpassen auf Jungtiere, während die Mutter abwesend ist. Alloparentales Brutpflegeverhalten konnte darüber hinaus in Form von Körperpflege, Kontaktliegen (wärmen), Nahrung zutragen, Imponieren und Stubsen sowie Sozialspiel beobachtet werden. Jeder freundliche Welpenkontakt und jeder Aufenthalt von Rudelmitgliedern während der Wache in Reichweite der Welpen behütet die Welpen vor Gefahren und ist somit als alloparentale Hilfe zu betrachten.

Um den Anteil der Helfer bei der Welpenbetreuung zu bewerten, wurden alle diese Welpenkontakte eines jeden Rudelmitgliedes gepoolt und miteinander verglichen.

Eine zweite für das Rudel und die Aufzucht bedeutende Leistung stellt die Beobachtung der Umgebung durch passive Wache dar (zur Erläuterung s. Kap. 6.4.4). Ein Vergleich dieser beiden sehr verschiedenen, wichtigen und häufig ausgeführten Aufgaben in Kapitel 5.2.4 (Arbeitsteilung) gibt Auskunft über die Intensität, mit der bestimmte Helfer diese Arbeit ausführten (s. Abb. 5.2-2). Passives Bewachen des Baueingangs während der Bauperiode floß jedoch nicht in diese Auswertung ein. Ebenso blieben die Daten der Mutterfähe unberücksichtigt, da es sich um ein Bewerten der *Unterstützung* zur Aufzucht handelte.

Im Hinblick auf die Helfer brachte der Vergleich folgende Ergebnisse (weitere Details im Kap. 5.2.4):

- (1) Alle weiblichen Helfer (Bil, Frä) waren bei der Welpenbetreuung aktiver als Männchen ($p < 0,05$; Mann-Whitney U-Test, einseitig).
- (2) Diejenigen Rudelmitglieder mit der höchsten Rate an Welpenkontakten (Bil, Frä, Fab, Mah) zeigten die geringste Aktivität bei passiver Wache. Diejenigen Rudelmitglieder mit der höchsten Rate im passiv Wachehalten (Ram, Jac, Fal)

gehörten nicht zu jener Gruppe mit den meisten Welpenkontakten. (Spearman-Rang-Korrelationskoeffizient = - 0,866 ; $p < 0,005$, einseitig)

- (3) Das Alpha-M. verteilte seine Aktivitäten auf beide Aufgabenfelder, ohne durch besonders hohe oder niedrige Raten herauszuragen.

Aus dem Vergleich geht hervor, daß Helfer in die Betreuung der Welpen und in Wache halten mehr Zeit als das Alpha-Männchen investieren und, daß junge und rangniedrige Rudelmitglieder mehr Welpenkontakte als ältere und ranghohe eingehen. Wachhalten und Welpenbetreuung zeigen bei einigen Rudelmitgliedern eine Tendenz, sich wechselseitig auszuschließen (s. Punkte 2). Der Mittelwert der Welpenkontakte der Helfer lag in Phase 2 von 2003 mit 67,1 registrierten Ereignissen ($S = 30,1$) höher als die Kontaktzahl des Alpha-M. mit 58 Ereignissen.

6.4.3 AllopARENTALES SäUGEN

Alle Rudelmitglieder konnten zumindest gelegentlich beim Belecken der Zitzen des trächtigen Alpha-W. beobachtet werden. Dabei wurden auch Bauchhaare gezupft, so daß die Hautpartie zwischen den Zitzen während der zweiten Trächtigkeitshälfte stark verkahlte. Möglicherweise sondern Hautdrüsen im Umfeld der Zitzen während der Trächtigkeit einen Duft ab, der diesen Bereich besonders attraktiv für die Fellpflege macht. Das Zupfen des langen und dichten Bauchhaares erleichtert später den Neonaten, an die Milchquelle zu gelangen.

Allogrooming im Bereich der Zitzen sowie Verkahlen der Milchleiste sind ebenfalls bei allen weiblichen Helfern zu beobachten gewesen: Wie die Zitzen des reproduktiven Alpha-W. wurden jene der weiblichen Helfer von anderen Individuen beleckt und von Haaren freigezupft. Das Interesse anderer Rudelmitglieder an Grooming des Gesäuges nahm jedoch mit sinkendem sozialen Status des jeweiligen Weibchens ab. Das Gesäuge des Alpha-W. wurde sichtbar häufiger gegroomt und zeigte eine stärkere Verkahlung.

Während der Trächtigkeit des Alpha-W. ist Allogrooming der Bauchregion mit Haarzupfen überdies regelmäßig an männlichen Helfern zu beobachten gewesen. Eine Verkahlung dieser Regionen wurde jedoch nur am Beta-M. Mah sichtbar.

Die Ähnlichkeit endokriner Aktivitäten des Metöstrus und der Gravidität (PACKARD et al. 1985; ALLEN & ENGLAND 1996) führen auch bei nichtgraviden weiblichen Grauwölfen und Haushunden zu Trächtigkeitssymptomen und zu Brutpflegeverhalten. Physiologische bzw. endokrine Vorgänge des Metöstrus versetzen weibliche Helfer bei Caniden trotz ausbleibender Trächtigkeit in die Lage zu laktieren (z.B. SILLERO-ZUBIRI et al. 1996). Damit besteht die Voraussetzung für eine äußerst seltene Form der fremdelterlichen Fürsorge: das allopARENTALE SäUGEN.

In den Jahren 2001 und 2002 gebaren neben der Alpha-Fähe Bab auch beide weiblichen Helfer Wan und Emi Junge. In beiden Jahren verhinderte Bab durch Kidnapping und Infantizid, daß die subordinaten W. ihre Jungen aufziehen konnten (Details in Kap. 6.5.5). Das Alpha-W. Bab, das stets zuletzt gebar, gestattete den subordinaten W. im Anschluß an das Kidnapping bzw. den Infantizid, gemeinsam mit ihr und den Jungen die Wurfhöhle zu teilen.

Die Bereitschaft, die Jungen des Alpha-W. zu pflegen, konnte vielfach beobachtet

werden, wenn die weiblichen Helfer in der Wurfhöhle bei den Welpen auch ohne Anwesenheit der Mutterfähe verschwanden. Jedoch blieb der endgültige Beweis dafür, daß die Jungen des Alpha-Weibchens von den weiblichen Helfern Milch erhielten, aus, da die Vorgänge in der Wurfhöhle nicht einzusehen waren.

Die Zitzen der Weibchen Wan und Emi waren während der Pflegezeit entwickelt, blieben jedoch weniger ausgebildet als die von Bab. Ein indirekter Hinweis auf alloparentales Säugen konnte 2002 an Emi beobachtet werden: Als sie die Wurfhöhle verließ, waren Haare im Bereich der Zitzen feucht, möglicherweise von saugenden Welpen.

Mit hoher Wahrscheinlichkeit wurden die Jungen während solcher Besuche nicht nur gepflegt, sondern von den Helfern auch gesäugt. Es ist davon auszugehen, daß die wenige Tage alten Jungen die Zitzen desjenigen Weibchens aufsuchten, das sich gerade zu ihnen legte, gleichgültig, ob es sich um die genetische Mutter oder eine Allomutter handelte. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die weiblichen Helfer, die eben ihre Jungen verloren hatten und sich ohne Verzögerung um die Jungen des Alpha-W. kümmerten, laktierten.

6.4.4 Schutz und Verteidigung

Folgende Verhaltensmuster dienten dem Schutz und der Verteidigung des Rudels und seiner Ressourcen:

- Passives Wachehalten
- Aktives Bewachen der Gehegeperipherie
- Verteidigung nach außen
- Welpentransport
- Warnlaut emittieren

Diese Aktivitäten trafen auf alle Rudelmitglieder zu.

Das Verhalten bei passiver Wache umfaßte:

- Wachposten beziehen und liegend oder sitzend die Umgebung beobachten
- Wachablösung
- Warnlaut emittieren

Das Verhalten bei aktiver Wache umfaßte folgende Aktivitäten:

- Peripherie ablaufen
- Warnlaut emittieren
- Beobachtungssprünge und Aufrichten auf die Hinterbeine
- Potentiell gefährliche Ereignisse oder Personen kontrollieren, d.h. mitlaufen, beobachten und gegebenenfalls drohen

Das Verhalten beim Verteidigen nach außen schloß folgende Aktivitäten ein:

- Drohen in Richtung der Gefahr
- Zu anderen Rudelmitgliedern im Inneren des Geheges laufen
- Gegebenenfalls zu den Welpen laufen und diese wegtragen
- Der überwiegende Teil des Rudels versammelt sich breit gefächert an der Gehegeperipherie

Während der meisten Stunden des Tages kontrollierte mindestens ein Rothund *passiv* die Umgebung. *Aktives* Bewachen der Gehegeperipherie blieb hingegen ein vergleichsweise seltenes Ereignis, welches von den Alpha-Tieren regelmäßig ausgeführt wurde, bei den meisten Helfern jedoch eines Auslösers bedurfte. Das Laufen der Alpha-Tiere zur Peripherie oder der Warnlaut eines anderen Rudelmitgliedes lösten die Teilnahme an aktiver Bewachung aus. Aktive Wache an der Peripherie konnte fließend in aktive Verteidigung nach außen übergehen.

Offenbar *ohne* äußeren Auslöser bezogen alle Tiere mit unterschiedlicher Häufigkeit Wachposten zur passiven Beobachtung der Gehegeumgebung. Zwei Wachpunkte lagen auf Hügeln im Gehege, alle anderen erhöhten Beobachtungspunkte befanden sich auf Baumstämmen an der Gehegeperipherie. Einige Jungtiere begannen bereits im Alter von fünf Monaten diese Wachpunkte aufzusuchen, die Umgebung zu beobachten und zu warnen.

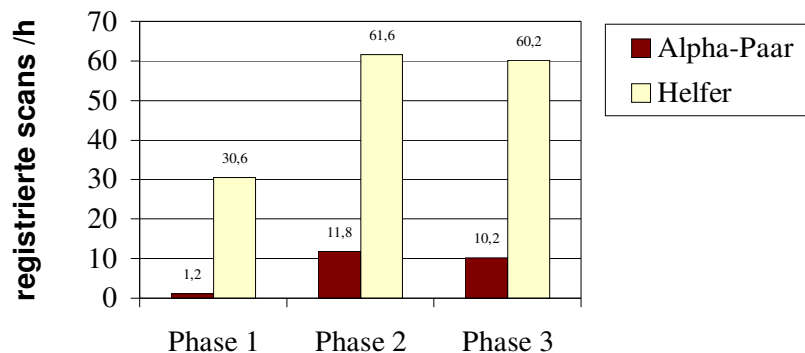


Abb. 6.4-1: Vergleich der Beiträge zur passiven Wache. Phase 1: Paarungsphase 2001/02; Phase 2: Aufzucht 2003, Phase 3: nach der Aufzucht 2003.

Eine Gegenüberstellung der Beiträge zur passiven Wache von Helfern und Alpha-Tieren in den drei untersuchten Phasen (Abb. 6.4-1) erbrachte folgende Ergebnisse:

- (1) Der absolute Helferbeitrag übersteigt die Leistung der Alphatiere in allen Phasen um ein Vielfaches.
- (2) Während der Paarungsphase wird die Bewachung der Gehegeperipherie fast ausschließlich durch die Helfer getragen. Obwohl in Phase 1 (2001/02) nur viermal mehr Helfer als Alphatiere im Rudel lebten, waren Helfer 25,5 mal häufiger beim Wachehalten anzutreffen als Alphatiere.
- (3) Helfer und Alphatiere engagieren sich für das Wachehalten am stärksten während der Aufzuchtphase. Im vorgestellten Beispiel (Abb. 6.4-1) verdoppelten die Helfer ihren Aufwand im Vergleich zu Phase 1, die Alphatiere erhöhten ihn um das 9,8-fache. Trotz zunehmender Selbständigkeit der Welpen sank die Appetenz zum Wachehalten in Phase 3 nur unwesentlich ab.

6.4.5 Zusammenfassung

- (1) Helfer beteiligen sich an allen Aktivitäten, die dem Schutz und der Verteidigung des Rudels und seiner Ressourcen dienen.
- (2) Während der Tragzeit und der Aufzucht transportieren Helfer Nahrungsbrocken zum trächtigen bzw. laktierenden Alpha-W. und zu den Welpen und überlassen ihnen diese Nahrung. Obwohl außerhalb der Aufzucht-Phase kleine Nahrungsportionen nicht geteilt werden, überlassen die Helfer während der Aufzucht ihre Nahrungsbrocken dem Alpha-W. und den Welpen.
- (3) Jährlinge versorgen die Welpen häufiger mit fester Nahrung als adulte Helfer oder die Eltern.
- (4) Während der ersten Aufzuchtwochen verläßt die Mutterfähe ihren Bau nur selten und sporadisch (Bauperiode). Die Rate soziopositiver Kontakte geht in dieser Zeit annähernd um die Hälfte zurück. Mit einer Steigerung dieser Kontakte während der seltenen und kurzen Aufenthalte im Rudel reagiert die Mutterfähe auf ein Defizit an Sozialkontakten während der Bauperiode. Während die Mutter den Bau bzw. ihre Welpen verläßt, übernehmen Helfer oder das Alpha-M. die Wache. Nach der Bau-Periode sinkt die Kontaktrate des Alpha-W. wieder.
- (5) Während der Aufzuchtphase übernehmen einige Rudelmitglieder schwerpunktmäßig bestimmte Aufgaben der Welpenbetreuung oder des Schutzes. Diese Aufgaben stehen in Beziehung zum Geschlecht und sozialen Status. So sind weibliche Helfer aktiver in der Welpenbetreuung als Männchen; jüngere ein- bis dreijährige Helfer aktiver als ältere und ranghöhere. Der Mittelwert der Welpen-Kontakte von Helfern beim Welpenbetreuen liegt höher als die entsprechende Kontaktzahl des Alpha-M.
- (6) Rudelmitglieder mit dem höchsten Beitrag an der Welpenbetreuung beteiligen sich im geringsten Umfang an der Bewachung der Gehegeperipherie, während Rudelmitglieder, die am häufigsten die Peripherie bewachen, die wenigsten Welpenkontakte aufweisen.
- (7) Das Alpha-W. hindert subordinate W. daran, ihre eigenen, vollständig ausgetragenen Jungen aufzuziehen. Nach dem Verlust ihrer eigenen Welpen beschützen und pflegen diese weiblichen Helfer die Jungen des Alpha-W. Darüber hinaus läßt ihr Verhalten auf alloparentales Säugen schließen.
- (8) Der durchschnittliche Helferbeitrag im passiven Bewachen der Umgebung übersteigt die Leistung der Alphatiere in allen Phasen um ein Vielfaches. Während der Aufzuchtphase bei Anwesenheit von Welpen leisten Helfer und Alpha-Tiere jeweils ihre höchsten Beiträge beim Wachehalten. Während der Paarungsphase wird die Bewachung der Gehegeperipherie fast ausschließlich durch die Helfer getragen.

6.5 Muster intrasexueller Konkurrenz

Erfolge im intraspezifischen Wettbewerb, sei es bei der Konkurrenz um Nahrung oder um ein Territorium, erhöhen indirekt die Chancen erfolgreicher Reproduktion. In Sozialgemeinschaften mit mehreren geschlechtsreifen Weibchen oder Männchen findet darüber hinaus direkter intrasexueller Wettbewerb zwischen den Gruppenmitgliedern statt, der sich in verschiedenen Mustern von Reproduktions-Suppression äußert.

Reproduktions-Suppression unter Säugern läßt sich in drei Kategorien klassifizieren (s. Überblick in O'RIAIN et al. 2000):

- (1) Physiologische bzw. endogen hervorgerufene Suppression durch Stress oder Pheromone. Hierbei kann die Fertilität der Weibchen an verschiedenen Punkten des Reproduktionszyklus angegriffen werden; bei Männchen wird die Spermatogenese supprimiert.
- (2) Suppression über bestimmtes Verhalten (z.B. direkte Interferenz von Paarungsversuchen; Zugang zu Nahrung limitieren).
- (3) Infantizid (direkt oder auf dem Wege des Monopolisierens der Ressourcen) als Sonderfall der Suppression über besondere Verhaltensweisen.

Es gibt keine Hinweise darauf, daß Pheromone oder besondere Verhaltensweisen den Sexualzyklus der Weibchen des Dresdener Rudels supprimieren, wie dies beispielsweise von Krallenaffen der Gattung *Callithrix* (ABBOTT 1984) oder von Nacktmullen (*Heterocephalus glaber*) vermutet wird (SHERMAN et al. 1991). Das äußere Erscheinungsbild der weiblichen Genitalregion, Tolerieren der Kopulation sowie Geburten sind Tatsachen, die gegen einen effektiv supprimierten Sexualzyklus der subordinaten Weibchen sprechen.

Beide Kategorien der Suppression mittels aggressiven Verhaltens traten im beobachteten Rudel auf und werden in den Kapiteln 6.5.4 (sexuelle Interferenz) und 6.5.5 (Infantizid) näher untersucht.

Cuon alpinus gehört zu den großen, kooperativ Junge aufziehenden Caniden (DAVIDAR 1975, FOX 1984). Wenn für ihn – ähnlich wie für *Lycaon pictus* – monogame Paarbindung, Reproduktionsmonopol des dominanten Paares und intrasexuelle Reproduktions-Suppression zutreffen, wären folgende Verhaltensmuster intrasexueller Konkurrenz zu erwarten (sensu TRIVERS 1972, VEHRENCAMP 1983, MOEHLMAN 1989):

- (1) Das Alphapaar unterdrückt Paarbindungen subordinater Rudelmitglieder.
- (2) Die Helfer konkurrieren mit dem jeweiligen Alpha-Tier um den Zugang zum ranghöchsten Reproduktionspartner.
- (3) Intrasexuelle Konkurrenz zwischen Männchen ist weniger intensiv als zwischen Weibchen. D.h., das Alpha-M. verhält sich gegenüber gleichgeschlechtigen Konkurrenten toleranter als das Alpha-W.
- (4) Die Alpha-Tiere reproduzieren sich erfolgreicher als subordinate Rudelmitglieder.

6.5.1 Zeitliche Muster intrasexueller Aggression

Wie in Kap. 5.4.1 gezeigt, verändert sich die Rate aggressiver IA in Abhängigkeit vom Stadium des jährlichen Reproduktionszyklus (Abb. 6.5-1). Beide Geschlechtsklassen und beide soziale Klassen (Alpha-Tiere, Helfer) weisen ihre Maxima aggressiver IA in der Paarungsphase, dagegen ihre Minima in der Aufzuchtphase auf (s. auch Tab. 5.4-5). Am ausgeprägtesten zeigt sich dieser Trend im Verhalten des Alpha-Männchens (Abb. 6.5-1).

Intrasexuelle Aggressionen des Alpha-M. Her, die zum überwiegenden Teil gegen die beiden ranghöchsten männlichen Helfer gerichtet waren, erreichten in Phase 1 (2001/02) eine Rate, die nie von einem anderen Rudelmitglied übertroffen wurde. Neben schwacher Aggression (gerichtetes Imponieren mit Drohelementen) emittierte das Alpha-M. in Phase 1 den höchsten Anteil offensiver Aggressionen (Jagen, Beißen, Zu-Boden-Drücken). Das waren 22 % seiner aggressiven Akte in Phase 1 des Jahres 2001/02.

Trotz starker saisonaler Unterschiede übte das Alpha-M. ganzjährig sozialen Druck auf subordinate Männchen aus. Im Gegenteil dazu blieb das Alpha-W. in allen untersuchten Phasen auf dem niedrigsten Aggressionspegel der vier Klassen und folgte den saisonalen Schwankungen nur andeutungsweise in Phase 1. Für den Beobachter war ausschließlich während der Paarungsphase gerichtetes Imponieren registrierbar, mit dem das Alpha-W. sozialen Druck auf subordinate Weibchen ausübte. Von gelegentlichem defensiven Drohen an der „Beute“ abgesehen, gingen im übrigen Jahr keine aggressiven Aktionen vom Alpha-W. aus.

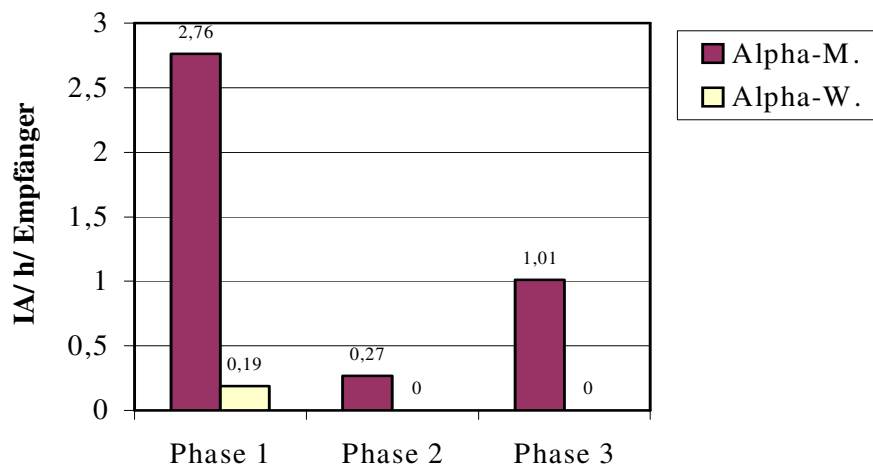


Abb. 6.5-1: Intrasexuelle Aggressionen der Alpha-Tiere gegen Helfer (Phase 1: 2001/02, Phasen 2 und 3: 2003)

6.5.2 Sexualpartner-Präferenzen

Sexuelles Interesse an einem Weibchen zeigte sich im einfachsten Fall durch räumliche Nähe, die es dem Männchen dann ermöglichte, Urin und Genitalregion des Weibchens möglichst häufig olfaktorisch zu inspizieren. Kopfauflegen oder Aufreiten signalisierten deutlich den Anspruch auf ein Weibchen, wurden jedoch vor dem rezeptiven Östrus von den Fähen gewöhnlich abgewehrt. Kopfauflegen, aber auch die Imponiergeste gehören zum männlichen und weiblichen Werben, das auch eine gewisse sexuelle Aufforderung impliziert.

Durch regelmäßige olfaktorische Inspektionen des Urins und der Genitalregion kontrollierte das Alpha-M. den Zykluszustand des Alpha-W., seltener der subordinaten Weibchen (Abb. 6.5-2). Das Alpha-W. duldet lediglich während der Tage des rezeptiven Östrusstadiums sexuelle Kontakte der Rüden. Während dieser Tage trieb das Alpha-M. konsequent jeden anderen Wettbewerber mit Drohimponieren, Rempeln und Beißintentionen in die Flucht. Subordinate Männchen erhielten folglich kaum Gelegenheit, sich der Alpha-Fähe zu nähern, obgleich diese Annäherungen von der Fähe toleriert wurden. Gelang es dem Alpha-W., sich kurzzeitig von ihrem Partner zu entfernen, kam es häufig zu gerichtetem Imponieren und Zu-Boden-Drücken durch den Alpha-Rüden, der damit seine Partnerin disziplinierte.

Ebenso wie die beiden beobachteten Alpha-M. hielten sich auch andere ranghohe Rüden bevorzugt in der Nähe des proöstrischen und östrischen Alpha-W. auf. Sie führten wie die Alpha-M. Genitalinspektionen durch und versuchten aufzureiten. Außerhalb des rezeptiven Östrus wehrte die Alpha-Fähe jedoch generell alle *sexuellen* Kontakte, insbesondere Aufreitversuche, ab.

Das Alpha-W. entzog sich oft den Belagerungen und lästigen Sexualkontakten der ranghöchsten Männchen, indem es auf hohe Baumstämme floh, die nicht genügend Platz für zwei Tiere boten. Erfolgreiches Ausweichen und Abwehr von sexuellen Kontaktversuchen durch Drohen war einer der Gründe dafür, daß das Alpha-W. – trotz der offensichtlich höchsten Attraktivität – während der Paarungsphase 2001/02 weniger sexuelle Kontakte empfangen hatte als das Beta-W. Wan. Darüber hinaus verhinderte effektives Hüteverhalten des Alpha-M. zahlreiche Kontakte mit subordinaten Männchen. Das Interesse der Männchen am Alpha-W. drückte sich deshalb eher in ständiger Beobachtung und räumlicher Nähe, die einer Belagerung gleichkamen, aus, als in Sexualkontakten.

Die Reaktion der beobachteten Alpha- und Beta-Rüden auf die Annäherung subordinater Weibchen ließ nicht auf ein anhaltendes sexuelles Interesse schließen. Wenngleich die beiden ranghöchsten M. auch mit subordinaten Weibchen kopulierten, konnte nie beobachtet werden, daß ein Alpha- oder Beta-Männchen ein subordinates Weibchen ausdauernd begleitete oder hütete.

Die höchste Rate sexueller Aufmerksamkeit durch die Weibchen erhielt das Alpha-M. (Abb. 6.5-3), obgleich die dargestellten Sexualkontakte nicht die gesamte Palette der Aufmerksamkeit umfassten, der auch Beobachtung und affiliatives Verhalten angehören. Die sozial schwächsten der adulten M. erhielten die wenigsten sexuellen Kontakte während der Beobachtungszeit. Für das junge Beta-M. Fal, das seinen neuen Dominanzrang erst im Sommer 2003 erreicht hatte, konnten während der Paarungsphase 2003/04 noch keine empfangenen Sexualkontakte nachgewiesen werden (Abb. 6.5-3).

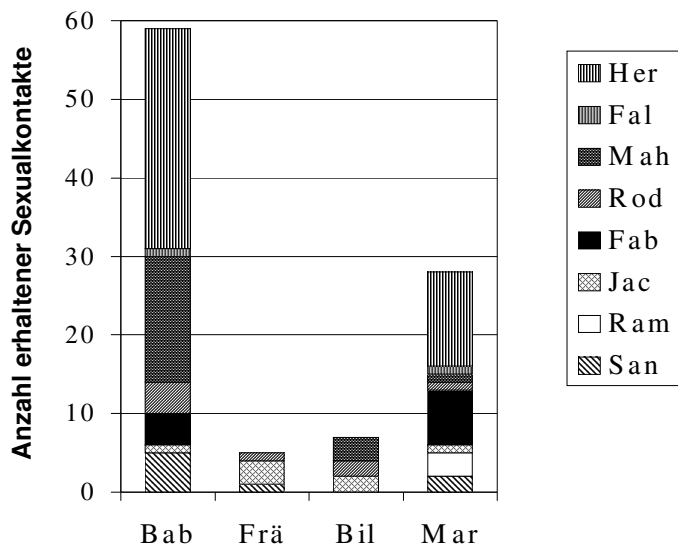


Abb. 6.5-2: Verteilung von aktiven Sexualkontakten der Männchen (Genitalinspektion, Aufreiten, Kopulation) auf die Weibchen. Paarungsphase 2003/04. Das Weibchen Mar und das Männchen San waren zum Zeitpunkt der Beobachtung 9-10 Monate alt.

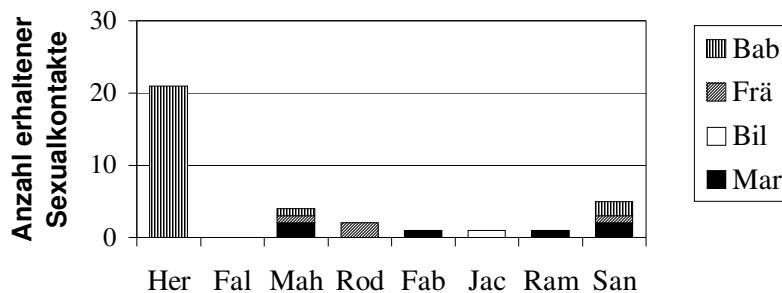


Abb. 6.5-3: Verteilung von aktiven Sexualkontakten der Weibchen (Präsentieren, Aufreiten) auf die Männchen. Paarungsphase 2003/04. Das Männchen San und das Weibchen Mar waren zum Zeitpunkt der Beobachtung 9-10 Monate alt.

In der Konkurrenz um den Alpha-Rüden zeigte sich die besondere soziale Intelligenz der Beta-Fähe Wan: Während einer Zufallsbeobachtung ermunterte sie einen subordinaten Rüden, bei ihr aufzureiten. Derartige IA zwischen subordinaten Individuen sind nicht ungewöhnlich, finden jedoch unauffällig statt, um nicht die Aufmerksamkeit des Alpha-Paares zu erregen. Wan hingegen stand für den Alpha-Rüden gut sichtbar im Gehege, als das subordinate Männchen auftritt. Obwohl keine wirkliche Kopulation stattfand, emittierte Wan ein Heulen, das die Alpha-Fähe mitunter nach vollzogener Kopulation mit ihrem Partner ausstieß. Sie lenkte damit die Aufmerksamkeit des Alpha-Rüden auf sich und demonstrierte ihm ihre Bereitschaft zu Sexualkontakten.

Dominanten Männchen bot sich im Gegensatz zum dominanten Weibchen die Möglichkeit, sich polygam zu verhalten, da sie nicht streng durch ihre Partnerin

abgeschirmt wurden. Eine etablierte Monogamie in der Paarbeziehung sollte jedoch die Reproduktion mit zusätzlichen Weibchen des Rudels ausschließen. Die folgende Zusammenfassung zur Partnerpräferenz geht der Frage nach, inwieweit sich die beiden beobachteten Alpha-M. tatsächlich polygam oder monogam verhielten.

- *Alpha-M. Red*: Seit dem Tod der Alpha-Fähe Wen (1997) bestand eine harmonische und intensive Paarbindung mit dem nachfolgenden Alpha-W. Bab. Red kopulierte nicht mit subordinaten Weibchen (2000/01). Reproduktion fand allein mit Bab statt.
- *Alpha-M. Her*: Verhielt sich als subordinates Männchen polygam. Nach dem Wechsel in die Alpha-Position und der darauf folgenden Paarungsphase (2001/02) war die Etablierung einer Paarbindung mit Bab erkennbar, sie erreichte jedoch nicht die Intensität des Vorgängers Red und blieb vergleichsweise locker. Her kopulierte mit allen adulten W. des Rudels, blieb also polygam.
- Die soziale Stärke von Her nahm in den folgenden zwei Jahren weiter zu, seine Alpha-Position gewann an Souveränität. Gleichzeitig entwickelte sich die Paarbindung zu Bab auf ein Niveau, wie es an Red und Bab beobachtet werden konnte. Häufigkeit und Dauer soziopositiver IA mit Bab nahmen zu (s. Kap. 6.3). Polygames Sexualverhalten trat nicht mehr auf. Die quantitative Untersuchung der Paarungsphase 2003/04 ergab, daß Her keine Sexualkontakte mit den subordinaten adulten Weibchen einging. Reproduktion fand allein mit Bab statt.

2001/02 konnten in nur 2 % der aufgenommenen *Scan-Samples* Sexualkontakte zwischen den Alpha-Tieren Her und Bab nachgewiesen werden. 2003/04 war dieser Anteil auf 4,4 % gestiegen (s. auch Kap. 6.3). Erhielt die Alpha-Fähe Bab 2001/02 nur 31,6 % der aktiven Sexualkontakte des Alpha-M. mit adulten W., so waren es 2003/04 100 % aller beobachteten Sexualkontakte des Alpha-M.

Die Paarbindung zwischen den Alpha-Tieren Red und Bab sowie die beobachtete Entwicklung der Beziehungen des Alpha-M. Her zur Alpha-Fähe Bab unterstützen die These einer stabilen monogamen Paarbeziehung bei *Cuon*.

Die Verteilung der Sexualkontakte spiegelte nicht immer den sozialen Status der Akteure wider. Obwohl sich in den beschriebenen sexuellen Beziehungen bestimmte Abhängigkeiten zum Dominanzrang erkennen ließen, blieben diese Beziehungen stark von individuellen Temperamenten und Lebensläufen beeinflusst. Ein Beispiel dafür liefert das ehemalige Beta-M. Mah, das im Sommer 2003 durch Fal von seinem Dominanzrang verdrängt wurde. Während Fal als neues Beta-M. in der folgenden Paarungsphase erstaunlich wenig sexuell interagierte, hielt sich Mah (Gamma-Position) weiterhin neben dem von ihm bevorzugten Alpha-W. auf und blieb wie in den Jahren zuvor der bedeutendste Konkurrent für das Alpha-M. Her (Abb. 6.5-2).

Ein Beispiel für den Einfluß individuellen Temperaments liefert das Beta-W. Wan. Ihre ungewöhnliche soziale Aktivität und Durchsetzungskraft führte zu mehr sexuellen IA mit Männchen als bei irgend einem anderen Weibchen. Sie interagierte häufiger mit dem Alpha-M. als das Alpha-W. und forderte die Männchen entsprechend häufig zu sexuellen IA heraus.

Sexualpartner-Präferenzen lassen sich offensichtlich nicht sicher vorhersagen. Zwei Regelmäßigkeiten sind dennoch erkennbar.

Erstens: Das Alpha-Paar entspricht den Vorstellungen von Monogamie und etabliert exklusive affiliative und sexuelle Beziehungen. Die sexuellen Aktivitäten des Alpha-W.

bleiben generell auf das Alpha-M. beschränkt. Ihre monogame Treue könnte jedoch zumindest während des rezeptiven Östrus auch auf das Hüteverhalten des Alpha-M. zurückgeführt werden. Das in jeder Paarungsphase wiederkehrende ausschließliche Hüteverhalten gegenüber dem Alpha-W. kann als deutliches Indiz für die konstante Partnerpräferenz des Alpha-M. und die monogame Ausrichtung des Reproduktionssystems angesehen werden.

Zweitens: Die am Ende der Dominanzhierarchie rangierenden Männchen und Weibchen unterhalten die wenigsten Sexualkontakte.

6.5.3 Duftmarkieren

Mit zunehmender Paarbindung, im August, begann das Alpha-Paar gemeinsam (nacheinander am gleichen Ort) zu urinieren (s. Foto 3.4-2): Auf Grund seines zunehmenden Interesses am Alpha-W. registrierte das Alpha-M. das Miktionsverhalten der Fähe und inspizierte deren Urinplätze. Gewöhnlich schloß sich an die Inspektion ein Überdecken mit eigenem Urin an – immer häufiger in *Raised-Leg-Urination*. Bis zum Einsetzen des Proöstrus im Dezember nahm die Häufigkeit gemeinsamen Urinierens zu. Der Alpha-Rüde überdeckte ohne Ausnahme sofort alle Kot- und Urin-Plätze des Alpha-Weibchens durch *Raised-Leg-Urination*. Diese Plätze wurden auch von den subordinaten Rudelmitgliedern intensiv olfaktorisch inspiziert.

6.5.4 Sexuelle Interferenz

Sexuelle Interferenz, die Störung oder Unterbrechung soziosexueller Kontakte, erfolgte durch milde (gerichtetes Imponieren, Verdrängen) oder offensive Aggression (Jagen, Rempeln, Beißen usw.).

Das Alpha-Paar erreichte jährlich während der Paarungsphase (Phase 1) seine höchste intrasexuelle Aggressionsrate (Tab. 5.4-5 , Abb. 5.4-3 , 5.4-4). Das Alpha-M. wurde während Phase 1 stark von seiner Kontrolle der subordinaten Männchen beansprucht. Sein Bemühen galt insbesondere dem Abschirmen des Alpha-W. vor Kontakten mit den übrigen Männchen. Dies gelang allein durch eine hohe Rate gerichteten Imponierens (Fotos 6.5-1 und 6.5-2) und offener Aggression (vorwiegend Jagen) gegenüber konkurrierenden Männchen. Kam es dennoch zu Sexualkontakten, die vom Alpha-M. registriert wurden, interferierte das Alpha-M. für gewöhnlich diese Kontakte. Im Östrus folgte das Alpha-M. seiner Partnerin beinahe ständig und war bemüht, sie nicht aus den Augen zu verlieren. Subordinate Männchen wurden kompromißlos verdrängt.

Beide beobachteten Alpha-W. unterdrückten aktiv sexuelle Kontakte subordinater Weibchen durch gerichtetes Imponieren. Subordinate W. unterwarfen sich dann intensiver als Männchen. Sexuelle Interferenz durch das Alpha-W. ereignete sich jedoch sehr selten (Abb. 6.5-4, 6.5-5). Die Aufmerksamkeit des Alpha-W. richtete sich weniger auf Sexualkontakte mit subordinaten Männchen, sondern eher auf Kontakte zwischen dem Alpha-M. und dem jeweiligen Beta-W..

Auf indirekte Weise störte das Alpha-W. Bab jedoch wesentlich effektiver zahlreiche andere Sexualkontakte: Da ihr das Alpha-M. fast ständig folgte, führte sie es (zufällig oder beabsichtigt) an subordinaten Paaren vorbei, die sexuell interagierten. Oft beendete

Her die dadurch „entdeckten“ Sexualkontakte durch gerichtetes Imponieren oder Jagen. Da auf diese Art allein das Alpha-M. interferierte, empfingen die Weibchen keine Aggressionen.



Foto 6.5-1: Das Alpha-M. imponiert und droht gerichtet gegen das Beta-M., welches Kontakt mit dem Alpha-W. aufgenommen hatte (Östrus, Dezember 1995).



Foto 6.5-2: Das Alpha-M. (im Vordergrund mit fast senkrecht nach oben gestelltem Schwanz) interferiert gegen einen sexuellen Kontakt zwischen Beta-M. und Beta-W. (Dezember 1995).

Polyandrische Paarungen mit der Alpha-Fähe, wie an Afrikanischen Wildhunden (GIRMAN & WAYNE 1997; CREEL & CREEL 2002) und Äthiopischen Wölfen (GOTELLI et al. 1994) beobachtet, konnten im Rothundrudel nicht beobachtet werden. Striktes Hüteverhalten gegenüber der Fähe und Aggressivität gegen andere Rüden verhinderten im Rothundrudel Paarungen mit subordinaten Männchen. Subordinate Rüden wurden während des Östrus nicht nur durch offene Aggression wie Jagen und Beißen von der Fähe ferngehalten, sondern der Alpha-Rüde brachte die Fähe oft aktiv aus diesen Zonen heraus (z.B. durch Rempeln).

Gesteigerte Aufmerksamkeit und anhaltende sexuelle Interferenzen des Alpha-M. (weniger des Alpha-W.) verhinderten prinzipiell die Entstehung einer Paarbindung und oft auch die Begattungen zwischen den subordinaten Tieren. Nie wurde jedoch geschlechtsübergreifend dominiert. *Intersexuelle* Aggressionen, wie Rempeln, Zü-Boden-Drücken oder Schwanzbisse führte ausschließlich der Alpha-Rüde gegen seine Partnerin aus. Diese Aggressionen waren Bestandteil des stark ausgeprägten

Hüteverhaltens während des Östrus.

Alle Kontakte zwischen Subordinaten zu entdecken und zu stören war ohnehin physisch unmöglich. Dennoch wurde das Bestreben deutlich, jede andere sexuelle Beziehung zu stören und zu unterbinden. Kontakte zwischen subordinaten Rudelmitgliedern kontrollierten die Alpha-Tiere weniger konsequent als Kontakte des Alpha-Partners mit Subordinaten. So führte die zwischen 2001/02 und 2003/04 gestiegene Kontaktzahl des Alpha-W. (Abb. 6.5-4, 6.5-5) zu einer adäquaten Zunahme der Interferenzen durch das Alpha-M..

Das Alpha-M. Her störte 2003/04 lediglich 23,5 % der Helfer-Helfer-Kontakte aber 77,8 % der Kontakte von Helfern mit dem Alpha-Weibchen.

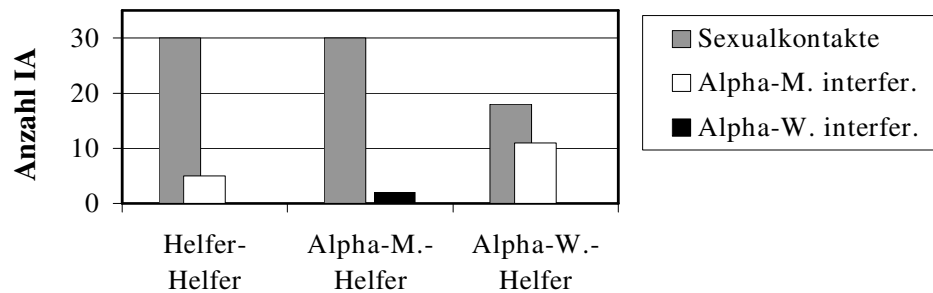


Abb. 6.5-4: Darstellung der registrierten Sexualkontakte von adulten Helfern (graue Säulen) und der anteiligen Interferenzen durch Alpha-Tiere. Paarungsphase 2001/02.

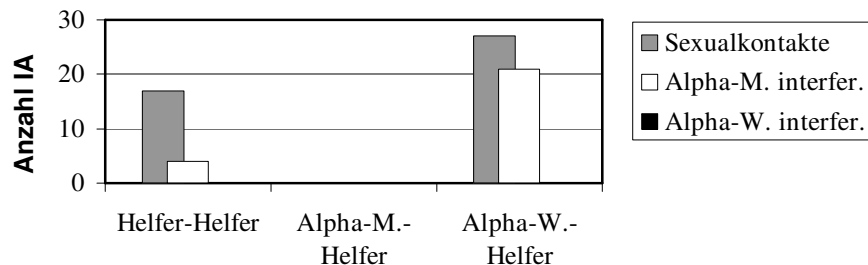


Abb. 6.5-5: Darstellung der registrierten Sexualkontakte von adulten Helfern (graue Säulen) und der anteiligen Interferenzen durch Alpha-Tiere (gemusterte Säulen). Paarungsphase 2003/04.

Für die beobachteten Alpha-M. des untersuchten Rudels traf zu, daß sie ausschließlich mit Hilfe von sozialem Druck (verjagen aus dem Rudelkern, sexuelle Interferenz) versuchten, die Reproduktion subordinater Rudelmitglieder zu unterbinden. Mit hoher Sicherheit war diese Strategie erfolgreich, wenn sie die Monopolisierung des Zugangs zum Alpha-W. zum Ziel hatte. Nie konnte beobachtet werden, daß eines der Alpha-M. die Alpha-Fähe während ihres Östrus so lange unbeobachtet ließ, daß ein subordinates Männchen die Möglichkeit zur Annäherung und Kopulation gehabt hätte. Weniger klar zeigte sich der Erfolg sexueller Interferenz der Alpha-M. gegenüber subordinaten Paaren. Seit 2000/01 befanden sich neben dem Alpha-W. ein oder mehrere adulte Weibchen im Rudel, die potentiell zur Reproduktion in der Lage waren. Beobachtete Kopulationen und Geburten können als Gradmesser des Erfolges und der

Intensität sexueller Interferenz herangezogen werden. Dabei zeigte sich im Verlauf von vier Jahren kein einheitliches Bild. Das Alpha-Paar verhinderte nicht in jedem Jahr rezeptive Verpaarungen subordinater Rudelmitglieder.

Während der Paarungsphasen 2000/01 bis 2003/04 wurden mehrere Kopulationen zwischen subordinaten Tieren beobachtet, wobei auch polyandrische Paarungen auftraten. Kopulationen zwischen Subordinaten vollzogen sich heimlich, ohne vorangegangenes Hüten. Entdeckten die Alpha-Tiere eine vollzogene Kopulation zwischen Helfern, war eine Trennung aufgrund des Hängens ohnehin nur gewaltsam möglich. In diesem Stadium blieben Interferenzen aus oder waren nur schwach ausgeprägt (gerichtetes Imponieren, Intention zu Verfolgung). Es kam folglich zu Trächtigkeiten und Geburten bei subordinaten W., die auf sexuelle Kontakte mit subordinaten M. zurückzuführen waren trotz deren sozialer Suppression durch das Alpha-Männchen. Die Aufzucht dieser Jungen verhinderte jedoch letztendlich das Alpha-Weibchen.

6.5.5 Infantizid

In Kap. 6.5.4 konnte gezeigt werden, wie das Alpha-M. Paarbeziehungen unterdrückt und zum Zeitpunkt des weiblichen Östrus sozialen Druck auf subordinate Männchen ausübt. *Weibliche* Reproduktions-Suppression ist in dieser Phase des Reproduktionszyklus dagegen nur schwach ausgeprägt. Die folgenden Beobachtungsergebnisse zeigen, daß das Alpha-W. effektive Reproduktions-Suppression bis zum Geburtszeitpunkt ihrer Konkurrentinnen aufschiebt.

In den Jahren 2001 und 2002 fanden neben der Geburt des Alpha-W. noch weitere Geburten subordinater W. statt. Zeitpunkt und Ort der Geburten waren an der Aufmerksamkeit anderer Rudelmitglieder gegenüber der Wurfhöhle erkennbar. Schließlich zeigte der reduzierte Bauchumfang an, daß eine Geburt stattgefunden hatte.

Das Alpha-W. versuchte stets, die Geburten der subordinaten Weibchen zu kontrollieren und Zugang zu deren Welpen zu erlangen. Der folgende Bericht gibt die Ereignisse der betreffenden Jahre von der ersten Geburt der Saison bis zum Abklingen des Konkurrenzverhaltens zwischen den Weibchen wieder:

April 2001:

Die erste Geburt der Saison begann am Abend des 13. April bei Wan (23 Monate alt, Beta-W.). Am nächsten Morgen wurden Reste angefressener Welpen im Gehege verstreut vorgefunden, die zu wenigstens drei Tieren gehörten. Kein Welpen hatte überlebt. Das Alpha-W. wurde durch diesen Wurf erstmals mit Welpen eines anderen Weibchens konfrontiert. Das Rudel verhielt sich unruhig und aggressiver als gewöhnlich. Wan zeigte auffallendes submissives Verhalten, besonders dann, wenn sich das Alpha-W. in ihrer Nähe aufhielt.

Sechs Tage später, am 19. April, gebaren zuerst Emi (ebenfalls 23 Monate alt) und wenige Stunden später das Alpha-W. Bab (vierter Wurf) ihre Jungen. Emi suchte eine der beiden künstlichen Wurfhöhlen des Außengeheges auf und brachte dort ihre Jungen zur Welt. Später zwang Bab unter Kreischwinseln Emi dazu, die Wurfhöhle und ihre Welpen zu verlassen. Bab gebär daraufhin ihre Jungen in die gleiche Wurfhöhle und besaß nun die Kontrolle über beide Würfe. Es konnte nicht beobachtet werden, daß Emi

versuchte, zu Bab einzudringen und ihre Welpen zurückzuholen. Am nächsten Tag gestattete Bab Emi den Zugang zu den Welpen.

Wan versuchte mehrmals in die Wurfhöhle einzudringen, was ihr aber nicht gelang. Sie wurde von Bab und Emi immer wieder verjagt. Da Emi außerhalb der Aufzucht-Phase von Wan sozial unterdrückt wurde, kann angenommen werden, daß Wans Versuche, in die Wurfhöhle zu gelangen, wahrscheinlich dem Ziel dienten, die Jungen von Emi zu kidnappen.

Als am 25. April von Zoomitarbeitern *alle* Welpen aus dem Rudel entfernt wurden, befanden sich 13 Junge in der Wurfhöhle.

April 2002:

Wieder gebar Wan als erstes Weibchen am 18. April. Die Geburt begann am Morgen. Wan vermied es, eine Wurfhöhle aufzusuchen und hielt sich während der Geburt im Haus auf, wo zwei Wurfboxen standen. Bab verfolgte Wan mit wenigen Unterbrechungen und störte die Geburt auch während der Austreibungsphasen. Noch während der Geburt konnte ein verletztes, vermutlich totes Jungtier im Innenbereich gesehen werden. Davon abgesehen verlief die Geburt, soweit das beobachtet und nach den Welpengeräuschen beurteilt werden konnte, normal.

Während des Geburtsverlaufes wechselte Wan in eine Wurfhöhle des Außengeheges. Das Alpha-W. Bab versuchte nun unter submissivem Kreischwinseln in diese Wurfhöhle einzudringen. Mit lautem Kreischen, submissiver und aggressiv-defensiver Gestik verwehrte Wan dem Alpha-W. den Zutritt. Die Alpha-Fähe versuchte im Laufe des 18. April immer wieder, an die Jungen von Wan heranzukommen. Ab dem 19. April ließen ihre Zudringlichkeiten nach und wurden seltener. Wan gelang es zunächst, ihre Wurfhöhle zu verteidigen. Daß es Bab irgendwann gelungen wäre, zu den Welpen vorzudringen, konnte nicht beobachtet werden.

Sieben Tage nach Wan, am 25. April, gebar Emi ihre Jungen. Die Geburt fand in der Wurfhöhle bei Wan statt. Auseinandersetzungen waren nicht zu beobachten.

Am darauf folgenden Tag (26. April) hielt sich das Alpha-M. sehr häufig neben dieser Wurfhöhle auf und verschwand winselnd darin. Die beiden Mütter Wan und Emi hielten sich außerhalb der Wurfhöhle im Rudel auf.

Dem Alpha-W. Bab war es ganz offensichtlich (außerhalb der Beobachtungszeit) gelungen, beide subordinaten Weibchen von ihren Jungen zu trennen und die Wurfhöhle für ihre eigene Geburt in Besitz zu nehmen.

Vom 26. bis 29. April liefen die subordinaten Mütter immer wieder mit Welpen im Maul durchs Gehege. Keine von ihnen verteidigte einen festen Platz für die Aufzucht, was möglicherweise darauf zurückzuführen war, daß ihre Welpen keine Lebenszeichen mehr von sich gaben. Es wurden in diesen Tagen mehrere Reste angefressener Welpen gefunden, ohne daß Rückschlüsse auf deren Anzahl gezogen werden konnten.

Nach dieser Phase der Welpentötung tolerierte das Alpha-W. beide subordinaten W. in ihrer Wurfhöhle bei den verbliebenen (vermutlich ihren eigenen) Welpen. Es gab keine Versuche mehr, Welpen zu entführen. Als am 9. Juni der Nachwuchs vacciniert wurde, befanden sich sechs gut genährte Welpen in der Wurfhöhle. Von den vorangegangenen Ereignissen ausgehend, handelte es sich hierbei um die Welpen des Alpha-Weibchens.

In beiden Jahren begann *dann* ein Umschwung der Beziehungen zwischen den Weibchen, wenn das Alpha-W. die Jungen der subordinaten Mütter beseitigt hatte.

Welche IA diese Verhaltensänderung einleiteten bzw. hervorriefen, blieb unklar. Offensichtlich wurde das Verhalten nicht länger von dem Ziel angetrieben, die Jungen einer Konkurrentin zu beseitigen oder die eigenen Jungen vor den anderen zu schützen. Jetzt übten allein die Jungen des Alpha-W. ihre starke Anziehungskraft auf die zur Welpenpflege eingestimmten subordinaten W. aus.

Solange die subordinaten W. noch versuchten, ihre oder fremde Welpen in Besitz zu nehmen, verhielt sich das Alpha-W. ihnen gegenüber intolerant. Als Beobachter konnte man sich des Eindrucks nicht erwehren, daß sich diese Stimmung auf das gesamte Rudel übertrug und, daß andere Rudelmitglieder keine Bereitschaft zeigten, in dieser Situation die Welpen der subordinaten Mütter zu pflegen. Das Verhalten aller Rudelmitglieder gegenüber den Welpen orientierte sich an der Alpha-Fähe.

6.5.6 Zusammenfassung

- (1) Die Rate intrasexueller Aggressionen erreichte bei beiden Geschlechtern ihren Höhepunkt während der Paarungsphase. Zeitgleich nehmen soziopositive IA zwischen den Alpha-Tieren und Werbeverhalten zwischen den Geschlechtern zu.
- (2) Etabliert das Alpha-Paar eine feste Paarbindung, reproduziert sich das jeweilige Alpha-M. monogam mit dem Alpha-Weibchen. Eine gut abgestimmte und starke Paarbindung bedurfte beim Männchen Her einer Phase der sozialen Entwicklung. Es verhielt sich nach dem Wechsel in die Alpha-Position zunächst weiterhin polygam.
- (3) Das Alpha-W. ist für alle ranghohen M. am attraktivsten und toleriert im Östrus die Annäherung subordinater Rüden. Das Alpha-M. monopolisiert jedoch den Zugang zum östrischen Alpha-W. erfolgreich, so daß polyandrische Paarungen bzw. multiple Vaterschaften ausschließlich für subordinate Weibchen zu erwarten sind.
- (4) Die vorhandene Dominanzhierarchie erlaubt es dem Alpha-Paar sein Reproduktionsmonopol durchzusetzen. Dabei kommen geschlechtsspezifische Strategien intrasexuell zum Einsatz, die in verschiedene Stadien des Reproduktionszyklus effektiv eingreifen.
- (5) Das Alpha-M. übt ganzjährig mehr oder minder starken sozialen Druck auf subordinate M. aus. Darin liegt zugleich der Schwerpunkt seiner Reproduktions-Suppression mit dem Ziel Paarbeziehungen und Kopulationen zu unterbinden. Es lassen sich dabei zwei Muster der Suppression durch das Alpha-M. erkennen. Erstens: Konsequentes Hüten unter Einsatz milder und offener Aggression verhindert erfolgreich, daß das Alpha-W. von anderen Männchen begattet wird. Zweitens: Sexuelle Kontakte zwischen Subordinaten werden durch gerichtetes Imponieren oder offene Aggression mit hoher Frequenz unterbrochen (sexuelle Interferenz).
- (6) Entdeckt das Alpha-Paar vollzogene Kopulationen zwischen Subordinaten, reagiert es lediglich mit schwacher Interferenz.
- (7) Das Alpha-W. interferiert bei sexuellen Kontakten subordinater Weibchen eher selten. Es greift erst zum Zeitpunkt der Geburt und unmittelbar danach effektiv in die Reproduktion der subordinaten W. ein. Es entführt und/oder verletzt die Welpen dieser W.. Offene Aggression konnte dabei nie beobachtet werden.
- (8) Das Alpha-W. tötet die Welpen des subordinaten W. nicht, wenn dessen Welpen nur wenige Stunden älter als ihre eigenen waren (*joint litter*).

6.6 Diskussion

6.6.1 Monogamie und geschlechtsspezifische Partnerpräferenzen

Grauwölfe, Äthiopische Wölfe, Koyoten, Schabrackenschakale, AWH und andere Caniden zeigen eine ausgeprägte Partner-Präferenz (*mate preference*), die sich in monogamer Paarbindung äußert. Promiskuität tritt somit eher selten auf (FOX 1971, 1975, FEDDERSEN-PETERSEN 1994, SILLERO-ZUBIRI et al. 1996, CREEL & CREEL 2002).

Die hier vorgelegten Ergebnisse sprechen dafür, daß unter Rothunden ebenfalls monogame Paarbindung existiert. Ausschließlich das dominante Paar zog im Dresdener Rudel erfolgreich Junge auf. Das Alpha-Paar ist bestrebt, alle Ressourcen der Reproduktion zu monopolisieren und sexuelle Beziehungen subordinater Gruppenmitglieder direkt zu unterbinden.

Eine wechselseitige Partner-Präferenz zwischen den dominanten Tieren des Dresdener Rudels drückte sich im typischen Paarbindungsverhalten und im monogamen Sexualverhalten aus (Kap. 6.5.2). Unter den beobachteten dominanten Rothundpaaren führten individuelle soziale Erfahrungen und Beziehungen im Rudel zu einer mehr oder weniger gut entwickelten Abstimmung im Verhalten der Paarpartner. Ebenso beeinflussten die Toleranz des Alpha-M. und die soziale Stärke anderer Männchen die Paarbeziehung. Aber auch Sympathien, die quantitativ nicht erfaßbar waren, mögen hier eine Rolle gespielt haben.

Gering entwickeltes Paarbindungsverhalten und schwach ausgeprägte Partnerpräferenz des Alpha-M. korrelierten mit Promiskuität und dem Bestreben, alle Weibchen des Rudels sexuell zu monopolisieren. Existierte jedoch eine feste Paarbindung des Alpha-Paares, reproduzierte sich auch das jeweilige Alpha-M. monogam, ausschließlich mit seiner Partnerin. Die Fähigkeit, Langzeit-Präferenzen für einen bestimmten Partner zu entwickeln, bildet die Basis für eine monogame Paarbindung unter Rothunden. Dauerhafte Präferenzen scheinen an Verhaltensweisen zur Festigung der Paarbindung gekoppelt zu sein und benötigen bei saisonaler Unterbrechung für ihre Festigung u.U. mehrere Jahre Entwicklungszeit wie das Bsp. des Alpha-M. Her zeigt (Kap. 6.5.2).

Auch saisonal benötigt die Stabilität von Paarbeziehungen Entwicklungszeit. So nahmen im Rothundrudel bereits vier Monate vor den ersten rezeptiven Kopulationen affiliative IA zwischen den Alpha-Tieren zu (s. Kap. 6.3).

Auch verpaarte Grauwölfe schlafen bereits zwei Monate vor Östrusbeginn signifikant näher nebeneinander als nach der Paarungszeit (PACKARD 2003). Der männliche Partner folgt der Partnerin dichter als andere Rudelmitglieder. Verhaltensweisen, die *verpaarte* Grauwölfe häufiger als *unverpaarte* zeigen (gemeinsames Urin-Markieren, gegenseitige Schnauzen-Körper-Kontakte, Genital-Inspektion, verspieltes Umeinanderlaufen, PACKARD 2003), decken sich weitgehend mit den am Dresdener Rothund-Rudel beobachteten.

Die Alpha-Tiere des Rothund-Rudels erhielten zwar die meiste sexuelle Aufmerksamkeit, dennoch existiert ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den Geschlechtern in der Verteilung dieser aktiven Sexualkontakte auf die Alpha-Tiere: Während die beiden bzw. drei ranghöchsten Männchen in den untersuchten Paarungsphasen *unabhängig* von der Ausprägung der Paarbindung zwischen den Alpha-Partnern sexuell am Alpha-W. interessiert waren, zeigten die subordinaten Weibchen

nach Etablierung einer intensiven Paarbeziehung der Alpha-Tiere keine aktiven Sexualkontakte in Richtung des Alpha-M. mehr. Die Beobachtungen lassen aber keine klare Aussage darüber zu, ob dies am Desinteresse des Alpha-M. oder am Verhalten des Alpha-W. lag.

In Rudeln Äthiopischer Wölfe werden subordinate Weibchen generell am stärksten vom Alpha-Männchen sexuell angezogen. In einem der untersuchten Rudel kopulierten alle Weibchen nur mit dem dominanten Männchen (SILLERO-ZUBIRI et al. 1996). In Rudeln von Grauwölfen zeigen alle östrischen Weibchen aktives sexuelles Interesse an Männchen (z.B. PACKARD et al. 1985). Die sexuellen Aufforderungen der Weibchen gegenüber den Männchen wurden aber weniger als spontanes Verhalten sondern viel eher als Reaktion auf das männliche *courtship behaviour* interpretiert. Im Umkehrschluß zu dieser Aussage könnte man die ausbleibende Aufforderung der subordinaten Rothund-W. gegenüber dem Alpha-M. als Resultat des fehlenden sexuellen Interesses des Alpha-M. an subordinaten W. interpretieren – möglicherweise ein Resultat der etablierten festen Paarbindung der Alpha-Tiere. Tatsächlich betraf das sexuelle Desinteresse der beobachteten Rothunde beide Seiten:

Stellt man diesem Verhalten das konstante Interesse der subordinaten Rüden am Alpha-W. gegenüber, erscheint das Alpha-W. gegenüber weiteren männlichen Anwärtern vergleichsweise tolerant; und die Möglichkeit multipler Vaterschaften und der Trend zu einer polyandrischen Organisation im Rothund-Rudel zeichnen sich ab. In Rudeln Afrikanischer Wildhunde gelingt es mitunter subordinaten Rüden mit dem rezeptiven Alpha-W. zu kopulieren, was zu multiplen Vaterschaften führen kann (FRAME et al. 1979). Auch philopatrische männliche Rothunde sollten tatsächlich das dominante Weibchen bevorzugen, weil dann die Wahrscheinlichkeit für einen Reproduktionserfolg am größten ist.

6.6.2 Vernachlässigen der Paarbeziehung als Konsequenz kooperativer Aufzucht

Bei monogamen, nicht rudelbildenden Caniden wie Koyote und Schabrackenschakal ist der Paarbund ganzjährig gut erkennbar und festigt sich während der Paarungszeit. So, wie die Stärke der Paarbindung zunimmt, steigt bei diesen Spezies auch der Aggressionspegel des Paares gegenüber fremden Artgenossen an (FOX 1971). Im Gegensatz zu diesen paarweise lebenden Canidenspezies ist beim Grauwolf außerhalb der Paarungssaison Bindungsverhalten zwischen den dominanten Partnern nur sehr schwer feststellbar. Außerhalb der Paarungssaison lösen sich exklusive Paarbindungen auf. Affiliative Beziehungen sind nun stärker rudelorientiert und unterstützen eher die Sozietät als Ganzes (FOX 1971).

Ähnlich wie Grauwölfe verhalten sich die beobachteten dominanten Paare der Rothunde: Paarbindungsverhalten unterliegt einem streng saisonalen Rhythmus und erreicht mit dem östrischen Verhalten der Alpha-Fähe einen Höhepunkt. Exklusiv ausgerichtetes affiliatives Verhalten zwischen den dominanten Tieren wechselt nach Abschluß der Paarungszeit in soziopositives Verhalten, das wieder alle Rudelmitglieder stärker einbezieht.

Auf Grund der vorliegenden Ergebnisse wird die Auffassung vertreten, daß die *zeitliche* Ausdehnung der Paarbindung ein Produkt der Sozialstruktur der jeweiligen

Spezies ist. Das heißt, daß exklusive Paarbindungen bei kooperativ Junge aufziehenden Caniden auf das dominante Paar und auf die Paarungs-Saison beschränkt bleiben sollten. Feste Paarbeziehungen außerhalb der Paarungszeit, wie sie bei paarweise lebenden Caniden-Spezies (z.B. Schabrackenschakal) bekannt sind, dienen vermutlich weniger der Partnerverteidigung bzw. Partnermonopolisierung, sondern viel eher dem Anspruch auf Unterstützung durch den Partner beim gemeinsamen Verteidigen von Ressourcen. Das offenbare Paarbindeverhalten stärkt die Kooperation. Beides (gemeinsame Verteidigung und Aufzucht) beschränkt sich bei paarweise lebenden Canidenspezies auf das reproduzierende Paar.

Kooperative Aktionen eines größeren Sozialverbandes erfordern zusätzliche Beziehungsinvestition – über die monogame Paarbindung hinaus. Exklusive affiliative Bindungen könnten jedoch auf die Ressourcenverteidigung, die bei Rudelbildenden Caniden eine Aufgabe des gesamten Sozialverbandes ist, hemmend wirken. Die soziale Stabilität des Rudels sollte im Anschluß an die Paarungssaison jedoch im Vordergrund stehen. Die sozialen Aktivitäten des Alpha-Paares richten sich deshalb im Anschluß an die Paarungszeit nicht mehr auf die Festigung und Demonstration ihres Paarbündnisses, sondern vielmehr auf das Beziehungsnetz des gesamten Rudels.

Trotz der Fähigkeit, stabile, über Jahre anhaltende soziale Bindungen aufzubauen, scheinen Rothunde in der Lage zu sein, ihre individuellen Beziehungen im Rudel flexibel den Erfordernissen der jeweiligen Reproduktionsphase anzupassen. Unter diesem Aspekt kann der Grad der Ausprägung des Paarbindeverhaltens im Jahresverlauf als Funktion der Durchsetzung des Reproduktionsmonopols *und* der kooperativen Aufzucht angesehen werden.

6.6.3 Hohe weibliche Investition

Bei kooperativ aufziehenden Spezies bleibt die Reproduktion im Sozialverband gewöhnlich auf ein einziges Elternpaar beschränkt. Die übrigen Gruppenmitglieder liefern einen zusätzlichen Beitrag zu Pflege und Schutz des Nachwuchses (EWER 1973, EMLÉN 1981, 1982, s. Kap. 5.2). Das Konzept von MOEHLMAN (1989) geht davon aus, daß die Konkurrenz der Weibchen um diese väterliche *und* alloparentale Investition mit außergewöhnlich kopfstarken Wurfen zu begründen ist.

Bei Rothunden produziert der mütterliche Organismus bis zur Geburt ein Welpengewicht von 12-18 % des ursprünglichen eigenen Körpergewichts (relatives Geburtsgewicht 0,12-0,18; s. Ergebnisse Kap. 6.2.3). Nur wenige, ebenfalls kooperativ Junge aufziehende Carnivoren übertreffen diese Relation. Weibliche Zwergmangusten (*Helogale parvula*), deren Sozialsystem sich gleichfalls durch ein monogames Zuchtpaar und Helfersystem auszeichnet, erreichen ein relatives Wurfgewicht von 0,19-0,23 (CREEL 1996).

Korrespondierend zu einem niedrigen relativen Geburtsgewicht (s. Tab. 6.6-1) stellt weder für Schabrackenschakal noch für Grauwolf die Aufzucht der Jungen ohne alloparentale Hilfe eine außergewöhnliche Situation dar (MOEHLMAN & HOFER 2001, MECH & BOITANI 2003).

Temporär auftretende Nahrungsschwemme führte bei einigen gewöhnlich paarweise lebenden Caniden-Spezies (z.B. Rotfuchs: MACDONALD 2001, Eisfuchs: HEPTNER & NAUMOV 1974) zu einer hohen intraspezifischen Flexibilität der Wurfgröße, so daß

unter Umständen hohe relative Wurfgewichte erreicht werden. Periodisch schwindende und wiederkehrende Beuteabundanz (z.B. Lemminge), erlaubte die Selektion auf große Würfe, *ohne* daß alloparentale Hilfe benötigt wurde (z.B. PEDERSEN 1959, MOEHLMAN & HOFER 1997).

Spezies	mittlere weibliche Körpermasse	mittlere Geburtmasse	Wurfstärke	relative Wurfmasse
AWH (Lycaon pictus)	22 kg (Creel & Creel 2002)	340 g (300-380 g) (Dekker 1968; van Heerden & Kuhn 1985 zit. in Hayssen 1993)	7-13 (Frame et al. 1979; Creel & Creel 2002)	0,11 – 0,20
Grauwolf (Canis lupus)	33 kg (Bibikow 1988)	400 g (300-500 g) (Kreeger 2003)	5-8 (Heptner & Naumov 1974)	0,06 - 0,10
Koyote (Canis latrans)	13 kg (Sheldon 1990, Grady 1994)	225 g (200-250 g) (Gier 1975)	5-7 (Bekoff & Wells 1982; Grady 1994)	0,09 – 0,12
Äthiopischer Wolf (Canis simensis)	13 kg (Sillero & Macdonald 1997)	(260 g ?)	3-6 (Sillero et al. 1996)	(0,06-0,12)
Schabrackenschakal (Canis mesomelas)	9 kg (Kingdon 1977)	159 g (Bekoff et al. 1981, zit. in Hayssen et al. 1993))	4-7 (Kingdon 1977)	0,07 – 0,12
Rothund (Cuon alpinus)	13,8 kg (Davidar 1975; Soznowski 1967)	260 (200-350 g) (Soznowski 1967; Schilo et al. 1994)	6-9 (Davidar 1975, eig. Beob. Ludwig)	0,12 – 0,18
Mähnenwolf (Chrysocyon brachyurus)	23 kg (Dietz 1984)	380 (330-430 g) (Matern 1993)	2-5 (Dietz 1984)	0,03 – 0,08
Waldhund (Speothos venaticus)	7 kg (Driüwa 1982)	160 (130-190 g) (Jantschke 1973)	5-7 (Driüwa 1982)	0,11 - 0,16
Bengalfuchs (Vulpes bengalensis)	2,1 kg (Roberts 1977; Acharyjo & Misra 1976)	58 (52-65 g) (Acharyjo & Misra 1976)	3-4 (Roberts 1977; Acharyjo & Misra 1976)	0,08-0,11
Fischkatze (Prionailurus viverrinus)	9 kg (Ludwig unveröff.)	140 (110-170 g) (Ludwig 2000)	1-3 (Ludwig 2000)	0,02 – 0,05

Tab. 6.6-1: Vergleich der Relation von mütterlicher Körpermasse zu Wurfmasse zwischen verschiedenen monogamen Caniden-Spezies und einem solitär aufziehenden Carnivoren, der Fischkatze.

Beute-Abundanz und Kosten des Beuteerwerbes scheinen einen wesentlichen Einfluß auf die Evolution von Wurfgröße und sozialer Organisation auszuüben, was an zwei solitären Kleinsäuger-Jägern, Äthiopischem Wolf und Mähnenwolf, offenkundig wird.

Obwohl wesentlich schwerer als der Äthiopische Wolf, lebt der Mähnenwolf solitär und nicht in Rudeln. Das Sozialsystem des Äthiopischen Wolfes ist dagegen durch kooperative Aufzucht und Reproduktions-Suppression gekennzeichnet (SILLERO-ZUBIRI et al. 1996). Neben der Aussicht auf lohnende Dispersion scheinen Energieaufwand und -gewinn beim Nahrungserwerb die wesentliche evolutive Kraft für das Entstehen der verschiedenen Systeme gewesen zu sein (MOEHLMAN & HOFER 1997). Äthiopische Wölfe sind nicht auf vegetarische Kost wie der Mähnenwolf angewiesen. Ihre Beute (Riesenmaulwurfssratten) ist reichlich vorhanden und mit niedrigem Energieaufwand zu jagen. Mähnenwölfe haben dagegen in ihrem Habitat bessere Chancen zur Etablierung eines eigenen Revieres.

Der Vergleich mit einem solitär Junge aufziehenden Feliden (s. Tab 6.6-1, Fischkatze), macht deutlich, daß Caniden in Relation zu anderen Carnivoren generell schwerere Würfe austragen. Das daraus folgende hohe präpartale und postpartale Investment in die Jungen steht in enger Beziehung zum monogamen Paarungssystem der Caniden und zur väterlichen Investition in die Aufzucht. Ein erfolgreich aufziehendes Weibchen des AWH benötigt jedoch mehr Unterstützung, als der Vater der Jungen allein zu geben vermag (CREEL & CREEL 2002). Die Anzahl der Welpen und deren Entwicklungsgrad erfordern vielmehr zusätzliche Hilfe bei der Aufzucht. Für Caniden mit den höchsten relativen Wurfgewichten (Waldhund, Rothund, AWH) ist die Jungenaufzucht ohne Helfer, allein durch das Elternpaar, ungewöhnlich oder mit hoher Jungtiermortalität verbunden (DRÜWA 1982, JOHNSINGH 1982, CREEL & CREEL 2002).

6.6.4 Bedeutung alloparentaler Hilfe

Nachkommen kooperativ Junge aufziehender Carnivoren verschieben ihre Dispersion oder bleiben ein Leben lang im Natalrudel (z.B. Zwergmangusten: CREEL 1996; Grauwolf: MECH & BOITANI 2003). Sozioökologische Modelle betrachten die Entscheidung zwischen Dispersion oder Philopatrie als eine Reaktion auf die aktuellen Chancen zur Reproduktion bzw. zum Gewinn an Gesamtfitness (VEHRENCAMP 1983; MOEHLMAN 1989, CREEL 1996; LUCAS et al. 1997). Der Mehraufwand des Rudels für den philopatrischen Nachwuchs sollte sich andererseits in irgend einer Form für das Elternpaar auszahlen. Daher ist zu vermuten, daß die Toleranz der Eltern gegenüber diesen potentiellen Wettbewerbern um Reproduktion und Ressourcen im zusätzlichen Fitnessgewinn begründet liegt, den die Philopatrie der Nachkommen mit sich bringt (cf. Modell von VEHRENCAMP 1983; MOEHLMAN & HOFER 1997, 2001). Die Anwesenheit von Helfern in Caniden-Rudeln sollte deshalb den elterlichen Aufzuchterfolg erhöhen, den Aufwand für die Brutpflege durch Substitution reduzieren und/oder einen zusätzlichen Beitrag zur Sicherung von Ressourcen leisten.

Subordinate Rudelmitglieder des Dresdener Rudels unterstützten das Elternpaar während der Aufzucht mit meßbaren Beiträgen, denen auch alloparentale Brutpflege zuzurechnen ist (s. Ergebnisse Kap. 6.4). Je nach Blickwinkel schlossen die Bewachung des Baus und der Jungen durch Helfer entweder einen Zeitgewinn für die Eltern ein oder verhinderten, daß die Welpen des Rothundrudels unbewacht blieben, wenn die Eltern nicht anwesend waren. Die verbesserten Möglichkeiten, mit Unterstützung der Helfer das Revier und seine Ressourcen inklusive Bau zu schützen, gelten als bedeutende Faktoren für das Überleben der Jungen (z.B. BEKOFF & WELLS 1982).

Ranghohe oder erfahrene Rudelmitglieder investierten weniger Zeit in das direkte Betreuen der Jungen. Sie bewachten und verteidigten vielmehr die Peripherie. Dies könnte darauf zurückgeführt werden, daß sie stärker als andere mit sozialen Kontrollaufgaben (z.B. Kontrolle des Aufenthaltsortes und des Verhaltens anderer Rudelmitglieder) und Reviersicherung (Wache, Verteidigung) beschäftigt sind. Gleichwohl sollte das Alpha-Männchen (Vater) einen höheren Beitrag als andere an der Brutpflege leisten, um seinen Aufzuchterfolg zu sichern.

Die beobachteten Väter (Alpha-M.) waren tatsächlich aktiver im Futterzutragen als andere adulte Männchen und bewachten den Bau (resp. Welpen) in den ersten Tagen der Aufzucht *ohne* die Unterstützung von Helfern. Im weiteren Verlauf der Aufzucht konnte jedoch für das Alpha-M. kein Schwerpunkt seiner Aktivitäten mehr festgestellt werden. Es war vielmehr überall aktiv, ohne einen Bereich zu lange aus den Augen zu verlieren.

Die höchsten Kosten, bezogen auf den energetischen *output*, hat ein reproduzierendes Weibchen während der Laktation zu tragen, wenngleich die Milchproduktion in Prozent des Körpergewichts bei Arten gleicher Körpergröße oft beträchtliche Unterschiede aufweist. Der tägliche Energieausstoß für Milch ist bei carnivoren Arten höher als bei herbivoren. Auf dem Höhepunkt der Laktation liegt der Energieverbrauch beim 2,5 bis 5-fachen des Wertes von nichtreproduktiven Weibchen (CLUTTON-BROCK 1991).

Ab fünfter Lebenswoche beginnen die Welpen des Rothundrudels regurgitierte Nahrung aufzunehmen. Die Phase des Säugens durch die Mutter hält jedoch noch weit über die zehnte Woche hinaus an. Alle Rudelmitglieder mit Ausnahme der Mutterfähe versorgen die Welpen mit fester Nahrung. Vermutlich regurgitiert ein laktierendes Weibchen erst dann, wenn es gezwungen ist, seine Jungen allein zu versorgen. Nichtreproduktive subordinate Weibchen des beobachteten Rudels waren dagegen beim Versorgen der Welpen mit Nahrung besonders aktiv. Offensichtlich hat die physiologische Situation eines laktierenden Rothund-Weibchens (s. Kap. 6.6.3) Einfluß auf ihre Bereitschaft Nahrung zu teilen. Der Ausfall dieses parentalen Verhaltens kann als Hinweis auf den eigenen hohen Energiebedarf während der Laktation und den Anspruch auf Kooperation bei der Aufzucht betrachtet werden. Die Mutterfähe selbst ist von der Versorgung durch andere Rudelmitglieder abhängig, weil sie 6-9 Welpen zu säugen hat. Selbst bei Nahrungsüberschuß wäre es daher für ein laktierendes Weibchen kooperativ aufziehender Caniden energetisch sinnvoll, Reserven zu behalten.

Eine optimale Energiebilanz der laktierenden Mutter trägt bei Rothunden dazu bei, ein rasches Wachstum der Welpen sicherzustellen und die Zeit des Aufenthaltes in einem „*resource patch*“ (sensu VENKATARAMAN et al. 1995) zu begrenzen. Der Helferbeitrag zum Versorgen von Mutter und Welpen mit Nahrung kann auch in diesem Sinne als unterstützend angesehen werden.

Mütter von Caniden sind generell auf Unterstützung angewiesen (zumindest parental), um ihr Reproduktionspotential vollständig auszuschöpfen. Diesem Bedürfnis trägt ihre obligatorische Monogamie Rechnung (MOEHLMAN 1989). Zwar vermögen einige Füchse ihre Jungen unter Umständen solitär aufzuziehen (z.B. *Vulpes macrotis*: O'NEAL 1987, *Vulpes vulpes*: ZABEL & TAGGART 1989 zit. in MOEHLMAN & HOFER 1997), doch schon mittelgroße Caniden verlieren ihren Wurf, wenn der Partner verschwindet (*Canis mesomelas*: MOEHLMAN 1989). Andererseits beobachteten BOYD & JIMENEZ (1994, zit. in MOEHLMAN & HOFER 1997), wie eine alleinstehende Grauwölfin mehrmals erfolgreich Junge in einem Habitat mit günstigsten Nahrungsvoraussetzungen aufzog. Diese Fähigkeit sollte nicht nur als ein Hinweis zum Einfluß von

Nahrungsressourcen auf das Reproduktionssystem, sondern auch auf die enorme Flexibilität des Grauwolfes gesehen werden. Das – im Vergleich mit anderen großen Caniden – niedrige relative Wurfgewicht (s. Tab. 6.6-1) kann als weiterer Hinweis auf die Flexibilität dieses Generalisten unter den großen Caniden betrachtet werden.

Obwohl einige Daten positive Trends bei der Welpenaufzucht aufzeigen, was die Bedeutung von Helfern am Bau angeht (z.B. BEKOFF & WELLS 1982), ist es schwierig, den Beitrag der Helfer zum Überleben der Jungen genau zu beziffern (MOEHLMAN & HOFER 1997). Bislang liegen nur sehr wenige Freilanduntersuchungen, die Auskunft über Kosten und Nutzen alloparentalen Verhaltens bei Caniden liefern, vor (z.B. BEKOFF & WELLS 1982, MOEHLMAN & HOFER 2001), und nur wenige Untersuchungen zeigen eine positive Korrelation zwischen der Anzahl der Helfer am Bau und den Überlebenschancen der Welpen. Während für *Lycaon* signifikante Korrelationen gefunden wurden (CREEL & CREEL 2002), konnte für Koyoten (BEKOFF & WELLS 1982), Rotfüchse (MACDONALD 1983) oder Grauwölfe (HARRINGTON et al. 1983, zit. in WASER 1996) kein signifikanter Einfluß der Anwesenheit von Helfern auf den Zustand und die Überlebensrate von Welpen nachgewiesen werden. Vielmehr hängt es hier von ökologischen Faktoren ab, etwa der Art und Weise wie die Fortpflanzungseinheit strukturiert ist und wieviele Junge überleben. Dennoch belegen zahlreiche Beobachtungen den Nutzen des männlichen Partners oder der Helfer für den Aufzuchterfolg (z.B. GARROTT & EBERHARDT 1982 für Eisfuchs, MOEHLMAN & HOFER 2001 für Goldschakal).

BEKOFF & WELLS (1982) konstatierten, daß die Rudelbildung bei Koyoten keinen signifikant positiven Einfluß auf die Fitness des Elternpaares ausübt. Der Vorteil der Philopatrie liegt bei einer Spezies wie dem Koyoten mit fakultativ kooperativer Jungenaufzucht deshalb eher auf der Seite des philopatrischen Nachwuchses. Die potentiellen Helfer ziehen Nutzen aus vorhandenen Ressourcen und der Chance, das Territorium und ein Elterntier als Reproduktionspartner übernehmen zu können.

Um Eindringlinge aus dem Territorium erfolgreich fernzuhalten sind jedoch diejenigen Revierinhaber bei Koyoten erfolgreicher, die aus mehr als nur einem Paarverbund bestehen. Darüber hinaus zeigte sich eine positive Korrelation zwischen der Anzahl der Adulten am Bau und dem Überleben der Jungen (BEKOFF & WELLS 1982). Helfer erhöhen also zumindest die physische Stärke einer Reproduktionseinheit und machen sie konkurrenzfähig gegen Eindringlinge (intraspezifische Konkurrenz). Die Rudelbildung bei Koyoten scheint darüberhinaus eher der Nahrungsverteidigung als deren Erwerb zu dienen. Im Winter anfallende Wapiti-Kadaver können von Rudeln erfolgreich gegen rudelfremde Konkurrenten verteidigt werden.

Stärkere Auswirkungen als die Hirsch-Kadaver bei Koyoten kann Beute-Abundanz bei Grauwölfen haben. Unter solchen Bedingungen waren Rudel- und Wurfgröße (inkl. überlebende Junge) positiv korreliert, und zwischen den aktuellen Nahrungsressourcen und dem Grad der Unterstützung durch Helfer wurde eine dynamische Beziehung vermutet (HARRINGTON et al. 1983, zit. in WASER 1996).

Darüber hinaus unterstreichen Untersuchungen an Schabracken- und Goldschakalen die positive Korrelation alloparentaler Hilfe mit der Überlebensrate der Jungtiere (MOEHLMAN & HOFER 2001).

Die vorliegende Studie zum Dresdener Rothundrudel konnte den Einfluß ökologischer Faktoren (z.B. Beutetyp oder Feinddruck) auf die Abwesenheit bzw. Anwesenheit potentieller Helfer nicht untersuchen. Jedoch wurde Helferverhalten, das

sich bei im Freiland untersuchten Canidenspezies positiv auf die Aufzucht auswirkte, nachgewiesen: Alloparentale Hilfe und kooperatives Verhalten unterstützen die These eines kooperativen Sozialsystems beim Rothund und werden nicht als Gehege-Artefakte eingeschätzt; vielmehr scheint es sich um speziestypische Verhaltensmerkmale des Rothundes zu handeln. Es wird deshalb vermutet, daß alloparentale Unterstützung auch bei *Cuon alpinus* positive Auswirkungen auf die Überlebensrate von Jungtieren hat.

6.6.5 Saisonalität parentalen und alloparentalen Verhaltens

Alloparentales Verhalten wird bei Caniden durch typische endokrine Parameter unterstützt, die bei Weibchen an den annualen Reproduktionszyklus gebunden sind, aber auch bei Männchen saisonal verlaufen. So führt beispielsweise der Anstieg der Progesteronkonzentration nach dem LH-Peak bei der Fähe zur Duldung des Rüden. Mit einem Anstieg des Hypophysenhormons Prolaktin, welches Milchproduktion und Brutpflegeverhalten stimuliert, wächst die Attraktivität der Welpen (z.B. KREEGER 2003). Mit der Abnahme der Progesteronkonzentration während des Metöstrus steigt die Sekretion des Prolaktins und erreicht um den Geburtszeitpunkt (bzw. mit dem Erreichen der Basiskonzentration des Progesterons bei nongraviden W.) seinen Gipfel und kann das Pflegeverhalten unterstützen (Grauwolf: z.B. KREEGER 2003, Haushund: z.B. ALLEN & ENGLAND 1996). Mit einem Anstieg der Prolaktinproduktion wird auch das Verhalten nongravidier Rothundweibchen im Metöstrus (Kap. 6.2.2), das auf Pseudogravidität hinweist und eine mentale und physiologische Bereitschaft zur Welpenpflege anzeigt, physiologisch erklärbar. Unklar bleibt jedoch, ob auch männliche Rothunde, die, ähnlich weiblichen Helfern an der Brutpflege teilnehmen, endokrin auf das Brutpflegeverhalten vorbereitet werden.

Halten wir fest: Die vorliegenden Ergebnisse zeigen deutlich, daß weibliche *und* männliche Helfer aus eigenem Antrieb ganz entscheidend für Schutz, Pflege und Fütterung der Welpen sorgen. Es ist bekannt, daß Prolaktin seine stimulierende Wirkung auf das Brutpflegeverhalten auch im männlichen Organismus entfalten kann (KREEGER 2003). Untersuchungen an männlichen Haushunden (JÖCHLE 1995), Grauwölfen (KREEGER 2003), Eisfüchsen (MONDAIN-MONVAL et al. 1985, zit. in JÖCHLE 1995) und Rotfüchsen (MAUREL et al. 1984) belegen, daß die Prolaktin-Produktion einem circannualen Rhythmus unterworfen ist, der sich mit dem der graviden und laktierenden Weibchen deckt und, daß sich die Prolaktinwerte von Weibchen und Männchen ähneln. Ab zweiter Trächtigkeitshälfte steigt der Prolaktinspiegel an, erreicht um den Geburtszeitpunkt sein Maximum, das etwa zwei Wochen anhält und fällt im Verlauf des Sommers wieder auf seinen Basalwert ab (Grauwolf: KREEGER et al. 1991, zit. in KREEGER 2003).

Interessant für die kooperative Welpenpflege bei Caniden ist die Tatsache, daß sich die Zeit der maximalen endogenen Prolaktinproduktion mit der Periode höchster Abhängigkeit der Mutter vom Rudel und ihrer stärksten Bindung an den Bau deckt (s. Kap. 6.4.2). Gruppenkohäsion und Kooperation sind in dieser Zeit für das Überleben der Welpen bedeutsam. KREEGER (2003) geht davon aus, daß der circannuale Prolaktinrhythmus bei Grauwölfen alle Rudelmitglieder zur Brutpflege stimuliert und somit zum Überleben der Welpen beiträgt.

Möglicherweise unterliegen bereits Jährlinge diesem Zyklus. Das würde den starken Antrieb erklären, mit dem die jüngsten Mitglieder des Rothund-Rudels Mutter und Welpen versorgen (s. Kap. 6.4.1). Ferner könnte dieser endogene Faktor die Unterbrechung der Rankämpfe zwischen den Jährlingen um den Geburtszeitpunkt und während der Aufzucht begründen, andererseits aber auch das Aufflammen der Auseinandersetzungen im Rudel ab Ende Juli, wenn die Prolaktinwerte sinken, verständlich machen.

Generell entspräche die an männlichen und weiblichen Grauwölfen gemessene Prolaktinkurve, auf das beobachtete Rothund-Rudel transponiert, dem zu erwartenden Verhalten hinsichtlich auf Brutpflege und Kohäsion: Bereits Tage vor der Geburt setzt eine erhöhte Wachsamkeit aller Rudelmitglieder ein, die während der Aufzucht anhält (s. Kap. 6.4.4). Sämtliche Rudelmitglieder sind bereit, die laktierende Fähe und ihre Welpen zu versorgen, wozu Schutz, Körperpflege und Regurgitieren von Nahrung gehören. Kurz vor der Geburt fällt der Pegel aggressiver IA auf ein Jahresminimum und bleibt mehrere Wochen auf diesem minimalen Pegel (s. Kap. 5.4.1 und Abb. 6.5.1). Erst zwischen Juli und Februar (wenn die Prolaktinwerte der Wölfe sinken und ihren jährlichen Tiefstwert erreichen) befindet sich auch das Rothundrudel wieder in einer Phase mit hohen sozialen Spannungen.

Die Tatsache, daß die Qualität der sozialen Beziehungen deutlich davon abhängt, ob Welpen vorhanden sind oder nicht, zeigt jedoch, daß der Einfluß endokriner Zyklen im Jahresverlauf auf die Ausprägung affiliativen Verhaltens nur bedingt wirksam sein kann (s. Kap. 5.7.5).

6.6.6 Sexuelle Interferenz

Grundlegende Voraussetzung für das Funktionieren des Helfersystems in kooperativ aufziehenden Sozialgemeinschaften ist der Reproduktionsausfall der subordinaten Rudelmitglieder zugunsten des Alpha-Paares. Wettbewerb um limitierte Ressourcen während der Aufzucht führt zu Infantizid an den Jungen subordinater Weibchen oder zu Jungen-Sterblichkeit durch Mangel an Nahrung (z.B. SILLERO-ZUBIRI et al. 1996 für Äthiopischer Wolf, CORBETT 1988 für Dingo, CREEL & CREEL 2002 für AWH).

An 16 Caniden-Spezies wurden Fälle reproduktiver Suppression gegenüber adulten Gruppenmitgliedern beobachtet (Übersicht in MOEHLMAN & HOFER 1997). Dabei offenbarte sich den Autoren ein Trend, wonach mit steigender Körpermasse der Weibchen, größeren Würfen und Wurfgewichten die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Reproduktions-Suppression zunimmt. Reproduktions-Suppression bei Caniden scheint sich in jenen Populationen als Strategie durchgesetzt zu haben, in denen besonders hohe Investitionskosten pro Wurf anfallen und die Ressourcen für eine erfolgreiche Aufzucht aller Gruppenmitglieder nicht ausreichen.

Tatsächlich sind Aufzuchterfolge von Helfern unter Carnivoren sehr gering (z.B. O'RIAIN 2000 für *Suricata suricatta*; CREEL & CREEL 2002 für AWH). Untersuchungen an Dingos (CORBETT 1988), Grauwölfen (PACKARD et. al 1985), Äthiopischen Wölfen (SILLERO-ZUBIRI et al. 1996), AWH (CREEL & CREEL 2002), Erdmännchen (*Suricata suricatta*) (O'RIAIN 2000) und Zwergmangusten (CREEL 1996) belegen, daß es sich nicht um einen Verzicht sondern um einen zwangsläufigen Ausfall der Reproduktion bei Helfern durch sexuelle Interferenz (Reproduktions-Suppression) handelt.

Die Ergebnisse (s. Kap. 6.5.4 und 6.5.5) zur reproduktiven Suppression von Helfern des untersuchten Rothund-Rudels können als Indiz für eine Strategie des züchtenden Alpha-Paares zur Gewinnung von Ressourcen und zur Maximierung ihrer Fitness angesehen werden. Die Ergebnisse unterstützen die Vermutung JOHNSINGHS (1982), daß es auch bei Rothunden Mechanismen geben sollte, die verhindern, daß mehrere Weibchen eines Rudels zeitgleich eigene Junge aufziehen. Als Basis für die erfolgreiche Monopolisierung der Reproduktion durch Suppression der Helfer kommt offensichtlich nur die Existenz einer klaren Dominanzhierarchie mit einem unangefochten dominanten Paar im Rudel in Betracht.

Für den Rothund konnte in dieser Studie erstmals gezeigt werden, wie in einem sozial stabilen Rudel das dominante Paar die Fortpflanzung monopolisiert und wie die dabei verfolgten Verhaltensmuster der beiden Geschlechter beträchtlich voneinander abweichen (s. Kap. 6.5.4 und 6.5.5). Die Beobachtungen am Dresdener Rudel zum agonistischen Verhalten während der Paarungsphase und um den Geburtszeitpunkt belegen deutlich das Ziel des Alpha-Paares, sein Fortpflanzungsmonopol zu sichern.

Es gab keine Hinweise anzunehmen, daß der Sexualzyklus subordinater Weibchen durch sozialen Druck supprimiert war. Die Reproduktion subordinater Weibchen konnte demnach nur durch direkte Interferenz bei Paarungsversuchen oder durch Infantizid verhindert werden.

Dem Alpha-Männchen gelang es, mit hoher Aggressionsrate den Zugang zum Alpha-W. für sich zu monopolisieren sowie bis zu 23 % der sexuellen Kontakte subordinater Männchen mit anderen Weibchen zu stören und zu unterbinden. Die Reproduktions-Suppression dieser Phase des Reproduktionszyklus scheint allein vom dominanten M. auszugehen. Der dadurch ausgeübte soziale Druck schließt erfolgreiche Kopulationen zwischen subordinaten Männchen und Weibchen jedoch nicht vollständig aus.

Sexuelle Interferenz des Alpha-W. ereignet sich so selten, daß sie ohne Bedeutung für die Reproduktions-Suppression subordinater Weibchen bleibt. Oft war es allerdings das Alpha-W., das erst die Aufmerksamkeit des Alpha-M. auf Kontakte zwischen Subordinaten gelenkt hatte. Tatsächlich aber verfolgt das dominante Weibchen eine vom Männchen abweichende Strategie der Reproduktions-Suppression: Selbst wenn es subordinaten Weibchen gelingt zu konzipieren, ist es ihnen unmöglich, ihre Jungen in Gegenwart der Alpha-Fähe aufzuziehen. Sie nutzt ihren sozialen Status, um subordinate W. bei der Geburt und der Versorgung ihrer Jungen zu stören oder um deren Welpen zu rauben und zu töten, nicht aber, um wirksam eine Konzeption zu verhindern.

Sexuelle Interferenz dient offensichtlich als weit verbreiteter Mechanismus dem Ausschluß subordinater Gruppenmitglieder von der Paarung. Kooperativ Junge aufziehende Caniden vermitteln dabei den Eindruck, daß *geschlechtsspezifische* Differenzen diejenigen zwischen den *Spezies* übertreffen: Über Afrikanische Wildhunde des *Selous-Reserve* Tanzania berichten CREEL & CREEL (2002), daß Weibchen, im Gegensatz zu den Männchen, kaum um einen Sexualpartner kämpfen. Darüber hinaus gibt es weitere Ähnlichkeiten mit den Dresdener Rothunden: Beide Tiere des dominanten Paares sind zwar signifikant aggressiver als subordinate Rudelmitglieder, aber nur das Alpha-Männchen übt starken sozialen Druck gegenüber subordinaten M. (mit Bißverletzungen) aus. Dagegen nimmt offene Aggression zwischen Weibchen in der Paarungszeit nicht zu. Das Alpha-W. toleriert weitgehend Kontakte des Alpha-M. mit subordinaten Weibchen. Dennoch ist die Kopulationsrate der subordinaten

Weibchen stärker als die der Männchen supprimiert. Wie im beobachteten Rothund-Rudel, hängt bei AWH der Reproduktionserfolg letztendlich von der Fähigkeit ab, den Zugang zum Alpha-W. zu monopolisieren. Zum einen liegt dies daran, daß nicht alle Weibchen während der Paarungszeit ovulieren (obwohl sie östrisch sind), zum anderen werden die Welpen subordinater Weibchen i.d.R. getötet oder vom Alpha-W. gekidnappt.

Desgleichen fanden sich bei Grauwölfen geschlechtsspezifische Strategien im intrasexuellen Wettbewerb (DERIX et al. 1993), obwohl sich Reproduktions-Suppression bei beiden Geschlechtern während der Paarungszeit hauptsächlich in aggressiver Interferenz ausdrückt. Beim Unterdrücken von Geschlechtsgenossen geht das Alpha-Weibchen in Wolfsrudeln entschlossener vor als das Männchen. Ungehemmtes Zubeißen findet unter Fähen fast doppelt so häufig wie zwischen Rüden statt (ZIMEN 1976). Physiologisch bleiben die subordinaten Weibchen zwar in der Lage zu reproduzieren, es kommt aber nur selten zu erfolgreichen Kopulationen (PACKARD et al. 1985). Andere Gehege-Beobachtungen bestätigen das strikte Vorgehen von Alpha-Wölfinnen (DERIX et al. 1993): Die dominanten Weibchen unterdrücken generell sexuelle Kontakte zu Männchen. Dominante Rüden zeigen zwar während der Paarungszeit intensivere und häufigere Aggression, diese bleiben jedoch kontextbezogen auf diejenigen Männchen gerichtet, die sexuell mit dem bevorzugten Weibchen des dominanten Wolfes interagieren (Übereinstimmung mit dem Verhalten dominanter Rothund-M.). Außerhalb der Paarungszeit sinkt der intrasexuelle Aggressionspegel der Männchen, während er bei dominanten Weibchen hoch bleibt. Beide Geschlechter verhindern Kopulationen Subordinater durch Interferenz, jedoch unterdrücken die Alpha-W. andere Weibchen auch außerhalb der Paarungszeit und sind generell intolerant gegen alle subordinaten Weibchen des Rudels. Sie konsolidierten anhaltend ihre dominante Position durch Imponierverhalten (DERIX et al. 1993). Die generelle Intoleranz und Unfreundlichkeit der Alpha-W. in Wolfsrudeln kann zu Emigrationen subordinater Weibchen führen (DERIX et al. 1993). Damit unterscheiden sich die Verhaltensmuster dominanter Wolfs-Fähen auffallend von der Reproduktions-Suppression der beobachteten Rothunde und von AWH.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zur Reproduktions-Suppression stimmen mit den Befunden von CORBETT (1988) an Dingos (*Canis familiaris dingo*) weitgehend überein: Das dominante Männchen eines Gehege-Rudels vereitelte alle Paarungsversuche subordinater Männchen mit dem Alpha-W. und interferierte bei Kontakten zu anderen Weibchen. Dagegen interferierte das dominante Weibchen selten bei Sexualkontakten, obwohl der Sexualzyklus subordinater Weibchen während der Paarungszeit intakt blieb. Regelmäßig brachten auch subordinate Weibchen Junge zur Welt. Im Gegensatz zum Grauwolf lag der Schwerpunkt der weiblichen Suppression nicht in aggressiver Interferenz sondern im Infantizid. (CORBETT 1988). Das dominante W. des beobachteten Dingo-Rudels tötete ohne Ausnahme alle Welpen subordinater Weibchen.

Zwergmangusten (*Helogale parvula*) leben in Gruppen mit einem monogamen Zuchtpaar und ziehen ihre Jungen ebenfalls kooperativ auf. Da bei *Helogale* die Östrogenausschüttung und damit die Ovulation kopulationsinduziert stattfinden, bleiben subordinate W. aufgrund ihrer niedrigeren Paarungsrate physiologisch suprimiert (CREEL 1996). Folglich attackieren Alpha-W. sexuell aktive W. auch sehr selten. Zwischen den Männchen steigt dagegen die Aggressionsrate während der Paarungszeit dramatisch an, da alle Männchen um das Alpha-W. konkurrieren. Für das dominante

Männchen ist deshalb sexuelle Interferenz die bedeutendste Komponente der Reproduktions-Suppression. Fehlende weibliche Interferenz und extreme Konkurrenz um das Alpha-W. lassen sich deshalb bei *Helogale* (anders als bei Caniden-Weibchen) auf reproduktionsphysiologische Besonderheiten der Weibchen zurückführen (CREEL 1996).

Als gemeinsamer Mechanismus der Reproduktions-Suppression von Männchen monogamer, kooperativ aufziehender Carnivoren-Spezies läßt sich deren kämpferischer Wettbewerb um das dominante Weibchen ausmachen. Ihre Aggressivität basiert auf der Monopolisierung des Zugangs zum dominanten und reproduzierenden Weibchen und bestimmt ihr Verhalten während der Paarungszeit. Subordinate Männchen bleiben fortpflanzungsfähig, was sich in multiplen Vaterschaften innerhalb eines Wurfes oder Rudels niederschlagen kann (durch Tests bestätigt für Äthiopischer Wolf: GOTELLI et al. 1994, Zwergmanguste: KEANE et al. 1994, zit. in CREEL 1996).

Das Verhalten der dominanten Rothund-M. stimmt generell mit der Suppressions-Strategie anderer Caniden-M. überein. Schon *eine* erfolgreiche Kopulation eines anderen Männchens könnte den Reproduktionserfolg verhindern. Erst in zweiter Linie gehen Alpha-M. deshalb gegen sexuelle Beziehungen zwischen Subordinaten vor.

Weibchen hingegen müssen in der Lage sein, Vorsorge für eine langanhaltende Investition in ihren Nachwuchs zu treffen. Im Moment der Geburt und in den ersten Wochen danach sind die Möglichkeiten der sozialen Kontrolle und der Etablierung von Beziehungen für das Weibchen extrem eingeschränkt. Aus diesem Grunde sichert es Ressourcen durch Ausschluß konkurrierender Weibchen von der Reproduktion. Es mobilisiert männliche Unterstützung und kämpft deshalb nicht um einen bestimmten männlichen Partner. Diese Strategie spiegelt sich im Verhalten der Rothund-W. wider und deckt sich zugleich mit dem der Weibchen anderer Caniden-Spezies.

Ein dominantes Weibchen erleidet *höhere* Fitness-Verluste durch zusätzliche fremde Junge im Rudel als ein Männchen durch weitere sich fortpflanzende Männchen (sensu TRIVERS 1972). Weibliche Anstrengungen zur Sicherung der Ressourcen und zur Maximierung der Fitness sollten deshalb effizienter wirksam sein als die der Männchen. Unzureichende Kopulationsfrequenz (Zwergmanguste), intensivste sexuelle Interferenz (Grauwolf) oder Infantizid (Dingo, Äthiopischer Wolf, AWH) können solche Mechanismen sein.

6.6.7 Infantizid als Möglichkeit der Reproduktions-Suppression bei Säugern

Als Infantizid im weiteren Sinne wird jeglicher schließlich letal endender Eingriff von Artgenossen in die elterliche Investition an Nachkommen betrachtet (SOMMER 1985). Nach dieser Definition umfaßt Infantizid bereits Fetusresorption und Abortus aber auch Mißhandlung und Vernachlässigung von Nachwuchs.

Da Reproduktions-Suppression ein typisches Kennzeichen kooperativer Aufzucht bei Carnivoren darstellt (SOLOMON & FRENCH 1997), wurde Infantizid im engeren Sinne (= Schädigung von Infantes mit letalen Folgen) durch Weibchen folgerichtig nur an jenen Spezies dieser Ordnung beobachtet, die in permanenten Sozialverbänden mit nur einem sich regulär reproduzierendem Weibchen leben. Als Funktion intrasexueller Reproduktions-Suppression wird Infantizid bei Carnivoren nur von Weibchen und nur innerhalb des Sozialverbands ausgeübt.

Neben den wenigen Spezies der Carnivoren-Familien *Canidae* (Hunde) und *Herpestidae* (Mungos), für die diese Merkmale zutreffen, liegen Nachweise von Infantizid als Mechanismus der Reproduktions-Suppression nur noch in Form außergewöhnlicher Einzelfälle bei *Callitrichidae* (Krallenaffen) vor (DIGBY 1995, FRENCH 1997). Es ist wenig erstaunlich, daß Infantizid in Verbindung mit Reproduktions-Suppression ein so selten beobachtetes Phänomen darstellt. Schließlich gehört kooperative Aufzucht zu einer der außergewöhnlichsten Fortpflanzungs-Strategien der Säugetiere (z.B. MOEHLMAN 1989) und steht nicht zwangsläufig mit Infantizid in Verbindung. Während Mechanismen der Reproduktions-Suppression auch zwischen weiblichen, kooperativ aufziehenden *Rodentia* (*Muridae*, *Cricetidae*, *Bathyergidae*, *Castoridae*) bekannt sind (s. Übersicht in SOLOMON & GETZ 1997), liegen hier jedoch keine Berichte über Infantizid als Suppressions-Mechanismus innerhalb sozialer Verbände vor.

Mehrere Freilandberichte bestätigen Infantizid in Rudeln Afrikanischer Wildhunde (z.B. FRAME et al. 1979, CREEL & CREEL 2002). Der einzig veröffentlichte Fall erfolgreicher Aufzucht durch ein subordinates Weibchen ereignete sich, als ein Alpha-W. selbst keine Jungen zu versorgen hatte (FRAME et al. 1979). Die Welpen subordinater AWH-Weibchen wachsen aber auch dann erfolgreich heran, wenn die Alpha-Fähe fremde Würfe kidnappt und diese mit ihren Jungen vereint. CREEL & CREEL (2002) berichten, daß diese Jungen von mehreren Weibchen gesäugt wurden. Solche *joint litter* waren bis zu 34 Welpen stark.

In Rudeln des Äthiopischen Wolfes kommt es selten zu einer zweiten Geburt neben dem dominanten Weibchen. Die Aufzucht der Welpen dieser zusätzlichen Würfe verhindert das dominante Weibchen regelmäßig durch Infantizid (SILLERO-ZUBIRI et al. 1996).

Ganz ähnlich wie im beobachteten Rothund-Rudel ereignete sich die zeitliche Reihenfolge der Geburten in einem Gehege-Rudel von Grauwölfen (ALTMANN 1974): Über mehrere Jahre konnte dort beobachtet werden, daß die Beta-Wölfin einige Tage vor der Alpha-Wölfin gebär, ihre Jungen aber nie aufziehen konnte, da die Alpha-Wölfin diese wegschleppte und wie eine Beute vergrub. Ähnlich konsequent ging die dominante Fähe eines Gehegerudels von Dingos vor (CORBETT 1988). Es gibt jedoch auch Berichte über Wolfsrudel, in denen zwei Würfe aufgezogen wurden (z.B. ZIMEN 1978).

Desgleichen reproduziert sich in den Familiengruppen der Weißbüscheläffchen (*Callithrix jacchus*) i.d.R. nur ein einzelnes dominantes Weibchen. In einer von DIGBY (1995) untersuchten Gruppe tötete das dominante Weibchen zwei Tage vor der Geburt ihrer eigenen Jungen den Säugling eines subordinaten Weibchens. Da nichtreproduktive Helfer in Gruppen von Weißbüscheläffchen das Tragen der Jungen übernehmen, führen Geburten bei subordinaten W. zu einer Verknappung dieser Ressource für das dominante Weibchen. DIGBY (1995) interpretiert diesen Infantizid daher als Konkurrenz um Helfer.

Alle oben zitierten Fälle von Infantizid gleichen sich darin, daß die infantizidalen Weibchen – wie in der Dresdener Rothundgruppe – eng verwandt mit den Opfern des Infantizides waren.

6.6.8 Infantizid und das Modell der *resource competition*

Seit Anfang der 70er Jahre setzte sich bei der Interpretation von Infantizid das Konzept des „Reproduktionsvorteils für das Individuum“ gegenüber der vormals als abnorm oder pathologisch geltenden Kindstötung durch (z.B. HRDY 1974). HRDY (1974) diskutierte Infantizid erstmals als selektive Strategie. Infantizid wurde als Funktion des männlichen Wettbewerbes um den Zugang zu reproduktionsfähigen Weibchen beschrieben: Von außen in die reproduzierende Gruppe eindringende Männchen ersetzen residierende Männchen und verletzen (töten) unselbständige Jungtiere. (HRDY 1974 für Hanuman-Langur; BERTRAM 1976 für Löwe/ *Panthera leo*; REICHARD & SOMMER 1997 für Weißhand-Gibbon/ *Hylobates lar*). Hanuman-Languren (*Presbytis entellus*) avancierten damals zu einem Paradebeispiel und zum favorisierten Untersuchungsobjekt (z.B. HRDY 1974, VOGEL 1976). Ein infantizidales Languren-Männchen hatte gegenüber einem nichtinfantizidalen einen Reproduktionsvorteil, da Säuglinge die Mütter während der Laktation am Ovulieren hindern. Kindstötung sollte nach diesem Konzept (*resource competition and exploitation hypothesis*, HRDY 1979, zit. in SOMMER 1985) zu einem früheren rezeptiven Östrus führen und gleichzeitig fremde Nachkommen als Konkurrenten um Ressourcen ausschalten.

Erst später wurde weiblicher Infantizid in Carnivoren-Sozietäten als Resultat des Wettbewerbes um Ressourcen interpretiert (z.B. CORBETT 1988, DIGBY 1995, CREEL 1996).

In drei von vier Fällen verhinderte das Alpha-W im Dresdener Rothund-Rudel die Aufzucht der Jungen subordinater Weibchen. Auseinandersetzungen fanden dabei ausschließlich zwischen der Alpha-Fähe und den subordinaten Weibchen statt. Andere Rudelmitglieder störten die gebärenden oder ihre Junge schützenden Mütter niemals. Von beiden Parteien waren bei diesen Auseinandersetzungen niemals offene Aggressionen beobachtet worden. Die Weibchen – dominant wie subordinat – versuchten ihre Ziele mittels starker submissiver Gestik und Vokalisation durchzusetzen. Es schien, als ob die Alpha-Fähe die subordinaten Mütter weitgehend ignorierte und ihr ganzes Verhalten allein darauf abzielte, in den Besitz der Welpen zu gelangen.

Im April 2001 vereinte das Alpha-W. ihren eigenen Wurf mit dem um wenige Stunden älteren von Emi (s. Ergebnisse Kap. 6.5.5). Vermutlich kann die Synchronität der Geburten als Grund für die Toleranz des Alpha-W. gegenüber den Welpen von Emi angesehen werden. Da Emis Welpen kaum älter waren, stellten sie gegenwärtig für die Welpen des Alpha-W. keine physische Konkurrenz am Gesäuge dar. Es muß hierbei in Betracht gezogen werden, daß beide W. die Welpen säugten, also zunächst genügend Zitzen und Milch zur Verfügung standen. Möglicherweise wäre die kommunale Aufzucht bei entsprechender Nahrungs-Versorgung des Rudels weiterhin friedlich verlaufen.

Als im folgenden Jahr das Alpha-W. einen Tag später als Emi ihre Jungen wieder neben denen von Emi gebar, vereinte sie Emis Wurf nicht mit dem ihren, sondern vernichtete die fremden Welpen. Zu Beginn der Welpen-Entwicklung führt bereits ein Tag Altersunterschied zu Konkurrenzvorteilen, aus denen eine wachsende Differenz des Entwicklungstempos folgt und die Jüngeren zunehmend benachteiligt.

Daß es sich beim Infantizid an Welpen subordinater Weibchen nicht lediglich um beobachtete Einzelfälle im Dresdener Rudel handelt, beweisen Berichte über Rothunde

aus anderen Gehegehaltungen. Im Zoo Münster ging im Frühjahr 2004 der Geburt ein Rangwechsel zwischen dominanter Mutter und subordinater Tochter voraus. Die inzwischen sozial überlegene Tochter tötete die Jungen der vormals dominanten Mutter (ADLER 2004, pers. Mitt.). Welche Bedeutung klare dominanzhierarchische Beziehungen für effektive Reproduktions-Suppression bedeutet, zeigte das Verhalten zweier etwa gleich starker Weibchen eines Rothund-Rudels im Howletts Wild-Animal-Park. Beide Fähen brachten in einem Jahr annähernd gleichzeitig ihre Jungen zur Welt und verhinderten anschließend durch wechselseitige Eingriffe die Aufzucht der Würfe (MARX 1995, pers. Mitt.).

Von pathologischem Verhalten abgesehen, spielen sich die funktionalen Erklärungen für Infantizid gemeinhin auf vier Ebenen ab (vgl. z.B. HRDY 1979, DIGBY 1995):

- (1) Ausnutzung als Ressource bzw. Kannibalismus (*exploitation-hypothesis*)
- (2) Konkurrenz um Ressourcen (*resource competition-hypothesis*)
- (3) Sexuelle Selektion
- (4) Elterliche Manipulation (z.B. Beeinflussung der Geschlechter-Proportion)

Alle diese Erklärungen sehen den adaptiven Wert des Infantizid in einer Steigerung der reproduktiven Fitness. Worin könnte die adaptive Signifikanz des Infantizids für weibliche Rothunde liegen?

zu (1) Kannibalismus kommt u.U. als sekundäres Phänomen in Frage, kann jedoch unter den gegebenen Umständen ausreichender Fütterung als ursächlicher Antrieb zum Infantizid ausgeschlossen werden. Nach jedem Infantizid wurden die Reste mehrerer toter Welpen geborgen, einige Welpen waren noch fast vollständig erhalten. Das Anfressen der Welpen und ihre Tötung stehen mit hoher Wahrscheinlichkeit in keinem ursächlichen Zusammenhang.

zu (3) Sexuelle Selektion bezieht sich auf intrasexuelle Konkurrenz um Sexualpartner, beispielsweise zwischen Männchen polygyner Spezies bei der Monopolisierung von Weibchengruppen (z.B. Hanuman-Langur: HRDY 1974, Löwe: BERTRAM 1979). Auch diese Erklärungsebene trifft für den Rothund nicht zu. Konkurrenz um Fortpflanzungspartner findet bei Rothunden saisonal im Winter statt. Keines der konkurrierenden Weibchen erzielte durch den Infantizid einen Vorteil im Wettbewerb um Sexualpartner.

zu (4) Elterliche Manipulation muß ausgeschlossen werden, da erstens nicht die Eltern ihre Jungen töteten und zweitens offensichtlich keines der Jungen überlebt hatte - also auch keine Selektion innerhalb des Wurfs vorlag.

zu (2) Zu bedeutenden Ressourcen für Caniden-Weibchen, die große Würfe zu versorgen haben, gehören Nahrung, sichere Baue und Helfer (MOEHLMAN 1989). AWH sind sogar in einem solchen Ausmaß auf Helfer angewiesen, daß elterliche Paare ohne alloparentale Hilfe nicht in der Lage sind, Junge aufzuziehen (CREEL & CREEL 2002). Freilandbeobachtungen an indischen Rothunden ergaben, daß der Beutebesatz im Streifgebiet eines Rudels einen limitierenden Faktor des Aufzuchterfolges darstellt (VENKATARAMAN et al. 1995) und daß Weibchen, die ihre Jungen außerhalb des Natalrudels ohne Helfer aufziehen, hohe Jungtierverluste hinnehmen müssen (JOHNSINGH 1982). VENKATARAMAN et al. (1995) gehen davon aus, daß viele Abschnitte (*patches*) des Lebensraumes der Rothunde nicht besiedelt werden können, weil dort die Beutetierdichte zu niedrig ist.

Infantizidale Weibchen verhindern nicht nur, daß ihre Jungen die herangetragene und regurgitierte Nahrung mit anderen Jungen teilen müssen, sondern sie sichern sich den gesamten Beitrag der Helfer für ihren eigenen Nachwuchs. Die Unterstützung durch Helfer kann zum entscheidenden Faktor für den reproduktiven Erfolg eines Weibchens werden (z.B. FRAME et al. 1979). Selbstaufziehende Subdominante können keine Helferrfunktion übernehmen und werden zu Konkurrentinnen.

In Rothund-Rudeln nimmt der Pro-Kopf-Beuteanteil ab einer bestimmten Rudelgröße ab, so daß die Rudelgröße von Faktoren des Nahrungserwerbes und der Nahrungsverteilung abhängt (VENKATARAMAN et al. 1995). Damit wird aber auch der Anzahl an Helfern, die eine wichtige Rolle im Schutz und in der Versorgung der Welpen spielen, eine natürliche Grenze gesetzt. Die Beschränkung der Reproduktion im Rudel auf ein einziges, das dominante Weibchen, reduziert daher die Konkurrenz um begrenzte Ressourcen wie Helfer und Nahrung.

Konkurrenz um Ressourcen scheint bei Rothunden in nahrungsreichen Territorien außerhalb der Fortpflanzungsphase durch spezifische Verhaltensmechanismen maskiert zu werden. Erst die Aufzucht mehrerer großer Würfe würde zu Konkurrenz und zur ungleichen Verteilung der Ressourcen unter den Rudelmitgliedern führen.

Ob das reproduktive Suppressionsverhalten weiblicher Rothunde, das hier nur an einem der dominanten Weibchen dokumentiert wurde, verallgemeinert werden darf, muß abgewartet werden. Zur Zeit der Niederschrift liegen weder Freilandbeobachtungen noch Dokumentationen aus Gehegen zur intrasexuellen Konkurrenz reproduktiver Weibchen in Rothund-Rudeln vor. Das wiederholte zielstrebige Vorgehen des Alpha-W. und die Tatsache, daß im Rudel keine Ressourcenknappheit herrschte, läßt allerdings den Schluß zu, daß Infantizid zum natürlichen Verhaltensinventar von Rothund-W. gehört.

Infantizid in Rothundgruppen scheint eine Folge der Aufzucht kopfstarker Würfe bzw. des hohen postpartalen Investments reproduzierender Weibchen zu sein. Ohne Infantizid müßte das Rudel *mehrere*, bis zu zehn Welpen starke Würfe aufziehen. Infantizid reduziert die Investition des Alpha-W. in Paarungskonkurrenz während der Paarungszeit, Infantizid suprimiert wirkungsvoll die Reproduktion von Konkurrenten, führt zu Ressourcengewinn und höheren Überlebenschancen des Nachwuchses eines infantizidalen Weibchens. Aus diesem Gewinn erklärt sich die adaptive Signifikanz des weiblichen Infantizides. Es darf daher vermutet werden, daß er zum festen Bestandteil der weiblichen Reproduktions-Suppression gehört.

Weibliche Verhaltensmechanismen der Reproduktions-Suppression variieren offensichtlich interspezifisch stärker als die der Männchen. Auch die dokumentierte Strategie des dominanten Rothund-W. Bab (zurückhaltende sexuelle Interferenz während des Östrus; Infantizid) deckt sich nur bedingt mit Beobachtungen an anderen kooperativ Junge aufziehenden Wildcaniden, wenngleich mit situationsabhängiger Variabilität gerechnet werden muß. Da die subordinaten Weibchen aller untersuchten Caniden-Spezies auch normale Ovarialfunktionen aufweisen, gibt es ohne vollständige reproduktive Suppression mehr oder weniger häufig Geburten. So tritt Infantizid zweifellos bei *allen* genannten Spezies als ein Teil der Strategie weiblicher Reproduktions-Suppression auf (Zwergmanguste: CREEL 1996, Grauwolf: ALTMANN 1974, Äthiopischer Wolf: SILLERO-ZUBIRI et al. 1996). Die Befunde sollten nicht darüber hinwegtäuschen, daß das Reproduktionsverhalten auch *intraspezifischer* Flexibilität und Variation unterworfen ist.

6.6.9 Infantizid als ESS

TUOMI et al. (1997) wiesen in einer spieltheoretischen Analyse nach, daß sich weiblicher Infantizid als ESS in einer Population durchsetzen kann, wenn das Weibchen die Jungen seines unmittelbaren Konkurrenten tötet und dadurch einen Wettbewerbsvorteil gegenüber nichtinfantizidalen Weibchen erzielt. Einmal in einer Population fixiert, kann Infantizid eine ESS bleiben, selbst wenn infantizidale Weibchen nicht mit einem zusätzlichen Ressourcen-Gewinn belohnt werden. Die wesentliche Erkenntnis dieser Untersuchung besagt, daß die evolutionäre Stabilität weiblichen Infantizides am einfachsten entsteht, wenn Infantizid direkt mit Ressourcen-Gewinn in Verbindung steht, entweder auf dem Weg des Kannibalismus oder einer reduzierten Konkurrenz.

Limitierte Hilfe und Nahrung stellten vermutlich bedeutende Zwänge dar, die zur Evolution spezifischer Mechanismen der Reproduktionskonkurrenz führen konnten. Infantizid in einem Rothund-Rudel ist indirekt mit Ressourcengewinn durch die Verminderung des Wettbewerbes verknüpft. Der Nutzen im Zugang zu Nahrung und im Gewinn von Helfer-Unterstützung (z.B. Schutz, Transport) erlaubt es einem dominanten infantizidalen Weibchen, größere Würfe aufzuziehen als einem nichtinfantizidalen W., welches durch Teilen der Ressourcen mit subordinaten W. Einbußen in seiner Reproduktion erleidet. Wenn infantizidales Verhalten genetisch verankert ist, setzen sich in der Population bald die Nachkommen dieser W. durch. Die höhere Aufzuchttrate (Fitness) infantizidaler Weibchen erklärt die selektiven Vorteile dieses Verhaltens und seine Möglichkeit, sich als ESS durchzusetzen. Daneben *verhindert* die strikte Dominanzhierarchie unter Rothund-W., daß infantizidales Verhalten der Töchter gegenüber ihren dominanten Müttern auftreten und ein negatives *feedback* auslösen könnte.

Gehege- und Freilandbeobachtungen an Grauwölfen (z.B. FEDDERSEN- PETERSEN 1994), Afrikanischen Wildhunden (z.B. FRAME et al. 1979, CREEL & CREEL 2002), Dingos (CORBETT 1988) und Äthiopischen Wölfen (SILLERO-ZUBIRI et al. 1996) bestätigten auch bei diesen Spezies Infantizid durch dominante Weibchen, so daß dieses Verhalten wohl als universeller Mechanismus für das Durchsetzen des Reproduktionsmonopols anzusehen ist.

6.6.10 Alloparentales Säugen

Infantizid an konkurrierenden Jungtieren führt bei kooperativ aufziehenden Carnivoren dazu, daß die geschädigten subordinaten Weibchen das Alpha-Weibchen bei der Aufzucht unterstützen (AWH: FRAME et al. 1979, Dingo: CORBETT 1988, Zwergmanguste: CREEL 1996, Äthiopischer Wolf: SILLERO-ZUBIRI et al. 1996, Surikate: O'RIAN et al. 2000). Aus einer solchen Unterstützung kann sich eine besondere Kostenersparnis für das dominante Weibchen ergeben, wenn die Milch des geschädigten Weibchens den Jungen des dominanten als zusätzliche Nahrungsquelle zugute kommt (= *allosuckling* = *cooperative nursing* = alloparentales Säugen).

Da die Weibchen Emi und Wan nur ein bis vier Tage nach dem Verlust ihrer eigenen Jungen den Wurf des Alpha-W. betreuten, ist davon auszugehen, daß sie noch zur Laktation fähig waren. Wenn die subordinaten Weibchen im Versteck der Welpen

lagen, haben die Welpen zweifellos das Gesäuge der fremden Weibchen aufgesucht und den Milchfluß wieder angeregt. Daß an den Zitzen einer Allomutter gesaugt wurde, ließ sich an verklebten Haaren im Bereich der Milchleiste erkennen, als Emi das Wurfversteck verließ.

Der Nutzen der mütterlichen Laktation für die Entwicklung der Jungen steht außer Frage. Für die Mutter selbst bedeutet Laktation die Periode des höchsten Energiebedarfs bzw. der grundsätzlich größten Belastung (z.B. TRILLMICH 2003). Auch für Helfer handelt es sich deshalb, energetisch betrachtet, bei alloparentaler Laktation um den höchstmöglichen Beitrag der alloparentalen Brutpflege (cf. CLUTTON-BROCK 1991, MACDONALD et al. 2004). Daraus ergeben sich zwei Konsequenzen für seine Selektion: Erstens: Alloparentales Säugen sollte im Sinne des Modells der Gesamteignung eines Individuums (cf. HAMILTON 1964) nur zwischen eng verwandten Tieren stattfinden, und zweitens: alloparentales Säugen stellt möglicherweise für die betroffenen Familien-Gruppen einen evolutionären Vorteil dar. Jedoch unterstützen intraspezifische Vergleiche des Aufzuchterfolges von Caniden-Welpen, die von zwei Weibchen gesäugt wurden, mit solchen, die lediglich von ihrer Mutter gesäugt wurden, die Vorstellung vom Reproduktionsvorteil durch *Allosuckling* bisher in keinem Fall (MACDONALD et al. 2004).

Zwergmangusten hingegen bestätigen die soziobiologische Interpretation. Sogenannte spontane Laktation ist bei subordinaten nichtreproduktiven Zwergmangusten ein häufig zu beobachtendes Ereignis. CREEL (1996) beobachtete, daß besonders eng mit der Mutter verwandte Allomütter (sie sind dann Töchter oder Schwestern der Mutter) häufiger spontan lactieren als weniger nah verwandte. Würfe mit alloparental säugenden Helfern hatten signifikant bessere Überlebensraten als Würfe ohne säugende Helfer.

Aufgrund ihrer endokrinen Synchronität (Pseudogravidität) mit dem züchtenden Weibchen erscheinen subordinate weibliche Rudelmitglieder bei Caniden für alloparentales Säugen prädisponiert. Möglicherweise handelt es sich beim *Allosuckling* um eine adaptive Funktion der Pseudogravidität bei Caniden (MACDONALD et al. 2004). Gleichwohl finden sich in der Literatur nur spärliche Hinweise auf derartiges Verhalten nichtreproduktiver Weibchen.

Hat erst einmal Infantizid stattgefunden, sind die physiologischen Voraussetzungen für alloparentales Säugen noch günstiger als bei nichtgebärenden Weibchen. Jedoch wurde alloparentales Säugen im Anschluß an weiblichen Infantizid bisher für lediglich drei Spezies beschrieben (Zwergmanguste: CREEL 1996, Dingo: CORBETT 1988, Weißbüscheläffchen: DIGBY 1995). Unabhängig von vorangegangenen Infantizid gibt es für Caniden noch weitere Berichte über alloparentales Säugen nichtreproduktiver, subordinater Weibchen: Äthiopischer Wolf (SILLERO-ZUBIRI et al. 1996), Grauwolf (ASA 1997), Rotfuchs (VON SCHANTZ 1981, zit. in MOEHLMAN 1989).

Mit Blick auf die 36 rezenten Caniden-Spezies (MACDONALD & SILLERO-ZUBIRI 2004) ist es erstaunlich, daß nicht mehr Berichte über alloparentales Säugen nichtreproduktiver Weibchen vorliegen. Pseudogravidität als Voraussetzung für alloparentales Säugen wurde bereits für einige Caniden nachgewiesen (z.B. Grauwolf: DERIX et al. 1993, Rotfuchs: MAUREL et al. 1984 zit. in JÖCHLE 1995). Es kann daher erwartet werden, daß alloparentales Säugen viel weiter unter Caniden verbreitet ist, als bisher dokumentiert.

6.6.11 Toleranz reproduktiver Suppression

Warum versuchten die subordinaten Mütter des Dresdener Rothundrudels nicht, ihre Jungen wirksamer zu verteidigen oder diejenigen des Alpha-W. zu töten? Nie konnten im Zusammenhang mit Infantizid offene Aggressionen beobachtet werden.

Zunächst kann davon ausgegangen werden, daß die Kosten, die durch Attacken und Konzentration auf Geburtsvorgänge entstehen, bei subordinaten Weibchen in einem ungünstigen Verhältnis zu dem in Aussicht stehenden Nutzen stehen. Darüber hinaus reduziert Dominanz bei Auseinandersetzungen in der Gruppe ganz allgemein das Verletzungsrisiko, da Subordinate in hierarchisch klar strukturierten Gruppen Auseinandersetzungen mit Dominanten ausweichen. Wenn das Alpha-W. einer hochsozialen Spezies Zugang zur Wurfhöhle oder zu den Jungen fordert, spielen mit hoher Wahrscheinlichkeit auch psychosoziale Komponenten eine nicht zu unterschätzende Rolle bei der Reaktion des subordinaten Weibchens.

Die einfachste und am häufigsten genutzte Alternative für Subordinate, der Reproduktions-Suppression auszuweichen, ist es, die Natalgruppe zu verlassen. Wenn die indirekte Fitness, die ein subordinates Individuum in der Natalgruppe durch Helfen erzielt, kleiner als die zu erwartende Gesamt-Fitness als Abwanderer bleibt, dann sollte der Helfer versuchen, diese Differenz durch direkten Reproduktionserfolg zu überwinden oder emigrieren. Diese Option stand den subordinaten Weibchen des Dresdener Rudels nicht offen. Jedoch zeigt die Verbreitung von Sozialgemeinschaften mit Helfersystem unter großen Caniden-Spezies, daß äußere Drücke vorhanden sein müssen, die eine Dispersion riskant machen, und daß es selektive Vorteile gibt, die den Verbleib im Natalrudel einer Dispersion überlegen machen (z.B. MOEHLMAN & HOFER 2001).

Zwei Formen von Fitness-Gewinn könnten die Toleranz reproduktiver Suppression gegenüber der Dispersion zur vorteilhafteren Strategie werden lassen haben:

Erstens: Wenn Helfer den Reproduktionserfolg verwandter Dominanter erhöhen, gewinnen sie an indirekter Fitness (sensu HAMILTON 1964).

Zweitens: Für ein im Natalrudel verbleibendes Individuum, das Reproduktions-Suppression toleriert, erhöht sich mit steigendem Alter die Wahrscheinlichkeit, im Natalrudel soziale Dominanz zu erreichen und sich dann selbst zu reproduzieren (z.B. Koyote: BEKOFF 1982; Äthiopischer Wolf: Sillero-Zubiri et al. 1996).

Beide Bedingungen erfüllten sich für mehrere Individuen des Dresdener Rudels. Zwischen subordinaten Individuen und Alpha-Tieren bestand ab 1997 immer enge Verwandtschaft (Geschwister-Beziehung, Eltern-Kind-Beziehung). Die nahe Verwandtschaft zwischen Helfern und Elternpaar ist für kooperativ aufziehende Carnivoren-Spezies charakteristisch (z.B. Surikate: O'RIAIN et al. 2000; Grauwolf: MECH & BOITANI 2003) und deckt sich mit zahlreichen Freilandbeobachtungen an Caniden-Spezies (s. Kap. 2.1.2.).

Drei ehemalige Helfer, das Weibchen Bab und die Männchen Her und Fal, erreichten im Natalrudel die Alpha-Position, nachdem das jeweilige Alpha-Tier gestorben war bzw. aus seiner Position gedrängt wurde und reproduzierten sich ab diesem Zeitpunkt erfolgreich. Man kann davon ausgehen, daß Rothund-Rudel im Freiland viel häufiger von solchen Verlusten getroffen werden (s. VENKATARAMAN et al. 1995) als im Gehege. Die Wahrscheinlichkeit, mit zunehmendem Alter direkten Reproduktionserfolg zu erzielen, dürfte deshalb auch für den Rothund zutreffend sein.

Freilandbeobachtungen an anderen Carnivoren-Spezies bestätigen die Möglichkeiten

für Helfer, die soziale Spitzenposition in der Gruppe zu einem späteren Zeitpunkt zu erreichen. Mehrmals konnte in Rudeln Äthiopischer Wölfe beobachtet werden, daß alloparentale Beta-Töchter später die soziale Stellung des Alpha-W. (ihrer Mutter) einnahmen (SILLERO-ZUBIRI et al. 1996). Weitere Beispiele liefern Berichte von BEKOFF & WELLS (1982) für Koyoten, von MECH (1995) für Grauwölfe sowie von CREEL (1996) für Zwergmangusten.

Die Befunde der wenigen Studien, die auf Ansätzen zur Berechnung von Kosten und Nutzen eines Abwanderers (*Dispersers*) oder Nichtabwanderers (*Nondispersers*) beruhen (z.B. CREEL 1996 für Zwergmangusten, MOELMAN & HOFER 2001 für Goldschakal), dokumentieren, daß diejenigen Helfer, welche als Abwanderer ihre Fitness zumindest genauso gut steigern können wie ein Nichtabwanderer, weniger tolerant gegenüber der Reproduktions-Suppression des Alphetieres auftreten. Das Alphetier hat entsprechend mehr soziale Kontrolle bzw. Reproduktions-Suppression aufzuwenden - aber nur soweit, daß keine Dispersion provoziert wird.

Andere Untersuchungen belegen, daß Dispersion nicht generell auf die Aggressivität der Eltern zurückzuführen ist. Die Ursachen der Dispersion von Koyoten-Nachwuchs blieben trotz durchgeführter Langzeit-Untersuchungen (BEKOFF 1995) bisher unklar. BEKOFFs Ergebnisse konnten allerdings nicht die Vorstellung stützen, daß Aggression zwischen den Rudelmitgliedern als Ursache für Dispersion in Frage kommt.

Befunde aus Freilanduntersuchungen stützen die Vorstellung, daß ein Entstehen von Helfersystemen samt der damit verbundenen Konfrontation subordinater Rudelmitglieder mit Reproduktions-Suppression weniger auf einer Selektion auf höheren Jagderfolg beruht, als vielmehr im Druck ökologischer Faktoren auf Emigranten einerseits und im hohen Risiko der Dispersion andererseits zu suchen wären (MOELMAN & HOFER 2001). So wird die Dispersion junger Koyoten von BEKOFF (1995) als extrem risikoreich eingeschätzt. Generell erleiden abwandernde Koyoten eine höhere Mortalität als ihre in der Natalgruppe verbleibenden Geschwister.

Die Befunde der Untersuchung von VENKATARAMAN et al. 1995 im *Mudumalai Wildlife Sanctuary/ Nilgiri Reserve* zeigen ein ähnliches Bild: Der Jagderfolg eines Rothund-Rudels hängt nicht von seiner Kopfstärke ab, auch wenn die kooperative Jagd Vorteile mit sich bringt (Aufspüren der Beutetiere, Wegabschneiden, Niederziehen, Verteidigen der Beute). Für die Rudel, die von einem *Resource-Patch* zum nächsten wandern, sind riesige Streifgebiete nötig. Eine risikoarme Abwanderung der Jährlinge ist nicht möglich, da die Areale jenseits des Natalreviers keine kontinuierliche Fortsetzung der *Resource-Patches* aufweisen oder aber bereits von konkurrierenden Rudeln besetzt sind. Die Kosten und das Risiko, zur eigenen Reproduktion zu gelangen, werden als derart hoch eingeschätzt, daß Jährlinge bevorzugt im Geburtsterritorium/ -rudel bleiben.

Über Reproduktionserfolge von *Dispersern* liegen für Rothunde sehr wenige Beobachtungen vor. Der Bericht von JOHNSINGH (1982) über einen solitär aufziehenden weiblichen *Floater* bezieht sich auf das Streifgebiet des Natalrudels dieses Weibchens. VENKATARAMAN (1998) beobachtete jeweils ein erfolgreiches Paar und eines, welches keines seiner Welpen aufzog. In ihrer indischen Freilandstudie argumentieren VENKATARAMAN et al. (1995), daß aufgrund fehlender optimaler Territorien die Wahrscheinlichkeit, sich erfolgreich fortzupflanzen, für Emigranten sehr gering ist.

In freilebenden Rothundrudeln leben doppelt so viele (oder mehr) männliche wie

weibliche Adulte, was mit einer frühen Dispersion weiblicher Nachkommen aus dem Rudel begründet wird (VENKATARAMAN 1998). Auch Männchen verlassen ihr Natalrudel, jedoch Jahre später als Weibchen und vermutlich seltener als diese. Positionswechsel dominanter bzw. züchtender Männchen ereigneten sich auch hier häufiger (alle 2-4 Jahre) als bei dem jeweils reproduktiven Weibchen des Rudels. Während der fünf bzw. sechs Jahre dauernden Beobachtung der Rudel in Süd-Indien blieben diese Weibchen die einzig reproduktiven des Rudels, ohne daß während dieser gesamten Zeitspanne ein Wechsel stattfand (VENKATARAMAN 1998).

Sich im Natalrudel zu reproduzieren, scheint nach Beobachtungen von VENKATARAMAN (1998) für ein Männchen wahrscheinlicher als für ein Weibchen zu sein, so daß Philopatrie bei Männchen auf Grund von *direktem* Fitnesszuwachs selektiert werden kann.

6.6.12 Infantizid als aufgeschobene Reproduktions-Suppression

Subordinate Rudelmitglieder werden in der Mehrheit der kooperativ aufziehenden Carnivoren-Spezies reproduktiv unterdrückt (CREEL 1996, MOEHLMAN & HOFER 1997). Die Suppressions-Strategie, die ein Alpha-Tier anwendet, sollte sich jedoch danach richten, wie sicher es seiner Elternschaft sein kann. Multiple Vaterschaften sind bei Rothunden nicht nachgewiesen, jedoch auch nicht auszuschließen. So kann für das Alpha-Männchen Infantizid nicht die ultimate Lösung zur Regulierung der Reproduktion subordinater Rudelmitglieder sein. Das Verhalten des Alpha-M. sollte andererseits die Wahrscheinlichkeit widerspiegeln, nicht den maximal möglichen Verwandtschaftsgrad mit den Nachkommen erzielen zu können oder erzielt zu haben.

Die Strategie der beobachteten Alpha-M. bestand folgerichtig in sexueller Intervention während der Paarungssaison. Dies stellt die sicherste Möglichkeit der reproduktiven Suppression dar. Beide Alpha-M. versuchten in Phase 1 (Paarungszeit) mit hohem Aufwand Fremdkontakte des Alpha-W. zu unterbinden, was zur höchsten Aggressionsrate und zu permanentem Hüteverhalten während des Östrus führte.

Der dominanten Rothund-Fähe stehen alle drei Möglichkeiten der reproduktiven Suppression zur Verfügung. Wie festgestellt wurde, scheint physiologische (hormonelle) Suppression in der weiblichen Strategie jedoch keine Rolle zu spielen.

Auch Interferenz durch Verhalten bildet keinen Schwerpunkt der Suppression und trat in wesentlich niedrigerer Rate als bei Männchen auf. Vielmehr scheint das Alpha-W. eine Trächtigkeit subordinater Weibchen in Kauf zu nehmen, um dafür später die Konkurrenz durch *Infantizid* zu beseitigen. Offenbar ist Infantizid die sicherste und für das dominante W. energetisch sinnvollste Strategie, um die für die eigene Aufzucht notwendigen Ressourcen nicht mit den Nachkommen anderer Weibchen teilen zu müssen.

Setzt man die Suppressions-Strategie des Rothund-W. in Beziehung zum Bestreben des Alpha-Paares, Konflikte zu reduzieren und Helfer zu rekrutieren, wird deutlich, daß die weibliche Strategie die Kohäsion des Rudels unterstützt und darüber hinaus dem Rudel einen potentiellen Reproduktions-Vorteil verschafft:

Der Umstand, daß ein Rothund-Rudel nur *einmal* pro Jahr die Jungen *eines* Weibchens aufzieht, kann gewissermaßen zur Fitness-Falle, zum reproduktiven Handicap für die Mitglieder des Rudels werden. Kommen die Jungen dieses einen

Wurfes nicht auf oder trägt das dominante Weibchen keine Jungen aus oder stirbt es während seiner Trächtigkeit, muß das Rudel ein Jahr bis zum nächsten Aufzuchtversuch warten. Toleriert das dominante Weibchen jedoch Kopulationen weiblicher Helfer, besitzt das Rudel einen oder mehrere „Reservewürfe“. Im Falle der Verwandtschaft zwischen dominantem Weibchen und weiblichen Helfern kann eine Reserveträchtigkeit diesen Schwachpunkt des Systems ausgleichen. In Caniden-Gesellschaften liegt zudem die indirekte Fitness für Helfer mitunter höher als bei Spezies mit *kommunaler* Aufzucht, denn Helfer sind in *kooperativ* aufziehenden Caniden-Gemeinschaften meist nicht nur mit einem Elternteil verwandt sondern mit beiden (LUCAS et al. 1997).

Da es sich in der Regel bei den „fremden“ Nachkommen um *Verwandte* der Alpha-Fähe handelt (die Jungen der Schwester oder Tochter) würde ihre Toleranz gegenüber dem Reproduktionserfolg eines weiblichen Helfers zu einer indirekten Zunahme ihrer Fitness führen, gleichgültig, ob die subordinate Mutter allein oder gemeinsam mit ihr die Jungen säugt oder aber ob sie die Jungen kidnappt.

Der Grad der Suppression, den die Alpha-Tiere der Rothunde gegenüber den Helfern ausüben, scheint nicht nur von ihren aktuellen *Möglichkeiten* bestimmt zu werden, sondern ebenso von einer manifesten Strategie, die auf Machtteilung (VEHRENCAMP 1983, CREEL 1996.), d.h., auf echter Toleranz, beruht. Diese Strategie schließt jedoch aufgeschobene reproduktive Suppression ein. Demnach müssen gelegentliche Reproduktionserfolge bzw. -teilerfolge von Helfern nicht zwangsläufig auf überforderte Alphatiere zurückzuführen sein, sondern sie können zur Strategie einer Machtteilung der Alpha-Tiere gehören, um die Helfer zu motivieren und im Rudel zu bleiben.

Weibliche Helfer des Rothund-Rudels unterstützen postpartal als Allomütter die Aufzucht der Alpha-Fähe. Starke Reproduktions-Suppression während der Paarungszeit könnte jedoch die betroffenen Individuen zur Dispersion veranlassen. Die in dieser Studie registrierte hohe Toleranz des Alpha-W. dient möglicherweise dazu, zumindest bei jungen Helfern die Tendenz zur Dispersion zu reduzieren.

Quasi in letzter Minute ergreift das Alpha-W. die Initiative zur Sicherung ihres Reproduktions-Monopols durch Infantizid. Würden daraufhin die weiblichen Helfer emigrieren, erwüchse ihnen daraus in diesem Stadium des Reproduktionszyklus kein Vorteil, da die nächste Paarungssaison erst in acht bis neun Monaten beginnt. Dagegen könnte die Unterstützung als Allomutter einen Gewinn an indirekter Fitness mit sich bringen. In beiden beobachteten Fällen agierten die subordinaten Weibchen, nachdem sie ihre Jungen verloren hatten, als Allomütter.

Die vorliegenden Ergebnisse machen Infantizid als Bestandteil einer weiblichen Strategie in Rothund-Sozietäten plausibel, der nicht allein der Durchsetzung des Reproduktionsmonopols dient, sondern darüberhinaus Rudel-Kohäsion und Reproduktions-Suppression miteinander verbindet: Aufgeschobene Reproduktions-Suppression in Form von Infantizid würde demnach einen Mechanismus beschreiben, der für beide Säulen der Rothund-Sozietät (Kohäsion und Suppression) von hoher funktionaler Signifikanz wäre.

7. SCHLUSSDISKUSSION

7.1 Eine auf kooperative Aufzucht spezialisierte Sozietät

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie sprechen für die eingangs formulierte Hypothese, daß kooperative Aufzucht im Rothund-Rudel durch zwei scheinbar gegenläufige soziale Strategien ermöglicht wird (Reproduktionssuppression und Gruppenkohäsion). Es wurden spezies- und geschlechtsspezifische Mechanismen der Reproduktionsmonopolisierung nachgewiesen, denen spezielle affiliative Verhaltensmuster, die besonders zur Zeit der Aufzucht in Erscheinung treten, gegenüberstehen.

Als eine der wesentlichen Erkenntnisse dieser Studie ist die enge Verbindung zwischen speziellen Mechanismen zur Förderung der Kohäsion und Kooperation auf der einen Seite und der weiblichen Reproduktions-Strategie auf der anderen Seite anzusehen. Die Ergebnisse weisen auf Abhängigkeiten zwischen Verhaltensmechanismen der Rudelkohäsion und Mechanismen der weiblichen Fortpflanzungsstrategie. So wurden spezielle, der Kohäsion dienende Verhaltensmechanismen nachgewiesen, welche gleichzeitig Reproduktions-Suppression und Bindung von Helfern für die Aufzucht ermöglichen.

Das reproduzierende Alpha-Paar versucht mittels geschlechtsspezifischer Strategien die Fortpflanzung des philopatrischen Nachwuchses zu verhindern. Die ultimate Bedeutung einer ranghohen Position, nämlich die Optimierung des Fortpflanzungserfolges, erwies sich als offensichtlich. Darüber hinaus zeigen die Ergebnisse, daß im Rothundrudel Mechanismen wirksam sind, welche die Dominanzhierarchie temporär lockern, Konflikte entschärfen und affiliative Bindungen stärken; Mechanismen also, die ohne sozialen Druck das Reproduktionsmonopol des Alpha-Paares *indirekt* stützen.

Besonders die Alpha-Fähe zeigt sich tolerant gegenüber männlichen Helfern. Ihr Verhalten zeichnet sich durch folgende Merkmale aus, die als Funktion der saisonalen Aufzucht großer Würfe angesehen werden:

- Sie baut soziale Bindungen mit einer hohen Rate soziopositiver Kontakte besonders zu Männchen auf.
- Sie toleriert sexuelle Kontakte durch männliche Helfer.
- Sie löst Konflikte durch aktive Submission anstelle von Aggression.
- Sie vermittelt Bindungsrituale und Versöhnung.
- Fortpflanzungskonkurrenz mit weiteren fortpflanzungswilligen Weibchen findet abgeschwächt zur Paarungszeit, aber konsequent post partum durch Infantizid statt.

Spezielle, die Kohäsion fördernde Mechanismen bilden die Voraussetzung für kooperatives Agieren. Die Stimmung synchronisierende kohäsive Rituale, der Anstieg affiliativen Verhaltens und das Reduzieren agonistischer IA korrespondieren während der Tragzeit und der Aufzucht mit einer zunehmenden Appetenz zu Unterordnung unter die Interessen der Sozialgemeinschaft. Die soziale Investition selbst der dominanten Tiere in soziopositive Beziehungen mit *allen* Rudelmitgliedern während der Aufzucht kontrastiert zur sexualpartner-orientierten Affinität während der Paarungszeit.

Kooperation im Rothundrudel ist durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

- alloparentale Welpenpflege und alloparentaler Welpenschutz
- hohe Appetenz zur Stimmungssynchronisation
- spezielle Rituale der Stimmungssynchronisation (*Meet-Zeremonie* und Begrüßungsritual)
- soziales Nahrungsteilen
- kooperative und koordinierte Verteidigung von Ressourcen
- ausgeprägte individuelle Variabilität sozialer Verhaltensweisen
- Aufgabenteilung, Rollenverhalten

Gewöhnlich zieht das Rudel pro Saison lediglich einen Wurf auf. Die Rothund-Sozietät ist in ihrer Organisation streng auf diese Aufzucht ausgerichtet. Das während verschiedener Reproduktionsphasen untersuchte Sozialverhalten des Rudels unterstützt die These, daß wesentliche Merkmale des Sozialsystems, wie Reproduktions-Suppression, kohäsive Rituale und kooperatives Verhalten, im Dienste der Aufzucht der Jungen stehen und somit einem saisonalen Rhythmus unterworfen sind. Da die Variation zahlreicher die Rudelkohäsion und Kooperation fördernder Merkmale von der Anwesenheit der Welpen abhängt, also saisonal oszilliert, ist es als unwahrscheinlich anzusehen, daß dieses Verhalten als Folge oder in Abhängigkeit von Rudeljagd entstanden sein könnte. Kooperative Jagd scheint deshalb nicht als ultimativer Faktor für die Entstehung von Rothund-Gruppen in Frage zu kommen.

Je zwingender das Leben in Gruppen für eine Spezies ist, desto stärker werden Mechanismen ausgebildet, welche einer Dispersion vorbeugen und die Kohäsion unterstützen (VEHRENCAMP 1983). Für die erfolgreiche Aufzucht der kopfstarken Würfe eines Rothund-Rudels dürften der Schutz der Welpen und der Ressourcen sowie Jagderfolg essentiell sein. Ähnlich wie für den AWH bestätigt (CREEL & CREEL 2002), wächst bei *Cuon* vermutlich bis zu einer variablen Zahl von Helfern die Fitness des Rudels an: Kopfstärkere Rudel können nun trotz Gruppenjagd ein bis zwei Wachposten bei den Welpen zurücklassen. Während der Gruppenjagd wird die Beute effektiver aufgespürt und vor Nahrungskonkurrenten verteidigt als bei solitärer Nahrungssuche (KARANTH & SUNQUIST 1995, 2000; VENKATARAMAN & JOHNSINGH 2004).

Es kann davon ausgegangen werden, daß ohne die Bindung von Helfern an das Natalrudel das erfolgreiche Heranwachsen von bis zu neun Jungen wenig wahrscheinlich wäre und daß ohne effektive Reproduktions-Suppression und strikte Dominanzhierarchie weder die Ressourcen für die Aufzucht noch die Reproduktion selbst zu monopolisieren wären.

7.2 Ursachen der Entstehung von Gruppen bei Caniden

Die Ergebnisse dieser Untersuchung tragen dazu bei, das Bild des Rothundes als eines Caniden mit besonderen Anpassungen an die kooperative Aufzucht zu vervollständigen. Bei der Erklärung kooperativen Verhaltens, stößt man immer wieder auf die Frage nach dem Ursprung von Rudelbildung und Kooperation.

Wenn solche speziestypischen Verhaltensweisen existieren, muß es Vorteile des Zusammenlebens in der Gruppe gegeben haben, welche die Fitness der beteiligten Individuen gegenüber dem alternativen paarweisen Leben bzw. der Dispersion des Nachwuchses vergrößerten.

7.2.1 Ökologische und soziale Faktoren

Die grundsätzlichen Ursachen der sozialen Evolution lassen sich in zwei größere Gruppen sehr unterschiedlicher Phänomene unterteilen: (1) Der Population innewohnende genetische Faktoren und (2) ökologische Faktoren. Demnach ist soziale Evolution als Ausdruck der genetischen Antwort einer Population auf ökologischen Druck innerhalb der Grenzen ihrer phylogenetischen Erbschaft zu verstehen (cf. WILSON 1975, S. 32).

Funktionale Erklärungsansätze verschiedener Autoren, die der Entstehung von Gruppenleben bei Carnivoren nachgingen, fokussierten primär Faktoren der folgenden Kategorien: (1) Feindabwehr (Feinddruck), (2) Nahrungserwerb (Beutetyp), (3) Nahrungsverteilung (heterogen vs. homogen) und (4) Dispersionsrisiko (fehlender Lebensraum) (z.B. WILSON 1975, BERTRAM 1979, EISENBERG 1981, MACDONALD 1983, SILLERO-ZUBIRI et al. 1996). Dabei wird die Vermutung geäußert, daß Verwandtschaftsgruppen dann als Sozietäten evoluierten, wenn sie Vorteile aus der Kooperation gewannen, die sich zwischen verwandten Gruppenmitgliedern reibungsärmer entwickeln konnte.

Die Abwehr von Prädatoren ist typisch für Kleinraubtiere der offenen Habitate (z.B. Zwergmanguste, Zebramanguste, Surikate). Wachsamkeit, Warnlaute und kooperatives Mobbing ermöglichen der Gruppe Feinde abzuwehren oder zu fliehen. Die gemeinsame Suche im Sozialverband nach weit verstreuten Insekten verursacht kaum Nahrungskonkurrenz. Die Nahrungsgründe sind bald wieder aufgefüllt, so daß dem Individuum keine Nachteile daraus entstehen, wenn das Revier mit Verwandten geteilt wird (z.B. RASA 1984, CREEL 1996).

Inwieweit die gemeinsame Suche nach Beute und ihr kooperatives Überwältigen zur Evolution permanenter Sozialverbände bei Carnivoren führten, wird dagegen kontrovers diskutiert (z.B. WYMAN 1967, SCHALLER 1972, BERTRAM 1979, BEKOFF & WELLS 1982, GITTLEMAN 1989, MECH & PETERSON 2003). Zunehmender Jagderfolg, der aus kooperativer Nahrungssuche und Verteidigung herrührte, wurde als mögliche Triebkraft der Evolution sozialer Gruppen bei Carnivoren postuliert (z.B. LAMPRECHT 1978a, b). Auf die Frage, ob Gruppenleben als Konsequenz der Gruppenjagd oder ob kooperative Jagd als eine Anpassung an das Gruppenleben anzusehen ist, gibt es keine einheitliche Antwort. Gleichwohl gilt kooperative Jagd als ein bedeutender Vorteil des Gruppenlebens hinsichtlich des Jagd- und Nahrungsaufnahme-Erfolges (z.B. für Schabracken- und Goldschakal: LAMPRECHT 1978a, für Afrikanischer Wildhund: GORDON et al. 1996, MCCLOUD 1997; für Koyote: BEKOFF & WELLS 1982; für Rothund:

JOHNSINGH 1982, Venkataraman et al. 1995; für Grauwolf: MECH & PETERSON 2003; für Löwe: LAMPRECHT 1978b). Gewöhnlich folgen der kooperativen Jagd die gemeinsame Nahrungsaufnahme und der Aufenthalt des Rudels an der Beute. Große Gruppen sind dann in der Lage, ihre Ressourcen gegen konkurrierende Prädatoren besonders erfolgreich zu verteidigen.

Afrikanische Wildhunde, die in Habitaten mit relativ hoher Hyänendichte (*Crocuta crocuta*) jagen, sind in einem tödlichen Kreislauf gefangen (sog. Allee-Effekt), wenn ihre Rudel nicht stark genug sind, die Beute gegen Tüpfelhyänen zu verteidigen. Der Nachwuchs eines solchen Rudels kann in solchen Fällen nicht ausreichend versorgt werden, so daß die Kopffzahl des Rudels weiter abnimmt (GORDON et al. 1996).

7.2.2 Sozio-ökologische Modelle

Wie ökologische Zwänge Ernährung, Sozialstruktur und Reproduktionsverhalten der verschiedenen Spezies formten, kann bislang nicht hinreichend erklärt werden. Daß der energetische Aufwand der Jungenversorgung sowie Kosten und Nutzen des Beuteerwerbs von ökologischen Faktoren abhängen und wesentlich die Verteilung der Individuen im Habitat und ihr Reproduktionssystem beeinflussen, wurde hingegen erkannt (MACDONALD 1983, MOEHLMAN & HOFER 1997). Vergleichende Arbeiten an Primaten und an Carnivoren haben gezeigt, daß bedeutende Eigenschaften der Sozialstruktur von unterschiedlichen ökologischen Faktoren selektiert und geformt werden (VOGEL 1976, CLUTTON-BROCK & HARVEY 1977, WRANGHAM 1980, MACDONALD 1983, VAN SCHAIK 1983, WRANGHAM et al. 1993).

So wird die Qualität und Verteilung von Nahrungsressourcen als der primäre Faktor angesehen, der die intrasexuelle Konkurrenz der Weibchen beeinflusst (WRANGHAM 1980, VAN SCHAIK 1989, WRANGHAM et al. 1993). Räumlich geklumpete und monopolisierbare Nahrung führt zu Wettbewerb, sozialen Hierarchien und Nepotismus unter den Weibchen. Nahrung wird für deren Reproduktionserfolg als die bedeutendste Ressource betrachtet. Koalitionen zwischen verwandten Weibchen werden vor allem bei Primaten als Funktion der Monopolisierung von Ressourcen erklärt. Wettbewerb und soziale Hierarchien der Männchen richten sich hingegen nach der Monopolisierbarkeit der Weibchen (WRANGHAM 1980, VAN SCHAIK 1989). Nach diesen Modellen würden Nahrungskonkurrenz und Paarungssystem auch bei Caniden in enger Wechselwirkung entstanden sein.

Bei *Canis lupus* und anderen Caniden liegt die Nahrung in großen monopolisierbaren Mengen vor (z.B. Hirschrudel oder Hirschkadaver). Große Beutetiere oder deren Herden, die räumlich konzentriert, aber mitunter schwer auffindbar sind, lassen sich besser zu zweit oder zu mehreren entdecken, überwältigen, verteidigen und effizient ausnutzen. Anders als bei Primaten ist das Ausnutzen derart geklumpeter Ressourcen nur mit kooperativer Unterstützung anderer möglich, was tolerantes Verhalten erfordert (DERIX et al. 1993). Als zweite Besonderheit sozialer Caniden führen DERIX und Mitarbeiter die Bindung des laktierenden Weibchens an den Bau und seine Abhängigkeit von anderen Gruppenmitgliedern an: Anders als bei den meisten Primaten konkurriert ein Caniden-W. nicht nur um Nahrung, sondern zusätzlich um Hilfe bei der Aufzucht, was den Aufbau freundlicher Beziehungen und sozialer Bindungen erfordert.

Große Caniden-W. und ihre kopfstarken Würfe benötigen Unterstützung bei der

Nahrungsversorgung. Andere Weibchen, die möglicherweise selbst Junge aufzuziehen haben, eignen sich nicht als Helfer. So werden vor allem Bindungen zu philopatrischen Männchen aufgebaut, wohingegen Töchter als Konkurrenten um Helfer und Nahrung gelten dürften. Sozialsysteme kooperativ aufziehender Caniden neigen daher zu Weibchen-Emigration und zu Polyandrie.

Weit verstreute Nahrungsressourcen, wie Kleinnager und Beeren, können hingegen von den Weibchen allein genutzt werden. Rotfuchs-W. leben deshalb solitär oder bei Nahrungsüberfluß mit ihren Töchtern zusammen. Die Rüden konkurrieren um den Zugang zu den Weibchen und investieren in die Aufzucht ihrer Jungen (z.B. MACDONALD 1979, ZIMEN 1984 zit. in BAKER & HARRIS 2004, LABHARDT 1996, HARRIS & BAKER 2004).

Von einem Ansatz, der sozialen Nutzen als sekundäres Nebenprodukt günstiger Ressourcen-Verteilung betrachtet, geht die RDH (*Resource Dispersion Hypothesis*, MACDONALD 1983) aus: Wenn das kleinste noch ökonomisch verteidigbare Revier eines Paares weitere Tiere versorgen kann (z.B. mit Nahrung oder Unterschlupf), können sich Gruppen entwickeln. Die Fläche des Reviers wird dabei von der *Verteilung* der Ressourcen und nicht von der Anzahl ihrer Besitzer bestimmt. Fluktuiert beispielsweise die zeitliche und räumliche Dispersion der Nahrungs-Ressourcen, muß eine hohe Anzahl potentieller *Food-Patches* in das Revier eingeschlossen werden, um in jedem Fall ausreichend Nahrung zur effektiven Nutzung zur Verfügung zu haben. Wenn diese Ansammlung an *Food-Patches* mit weiteren Individuen teilbar ist, kann eine Gruppe entstehen. Die *Verteilung* der *Resource-Patches* und ihre *Reichhaltigkeit* an Nahrung beeinflussen die Gruppengröße (MACDONALD et al. 2004).

Die Reproduktionssysteme der in Gruppen lebenden Caniden weisen speziesspezifische Merkmale auf, die viel stärker als bei Primaten von den jeweiligen Reproduktionsstrategien der Geschlechter abhängig sind (z.B. Rekrutierung von Helfern). Ein Sozialsystem mit despotischen Zügen (cf. VAN SCHAIK 1989) läßt sich bei Caniden eher auf die weibliche Reproduktionsstrategie (bzw. auf die Reproduktionsmonopolisierung) zurückführen und nicht primär auf Prädatorendruck und Monopolisierbarkeit der Nahrung wie bei Primaten.

7.2.3 Synthese ökologischer Faktoren mit sozialen Prädispositionen

Vermutlich hatte die Entstehung von Gruppen bei Caniden unmittelbare Auswirkungen auf die Reproduktion und Fitness der Beteiligten, ohne daß es dabei der gemeinsamen Jagd bedurft hätte. Alle Caniden-Mütter sind bei der Aufzucht mehr oder weniger stark von der Unterstützung durch die Väter der Jungen abhängig (KLEIMANN 1968, MOEHLMANN 1989). Diese und andere caniden-typischen Prädispositionen für die Entstehung sozialer Verbände, die an kooperativ aufziehenden Caniden zu extremer Ausprägung gelangten, scheinen eine günstige Voraussetzung zur Entwicklung von Gruppenleben gewesen zu sein. Alle diese Prädispositionen, die als phylogenetisch fixierte Faktoren (sensu WILSON 1975) zu bewerten sind, weisen bereits auf Ansätze von Gruppenleben hin oder lassen sich in Beziehung zu gemeinschaftlicher Aufzucht stellen:

- Neigung zur Unterordnung und Aggressionsmeidung gegenüber älteren Familienmitgliedern (FOX 1972)
- schwach ausgeprägte Nahrungskonkurrenz auf Grund opportunistischer Ernährung (MACDONALD 1995)
- Nahrungstransport (im Magen) und soziales Nahrungsteilen (MOEHLMAN 1989)
- relativ hohe Reproduktionsinvestition der Weibchen (MOEHLMAN 1989)
- paternale Hilfe bei der Aufzucht (MOEHLMAN 1989)
- monogame Bindung (KLEIMAN 1968)
- intraspezifische Flexibilität der Sozialstrukturen (MOEHLMAN & HOFER 1997)
- fakultativ verzögerte Dispersion von Nachkommen (z.B. BEKOFF & WELLS 1982, MOEHLMAN & HOFER 2001, MECH & BOITANI 2003, HARRIS & BAKER 2004)

Ökologische Zwänge, beispielsweise der Mangel an geeigneten Habitaten oder die Verteilung der Nahrungsquellen könnten den Anfang einer Entwicklung zu Philopatrie und alloparentalem Verhalten der Nachkommen gebildet (MOEHLMAN 1989, VENKATARAMAN et al. 1995, LUCAS et al. 1997, MOEHLMAN & HOFER 1997) und koevolutive Prozesse zur Rudelbildung in Gang gesetzt haben. So ist vorstellbar, daß es von der väterlichen Hilfe bei der Aufzucht der Jungen nur ein kleiner Schritt zur Selektion philopatrischen Verhaltens der Nachkommen gewesen sein könnte, wenn hierdurch die Vorteile paternaler Unterstützung ausgeweitet wurden.

An ausgewählten Caniden-Spezies sollen im folgenden soziale Flexibilität und soziale Prädispositionen als Ansätze zum Gruppenleben skizziert werden. Darüber hinaus wird auf der Basis von Freilanduntersuchungen nach Hinweisen gesucht, inwieweit ökologische Faktoren zur Selektion von Gruppenleben beigetragen haben könnten.

Rotfuchs:

Am Rotfuchs, einer opportunistischen Spezies mit äußerst flexiblem Sozialsystem (z.B. MACDONALD 1979, LABHARDT 1996), finden sich konkrete Merkmale, die belegen, daß der Familie *Canidae* bestimmte Präadaptationen für die Bildung sozialer Gruppen mit einem monogamen Elternpaar und Helfersystem innewohnen: In dichten Populationen mit günstigen Nahrungsvoraussetzungen leben Töchter mehrere Jahre mit ihren Eltern im gleichen Revier, so daß Gruppen mit bis zu sechs Füchsen entstehen (HARRIS & BAKER 2004). Selbst alloparentales Verhalten nichtreproduzierender Töchter wurde beobachtet (MACDONALD 1979, 2001b). Obwohl Rotfuchs-Welpen gewöhnlich von beiden Eltern oder mitunter nur von der Mutter versorgt werden, kommt es gelegentlich vor, daß Mutter und Tochter ihre Welpen im gleichen Bau aufziehen. Große Würfe mit bis zu acht Welpen kommen allerdings nur mit Hilfe väterlicher Unterstützung und ohne die Konkurrenz zusätzlicher Welpen auf. Die meisten Würfe subordinater, philopatrischer Weibchen tötet die Alpha-Fähe (HARRIS & BAKER 2004). Trotz monogamer Paarbindung ist Promiskuität beider Geschlechter bekannt, die auf Kopulationen mit rudelfremden Individuen beruht. Entstehende Polyandrie führt dazu, daß alle betroffenen Männchen bei der Aufzucht der Jungen helfen und die Mutterfähe von männlichem Infantizid verschont bleibt (LABHARDT 1996, HARRIS & BAKER 2004). Selbst Inzest-Konstellationen (z.B. Vater und Tochter als Revierinhaber) treten gelegentlich auf (HARRIS & BAKER 2004).

Gold- und Schabrackenschakal:

Für die Nachkommen afrikanischer Goldschakale besteht bei guter Nahrungsgrundlage die Chance, auf dem Territorium der Eltern selbst Junge aufzuziehen (MOEHLMAN & HOFER 2001). Subordinate erzielen dadurch höhere Fitness als bei alloparentaler Hilfe. Unterstützen philopatrische Nachkommen dagegen das reproduktive Elternpaar, dann profitieren die Eltern von der resultierenden höheren Überlebensrate ihrer Jungen. Helfer in der Gruppe erhöhen die Regurgitationsrate am Bau und sorgen dafür, daß die Welpen häufiger beaufsichtigt sind. Die Reproduktions-Taktik (*subordinate breeding roles*, sensu MOEHLMAN & HOFER 2001) zur Lösung dieses reproduktiven Konfliktes der Goldschakal-Nachkommen richtet sich nach dem Verwandtschaftsgrad zum reproduktiven Paar sowie nach den ökologischen Möglichkeiten zu emigrieren und ein Territorium zu besetzen (MOEHLMAN 1989, MOEHLMAN & HOFER 2001).

Ohne väterliche Unterstützung sind Schabracken- und Goldschakal-W. nicht in der Lage ihren Wurf aufzuziehen. Dieser generelle Bedarf an Hilfe macht es verständlich, daß polygame Gruppen den Aufzuchterfolg des Elternpaares weiter steigern können (MOEHLMAN 1989). Kooperation findet nicht erst in der Aufzucht statt, sondern bereits dann, wenn ein Paar größere Beute erlegt: Während der eine Partner beispielsweise das Gazellenkalb jagt, vertreibt der andere potentielle Konkurrenten oder schneidet der Beute den Weg ab. Mit diesem Verhalten sind Schabracken- und Goldschakale zwei- bis dreimal erfolgreicher als bei solitärer Jagd und reduzieren darüber hinaus ihre Beute-Verluste durch Konkurrenten (LAMPRECHT 1978a, MACDONALD 2001b).

Koyote:

Wie bei solitären Füchsen bleibt auch beim paarweise lebenden Koyoten der Nahrungserwerb gewöhnlich solitär, selbst dann wenn es in Anpassung an lokale Gegebenheiten zur Rudelbildung durch philopatrische Nachkommen kommt. Das gemeinsame Verfolgen von Beute bleibt ohne Einfluß auf die Nahrungsversorgung, vielmehr nutzt die Rudelbildung der Verteidigung des Reviers und großer Hirschkadaver vor Nahrungskonkurrenten. Voraussetzung für das Bilden von Rudeln sind jedoch ausreichende Nahrungsressourcen (BEKOFF & WELLS 1982). Der Nutzen der Philopatrie liegt bei Spezies mit fakultativ kooperativer Jagd oder Jungenaufzucht deshalb eher auf der Seite des philopatrischen Nachwuchses. Die potentiellen Helfer ziehen Gewinn aus Nahrung, Territorium und der Chance, das Territorium und ein Elterntier als Reproduktionspartner übernehmen zu können. Emigrierende Individuen erleiden eine höhere Mortalität als philopatrische. Fehlende geeignete Territorien und daraus folgende verzögerte Dispersion scheinen die ursächlichen Faktoren zur Rudelbildung zu sein (MOEHLMAN 1989). Dennoch kann ein positiver Effekt auf den Aufzuchterfolg durch alloparentale Helfer, die für Versorgung und Schutz der Jungen am Bau sorgen, nicht ausgeschlossen werden. Um das Territorium erfolgreich gegen Eindringlinge zu verteidigen, bedarf es i.d.R. mehr als nur zweier Individuen (BEKOFF & WELLS 1982, BEKOFF 1995). Bei Verteidigung und Aufzucht kooperieren Koyoten-Rudel wie Wölfe (MACDONALD 2001b).

Die soziale Potenz zu Rudelbildung, kooperativer Jagd und kooperativem Schutzverhalten ist bei paarweise lebenden Caniden nachweislich vorhanden, kommt indessen erst dann zum Tragen, wenn günstige Habitat-Faktoren vorliegen. Selbst dann verbleiben jedoch die Nachkommen nicht länger als ein bis zwei Fortpflanzungsperioden im Natalrudel.

Grauwolf:

Größe und Stabilität von Grauwolf-Rudeln hängen ebenfalls von der Quantität und Verteilung der Nahrungsressourcen im Streifgebiet ab (*resource dispersion hypothesis*, MACDONALD 1983). Wolfsetern erlauben ihren Nachkommen nur solange zu bleiben, wie Nahrung für mehr Individuen als für sie selbst zur Verfügung steht (MECH & BOITANI 2003). Die Theorie, daß die Rudelgröße bis zu einem Optimum mit der Beutegröße variiert (MACDONALD 1983), trifft für einige ungestörte Habitate zu und baut auf der Annahme auf, daß sich Rudel auf Grund des höheren Jagderfolges zusammenfinden. Gleichwohl sind Wolfsetern in der Lage, ihre Jungen erfolgreich mit kleiner und mittelgroßer Beute aufziehen. Zudem kann ein Wolf selbst große Beutetiere, wie einen Elch, ohne Hilfe töten. In bestimmten Habitaten erzielten einzelne Wölfe gelegentlich sogar mehr Beutemasse als Rudel. Ein über den Winter wanderndes Grauwolf-Rudel ist deshalb auch keine feste Einheit, sondern kann vorübergehend in kleinere Einheiten zerfallen. Kooperative Jagd scheint offensichtlich nicht die ursprüngliche Triebfeder zur Bildung von Rudeln bei Grauwölfen gewesen zu sein, sondern eher eines ihrer Resultate (MECH & BOITANI 2003).

Vermutlich hat die anhaltende Unterstützung der Nachkommen (Nahrungsteilen) durch die Eltern die Rudel-Entstehung bei Grauwölfen vorangetrieben. Überschüssige Nahrung, die beim Töten schwerer Beutetiere anfällt, an die Nachkommen weiterzugeben, anstatt sie Konkurrenten zu überlassen, ist ein Verhalten, das durchaus positiv selektiert werden kann (MECH & BOITANI 2003). Falls es die Nahrungssituation zuläßt, werden Jährlinge von ihren Eltern weiterhin im Rudel geduldet, auch dann, wenn bereits der nächste Wurf versorgt werden muß. Andererseits führt zunehmende Nahrungskonkurrenz zur Dispersion, obgleich manche Nachkommen bis zum dritten Lebensjahr und länger bei ihren Eltern bleiben können. Alloparentale Unterstützung ereignet sich ausschließlich unter derart günstigen Umständen (MECH & BOITANI 2003). All diese Befunde sprechen für die Wirksamkeit der *Resource-Dispersion-Hypothese* beim Grauwolf.

Grauwölfe sind unter den großen sozialen Caniden die am wenigsten spezialisierten; sie haben den Weg eines hoch flexiblen Generalisten eingeschlagen. Betrachtet man die Vervollkommnung und den evolutiven Erfolg der kooperativen Aufzucht innerhalb der *Canidae* als ein Kontinuum, so steht das Sozialsystem des Grauwolfes erst am Anfang eines Weges, den die großen rudelbildenden Spezies zurückgelegt haben. Er ist von ihnen der am wenigsten auf die Anwesenheit von Helfern angewiesene Canide und kann sein Sozialsystem am besten auf sich verändernde Nahrungsressourcen einstellen. In dieser Hinsicht steht er den kleineren *Canis*-Vertretern (Koyote, Goldschakal) näher als den großen kooperativ aufziehenden Spezies.

Äthiopischer Wolf:

Das Sozialsystem des Äthiopischen Wolfes beweist, daß Rudelleben und kooperative Aufzucht bei Caniden nicht zwangsläufig von kooperativer Jagd abhängig sein müssen (Gleiches trifft für Herpestiden zu). Äthiopische Wölfe sind ganzjährig streng an außerordentlich dichte Populationen von kleinen und mittelgroßen subterran lebenden Nagern gebunden, und kooperative Jagd ereignet sich eher selten auf Antilopenkälber oder Hasen. Im Gegensatz zu Grauwölfen leben Äthiopische Wölfe in ganzjährig beständigen, fest an ein Territorium gebundenen, meist fünf bis sieben (maximal 13) adulte Tiere umfassenden Rudeln, in denen die Jungen eines Alpha-Paares saisonal mit

Unterstützung älterer Nachkommen aufgezogen werden (SILLERO-ZUBIRI & GOTTELLI 1995, SILLERO-ZUBIRI 2001). Dispersion zahlt sich gewöhnlich nicht aus, da alle geeigneten Nischen des Habitats besetzt sind. Dennoch emigrieren mehr als die Hälfte der Weibchen und leben als sog. *Floater* am Rande der Reviere. Obwohl die kooperative Aufzucht der bis zu sieben Welpen offensichtlich als direkter Vorteil des Gruppenlebens angesehen werden kann, scheint die Revier-Verteidigung und Revier-Ausdehnung in diesem Habitat von größerem Nutzen zu sein und somit stärkere Gruppen gegenüber Paaren und weniger kopfstarken Gruppen zu bevorteilen (SILLERO-ZUBIRI et al. 1996, SILLERO-ZUBIRI 2001). Ausgehend von diesem Modell wurde der Aufbau von Gruppen bei *Canis simensis* durch zwei bedeutende ökologische Zwänge vorangetrieben: (1) Die Verteilung von geeigneten Nagerpopulationen (*resource dispersion hypothesis* – MACDONALD 1983) und (2) die mangelnde Verfügbarkeit geeigneter Reviere (*habitat saturation hypothesis* - sensu EMLEN 1981 S. 219).

Rothund

Beide Hypothesen zur Gruppenbildung (s. Äthiopischer Wolf) werden stark durch die Ergebnisse von Freilandbeobachtungen an Rothunden in Süd-Indien gestützt (VENKATARAMAN et al. 1995): Wachsende Rudel vergrößern ihre Territorien nicht, und der Jagderfolg hängt nicht von der Rudelgröße ab. Selbst paarweise jagende Rothunde erbeuten Großherbivoren. Dennoch bringt die Rudel-Jagd Vorteile mit sich: Aufspüren der weit verteilten Beute, Wegabschneiden, gemeinsames Niederringen.

Rothund-Rudel verfolgen eine Strategie des Beuteerwerbs, die dadurch gekennzeichnet ist, daß Nahrungsflecken verlassen werden, wenn der Jagdaufwand ein bestimmtes Niveau übersteigt. Für diese Strategie sind ausgedehnte Reviere von 40 bis 80 km² nötig, die es erlauben, von *Resource-Patch* zu *Resource-Patch* zu wandern, ohne die Nahrung auf lange Sicht zu erschöpfen (VENKATARAMAN et al. 1995).

Jährlinge können ihr Revier nicht verlassen, da die Areale jenseits des Geburtsreviers keine kontinuierliche Fortsetzung der *Resource-Patches* aufweisen oder besetzt sind. Die Kosten und Risiken für die eigene Reproduktion sind so enorm, daß es für Jährlinge vorteilhafter ist, im Natalrudel zu bleiben. VENKATARAMAN und Mitarbeiter (1995) stellen die These auf, daß Rothunde nicht wegen steigender Jagdeffizienz Rudel bilden, sondern vielmehr aufgrund des vorherrschenden Verteilungsmusters der Beute und der ökologischen Zwänge, die sich aus der geringen Anzahl der weit verstreuten optimalen Habitate ergeben. Diese ökologischen Faktoren könnten einen gewissen Druck auf die Selektion einer Strategie zur Bevorzugung des Natalrudels gegenüber der Dispersion ausgeübt haben. Neben den Möglichkeiten, die Gesamtfitness zu steigern, ergeben sich daraus weitere Vorteile (z.B. bessere Verteidigung der Nahrung, Schutz vor Feinden) für philopatrische Nachkommen. Im Geburtsrudel zu bleiben kann deshalb die bessere Strategie sein.

Afrikanischer Wildhund:

Alle Merkmale, die für kooperativ aufziehende Caniden vorausgesagt werden (s. Kap. 1.4, cf. MOEHLMAN & HOFER 1997), finden sich am ausgeprägtesten beim Afrikanischen Wildhund wieder. Er gilt als der am strengsten an kooperative Jagd und Jungenaufzucht gebundene und somit als der am weitesten an das Gruppenleben angepaßte und darauf angewiesene Carnivore. Er bildet die größten Rudel, zieht die kopfstärksten Würfe auf und lebt in einem deutlich polyandrischen Sozialsystem mit effektiver Reproduktions-Suppression durch das Alpha-Paar (z.B. FRAME et al. 1979,

CREEL & CREEL 2002).

Die warmen Grasländer der Savannenzone Afrikas boten riesigen Huftierherden Nahrung. Dieser Überfluß an verfügbarer Nahrung machte eine extreme Spezialisierung und Bindung an reichlich vorhandene große Beutetiere möglich. Auf seinen Jagdzügen wird der AWH jedoch im offenen Gelände der Savannen schnell von Konkurrenten entdeckt. Er benötigt deshalb obligatorisch Helfer zum Verteidigen getöteter Beute und zum hastigen Verschlingen der Fleischmengen, die für das Füttern der Welpen im Magen transportiert werden. Ein solcher Lebensraum gestattet dem AWH nur wenig Flexibilität und bindet ihn, wie keinen anderen Caniden, an die Jagd großer Pflanzenfresser und an die rasche Sicherung der Nahrung. Selbst, wenn kooperative Jagd nie zur Bedingung für die Ernährung des Einzel-Individuums wird, gibt es für das sich reproduzierende Rudel keine Alternative zur kooperativen Jagd auf Großsäuger. Der Erfolg der Jungenaufzucht ist so eng mit der Gemeinschaftsjagd verknüpft, daß ohne jagende Helfer keine Fortpflanzung mehr möglich ist (CREEL & CREEL 2002).

Das Sozialsystem des AWH steht für den vorläufigen Endpunkt eines Evolutionstrends zunehmender Sozialität bei Caniden. Einer der Motoren zur Evolution seiner extrem mit der Gruppenjagd verschmolzenen Sozialstruktur könnte die Selektion auf kooperatives Jagen schwerer Herbivoren gewesen sein (MOEHLMAN, 1989).

Die adaptive Signifikanz sozialer Verhaltensmuster läßt Vermutungen dahingehend zu, daß gleiche Verhaltensphänomene bei Caniden-Spezies auf ähnlichen Umwelteinflüssen beruhen (z.B. SILLERO-ZUBIRI et al. 1996). Die vorangegangene Betrachtung verschiedener Caniden-Spezies hat deutlich gemacht, daß ökologische Faktoren, die die Bildung von Gruppen begünstigen, immer wieder aus zwei Richtungen wirken:

(1) *Habitat Saturation Hypothesis*: Stark verzögertes Verlassen des Natalrudels wird positiv selektiert, wenn fehlender Lebensraum die Fortpflanzung limitiert.

(2) *Resource Dispersion Hypothesis*: Dichte Nager-Populationen oder massereiche Großherbivoren reduzieren die Nahrungskonkurrenz im Sozialverband selbst dann, wenn die nächste Geschwistergeneration aufgezogen wird. Reiche Nahrungsgründe oder energiereiche Beutetiere können wiederum von Caniden-Gruppen besser gegen Konkurrenten verteidigt werden. Ausreichendes Nahrungsangebot und zunehmende Verteidigungskraft verstärken einander wechselseitig.

Nahrungsverteilung wird als grundsätzlicher Faktor für die soziale Organisation von Carnivoren angesehen (z.B. MACDONALD et al. 2004, WRANGHAM et al. 1993). Von der Verfügbarkeit der Nahrung hängt es ab, ob die Anwesenheit von Helfern positiven Einfluß auf die Entwicklung und das Überleben der Welpen hat. Damit wird auch die Anwesenheit von Helfern zu einer Funktion des Nahrungsangebotes. Helfer können erst dann für die Nachkommen des Elternpaares unterstützend in Erscheinung treten, wenn das gegebene Nahrungsangebot für eine Familie mit Helfern ausreicht. Ermöglicht die Nahrungsverteilung eine verzögerte Dispersion, dann kommen bald zusätzliche Vorteile des Gruppenlebens (sowohl für das residierende Elternpaar wie auch für die philopatrischen Nachkommen) zum Tragen: Verteidigen des Territoriums, der Nahrung und der Jungen; alloparentales Verhalten; soziales Lernen; höherer Jagderfolg. Steigende Fitness der Verwandtschaftsgruppe verursacht ein positives *Feedback* auf das Entstehen von Gruppen.

Ein flexibles Sozialsystem befähigt vermutlich die meisten Caniden potentiell,

philopatrische Nachkommen reproduktiv zu unterdrücken und Nachkommen des residierenden Alphapaars kooperativ aufzuziehen. Hingegen setzen ökologische Faktoren wie Beutetyp, Beuteverteilung und Kosten des Nahrungserwerbes bestimmten Spezies Grenzen, ihre reproduktiven Möglichkeiten durchzusetzen.

Dennoch ist Vorsicht geboten, funktionale Erklärungen für die Gruppenbildung einer Caniden-Spezies auf andere Caniden auszudehnen. Zeitliche Muster, Beutetyp, Konkurrenzdruck und andere Faktoren üben unterschiedlich starken Einfluß auf die Gruppenbildung aus und können selbst intraspezifisch variieren. Schließlich zeigt die weitgespannte Flexibilität des Generalisten Grauwolf anschaulich, wie ökologische Gegebenheiten die Gruppengröße, die Reproduktions-Taktik und das Sozialverhalten formen (ZIMEN 1976, BIBIKOW 1988, MECH & BOITANI 2003, MECH & PETERSON 2003).

Aber auch phylogenetische Prädispositionen (sensu WILSON 1975, S. 32) bestimmen Fähigkeiten und Grenzen, soziale Beziehungen zu etablieren (FOX 1972). Nach den *primären* sozialen Erfahrungen und Bindungen des Heranwachsens wechseln solitär oder paarweise lebende Caniden wie der Rotfuchs zu Sozialbeziehungen, die ihrer wachsenden Intoleranz gegen Nähe entsprechen und etwa ab dem fünften Monat zur Dispersion führen. Ihnen fehlt die *Fähigkeit* zur Ausbildung *sekundärer* Sozialbeziehungen, worunter FOX (1972) in erster Linie das Entstehen *sozialhierarchischer* Beziehungen in einer Gruppe versteht. Bei rudelbildenden Caniden, wie Grauwolf und AWH, führen die für die Aufzuchtperiode charakteristischen Sozialbeziehungen der Welpen (z.B. Sozialspiel zwischen Helfer und Welpen) weiter in eine Phase der Ausbildung sekundärer dominanzhierarchischer Beziehungen mit neuen Sozialpartnern. Diese Caniden-Spezies sind in der Lage mimische und vokale Signale stark zu variieren und zu kombinieren, darüber hinaus enge Bindungen einzugehen, die ein Rudel als geschlossenen Verband erscheinen lassen. Koyoten und Goldschakale besitzen hingegen lediglich begrenzte Kapazitäten, sekundäre Sozialbeziehungen zu formen (FOX 1970, 1972).

7.3 Ein Modell zur Evolution kooperativer Aufzucht bei Rothunden

Auf der Basis der Resultate der vorliegenden Studie und Ergebnissen aus Freilanduntersuchungen soll im folgenden ein hypothetischer Weg zur Evolution einer für *Cuon* typischen Sozialstruktur beschrieben werden.

Bestimmte Merkmale, welche die Entwicklung zu kooperativ agierenden Sozialgemeinschaften unterstützen, waren bereits in den Vorfahren der heutigen Caniden angelegt und können als familientypisch gelten (s. Kap. 7.2.3). Mit hoher Wahrscheinlichkeit lebten bereits die Vorfahren der heutigen Rothunde in monogamen Paaren, die in einem gemeinsamen Revier jagten und Junge aufzogen, wie wir es von Schabrackenschakalen und Koyoten kennen. Abhängig von Jahreszeiten und der Nahrungssituation verblieb der Nachwuchs mehr oder weniger lange im Natalrudel. Beuteverteilung (VENKATARAMAN et al. 1995) und Reproduktionszyklus (JOHNSINGH 1982) beeinflussten die Kopfstärke des Rudels. Die Abhängigkeit vom Bau während der Aufzucht konnte dazu führen, daß sich das Rudel verkleinerte.

Generell blieb das Jagdverhalten flexibel genug, um bei Bedarf auf kleine Beutetiere auszuweichen (FOX 1984). Die Anwesenheit anderer Großprädatoren in den beutereichen Habitaten der Rothunde erforderte und förderte zusätzlich die Rudeljagd (z.B. KURT 1982, JOHNSINGH 1992), wenn sich die Fähigkeit zur Beuteverteidigung positiv auf den Reproduktionserfolg auswirkt. Dieser Faktor dürfte indes für den Rothund nicht von gleicher Bedeutung wie für den AWH sein. Der Rothund wird in seinem Habitat weniger schnell als jener an der Beute entdeckt und hat sie eher gegen stärkere Einzeltiere (z.B. KARANTH & SUNQUIST 1995) als gegen die Rudel anderer Prädatoren, wie der AWH (z.B. CREEL & CREEL 2002), zu verteidigen. Dieser Umstand erlaubte es dem Rothund, flexibler als der AWH im Beuteerwerb und in der Gruppenstruktur zu bleiben. Dennoch ist die Entstehung von Rudeln mit einem stark reproduktiven Weibchen und zahlreichen Helfern ohne eine Umwelt, in der permanent schwere Beutetiere vorhanden sind, die von einem Paar weder gleich verzehrt noch gegenüber anderen Großprädatoren verteidigt werden können, wohl kaum möglich gewesen.

Je perfekter Kommunikation und Kooperation auf die Jagd abgestimmt wurden, desto besser und effektiver konnten die verfügbaren Ressourcen genutzt werden. Weittragende vokale Signale sorgten dafür, daß abgesprengte Rudelmitglieder wieder zur Gruppe fanden (FOX 1984). Bei weiten Wanderungen oder beim Aufbruch zur Jagd bestand die Gefahr, Familienmitglieder zu verlieren. Rituale zur Stimmungssynchronisation und Rudelkohäsion (erweitertes Begrüßungsritual, *Meet-Zeremonie*) verhinderten, daß Mitglieder zurückblieben.

Aus evolutionärer Sicht ist es logisch, daß Helfer, die ohnehin als Teil der demografischen Umwelt vorhanden sind, genutzt werden, wenn der Reproduktionsaufwand ansteigt. Daraus resultierende Philopatrie auf Grund ausreichender Nahrungsressourcen im elterlichen Territorium und Habitatmangel führten vermutlich zwangsläufig zur Selektion von Reproduktions-Suppression (MOEHLMAN & HOFER 1997), wenn das Elternpaar sein Reproduktions-Monopol

erhalten sollte.

Ganzjährig ausreichende Beuteverfügbarkeit (FOX 1984, VENKATARAMAN et al. 1995), vor allem aber spezielle Verhaltensmuster im Dienste der Rudelkohäsion sorgten dafür, daß sich eine *Fusion-Fission*-Struktur, wie sie wesentlich ausgeprägter beim Grauwolf anzutreffen ist (MECH & BOITANI 2003), hier lediglich *schwach* entwickelte (cf. FOX 1984).

Beide Faktoren, Philopatrie und Reproduktions-Suppression, müssen sich günstig auf den wachsenden Reproduktionserfolg des dominanten W. ausgewirkt haben. Mit zunehmender Jungenzahl pro Wurf und Saison wuchs der Bedarf an alloparentaler Brutpflege, der wiederum nur durch effektive Reproduktions-Suppression gewährleistet werden konnte. Kopfstarke Würfe, alloparentale Hilfe und Reproduktions-Suppression waren auf das engste mit der weiblichen Reproduktions-Strategie verknüpft und scheinen sich in koevolutiver Abhängigkeit entwickelt zu haben.

In relativ kleinen Rudeln ist es energetisch weniger aufwändig, Fortpflanzungskonkurrenten von der Kopulation abzuhalten. Viel schwieriger erscheint dies für eine dominante Fähe, wenn eine oder zwei Töchter vier oder mehr männliche Partner zur Auswahl haben. Erfolgversprechender und vorteilhafter ist es dagegen für ein Weibchen, die Aufzucht der Jungen durch Infantizid zu verhindern. Ein Verhalten, das Investitionen in die Reproduktions-Monopolisierung während der Paarungszeit reduziert und Tochter-Konkurrenten auch physiologisch zu potentiellen (laktierenden) Allomüttern macht.

Der philopatrische Nachwuchs akzeptierte Reproduktions-Suppression besonders dann, wenn keine Möglichkeiten für die eigene Reproduktion vorhanden waren. Hier könnte die Ursache für paralleles Anwachsen der Wurfstärke und der Reproduktions-Suppression liegen, aus deren Wechselwirkung schließlich obligate kooperative Aufzucht entstand. Adaptiv für diese ökologischen (Habitatmangel) und demografischen Gegebenheiten waren Gruppen mit lang dauernder, stabiler Dominanzstruktur, wie sie heute bei *Cuon alpinus* nachweisbar ist.

Als Folge der Möglichkeit große Würfe aufzuziehen, wurden morphologische und physiologische Merkmale (Körpermasse, Zitzenzahl) positiv selektiert. Gleichzeitig nahmen die weiblichen Reproduktionskosten zu, die nun ihrerseits selektiven Druck auf das Durchsetzen spezieller weiblicher Verhaltensmuster zum Binden männlicher Helfer ausübten.

Die weibliche Fortpflanzungs-Strategie, die zu starker intraspezifischer Konkurrenz der Weibchen um Ressourcen führte, verschob die Rudelstruktur in Richtung eines polyandrischen Paarungssystems. Weibchen emigrierten früher und häufiger als Männchen (VENKATARAMAN 1998). Während sich Männchen häufiger die Möglichkeit bot im Natalrudel in dominante Positionen zu gelangen und sich fortzupflanzen. Die Reproduktions-Strategie der Männchen war vergleichsweise weniger starkem Selektionsdruck auf Erfolg unterworfen. Je mehr Bedeutung die nachgeordneten Männchen für den Reproduktionserfolg des Alpha-Paares gewannen, desto zurückhaltender blieb die Reproduktions-Suppression des dominanten Rüden.

Vermutlich wurden mehrere wichtige evolutive Wege beim Herausbilden dieses neuen Sozialsystems *gleichzeitig* beschritten: Das Erhalten des Reproduktionsmonopols der Eltern machte das Durchsetzen einer klaren Dominanzhierarchie und die Strategie wirkungsvoller Reproduktionsunterdrückung nötig. Philopatrie und Reproduktions-Suppression ermöglichten die positive Selektion von alloparentalem Verhalten in

Verbindung mit kopfstarken Wölfen. Die wachsende Fähigkeit zum Ausnutzen großer Beutetiere und das Versorgen großer Würfe erforderte zunehmend kooperatives Verhalten. Der wachsenden Konkurrenz um Ressourcen und Sexualpartner mußten wirksame Kompensations-Mechanismen gegenübergestellt werden. Um Helfer zu binden und kooperative Aufzucht zu ermöglichen, entstanden spezielle Mechanismen der Rudelkohäsion. Konflikte waren saisonal zu begrenzen und präventiv zu vermeiden, soziale Distanz war zu reduzieren, um räumlich enge Koexistenz zu ermöglichen, affiliatives Verhalten war zu intensivieren und kooperatives zu synchronisieren.

Zwei scheinbar gegenläufige evolutionäre Trends formten die Sozialstruktur von Rothundgruppen: Neben Verhalten, das dem intrasexuellen Monopolisieren der Fortpflanzung diene, wurden Mechanismen zur Gruppenkohäsion und Kooperation begünstigt. Rudelentstehung und Verändern der weiblichen Reproduktionsstrategie waren zwei in einem komplexen koevolutiven Prozess eng miteinander verbundene Vorgänge. Ihre Entwicklung war mit der Selektion zahlreicher sozialer Verhaltensmechanismen zum Unterstützen der Kohäsion verbunden. Das hier vorgestellte Konzept geht davon aus, daß die Entwicklung zur weiblichen Fortpflanzungs-Strategie bei *Cuon* (große Würfe, erhöhte Investition in die Aufzucht, Reproduktions-Suppression) nur in enger Koevolution mit speziellen Verhaltensmustern, die direkt oder indirekt der Rudelkohäsion und Kooperation dienen, möglich war. So entstand schließlich ein tiefgreifend auf Kohäsion ausgerichtetes Sozialsystem, das der auf Reproduktions-Monopolisierung beruhenden weiblichen Fortpflanzungsstrategie diene.

Das vorgestellte Konzept verbindet eine von hochentwickelten Kohäsionsmechanismen getragene Sozialgemeinschaft mit einer auf hohen reproduktiven Output spezialisierten weiblichen Fortpflanzung. Es geht davon aus, daß aus dem Widerspruch zwischen weiblicher Fortpflanzungsstrategie (große Würfe, Binden von Helfern) und zunehmender Konkurrenz (Sexualpartner, Ressourcen) ein Selektionsdruck auf kohäsionsfördernde Strategien entsteht. Die Evolution kooperativer Aufzucht war dadurch an die Selektion von Verhaltensmustern gebunden, die der sozialen Bindung und dem Vermeiden von Konflikten dienen. In Koevolution zur weiblichen Fortpflanzungsstrategie entstanden Rituale der Stimmungsübertragung und Gruppenkohäsion, veränderten sich Merkmalsgruppen der sozialen Organisation, setzten sich individuelle Fähigkeiten zur Aufgabenteilung und Verhaltensmuster zur Vermeidung von Konkurrenz durch. Auf all diesen, letztendlich die Gruppenkohäsion fördernden Verhaltens-Strategien baut das Sozialsystem von *Cuon alpinus* auf. Es ermöglicht die kooperative Aufzucht großer Würfe und versetzt gleichzeitig das Elternpaar in die Lage, sein Reproduktionsmonopol durchzusetzen.

8. ZUSAMMENFASSUNG

Der Rothund (*Cuon alpinus* PALLAS, 1811) gehört zu den rudellebenden und kooperativ Junge aufziehenden Caniden. Für ihn und andere Caniden-Spezies dieses Typs werden Reproduktions-Suppression und alloparentales Verhalten vorausgesagt – Merkmale, welche die kooperative Aufzucht erst ermöglichen. Während für Grauwolf, Äthiopischen Wolf und Afrikanischen Wildhund umfangreiche Untersuchungen Einblick in die Sozialstruktur bieten und Mechanismen der Reproduktions-Monopolisierung offenlegen, stand das Sozialverhalten des Rothundes bisher vergleichsweise selten im Fokus.

An einem sozial stabilen Gehegerudel von Rothunden im Zoo Dresden wurde nach proximalen Mechanismen gesucht, die kooperative Aufzucht ermöglichen. Dies schloß die Untersuchung der Rudelkohäsion ein. Dabei standen folgende Fragen im Mittelpunkt:

- 1) Läßt das Verhalten der Nachkommen Rückschlüsse in Bezug auf Vorteile für die Eltern oder für die Nachkommen selbst zu?
- 2) Wie wird kooperatives Verhalten möglich und wie äußert es sich?
- 3) Welche speziellen Verhaltensmuster reduzieren die Konkurrenz und halten das Rudel zusammen?
- 4) Zeigt die soziale Organisation des Rudels zeitliche Konstanz oder ist sie einem Rhythmus unterworfen, der sich am Reproduktionszyklus bzw. an der Aufzucht orientiert?
- 5) Ist das Alpha-Paar bestrebt, die Reproduktion zu monopolisieren? Welche Strategien zur Suppression der Reproduktion subordinater Rudelmitglieder sind erkennbar?

Die Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- (1) Philopatrische Nachkommen sorgen für Nahrung, versorgen und schützen die Welpen und verteidigen Ressourcen. Ausreichende Nahrungsgrundlage vorausgesetzt, unterstützen sie damit direkt und indirekt die Reproduktion der dominanten Eltern.
- (2) Erst das gemeinsame Wirken bestimmter charakteristischer Verhaltensmechanismen (das sind Bindungs- und Stimmungsrituale, Verhaltens-Synchronisation, Aufgabenteilung) ermöglicht effektive Kooperation. Mechanismen der Stimmungs- und Verhaltens-Synchronisation dienen der zeitlichen Koordination kooperativer Aktionen. Der Erfolg kooperativen Verhaltens (z.B. Schutz oder Pflege der Welpen) hängt in besonderem Maße von der synchronen Übernahme *verschiedener* Aufgaben ab, die *einem* Ziel dienen. Aufgabenübernahme bzw. Rollenverhalten hinsichtlich dieser sozialen Ziele korrelieren mit dem Geschlecht und dem Dominanzrang. Darüber hinaus liegen individuelle Präferenzen für bestimmte soziale Funktionen (Aufgaben) vor, die vermutlich aus variablen individuellen Prädispositionen herrühren.
- (3) Gerichtetes Imponieren fungiert als bedeutsamstes Signal zur Koordinierung der Statusbeziehungen. Es stabilisiert die Dominanzhierarchie auf einem milden Aggressionspegel. In nichtkompetitivem Kontext wird die Imponiergeste bei der Sozialisierung der Welpen eingesetzt. Darüber hinaus dient sie dem dominanten

Männchen zur milden sozialen Kontrolle (Appell), wobei sie Submission auslöst und distanzabbauend wirkt.

- (4) Es wurden mehrere das Rudel vereinende und soziale Distanz abbauende Rituale identifiziert, die auf canidentypischen sozio-infantilen Signalen aufbauen. Darüberhinaus kommen bei der Lösung von Konflikten (z.B. bei der Nahrungsaufnahme) anstelle von Aggressionen spezifische Verhaltensmuster und einseitige Submissionsgestik zum Einsatz. Spezielle Verhaltensmuster der dominanten Tiere reduzieren situationsabhängig Dominanzverhalten und festigen soziale Bindungen mit Subordinaten. Das Alpha-Weibchen investiert bevorzugt in bindungsförderndes Verhalten mit den Männchen. Während Tragzeit und Laktation erreicht dieses Verhalten sein Maximum.

Im Einzelnen handelt es sich um folgende Verhaltensmuster, die im Dienste der Rudelkohäsion stehen:

- Submissionsgestik als Instrument der Konfliktlösung
 - *saisonale* monogame Paarbindung
 - Versöhnungsverhalten (*reconciliation*)
 - *Agonistic Buffering* mit Hilfe von Welpen und Nahrungsbrocken
 - spezifische kohäsive Gruppenrituale (erweiterte Begrüßung, *Meet-Zeremonie*)
 - das dominante Weibchen bevorzugt Männchen als Groomingpartner
 - Besitzrespekt gegenüber Nahrungsbrocken
 - Appell als Dominanzsignal zur Förderung aktiver Submission
 - ontogenetisch späte Eingliederung in die Dominanzhierarchie der Adulten
- (5) Die hohe Flexibilität sozialer Beziehungen im Rudel trägt wesentlich zur Kohäsion und Motivation im Dienste kooperativer Aufzucht bei: In Abhängigkeit davon, ob die Alpha-Fähe trächtig ist bzw. Junge aufzieht, verändern sich charakteristische Merkmale sozialer Beziehungen. Diese Merkmale (z.B. aggressive IA, kohäsive Rituale, Grooming-Aktivität des Alpha-W., Paarbindungsverhalten, Dominanzbeziehungen) verstärken und unterdrücken sich wechselseitig derart, daß sie die Sozialstruktur zugunsten kooperativer Aufzucht und Aufgabenteilung verändern. Eine saisonale Milderung dominanzhierarchischer Beziehungen schafft dabei zunehmend günstige Voraussetzungen für affiliatives Verhalten und kohäsive Rituale und motiviert somit subordinate Rudelmitglieder dazu, in kooperative Aktionen zu investieren. Darüber hinaus üben die Welpen selbst entscheidend positiven Einfluß auf kohäsives Verhalten und soziale Toleranz aus.
- (6) Das Alpha-Paar ist identisch mit den Elterntieren und entwickelt regelmäßig nach der Aufzuchtperiode bis zum Ende der Paarungszeit eine starke Paarbindung. Es ist bestrebt, die Reproduktion zu monopolisieren und setzt dabei geschlechtsspezifische Strategien ein. Während das Alpha-Weibchen im Östrus tolerant gegenüber subordinaten Männchen auftritt, monopolisiert das Alpha-Männchen den Zugang zum Alpha-Weibchen mit hoher Investition in sexuelle Interferenzen. Das Alpha-Weibchen interveniert hingegen selten gegen sexuelle Aktivitäten subordinatorer Weibchen. Es greift erst post partum in die Reproduktion ein, indem es die Jungen konkurrierender Weibchen entführt und/oder schwer verletzt. Während das dominante Männchen bereits eine *Begattung* durch andere Männchen zu verhindern sucht, um seinen Reproduktionserfolg zu sichern, beseitigt das dominante Weibchen die Konkurrenten ihres Nachwuchses (d.h. die Jungen subordinatorer Weibchen) erst

nach deren Geburt.

Kennzeichen reproduktiver Suppression im Rothundrudel sind:

- geschlechtsspezifischer Dominanzstil
- lineare, stabile und langfristige Dominanzhierarchie
- sexuelle Konkurrenz um bevorzugte Partner
- sexuelle Interferenz durch das dominante Männchen
- weibliche Reproduktions-Suppression durch Infantizid

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen Infantizid nicht allein als Bestandteil der weiblichen Reproduktions-Strategie, sondern darüber hinaus als eine Möglichkeit, die Rudelkohäsion zu fördern. Infantizid erlaubt es dem dominanten Weibchen, sozialen Druck außerhalb der Geburtssaison auf ein Minimum zu reduzieren.

Erst saisonales Variieren der Dominanzhierarchie ermöglicht die Koexistenz der beiden widersprüchlichen Merkmale der Sozialstruktur, Suppression der Reproduktion und kooperative Aufzucht. Die hohe Variabilität der Sozialstruktur, insbesondere der Dominanz- und Bindungsmuster, spiegelt sich im Wechsel zwischen *Unterdrückung* subordinater Rudelmitglieder durch das Alpha-Paar und in deren *Bindung* als Helfer wider. Das Rudelleben wird von einem Equilibrium aus kohäsionsförderndem Verhalten und sozialer Suppression getragen, das zwar auf unterschiedliche Weise, gleichwohl maßgeblich von beiden dominanten Tieren gesteuert wird.

Anhand der Ergebnisse der vorliegenden Studie konnte gezeigt werden, daß einerseits kooperatives Agieren als Voraussetzung für die Aufzucht großer Würfe angesehen werden muß, daß Kooperation andererseits selbst von wirksamen Kohäsionsmechanismen abhängt. Die Besonderheiten, welche die Rothund-Sozietät zu permanentem Rudelleben und kooperativer Aufzucht befähigen, bestehen in speziesspezifischen Verhaltens-Mechanismen, die saisonal Konflikte begrenzen, räumlich enge Koexistenz ermöglichen und individuelle Dispositionen zur Ausprägung bringen.

Diese Schlußfolgerungen führen zu einem Modell, das die Durchsetzung kohäsiver Mechanismen als die wesentliche Kraft bei der Entstehung der weiblichen Reproduktions-Strategie ansieht. Entscheidend für den Erfolg kohäsiven Verhaltens mit seinem positiven Effekt auf Rudelbildung und kooperative Aufzucht waren seine Spezialisierung und sein Durchdringen aller Bereiche der Sozialstruktur.

Der Widerspruch zwischen zunehmender Konkurrenz durch philopatrische Nachkommen und weiblicher Fortpflanzungs-Strategie mit Bedarf an Helfern führte zur Selektion kohäsionsfördernder Verhaltensmuster. Diese bildeten das Instrumentarium einerseits zur Bindung vor allem männlicher Helfer an das Natalrudel und andererseits für kooperatives Handeln. Weibliche Reproduktions-Strategie und kooperative Aufzucht waren demnach eng an die Evolution spezieller Verhaltensmuster, die direkt oder indirekt der Rudelkohäsion und der Kooperation dienten, gebunden. Zwei scheinbar gegenläufige evolutionäre Trends (die Durchsetzung des Reproduktions-Monopols und die Entwicklung spezifischer kohäsiver Verhaltensmuster) formten die Sozialstruktur kooperativ Junge aufziehender Rothunde.

Damit ist das Rothund-Rudel als eine adaptive Einheit zu verstehen, deren auf kohäsiven Verhaltens-Strategien aufbauendes Sozialsystem in erster Linie im Dienste einer außergewöhnlichen weiblichen Reproduktions-Strategie steht.

9. LITERATURVERZEICHNIS

- ABBOTT, D. H. (1984): Behavioural and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *Am. J. Primatol.* **6**, 169-186
- ACHARYA, B. B.; DURBIN, L. S.; JOHNSINGH, A.J.T. (2001): Estimated diet of the dhole or Asiatic wild dog (*Cuon alpinus*) in Kanha Tiger Reserve, Central India. In: MACDONALD, D.W. & SILLERO, C. (Hrg.), *Canid Biology and Conservation. Conference Abstracts*, 2. Oxford
- ACHARYA, L.N.; MISRA, R. (1976): A note on the breeding of the Indian fox (*Vulpes bengalensis*) in captivity. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **73**, 208
- ALEXANDER, R. D.; NOONAN, K.M.; CRESPI, B.J. (1991): The evolution of eusociality. In: SHERMAN, P.W.; JARVIS, J.; ALEXANDER, R.D. (Hrg.), *The biology of the naked mole-rat*, 3-44. New York: Princeton University Press
- ALLEN, W.E.; ENGLAND, G.C. (1996): Endokrinologie der Fortpflanzung bei der Hündin. In: M. HUTCHISON (Hrg.), *Kompodium der Endokrinologie Hund und Katze*, 124-138. Hannover: Schlütersche
- ALTMANN, D. (1974): Beziehungen zwischen sozialer Rangordnung und Jungenaufzucht bei *Canis lupus*. *D. Zool. Garten (N.F.)* **44**, 235-236
- ALTMANN, J. (1974): Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-267
- ALTMANN, J.; ALTMANN, S.A.; HAUSFATER, G.; MCCUSKEY, S.A. (1977): Lifehistory of yellow baboons: physical development, reproductive parameters and infant mortality. *Primates* **18**, 315-330.
- ANGST, W. (1974): Das Ausdrucksverhalten des Javaneraffen *Macaca fascicularis* Raffles 1821. *Advances in Ethology*, no. 15. Berlin: Verlag P. Parey
- ANONYMUS (1999): Fauna and Flora International Regional Wildlife Surveys in Cambodia. *Cat News* **30**, p. 31
- ANONYMUS (2003): Krasnui volk. Okhota y Rybalka: <http://hunt.rin.ru/html/article2475-1.html> (russisch)
- ASA, C.S. (1997): Hormonal and Experiential Factors in the Expression of Social and Parental Behavior in Canids. In: SOLOMON, N.G.; FRENCH, J.A. (Hrg.), 129-149. Cambridge: Cambridge Univ. Press
- AURELI, F. (1992): Post-conflict behaviour among wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **31**, 329-337
- BAKER, P.J.; HARRIS, S. (2004): Red foxes. In: D.W. MACDONALD & C. SILLERO-ZUBIRI (Hrg.), *Biology and Conservation of Wild Canids*, 207-216. Oxford: Oxford University Press
- BARASH, D. P. (1980): Soziobiologie und Verhalten. Berlin Hamburg: Verlag Paul Parey (amerik. Orig.: *Sociobiology and Behavior*. New York: Elsevier North Holland, 1977)
- BARON, A.; SREWART, C.; WARREN, J.M. (1957): Patterns of social interactions in cats (*Felis domestica*). *Behaviour* **11**, 56-66
- BEKOFF, M. (1989): Behavioral Development of Terrestrial Carnivores. In: GITTLEMAN, J. (Hrg.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution Vol. 1*, 89-124. Ithaca: Cornell Univ. Press

- BEKOFF, M. (1995): Coyotes: Victims of their own Success. *Canid News* 3, 2-7
- BEKOFF, M.; DIAMOND, J.; MITTON, J.B. (1981): Life history patterns and sociality in canids: Body size, reproduction and behavior. *Oecologia* 50, 386-390
- BEKOFF, M.; WELLS, M. C. (1982): Behavioral ecology of coyotes: Social organization, rearing patterns, space use, and resource defense. *Z. Tierpsychol.* 60, 281-305
- BERTRAM, B.C. (1979): Serengeti predators and their social systems. In: SINCLAIR, A.R. & M. NORTON-GRIFFITHS (Hrg.), *Serengeti: The Dynamics of the Ecosystem*, 221-248. Chicago London: Univ. of Chicago Press
- BERTRAM, B.C. (1981): Das Leben in Gruppen. In: KREBS, J.R.; DAVIES, N.B. (Hrg.), *Öko-Ethologie*, 62-86. Berlin Hamburg: Verl. Paul Parey. (Orig. in: KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. 1978: *Behavioural Ecology – An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publ.)
- BIBIKOW, B.I. (1988): *Der Wolf*. Wittenberg: A. Ziemsen Verlag
- BOGUSCH, C. (2002): Zum Sozialverhalten rudellebender Wildcaniden in Gefangenschaft. Vergleichende Untersuchungen an *Canis lupus*, *Cuon alpinus*, *Lycaon pictus* und *Speothos venaticus*. Dissertation Universität Marburg
- BOYD, D.K.; JIMENEZ, M.D. (1994): Successful rearing of young by wild wolves without mates. *J. Mamm.* 75, 14-17
- BRADY, C.A. (1978): Reproduction, growth and parental care in crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) at the National Zoological Park, Washington. *Internat. Zoo Yb.* 18, 130-134
- BRADY, C. A. (1981): The vocal repertoires of the bush dog (*Speothos venaticus*), crab-eating fox (*Cerdocyon thous*), and maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). *Anim. Behav.* 29, 649-669
- BURTON, R. W. (1940): The Indian wild dog. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 41, 691-715
- CHENEY, D.L.; SEYFARTH, R.M. (1990): *How monkeys see the world*. Univ. of Chicago Press, Chicago (Deutsch: *Wie Affen die Welt sehen*. Carl Hanser V., München Wien 1994)
- CHOUNDHRY, A. (1998): Mammals, birds and reptiles of Dibru-Saikhowa Sanctuary, Assam, India. *Oryx* 32 (3), 192-200
- CLAUS. G.; EBNER, D. (1989): *Statistik für Soziologen, Pädagogen, Psychologen und Mediziner*. Thun Frankfurt a.M.: Verlag Harry Deutsch
- CLUTTON-BROCK, T.H. (1991): *The evolution of parental care*. Univ. Press: Princeton
- CLUTTON-BROCK, T.H.; CORBET, G. C.; HILLS, M. (1976): A review of the familiy Canidae, with a classification by numerical methods. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 29, 118-199
- CLUTTON-BROCK, T. H.; HARVEY, P. H. (1977): Primate ecology and social organization. *J. Zool.* 183, 1-39
- COHEN, J. A. (1980): The disciplined dhole. *Animal Kingdom*. Oct/Nov. 22-24

CORBETT, G. B.; HILL, J. E. (1992): The mammals of the Indomalayan region. A systematic review. Oxford: Oxford Univ. Press

CORBETT, L.K. (1988): Social Dynamics of a Captive Dingo Pack: Population Regulation by Dominant Female Infanticide. *Ethology* 78, 177-198

CREEL, S. (1996): Behavioral Endocrinology and Social Organization in Dwarf Mongooses. In: GITTLEMAN, J. (Hrg.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* Vol. 2, 46-77. Ithaca London: Cornell Univ. Press

CREEL, S. & CREEL, N.M. (2002): The African Wild Dog. Behavior, Ecology, and Conservation. Princeton, Oxford: Princeton Univ. Press

DARWIN, C. (1859): The origin of species. London: Murray (Deutsch: Die Entstehung der Arten. Stuttgart: Reclam, 1963)

DAVIDAR, E.R.C. (1974): Observations at the dens of the Dhole or Indian wild dog (*Cuon alpinus*). *J. Bombay nat. Hist. Soc.* 71, 373-374

DAVIDAR, E.R.C. (1975): Ecology and behavior of the Dhole or Indian wild dog (*Cuon alpinus* Pallas). In: *The Wild Canids*. Ed. FOX, M.W., 109-119. New York: Van Nostrand Reinhold

DAVIS, N.B.; KREBS, J.R. (1981): Ökologie, natürliche Auslese und Sozialverhalten. In: KREBS, J.R.; DAVIES, N.B. (Hrg.), *Öko-Ethologie*, 15-27. Berlin Hamburg: Verl. Paul Parey (Originalausgabe 1978: *Behavioural Ecology – An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Sc. Publ.)

DAWKINS, R. (1976): The Selfish Gene. Oxford: Oxford Univ. Press (Deutsch: Das egoistische Gen. Berlin Heidelberg New York: Springer, 1978)

DAWKINS, R. (1989): The Selfish Gene, Second Edition. Oxford: Oxford Univ. Press (Deutsch: Das egoistische Gen. Ergänzte und überarbeitete Neuauflage. Heidelberg Berlin Oxford: Spektrum Akademischer Verlag, 1994)

DAWKINS, R.; KREBS, J. R. (1981): Signale der Tiere: Information oder Manipulation? In: KREBS, J.R.; DAVIES, N.B. (Hrg.), *Öko-Ethologie*, 222-242. Berlin Hamburg: Verl. Paul Parey. (Orig. in: Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1978: *Behavioural Ecology – An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publ.)

DEAG, J.; CROOK, J.H. (1971): Social behaviour and „Agonistic Buffering“ in the wild Barbary macaque, *Macaca sylvana* L. 1758. *Folia Primatol.* 15, 183-200

DEFLER, T. (1986): A bush dog (*Speothos venaticus*) pack in the eastern llanos of Colombia. *Journal of Mammalogy* 67, 421-422

DEKKER, D. (1968): Breeding the Cape hunting dog *Lycaon pictus* at Amsterdam Zoo. *Int. Zoo YB.* 8, 27-30

DEMARIA, C.; THIERRY, B. (2001): A comparative study of reconciliation in rhesus and tonkean macaques. *Behaviour* 138, 397-410

DERIX, R.; VAN HOOFF, J.A.R.A.M. (1995): Male and female partner preferences in a captive wolf pack (*Canis lupus*): Specificity versus spread of sexual attention. *Behaviour* 132 (1-2), 127-149

- DERIX, R.; VAN HOOFF, J.A.R.A.M.; DE VRIES, H.; WENSING, J. (1993): Male and female mating competition in wolves: Female suppression vs. male intervention. *Behaviour* 127 (1-2), 141-174
- DIGBY, L. (1995): Infant care, infanticide, and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37, 51-61
- DOOLAN, S. P.; MACDONALD, D. W. (1997): Band structure and failures of reproductive suppression in a cooperatively breeding carnivore, the slender-tailed meerkat (*Suricata suricatta*). *Behaviour* 134, 827-848
- DRÜWA, P. (1982): Perro de grulleiro, der Südamerikanische Waldhund – Ein Rätsel für die Hundeforschung. *Zs. Kölner Zoo* 25 (3), 71-90
- DURBIN, L. S. (1998): Individuality in the whistle call of the Asiatic wild dog (*Cuon alpinus*). *Intern. J. Animal Sound and its Recording* 9, 197-206
- DURBIN, L.S.; VENKATARAMAN, A.; HEDGES, S.; DUCKWORTH, W. (2004): Dhole *Cuon alpinus* (Pallas, 1811). In: SILLERO-ZUBIRI, C.; HOFFMANN, M.; MACDONALD, D.M. (Hrg.), *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs*. Gland: IUCN
- EAST, M.L.; HOFER, H.; WICKLER, W. (1993): The erect „penis“ is a flag of submission in a female-dominated society: greetings in Serengeti spotted hyenas. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33, 355-370
- EISENBERG, J.F. (1981): *The Mammalian Radiations*. Chicago: Univ. of Chicago Press
- EMLÉN, S.T. (1981): Die Evolution des kooperativen Brütens bei Vögeln. In: KREBS, J.R.; DAVIES, N.B. (Hrg.), *Öko-Ethologie*, 196-221. Berlin Hamburg: Verl. Paul Parey (Originalausgabe 1978: *Behavioural Ecology – An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Sc. Publ.)
- EWER, R.F. (1968): *Ethology of Mammals*. London: Logos Press Ltd. (Deutsch: EWER, R.F. 1976: *Ethologie der Säugetiere*. Berlin Hamburg: Verl. Paul Parey)
- EWER, R.F. (1973): *The carnivores*. Ithaca New York: Cornell Univ. Press
- FEDDERSEN-PETERSEN, D. (1994): *Fortpflanzungsverhalten beim Hund*. Jena Stuttgart: G. Fischer
- FISCHBACHER, M. (1993): Resolution of social conflicts in Banded mongooses (*Mungos mungo*) with a game theoretical model for the evolution of egalitarian relationships. Dissertation Universität Zürich
- FISCHBACHER, M. (2002): Verhaltensmechanismen – Verhaltensstrategien. In: GANSLOSSER, U. (Hrg.), *Gruppenmechanismen*, 19-28. Fürth: Filander Verlag
- FLASSHOFF, H.-J. (1986): Verdauungsorgane, Abdomen, Hernien. In: FREUDIGER, U.; GRÜNBAUM, E.-G.; SCHIMKE, E. (Hrg.), *Klinik der Hundkrankheiten*, 447-559. Jena: Fischer
- FOX, M.W. (1970): A comparative study of the development of facial expression in Canides; wolf, coyote and foxes. *Behaviour* 36, 49-73
- FOX, M.W. (1971): *Behaviour of wolves, dogs, and related canids*. Malabar: R. Krieger Publ.
- FOX, M. W. (1972): Patterns and problems of socialization in hand-reared wild canids: an evolutionary and ecological perspective. *Z. Tierpsychol.* 31, 281-288
- FOX, M. W. (1984): *The Whistling Hunters*. Albany: State Univ. of N.Y. Press

FRAME, L. H.; MALCOLM, J. R.; FRAME, G. W.; LAWICK, H. VAN (1979): Social organization of African wild dogs (*Lycaon pictus*), on the Serengeti Plains, Tanzania, 1967-1978. *Z. Tierpsychol.* **50**, 225-249

FRENCH, J.A. (1997): Proximate regulation of singular breeding in Callitrichid primates. In: . SOLOMON, N.G. & FRENCH, G.A. (Hrg.), *Cooperative Breeding In Mammals*, 34-75. Cambridge: Univ. Press

FRITZSCHE, P.; GATTERMANN, R.(2002): Sozialverhalten, Kommunikation und Arbeitsteilung beim Sambischen Graumull *Cryptomys anselli*. In: GANSLOSSER, U. (Hrg.), *Gruppenmechanismen*, 159-172. Fürth: Filander Verlag

GANGLOFF, L. (1972): Breeding fennec foxes *Fennecus zerda* at Strasbourg Zoo. *Int. Zoo Yb.* **12**, 115-116

GANSLOSSER, U. (1998): *Säugetierverhalten*. Fürth: Filander Verlag

GEE, E. P. (1964): *The wildlife of India*. London: Collins

GIER, H.T. (1975): Ecology and Social Behavior of the Coyote. In: FOX, M.W. (Hrg.), *The Wild Canids: Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution*, 247-262. New York London: Van Nostrand Reinhold Comp.

GINSBERG, J.R.; MACDONALD, D.W. (1990): *Foxes, Wolves, Jackels and Dogs: An Action Plan for Conservation of Canids*. Gland: IUCN

GIRMAN, D.J.; MILLS, M.G.; GEFFEN, E.; WAYNE, R.K. (1997): A molecular genetic and morphological analysis of social structure, dispersal, and interpack realtionships of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Behav. Ecol. & Sociobiol.* **40**, 187-198

GIRMAN, D.J.; WAYNE, R.K. (1997): Genetic perspectives on wild dog conservation. In: WOODROFFE, R.; GINSBERG, J.R.; MACDONALD, D. (Hrg.), *The African Wild Dog: Status Survey and Conservation Action Plan*, 7-10. Gland Switzerland: IUCN

GITTLEMAN, J. (1989): Carnivore Group Living: Comparative Trends. In: GITTLEMAN, J. (Hrg.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution Vol. 1*, 183-208. Ithaca: Cornell Univ. Press

GOODALL, J. van Lawick (1971): *In the shadow of man*. Boston: Houghton-Mifflin. (Deutsch: *Wilde Schimpansen*. Reinbeck: Rowohlt, 1971)

GORDON, I. J.; CARBONE, C.; TOIT, J. T. (1996): Extinction of the Serengeti Wild Dog Population: Separating Causes of Decline from Lack of Recovery. In: *1st International Symposium on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals (Abstracts)*. Berlin

GOTELLI, D.; SILLERO-ZUBIRI, C.; APPLEBAUM, G.D.; ROY, M.S.; GIRMAN, D.J.; GARCIA-MORENO, J.; OSTRANDER, E.A.; WAYNE, R.K. (1994): Molecular genetics of the most endangered canid: The Ethiopian wolf *Canis simensis*. *Molecular Ecology* **3**, 301-312

GRADY, W. (1994): *The nature of coyotes*. Vancouver Toronto: Greystone Books

HAMILTON, W. D. (1964): The genetical evolution of social behavior, part 1 and 2. *J. Theor. Biol.* **7** (1), 1-51

- HAND, J.L. (1986): Resolution of social conflicts: Dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. *Quart. Rev. Biol.* 61/2, 201-220
- HARRINGTON, F.H.; ASA, C.S. (2003): Wolf Communication. In: MECH, D. & BOITANI, L. (Hrg.), *Wolves Behavior, Ecology, and Conservation*, 66-103. Chicago London: Univ. of Chicago Press
- HARRINGTON, F.H.; MECH, L.; FRITTS, S.H. (1983): Pack size and wolf pup survival: Their relationship under varying ecological conditions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13, 19-26
- HARRIS, S.; BAKER, P. (2004): *Urban Foxes*. Bristol: Whittet Books
- HAUSFATER, G. (1975): Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*). *Contributions to Primatology* Vol. 7. Basel: Karger
- HAYSEN, V.; TIENHOVEN, A. VAN; TEINHOVEN, A. VAN (1993): Asdell's Patterns of Mammalian Reproduction: A Compendium of Species-Specific Data. Ithaca London: Cornell Univ. Press
- HEERDEN, J. VAN; KUHN, F. (1985): Reproduction in captive hunting dogs *Lycaon pictus*. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 15, 80-84
- HEPTNER, V. G. & NAUMOV, N. P. (Eds.) (1974): *Die Säugetiere der Sowjetunion*. Bd.2. Jena: G. Fischer Verlag
- HERSTEINSON, P.; MACDONALD, D.W. (1982): Some comparisons between red and arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed by radio tracking. *Symp. Zool. Soc. London* 49, 259-289
- HOOFF, J. A. R. A. M. VAN (1967): The facial displays of catarrhine monkeys and apes. in: D. MORRIS (Hrg.). *Primate Ethology*, 7-68. London: Weidenfeld & Nicolson
- HOOFF, J. A. R. A. M. VAN, WENSING, J.A.B. (1987): Dominance and its behavioral measures in a captive wolf pack. In: FRANK, H. (Hrg.), *Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research*, 219-252. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers
- HRDY, S.B. (1974): Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatol.* 22, 19-58.
- HRDY, S.B. (1979): Infanticide among animals: A review, classification and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *J. Ethol. Sociobiol.* 1, 13-40.
- HUCHT-CIORGA, I. (1988): *Studien zur Biologie des Luchses: Jagdverhalten, Beuteausnutzung, innerartliche Kommunikation*. Stuttgart: F. Enke Verlag
- IMMELMANN, K. (1979): *Einführung in die Verhaltensforschung*. Berlin Hamburg: Verlag Paul Parey
- IMMELMANN, K. (1982): *Wörterbuch der Verhaltensforschung*. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey
- ISTIADI, Y.; PANEKENAN, N.; PRIATNA, D.; NOVENDRI, Y.; MATHYS, A.; MATHYS, Y. (1991): Untersuchung über die Carnivoren des Gunung Halimun Naturschutzgebietes. *Mitt. ZGAP* 7 (2), 3-5
- JANTSCHKE, F. (1973): On the breeding and rearing of bush dogs *Speothos venaticus* at Frankfurt Zoo. *Int. Zoo Yearb.* 13, 141-143

- JARVIS, J. U. M. (1981): Eusociality in a mammal: Cooperative Breeding in Naked mole-rat colonies. *Science* 212, 571-573
- JÖCHLE, W. (1995): Zur Rolle des Prolaktins in der Fortpflanzung bei Hund und Katze. *Kleintierpraxis* 40, 381-398
- JOHNSINGH, A. J. T. (1979): Ecology and behavior of the wild dog (*Cuon alpinus*). Ph.D. dissertation, Sivakusi College, Tamil Nadu.
- JOHNSINGH, A. J. T. (1982): Reproductive and social behavior of the dhole, *Cuon alpinus*. *J. Zool. (Lond.)* 198, 443-463.
- JOHNSINGH, A. J. T. (1992): Prey selection in three sympatric carnivores in Bandipur. *Mammalia* 56, 517-526
- KARANTH, K. U.; SUNQUIST, M. E. (1995): Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. *J. Anim. Ecol.* 64, 439-450
- KARANTH, K. U.; SUNQUIST, M. E. (2000): Behavioral correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *J. of Zool.* 250, 255-265
- KAWAI, M. (1979): Ecological and Sociological Studies of Gelada Baboons. *Contributions to Primatology* Vol. 16. Basel: S. Karger
- KEANE, B.; WASER, P.M.; CREEL, S.R.; CREEL, N.M.; ELLIOTT, L.F.; MINCHELLA, D.J. (1994): Subordinate reproduction in dwarf mongooses. *Anim. Behav.* 47, 65-75
- KINGDON, J. (1977): East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa. Vol. 3, Part A. New York: Academic Press
- KLEIMAN, D. (1968): Reproduction in the Canidae. *Int. Zoo Yb.* 8, 3-8
- KOENIG, L. (1970): Zur Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Wüstenfuchses (*Fennecus zerda*). *Zs. Tierpsychol.* 27, 205-246
- KREEGER, T. (2003): The internal wolf: Physiology, pathology, and pharmacology. In: MECH, D. & BOITANI, L. (Hrg.), *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, 192-217. Chicago London: Univ. of Chicago Press
- KREEGER, T.; SEAL, U.; COHEN, Y.; PLOTKA, E.D.; ASA, C.S. (1991): Characterisation of prolactin secretion in gray wolves. *Can. J. Zool.* 69, 1366-74
- KÜHME, W. (1965): Freilandstudien zur Soziologie des Hyänenhundes. *Zs. Tierpsychol.* 22, 495-541
- KURT, F. (1982): *Naturschutz – Illusion und Wirklichkeit*. Berlin Hamburg: Verlag Paul Parey
- LABHARDT, F. (1996): *Der Rotfuchs*. Berlin Hamburg: Verlag Paul Parey
- LAMPRECHT, J. (1978a): On diet, foraging behavior and interspecific food competition of jackals in the Serengeti National Park, East Africa. *Zs. Säugetierkunde* 43, 210-223
- LAMPRECHT, J. (1978b): The relationship between food competition and foraging group size in some larger carnivores. *Zs. Tierpsychol.* 46, 337-343

LAMPRECHT, J. (1979): Field observation on the behaviour and social system of the bat-eared fox (*Otocyon megalotis* Demarest). Zs. Tierpsychol. 49, 260-284

LAMPRECHT, J. (1992): Biologische Forschung: Von der Planung bis zur Publikation. Berlin Hamburg: Verlag Paul Parey

LAWICK-GOODALL, H. VAN (1972): Wildhunde: Nomaden der Steppe. In: VAN LAWICK-GOODALL, H. & J., Unschuldige Mörder. Reinbeck: Rowohlt (Originalausgabe: Innocent Killers. London: W. Collins Sons & Co. 1970)

LEYHAUSEN, P. (1965): Über die Funktion der Relativen Stimmungshierarchie. Zs. Tierpsychol. 22, 412-494

LEYHAUSEN, P. (1979): Verhaltensstudien an Katzen. Advances in Ethology Heft 2. Berlin Hamburg: Verlag Paul Parey

LI, DE HAO (Hrg.) (1989): Die Wirbeltiere der Provinz Quinghai. Xining. (chines. Sprache)

LOTT, D.F. (1991): Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Cambridge: Cambridge Univ. Press

LOVERIDGE, A. (2001): Jackals. In: The New Encyclopedia of Mammals. MACDONALD, D.W. (Hrg.), 50-51. Oxford New York: Oxford Univ. Press

LUCAS, R.J.; CREEL, S.R.; WASER, P.M. (1997): Dynamic Optimization and Cooperative Breeding: An Evaluation of Future Fitness Effects. In: SOLOMAN, N.G.; FRENCH, J.A. (Hrg.), Cooperative Breeding in Mammals, 171-198. Cambridge: Cambridge Univ. Press

LUDWIG, W. (2000): Die Fischkatze – Ein Jäger im Wasser. Zoomagazin Nord-Ost 2/2000, 12-13

LUDWIG, W.; LUDWIG, C. (2000): Beobachtungen zur sozialen Organisation eines Rudels Rothunde (*Cuon alpinus*). D. Zool. Garten (N.F.) 70, 39-59

MACDONALD, D.W. (1979): „Helpers“ in fox society. Nature London 282, 69-71

MACDONALD, D.W. (1983): The ecology of carnivore social behavior. Nature 301, 379-384

MACDONALD, D.W. (1995): Mit Zähnen und Klauen: Leben und Überleben der Raubtiere. Köln: Verlagsgesellschaft. (Engl.: MACDONALD 1992: The velvet claw. A natural history of the carnivores. BBC Books, London)

MACDONALD, D.W. (2001a): Dog Family. In: MACDONALD, D.W. (Hrg.), The New Encyclopedia of Mammals, 40-41. Oxford New York: Oxford Univ. Press

MACDONALD, D.W. (2001b): Foxes. In: MACDONALD, D.W. (Hrg.), The New Encyclopedia of Mammals, 54-67. Oxford New York: Oxford Univ. Press

MACDONALD, D.W.; SILLERO-ZUBIRI, C. (2004): Dramatis personae. In: D.W. MACDONALD & C. SILLERO-ZUBIRI (Hrg.), Biology and Conservation of Wild Canids, 3-38. Oxford: Oxford University Press

MACDONALD, D.W.; CREEL, S.; MILLS, M.G.L. (2004): Society. In: D.W. MACDONALD & C. SILLERO-ZUBIRI (Hrg.), Biology and Conservation of Wild Canids, 85-106. Oxford: Oxford University Press

- MALCOLM, J. (1979): Social organization and the communal rearing of pups in African wild dogs (*Lycaon pictus*). Ph.D.Diss., Harvard Univ., Cambridge, Mass.
- MANSER, M.B.; AVEY, G. (2000): The effect of pup vocalisations on food allocation in a cooperative mammal, the meerkat (*Suricata suricatta*). Behav. Ecol. Sociobiol. 48, 429-437
- MARTIN, P.; BATESON, P. (1986): Measuring behavior: An introduction guide. Cambridge U.K.: Cambridge Univ. Press
- MATERN, B. (1993): Haltungsrichtlinien für den Mähnenwolf *Chrysocyon brachyurus*. Frankfurt: Zoologischer Garten Frankfurt am Main
- MATTHES, H.W. (1962): Verbreitung der Säugetiere in der Vorzeit II. In: Hb. Zoologie, Bd. 8, Lieferung 28, 1-198. Berlin: Walter de Gruyter & Co.
- MAUREL, D.; LACROIX, A.; BOISSIN, J. (1984): Seasonal reproductive endocrine profiles in two wild mammals: the red fox (*Vulpes vulpes*) and the European badger (*Meles meles*) considered as short-day mammals. Acta Endocrinol. 105, 130-138
- MAYNARD-SMITH, J. (1964): Group selection and Kin selection. Nature 201, 1145-1147
- MAYNARD-SMITH, J. (1976): Evolution and the theory of games. Am. Sci. 64, 41-45
- MAYNARD-SMITH, J. (1981): Die Ökologie der Sexualität. In: KREBS, J.R.; DAVIES, N.B. (Hrg.), Öko-Ethologie, 131-146. Berlin Hamburg: Verl. Paul Parey. (Orig. in: Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1978: Behavioural Ecology – An Evolutionary Approach. Oxford: Blackwell Scientific Publ.)
- MCCLOUD, C. A. (1997): Influences on Group Size and Population Decline in African Wild Dogs. Animal Behavior Bulletin 2 / 4
- MCCREERY, E.K.; ROBBINS, R.L. (2001): Proximate explanations for failed pack formation in *Lycaon pictus*. Behaviour 138, 1467-1479
- MECH, L. D. (1970): The wolf: The ecology and behavior of an endangered species. New York: Natural History Press
- MECH, L. D. (1990): Der weiße Wolf. München: Frederking & Thaler (Orig.: MECH, L.D. 1988: The Arctic Wolf. Stillwater Minnesota: Voyageur Press)
- MECH, L. D. (1995): A ten-year history of the demography and productivity of an arctic wolf pack. Arctic 48, 329-32
- MECH, L. D.; BOITANI, L. (2003): Wolf Social Ecology. In: MECH, D. & BOITANI, L. (Hrg.), Wolves Behavior, Ecology, and Conservation, 1-35. Chicago London: Univ. of Chicago Press
- MECH, L. D.; PETERSON, R. O. (2003): Wolf-Prey Relations. In: MECH, D. & BOITANI, L. (Hrg.), Wolves Behavior, Ecology, and Conservation, 131-160. Chicago London: Univ. of Chicago Press
- MOEHLMAN, P.D. (1989): Intraspecific variation in canid social systems. In: GITTLEMAN, J. (Hrg.), Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution. Vol. 1, 143-163. Ithaca: Cornell Univ. Press

- MOEHLMAN, P.D.; HOFER, H. (1997): Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canids. In: SOLOMAN, N.G.; FRENCH, J.A. (Hrg.), *Cooperative Breeding in Mammals*, 76-128. Cambridge: Cambridge Univ. Press
- MOEHLMAN, P.D.; HOFER, H. (2001): Reproductive tactics in Golden jackals (*Canis aureus*): A model incorporating kinship, behavioural conflict, and ecological constraints. In: MACDONALD, D.W. & SILLERO, C. (Hrg.), *Canid Biology and Conservation. Conference Abstracts*, 51. Oxford
- MOEHRENSCHLAGER, A. (2001): Coyote. In: MACDONALD, D.W. (Hrg.), *The New Encyclopedia of Mammals*, 48-49. Oxford New York: Oxford Univ. Press
- MONDAIN-MONVAL, M.; MOLLER, O. M.; SMITH, A.; MCNEILLY, A.; SCHOLLER, R. (1985): Seasonal variations of plasma prolactin and LH concentrations in the female blue fox (*Alopex lagopus*). *J. Reprod. Fert.* 74, 439-448
- NEL, J.A.; BESTER, M.H. (1983): Communication in the southern Bat-eared fox *Otocyon m. megalotis*. *Zs. Säugetierkunde* 48, 277-290
- O'NEAL, G.T.; FLINDERS, J.T.; CLARY, W.P. (1987): Behavioral ecology of the Nevada kit fox (*Vulpes macrotis nevadensis*) on a managed desert rangeland. In: GENOWAYS, H. (Hrg.), *Current mammalogy Vol. 1*, 443-481. New York: Plenum
- NORDVIJK, M. A. VAN; SCHAIK, C. P. VAN (1987): Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Anim. Behav.* 35, 577-589
- O'RIAIN, M.J.; BENNETT, N.C.; BROTHERTON, P.N.; MCILRATH, G.; CLUTTON-BROCK, T.H. (2000): Reproductive suppression and inbreeding avoidance in wild populations of co-operative breeding meerkats (*Suricata suricatta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48, 471-477.
- PACKARD, J. M. (2003): Wolf behavior: Reproductive, social, and intelligent. In: MECH, D. & BOITANI, L. (Hrg.), *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, 35-65. Chicago London: Univ. of Chicago Press
- PACKARD, J.M.; SEAL, U.S.; MECH, L.D.; PLOTKA, E.D. (1985): Causes of reproductive failure in two family groups of wolves (*Canis lupus*). *Z. Tierpsychol.* 68, 24-40
- PEACOCK, E. H. (1933): *A game book for Burma and adjoining territories*. London.
- PEDERSEN, A. (1959): *Der Eisfuchs Alopex lagopus*. NBB 235. Wittenberg: A.Ziemsen Verlag
- PRATER, S.H. (1980): *The book of Indian animals*. Bombay: Oxford Univ. Press.
- RABINOWITZ, A.; KHAING, S. T. (1989): Status of selected mammals species in North Myanmar. *Oryx* 32 (3), 201-208
- RASA, A. E. (1984): *Die perfekte Familie*. Stuttgart: Deutsche Verlags-A.
- REICH, A. (1981): The behavior and ecology of the African wild dog (*Lycaon pictus*) in the Kruger National Park. Ph.D. Diss., Yale Univ., New Haven, Connecticut
- REICHARD, U.; SOMMER, V. (1997): Group encounters in wild gibbons (*Hylobates lar*): Agonism, affiliation, and the concept of infanticide. *Behaviour* 134, 1135-1174

- RICANKOVA, V.; ZRZAVY, J. (2001): Phylogeny of Canidae: Inferences from combined morphological, behavioural and molecular data. In: MACDONALD, D.W. & SILLERO, C. (Hrg.), *Canid Biology and Conservation. Conference Abstracts*, 64. Oxford
- RIEDMANN, M.L. (1982): The evolution of alloparental care and adoption in birds and mammals. *Quart. Rev. Biol.* 57, 405-435.
- RIEGER, I. (1984): Oestrus Timing in Ounces, *Uncia uncia*, Schreber (1775). *Int. Ped. Book of Snow Leopards* 4, 99-103
- ROBERTS, T.J. (1977): *The Mammals of Pakistan*. London: Ernest Benn Ltd.
- ROWELL, T.E. (1988): The social system of guenons, compared with baboons, macaques and mangabeys. In: GAUTIER, H.; BOURLIERE, F.; GAUTIER, J.-P.; KINGDON, J. (Hrg.), *A primate radiation*, 439-452. Cambridge Sydney: Cambridge Univ. Press
- ROWELL, T.E.; OLSON, D.K. (1983): Alternative mechanisms of social organisation in monkeys. *Behaviour* 86, 31-54
- SADE, D.S. (1967): Determinants of dominance in a group of free-ranging rhesus monkeys. In: ALTMANN, S.A. (Hrg.), *Social communication among primates*. 99-114. Chicago: Univ. of Chicago Press
- SCHAIK C. P. VAN (1983): Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* 87, 120-144
- SCHAIK C. P. VAN (1989): The ecology of social relationships amongst female primates. In: STANDEN, V.; FOLEY, R. (Hrg.), *Comparative socioecology of mammals and humans*, 195-218. Oxford: Blackwell
- SCHALLER, G. B. (1972): *The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations*. Chicago: Univ. of Chicago Press
- SCHANTZ, T. von (1981): Female cooperation, male competition, and dispersal in red fox, *Vulpes vulpes*. *Oikos* 37, 63-68
- SCHASSBURGER, R.M. (1993): Vocal communication in the timber wolf, *Canis lupus*, Linnaeus: Structure, motivation, and ontogeny. *Advances in Ethology*, no. 30. Berlin: Verlag Paul Parey
- SCHENKEL, R. (1947): Ausdrucks-Studien an Wölfen. Gefangenschafts-Beobachtungen. *Behaviour* 1, 81-129
- SCHILO, A.R.; RUCHLJADA, O.; FROLOWA, T. (1994): Haltung und Zucht von Rothunden (*Cuon alpinus*) im Zoo Novosibirsk. *D. Zool. Garten (N.F.)* 64, 52-54
- SHELDON, J.W. (1992): *Wild Dogs*. San Diego: Academic Press
- SHERMAN, P.W. (1981): Reproductive competition and infanticide in Beldings ground squirrel and other animals. In: ALEXANDER, R.D.; TINKLE, D.W. (Hrg.), *Natural selection and social behavior: recent research and new theory*, 311-331. New York: Chiron
- SHERMAN, P. W.; JARVIS, J.; ALEXANDER, R. D. (1991): *The biology of the Naked Mole-rat*. New Jersey: Princeton University Press
- SILLERO-ZUBIRI, C. (2001): Ethiopian Wolf. In: MACDONALD, D.W. (Hrg.), *The New Encyclopedia of Mammals*, 52-53. Oxford New York: Oxford Univ. Press

- SILLERO-ZUBIRI, C.; GOTTELLI, D. (1995): Diet and feeding behavior of Ethiopian wolves (*Canis simensis*). J. of Mammalogy 76 (2), 531-541
- SILLERO-ZUBIRI, C.; GOTTELLI, D.; MACDONALD, D.W. (1996): Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*). Behav. Ecol. Sociobiol. 38, 331-340
- SILLERO-ZUBIRI, C.; MACDONALD, D.W. (1997): The Ethiopian Wolf. Status Survey and Conservation Action Plan. Gland Cambridge: IUCN
- SIMPSON, G.G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bulletin Am. Mus. of Nat. Hist. 85, 1-350
- SOLOMON, N.G.; FRENCH, J.A. (1997): The Study of Mammalian Cooperative Breeding. In: SOLOMON, N.G.; FRENCH, J.A. (Hrg.), Cooperative Breeding In Mammals, Cambridge: Cambridge Univ. Press
- SOMMER, V. (1985): Weibliche und männliche Reproduktionsstrategien der Hanuman-Languren (*Presbytis entellus*) von Jodhpur, Rajasthan/Indien. Dissertation, Göttingen: G.-August-Universität
- SOZNOWSKI, I. P. (1967): Breeding the Red dog or dhole *Cuon alpinus* at Moscow Zoo. Int. Zoo Yearbook. 7, 120-122
- STERCK, E.M.; WATTS, D.P.; VAN SCHAIK, C.P. (1997): The evolution of female social relationships in nonhuman primates. Behav. Ecol. Sociobiol. 41, 291-309
- STEWART, P. (1993): Mapping the Dhole. Canid News. No. 1, 18-21
- SWARNER, M.J. (2001): Asking People about Bush Dogs: The Use of Ecological Informants and Insights on *Speothos venaticus* Natural History. In: MACDONALD, D.W. & SILLERO, C. (Hrg.), Canid Biology and Conservation. Conference Abstracts, 73. Oxford
- TEMBROCK, G. (1957): Zur Ethologie des Rotfuchses (*Vulpes vulpes*), unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung. Zool Garten (N.F.) 23, 289-532
- TEMBROCK, G. (1976): Die Lautgebung der Caniden. Eine vergleichende Untersuchung. Milu 4, 1-44
- THENIUS, E. (1954): Zur Abstammung der Rotwölfe (Gattung *Cuon* HODGSON). Österr. Zool. Z. 5, 377-378
- THIERRY, B. (1985): Patterns of agonistic interactions in three species of macaques (*M. mulatta*, *M. fascicularis*, *M. tonkeana*). Aggressive Behavior 11 (3), 223-233
- TIMME, A. (1989): Differentielle Aufzuchtstrategien semi-freilebender Berberaffenmütter (*Macaca sylvana*, L. 1758) in Abhängigkeit vom mütterlichen Rang und Geschlecht der Infantes. Dissertation, Göttingen: G.-August-Universität
- TINBERGEN, N. (1951): The Study of Instinct. Oxford: Oxford Univ. Press. (Deutsch: Instinktlehre. Berlin, Hamburg. Parey, 1966)
- TRILLMICH, F. (2003): Evolution der Brutpflege. Biologie Heute Vol. 6, 2-9

TRIVERS, R.L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: CAMPBELL, B. (Hrg.), Sexual selection and the descent of man. Chicago: Aldine

TUN YIN (1967): Wild animals of Burma. Rangoon

TUOMI, J.; AGRELL, J.; MAPPE, T. (1997): On the evolutionary stability of female infanticide. Behav. Ecol. Sociobiol. 40, 227-233

VALDESPINO, C.; ASA, C. (2001): Characteristics of Estrus Cycles and Interestrus Intervals in Fennec Foxes (*Vulpes zerda*). In: MACDONALD, D.W. & SILLERO, C. (Hrg.), Canid Biology and Conservation. Conference Abstracts, 77. Oxford

VEHRENCAMP, S.L. (1983): A model for the evolution of „despotic“ versus „egalitarian“ species. Anim. Behaviour 31, 667-682

VENKATARAMAN, A. B. (1995): Do dholes (*Cuon alpinus*) live in packs in response to competition by large cats? Current science 69 (11), 934-936

VENKATARAMAN, A. B. (1998): Male-biased adult sex ratios and their significance for cooperative breeding in dhole, *Cuon alpinus*, packs. Ethology 104, 671-684

VENKATARAMAN, A. B., ARUMUGUM, R.; SUKUMAR, R. (1995): The foraging ecology of the dhole (*Cuon alpinus*) in Mudumalai Sanctuary, Southern India. J. Zool., Lond. 237, 543-561

VENKATARAMAN, A. B.; BABU, V.N. (2001): Why are Dholes (*Cuon alpinus*) Abundant in the Nilgiri Foothills, Southern India? In: MACDONALD, D.W. & SILLERO, C. (Hrg.), Canid Biology and Conservation. Conference Abstracts, 76. Oxford

VENKATARAMAN, A.B.; JOHNSINGH, A.J.T. (2004): Dholes. In: D.W. MACDONALD & C. SILLERO-ZUBIRI (Hrg.), Biology and Conservation of Wild Canids, 323-336. Oxford: Oxford University Press

VOGEL, C. (1975): Prädisposition bzw. Präadaptationen der Primatenevolution im Hinblick auf die Hominisation. In: KURTH, EIBL-EIBESFELDT (Hrg.), Hominisation und Verhalten. Stuttgart. G. Fischer

VOGEL, C. (1976): Ökologie, Lebensweise und Sozialverhalten der grauen Languren in verschiedenen Biotopen Indiens. Advances in Ethology, no. 17. Berlin: Verlag P. Parey

VOLODIN, I. A.; VOLODINA, E. V.; ISAEVA, I. V. (2001): Vocal repertoire in the dhole *Cuon alpinus* in captivity. In: MACDONALD, D.W. & SILLERO, C. (Hrg.), Canid Biology and Conservation. Conference Abstracts, 77. Oxford

WAAL, F. DE (1986a): Integration of dominance and social bonding in primates. Quart. Rev. Biol., 61, 459-479

WAAL, F. DE (1986b): Conflict Resolution in Monkeys and Apes. In: BENIRSCHKE, K. (Hrg.), Primates: The road to self-sustaining populations. New York: Springer Verlag N.Y. Inc.

WAAL, F. DE (1986c): Dynamics of Social Relationships. In: SMUTS, B.B.; SEYFAHRT, R.M; WRANGHAM, R.W.; STRUHSACKER, T.T. (Hrg.), Primate Societies, 421-429. Chicago: Univ. of Chicago Press

WAAL, F. DE (1988): Dominance "style" and primate social organization. In: STANDEN, V.; FOLEY, R. (Hrg.), Comparative socioecology of animals and man. 243-263. Oxford: Blackwell

- WAAL, F. DE; LUTTRELL, L.M. (1985): The formal hierarchy of rhesus macaques: An investigation of bared-teeth display. *Am. J. of Primatol.* 9, 73-85
- WAAL, F. DE; LUTTRELL, L.M. (1989): Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: Different dominance styles in rhesus and stump-tail monkeys. *Am. J. of Primatol.* 19 (2), 83-109
- WAAL, F. DE; ROOSMALEN, A. VAN (1979): Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5, 55-66
- WAAL, F. DE; YOSHIHARA, D. (1983): Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*, 85, 224-41
- WANG, X.; TEDFORD, R.H.; VALKENBURGH, B. V.; WAYNE, R.K. (2004): Ancestry. In: D.W. MACDONALD & C. SILLERO-ZUBIRI (Hrg.), *Biology and Conservation of Wild Canids*, 39-54. Oxford: Oxford Univ. Press
- WASER, P.M. (1996): Patterns and consequences of dispersal in gregarious carnivores. In: GITTLEMAN, J. (Hrg.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution Vol 2*, 267-295. Ithaca London: Cornell Univ. Press
- WAYNE, R. K.; VILA, C. (2003): Molecular genetic studies of wolves. In: MECH, D. & BOITANI, L. (Hrg.), *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, 218-238. Chicago London: Univ. of Chicago Press
- WILSON, E. O. (1975): *Sociobiology: The new Synthesis*. 25th Anniversary Edition. Cambridge London: Belknap Press of Harvard Univ. Press 2000
- WRANGHAM, R.W. (1980): An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75, 262-300
- WRANGHAM, R.W.; GITTLEMAN, J.L.; CHAPMAN, C.A. (1993): Constraints on group size in primates and carnivores: population density and day-range as assays of exploitation competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32, 199-209
- WYMAN, J. (1967): The jackals of the Serengeti. *Animals* 10, 79-83
- ZABEL, C.J.; TAGGART, S.J. (1989): Shift in red fox, *Vulpes vulpes*, mating system associated with El Niño in the Bering Sea. *Anim. Behav.* 38, 830-838
- ZIMEN, E. (1971): *Wölfe und Königspudel. Vergleichende Verhaltensbeobachtungen*. München. Piper & Co.
- ZIMEN, E. (1976): On the regulation of pack size in wolves. *Zs. Tierpsychol.* 40, 300-341
- ZIMEN, E. (1978): *Der Wolf. Mythos und Verhalten*. Wien: Meyster Verlag
- ZIMEN, E. (1984): Long range movements of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta Zoologica Fennica* 171, 267-270
- ZINNER, D. (1993): *Nahrungskonkurrenz bei Mantelpavianen: eine experimentelle Studie*. Dissertation. Göttingen: Univ. Göttingen (Zugl.: Aachen: Verl. Shaker)
- ZUMPE, D.; MICHAEL, R.P. (1986): Dominance index: A simple measure of relative dominance status in primates. *Am. J. Primatol.* 10, 291-300